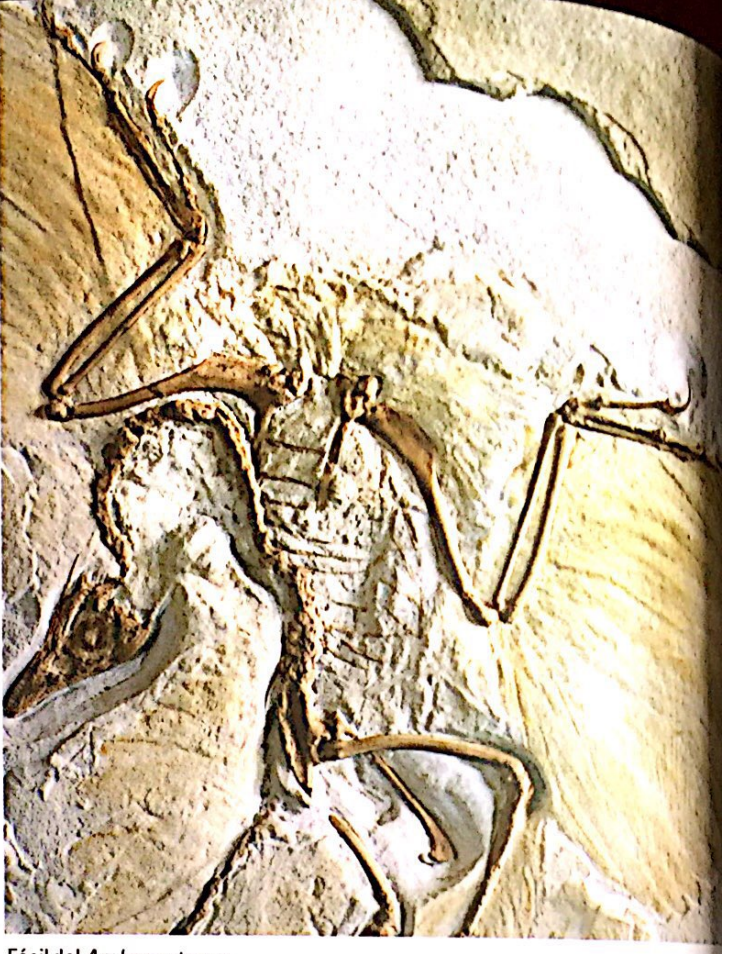
Capítulo 14

Fisiología termal



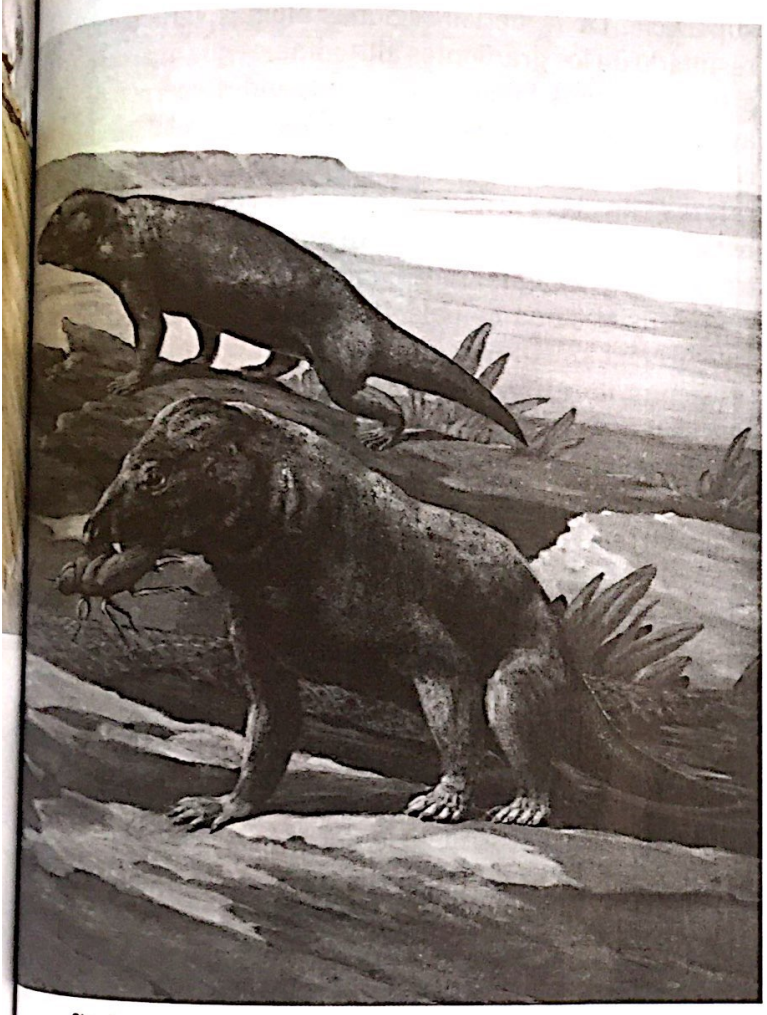
Fósil del *Archaeopteryx*.

La endotermia, es decir, la capacidad de generar y mantener temperaturas corporales elevadas, ha surgido en varias ocasiones en el transcurso de la historia evolutiva de los animales. Está estrechamente vinculada con la capacidad de producir calor mediante el metabolismo y, por lo tanto, con el nivel de actividad. La mayoría de las aves y mamíferos modernos presentan altos índices metabólicos y pueden mantener la temperatura corporal por encima de la temperatura ambiental, con frecuencia dentro de estrechos márgenes térmicos. Si bien ambos se consideran "vertebrados superiores", las aves y los mamíferos evolucionaron de diferentes antepasados reptiles, por lo que la endotermia apareció de forma independiente al menos dos veces. No obstante, las pruebas fósiles indican que otros reptiles extintos pudieron haber sido endotérmicos también. El registro fósil de los animales del periodo paleontológico de hace 200 a 65 millones de años es especialmente claro, dado que muestra ejemplos indudables de las transiciones de los reptiles a mamíferos y aves.

Los primeros mamíferos aparecieron hace aproximadamente 200 millones de años: evolucionaron de pequeños reptiles nocturnos que se encontraban lejanamente emparentados con los dinosaurios que dominarían la Tierra en años posteriores. Los fósiles que se remontan a este periodo revelan la existencia de varias líneas de reptiles similares a los mamíferos, que se diferenciaban respecto de otros reptiles en la morfología del cráneo y la organización de los dientes. Si bien la mayoría de estos linajes han desaparecido, un grupo de reptiles denominados *cinodontes* han dado origen a los verdaderos mamíferos. Los primeros mamíferos mantuvieron la característica reptil de poner huevos, como los monotremos, los equidnas y los ornitorrincos modernos. Hacia comienzos del periodo Cretáceo (hace 144 millones de años), los mamíferos se habían diversificado en varias líneas de marsupiales e insectívoros. Cuando los dinosaurios se extinguieron hace unos 65 millones de años, al final del periodo Cretáceo, se produjo una explosión de diversificación mamífera. Nuevas especies mamíferas comenzaron a ocupar los nichos que los dinosaurios dejaron en el entorno. No es posible determinar con certeza el momento en que surgió la endotermia en la transición de reptiles similares a mamíferos a verdaderos mamíferos, aunque es probable que los reptiles cinodontes hayan sido endotérmicos. A diferencia de la mayoría de otros reptiles de la época, los cinodontes contaban con un paladar óseo secundario en la parte superior de la boca que les habría permitido respirar mientras masticaban. Esta organización anatómica es una característica de los animales endotérmicos, dado que no pueden interrumpir la respiración a fin de sostener elevados índices metabólicos. Parece que los cinodontes también tenían pelo, lo que los habría ayudado a aislar el cuerpo.

Las aves, el otro grupo de endotérmicos modernos, también evolucionaron de los reptiles, aunque mucho más tarde que los mamíferos y de diferentes antepasados reptiles. En el periodo en que los dino-

Escaneado con CamScanner



Cinodontes.

saurios comenzaron a disminuir, varias líneas de reptiles ya habían desarrollado coberturas corporales similares a las plumas. En un grupo, los dinosaurios terópodos como el *Archaeopteryx,* las plumas presentaban una estructura similar a la de las aves modernas: eran asimétricas, una característica útil en el vuelo con plumas. Por el contrario, los otros reptiles emplumados de la era, tales como *Protarchaeopteryx robusta* y *Caudipteryx zoui,* contaban con plumas simétricas. Debido a que este tipo de plumas no pueden emplearse para volar, debieron haber surgido en estos dinosaurios para otros fines como el aislamiento. Si bien estas otras líneas de reptiles emplumados se extinguieron, es probable que hayan sido endotérmicos también.

Muchos investigadores creen que la endotermia también apareció en otros linajes de dinosaurios no emplumados. Los dinosaurios de mayor tamaño eran simplemente demasiado grandes como para expulsar calor metabólico y por tanto retenían el calor corporal. Se cree que muchos dinosaurios más pequeños también fueron endotérmicos. Diversas pruebas sostienen la idea de que estos animales contaban con un índice metabólico lo suficientemente elevado para ser endotérmicos. La estructura ósea y la postura indican elevados índices de movimiento, que en los animales modernos exige un alto índice metabólico, y son posibles sólo en los animales de sangre caliente. Al igual que los endotérmicos modernos, muchos dinosaurios presentaban cerebros relativamente grandes relacionados con el procesamiento sensorial superior. Debido a que el tejido cerebral posee una gran demanda energética, los cerebros de mayor tamaño pueden ejercer una influencia notable en el índice metabólico global del cuerpo. Se han formulado otras teorías con el fin de sustentar los argumentos de que los dinosaurios fueron endotérmicos. Sin embargo, ninguno de ellos resulta totalmente convincente por las limitaciones en lo referente la utilización de propiedades animales modernas como guías en la estimación de las características fisiológicas de estos animales extinguidos hace muchos años. •

Pluma del *Archaeopteryx* (asimétrica).

Escaneado con CamScanner

Presentación

Cabe recordar del Capítulo 2 que la energía térmica influye en la interacción química, de tal modo que puede afectar a la estructura macromolecular y las reacciones químicas. Por lo tanto, la temperatura ejerce efectos dominantes en todos los procesos fisiológicos y por ello los animales cuentan con *estrategias térmicas*: una combinación de respuestas conductuales, bioquímicas y fisiológicas que aseguran que la temperatura corporal (T_B) se encuentre dentro de los límites aceptables. La influencia ambiental más importante sobre la estrategia térmica (aunque no la única) es la temperatura ambiental (T_A). Los animales deben sobrevivir las T_A máximas y mínimas de su nicho (extremos térmicos), así como los cambios en la T_A (cambio térmico).

Los animales habitan la mayoría de los nichos térmicos del planeta (Figura 14.1). Los ambientes más cálidos explotados por los animales son las regiones cercanas a las fuentes termales, como las fuentes geotérmicas submarinas, los volcanes y los géiseres. Los lugares más fríos habitados por los animales son las regiones alpinas y polares. Si bien los animales que sobreviven en los extremos de calor y frío nos sorprenden, la capacidad de tolerar los cambios de temperatura resulta igual de desafiante desde el punto de vista fisiológico. Las temperaturas del entorno varían con mayor frecuencia en los ecosistemas terrestres, dado que las temperaturas del aire se modifican más rápidamente y alcanzan mayores extremos que las del agua.

Muchos ecosistemas presentan variaciones térmicas en relación con el espacio. Los refugios subterráneos amortiguan los extremos térmicos de la superficie. La T_A de las regiones alpinas varía como resultado de los gradientes altitudinales que aparecen a tan sólo unos kilómetros. Los grandes cuerpos de agua, como lagos y océanos, pueden presentar variaciones en la T_A según la profundidad. Las temperaturas de las profundidades del océano (zona batipelágica) suelen estar alrededor de los 4 °C, mientras que las del agua intermedia (zona mesopelágica) y superficial (zona epipelágica) son mucho más cálidas y variables. Los grandes lagos templados pueden presentar una temperatura casi uniforme o contar con importantes demarcaciones (termoclimas) entre el agua de la superficie y la del fondo, a veces con una diferencia de más de 10 °C en menos de un metro de profundidad.

Los ecosistemas también pueden presentar variaciones térmicas de forma temporal. Los ecosistemas acuáticos y terrestres en los trópicos tienden a tener una T_A relativamente constante, aunque las zonas polares y templadas experimentan ciclos diarios y estacionarios de frío y calor. Las temperaturas del aire pueden cambiar con mayor velocidad que las de las aguas, a veces incluso por más de 20 °C en un mismo día. Los animales intermareales pueden experimentar el calor de un día de verano durante

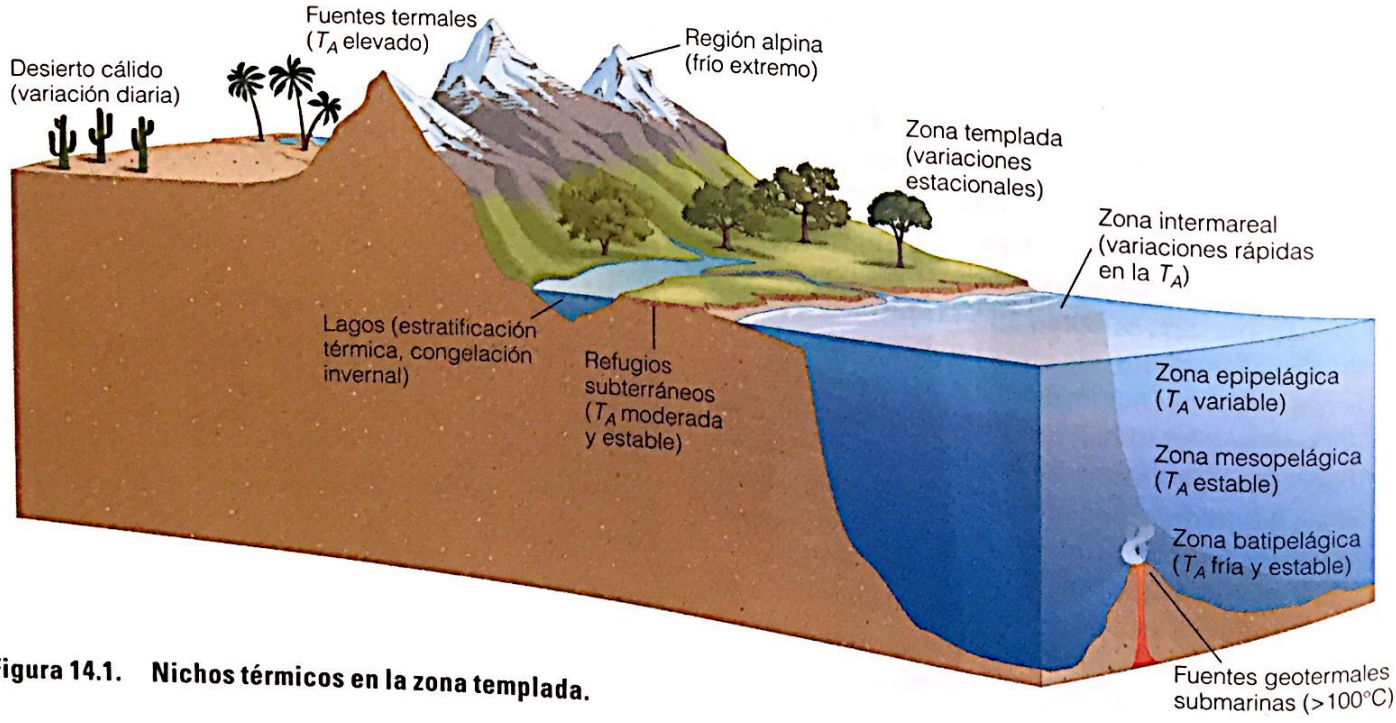


Figura 14.1. Nichos térmicos en la zona templada.

Escaneado con CamScanner

sólo unos pocos segundos antes de que el frío océano los bañe. Muchos animales incorporan conductas en la estrategia térmica, aunque también deben enfrentarse a los efectos de la temperatura en la bioquímica y la fisiología.

Intercambio de calor y estrategias térmicas

El parámetro fisiológico más importante en la fisiología termal de un animal es la temperatura corporal (T_B). La estrategia térmica de un animal sirve para controlar la transferencia de energía entre el animal y el entorno. Algunos toleran amplios cambios en la T_B y los efectos de estos cambios en muchos procesos fisiológicos. Otros necesitan emplear una combinación de métodos fisiológicos y conductuales a fin de asegurar que la T_B se mantenga casi constante. Al igual que otros sistemas fisiológicos, ambas estrategias (la tolerancia y la regulación) presentan gastos y ganancias. Los mecanismos fisiológicos que confieren una T_B constante utilizan energía. Cuando se permite que la T_B varíe, algunos procesos fisiológicos importantes tales como el desarrollo se vuelven sensibles a los cambios ambientales. Si bien la T_A ejerce el impacto más evidente en la biología térmica animal, otras vías de intercambio de calor también son importantes en varios contextos.

El control de los flujos de calor

La T_B de un animal es el reflejo de la energía térmica que se retiene en las moléculas del cuerpo. La energía térmica puede trasladarse de un animal al entorno o de este último al primero en función de los gradientes de temperatura. El metabolismo, es decir, la suma de todas las reacciones bioquímicas que se producen en el cuerpo, es la fuente principal de energía calorífera en la ecuación de equilibrio térmico en la mayoría de los animales. No obstante, otras fuentes y disipadores importantes de energía térmica también afectan el presupuesto térmico de un animal (Figura 14.2). La ecuación de equilibrio térmico tiene en cuenta todas las vías por las cuales la energía térmica, que se abrevia como H, puede entrar o salir del cuerpo:

$$\Delta H_{total} = \Delta H_{metabolismo} + \Delta H_{conducción} + \Delta H_{convección} + \Delta H_{radiación} + \Delta H_{evaporación}$$

Si la ecuación mencionada suma cero ($\Delta H_{total} = 0$), no se producen modificaciones netas en la energía térmica del animal y la T_B permanece constante. Si el flujo de energía térmica que penetra en el animal excede la pérdida de calor, la T_B aumenta. Cada una de estas vías de intercambio de energía térmica depende de las propiedades térmicas del entorno, así como de las características físicas y fisiológicas del animal.

- La **conducción** es la transferencia de energía térmica de una región de un objeto o fluido a otra. Los animales se enfrían cuando la energía térmica se conduce hacia afuera del cuerpo, mientras que se calientan al absorber el calor de objetos conductores.
- La **convección** es la transferencia de energía térmica entre un objeto (el animal en este caso) y un fluido externo que se mueve. Por ejemplo, el aire cálido se parece más fresco cuando fluye por la piel que cuando permanece quieto. En la mayoría de los casos, la convección produce una pérdida de energía térmica en los animales.
- La **radiación** es un término general que hace referencia a la emisión de energía electromagnética de un objeto. Un animal puede absorber el calor radiante que emite el entorno, aunque también puede emitirlo desde su propia superficie, un importante motivo por el que pierde calor. La radiación infrarroja que un objeto emite indica la temperatura superficial de éste.
- La **evaporación** de las moléculas de agua de la superficie de determinado objeto absorbe la energía térmica de éste. Así, el intercambio de calor mediante la evaporación resulta siempre en una pérdida de calor de parte del animal.

El peso relativo e incluso la dirección de transferencia de calor de cada uno de estos parámetros varía entre los diferentes animales y condiciones. Las propiedades del animal, entre ellas la composición física y el color, ejercen una poderosa influencia en la importancia relativa de estos intercambios.

El agua cuenta con una mayor conductividad que el aire

Resulta difícil cuantificar la conducción debido a los numerosos factores que afectan al intercambio de calor. Comencemos con el estudio de cómo participa la conducción en la transferencia de energía térmica por un determinado material, por ejemplo una del-

Escaneado con CamScanner

sólo unos pocos segundos antes de que el frío océano los bañe. Muchos animales incorporan conductas en la estrategia térmica, aunque también deben enfrentarse a los efectos de la temperatura en la bioquímica y la fisiología.

Intercambio de calor y estrategias térmicas

El parámetro fisiológico más importante en la fisiología termal de un animal es la temperatura corporal (T_B). La estrategia térmica de un animal sirve para controlar la transferencia de energía entre el animal y el entorno. Algunos toleran amplios cambios en la T_B y los efectos de estos cambios en muchos procesos fisiológicos. Otros necesitan emplear una combinación de métodos fisiológicos y conductuales a fin de asegurar que la T_B se mantenga casi constante. Al igual que otros sistemas fisiológicos, ambas estrategias (la tolerancia y la regulación) presentan gastos y ganancias. Los mecanismos fisiológicos que confieren una T_B constante utilizan energía. Cuando se permite que la T_B varíe, algunos procesos fisiológicos importantes tales como el desarrollo se vuelven sensibles a los cambios ambientales. Si bien la T_A ejerce el impacto más evidente en la biología térmica animal, otras vías de intercambio de calor también son importantes en varios contextos.

El control de los flujos de calor

La T_B de un animal es el reflejo de la energía térmica que se retiene en las moléculas del cuerpo. La energía térmica puede trasladarse de un animal al entorno o de este último al primero en función de los gradientes de temperatura. El metabolismo, es decir, la suma de todas las reacciones bioquímicas que se producen en el cuerpo, es la fuente principal de energía calorífera en la ecuación de equilibrio térmico en la mayoría de los animales. No obstante, otras fuentes y disipadores importantes de energía térmica también afectan el presupuesto térmico de un animal (Figura 14.2). La ecuación de equilibrio térmico tiene en cuenta todas las vías por las cuales la energía térmica, que se abrevia como H, puede entrar o salir del cuerpo:

$$\Delta H_{total} = \Delta H_{metabolismo} + \Delta H_{conducción} + \Delta H_{convección} + \Delta H_{radiación} + \Delta H_{evaporación}$$

Si la ecuación mencionada suma cero ($\Delta H_{total} = 0$), no se producen modificaciones netas en la energía térmica del animal y la T_B permanece constante. Si el flujo de energía térmica que penetra en el animal excede la pérdida de calor, la T_B aumenta. Cada una de estas vías de intercambio de energía térmica depende de las propiedades térmicas del entorno, así como de las características físicas y fisiológicas del animal.

- La **conducción** es la transferencia de energía térmica de una región de un objeto o fluido a otra. Los animales se enfrían cuando la energía térmica se conduce hacia afuera del cuerpo, mientras que se calientan al absorber el calor de objetos conductores.
- La **convección** es la transferencia de energía térmica entre un objeto (el animal en este caso) y un fluido externo que se mueve. Por ejemplo, el aire cálido se parece más fresco cuando fluye por la piel que cuando permanece quieto. En la mayoría de los casos, la convección produce una pérdida de energía térmica en los animales.
- La **radiación** es un término general que hace referencia a la emisión de energía electromagnética de un objeto. Un animal puede absorber el calor radiante que emite el entorno, aunque también puede emitirlo desde su propia superficie, un importante motivo por el que pierde calor. La radiación infrarroja que un objeto emite indica la temperatura superficial de éste.
- La **evaporación** de las moléculas de agua de la superficie de determinado objeto absorbe la energía térmica de éste. Así, el intercambio de calor mediante la evaporación resulta siempre en una pérdida de calor de parte del animal.

El peso relativo e incluso la dirección de transferencia de calor de cada uno de estos parámetros varía entre los diferentes animales y condiciones. Las propiedades del animal, entre ellas la composición física y el color, ejercen una poderosa influencia en la importancia relativa de estos intercambios.

El agua cuenta con una mayor conductividad que el aire

Resulta difícil cuantificar la conducción debido a los numerosos factores que afectan al intercambio de calor. Comencemos con el estudio de cómo participa la conducción en la transferencia de energía térmica por un determinado material, por ejemplo una del-

Escaneado con CamScanner

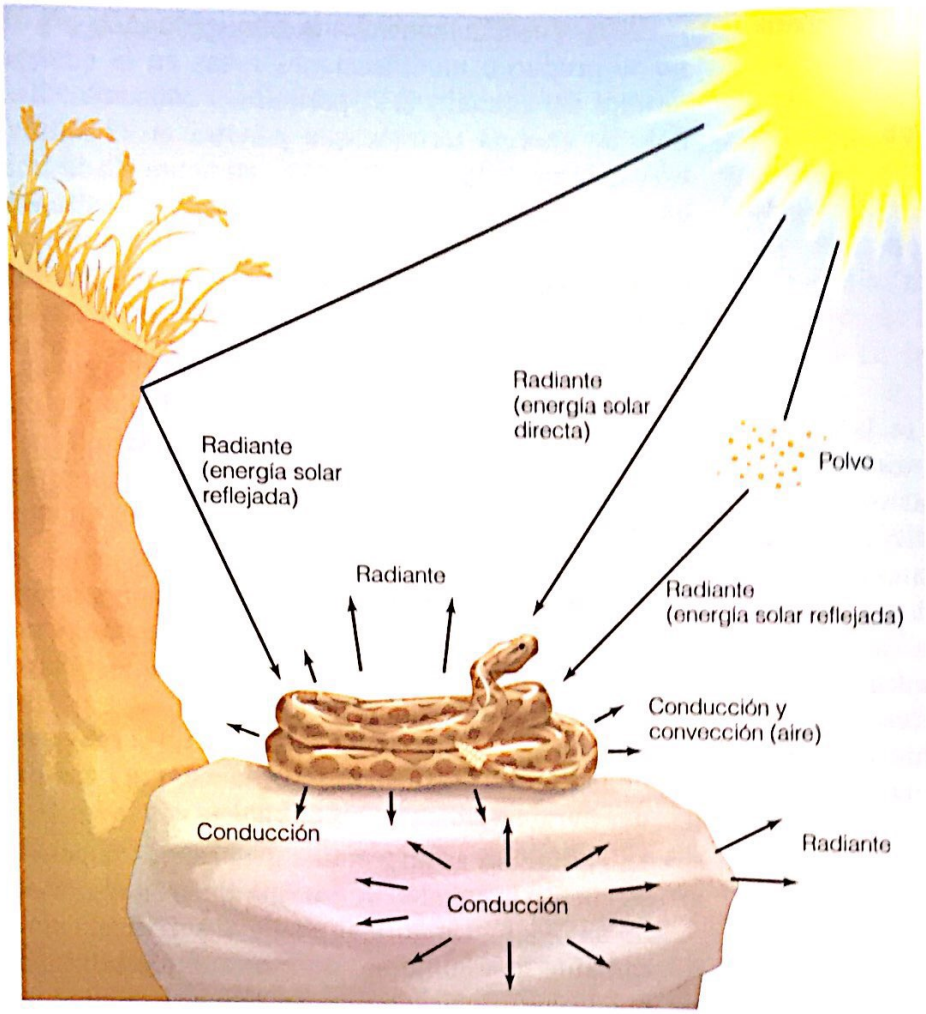


Figura 14.2. Fuentes y disipadores de energía térmica.
La temperatura corporal de un animal se ve influida por el intercambio de calor con el entorno. Esta serpiente se calienta por medio de la energía radiante del sol y la energía térmica irradiada por el entorno. El animal intercambia energía térmica mediante objetos y fluidos en contacto con la superficie externa (conducción). El movimiento del aire aumenta la eficacia del intercambio de calor por convección. El animal mismo irradia energía térmica al aire circulante.

gada barra de metal que se calienta en uno de los extremos. El índice de transferencia de calor del extremo caliente al frío (flujo de calor) se describe mediante la ley de Fourier y la siguiente ecuación:

$$Q = \frac{\lambda \Delta T}{L}$$

en la que el flujo de calor (Q) depende del gradiente de temperatura (ΔT), la distancia por la cual se extiende el gradiente (L) y la conductividad térmica (λ) medida en vatios por metro por kelvin (W/m por K). La conductividad térmica es una propiedad específica de un material. Los objetos que se consideran como *disipadores de calor* cuentan con una alta conductividad térmica. Por ejemplo, un recipiente de aluminio parece frío porque posee una alta conductividad térmica (210 W/m por K) y extrae calor de la mano con facilidad. Del mismo modo, el agua a 5 °C parece más fresca que el aire a la misma temperatura debido a que la conductividad térmica de la primera es unas 25 veces más elevada que la de la segunda (0,58 frente a 0,024 W/m por K). Dado que el agua tiene una mayor cantidad de moléculas por unidad de volumen, es más probable que se produzca en ella un choque de moléculas que origina una transferencia de energía.

La ecuación de Fourier describe de manera sencilla cómo se desplaza la energía térmica: transferencia de calor en una sola dimensión (de la fuente al disipador de calor) en un mismo material uniforme. Estos mismos parámetros (λ, ΔT y L) se aplican en la biología térmica, aunque los animales constituyen sistemas mucho más complejos. Consideremos la influencia de la conductancia térmica. El calor se traslada de los tejidos internos, a través de otros tejidos y fluidos, hasta el entorno externo, cada uno de los cuales cuenta con su propia conductividad térmica (Tabla 14.1). Las capas superficiales del cuerpo poseen aislantes que reducen la transferencia de calor. El aislamiento, como el pelaje y las plumas, también incrementa la distancia entre el punto más caliente cerca de la piel y el más frío en la fase global.

El cálculo del flujo de calor resulta más complejo debido a las diferentes formas geométricas del entorno y el animal. El calor no se desplaza en el cuerpo por un cilindro de aire unidimensional que se extiende sobre la piel, sino que se conduce mediante varias dimensiones desde la fuente. La geometría animal también desempeña un papel importante. Los animales alargados y delgados producen tanto calor como uno corto y redondo con la misma masa, pero las diferencias relativas a la superficie influyen en el intercambio de calor. Debido a que las pérdidas de calor se producen en las superficies externas, un animal puede alterar el intercambio de calor mediante actividades que modifican la superficie real. Por

Escaneado con CamScanner

Tabla 14.1. Conductividad térmica de los materiales.

Material	Conductividad térmica (W/m por K)
Aire	0,02
Nieve	0,10
Agua	0,59
Roca	1-3
Hielo	2,1
Músculo	0,5
Grasa	0,2

ejemplo, los pingüinos reducen la pérdida de calor de los pies al apoyarse sobre los talones, utilizando las plumas de la cola para mantener el equilibrio. Debido a que las plumas tienen menor conductividad que los pies, se pierde menos calor. La Figura 14.2 muestra una serpiente que intercambia calor de forma simultánea con varias superficies. Si bien por una parte pierde calor por conducción en la superficie superior, también intercambia calor mediante la superficie inferior en contacto con las rocas.

El intercambio de calor convectivo depende de los movimientos de fluido

Imaginemos que nos encontramos en una piscina de agua que tiene 10 °C menos que el cuerpo. Nuestro cuerpo comienza a perder energía térmica casi de inmediato a medida que calienta el agua casi unos 10 °C en la superficie de contacto. Una vez que ésta se calienta, la energía térmica se conduce lentamente a la fase global del agua. Cuando los intercambios de calor alcanzan cierto equilibrio, el cuerpo comienza a perder energía térmica a la velocidad que se requiere para recalentar la superficie de contacto, que se enfría de manera progresiva al disiparse la energía térmica hacia la fase global. Se necesita mucha menos energía para recalentar la superficie de contacto bajo estas condiciones estables que la que se requirió para calentarla en primer lugar. Ahora consideremos cómo cambian los gradientes cuando el fluido baña el cuerpo. Éste pierde energía térmica rápidamente al calentar una superficie de contacto que se reemplaza por otra más fría de inmediato. El calor que se pierde por un fluido en movimiento, sea éste aire o agua, constituye una *pérdida de calor convectiva*. La velocidad de dicha pérdida depende del gradiente térmico entre la superficie y el fluido, la tasa de flujo del fluido sobre la superficie y la conductividad.

La energía radiante calienta algunos animales

En los sistemas biológicos, el intercambio de calor radiante se produce a través de la radiación electromagnética en el rango infrarrojo de ondas de largo alcance. Así, si una luz roja (de largo alcance) y una azul (de corto alcance) de igual intensidad brillaran sobre la piel, la roja calentaría la superficie con mayor eficacia.

En el mundo natural, la fuente más importante de calor radiante es el sol. Los fotones del sol estimulan las moléculas en la atmósfera, el suelo y el agua, calentándolos por medio del calor radiante. De este modo, cuando los animales se calientan por conducción mediante el aire, el agua o el suelo, la fuente primordial de calor es la energía radiante. Sin embargo, los animales también pueden calentarse de forma directa mediante la radiación solar, que muchas especies acentúan a través de lo que se conoce como tomar el sol. La coloración pálida del cuerpo refleja fotones en el rango visible y la coloración oscura absorbe los fotones dentro de este rango de longitud de ondas. Los animales que toman sol para calentarse suelen contar con altos niveles de pigmentos negros o marrones que ayudan a absorber la energía térmica. Como resultado de la diversidad en color, los animales de una misma zona pueden tener temperaturas notablemente diferentes (Figura 14.3).

En los sistemas terrestres, el suelo se calienta durante el día y luego se convierte en una importante fuente de energía térmica por medio de la conducción y el calor radiante cuando se pone el sol. Los animales también pierden energía térmica cuando emiten calor radiante. Así, éste puede ser una ganancia o pérdida total en los animales. La relación que explica la radiación de un animal caliente se describe con la ecuación de Stefan-Boltzmann:

$$P = Ae\sigma(T_B^4 - T_A^4)$$

en la que P es la potencia de radiación, A es la superficie, e es la capacidad del objeto de emitir radiación, σ es la constante de Stefan y T es la temperatura del cuerpo (T_B) o del entorno (T_A) en kelvin. Los animales pueden variar la pérdida de calor radiante al cambiar la naturaleza de la superficie (e) y la superficie (A).

Escaneado con CamScanner

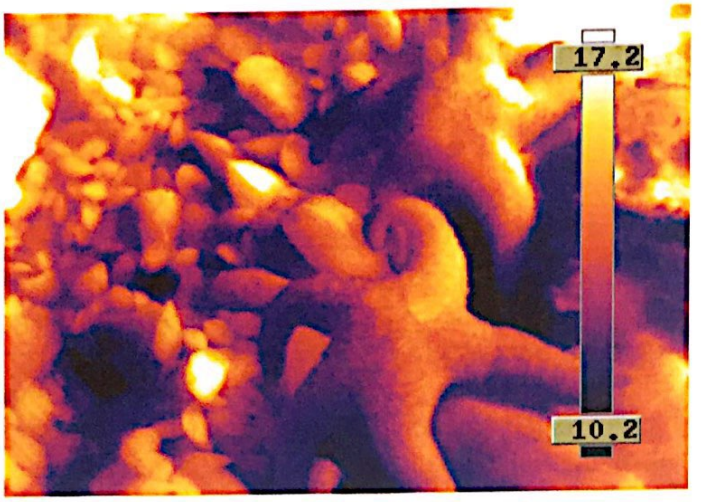


Figura 14.3. Heterogeneidad de T_B en la zona intermareal.

La fotografía infrarroja puede emplearse para comparar la temperatura corporal (T_B) de los animales. En esta imagen, los mejillones muestran una temperatura más elevada que la estrella de mar debido a que cuentan con una mejor capacidad para absorber la energía radiante. La estrella de mar, con una superficie mayor, también se ve afectada por el enfriamiento por evaporación. (Foto suministrada por Dr. Brian Helmuth, University of South Carolina).

La evaporación induce a la pérdida de calor

El enfriamiento por evaporación surge cuando los fluidos extraen energía térmica de la superficie corporal a medida que las moléculas de agua realizan la transición de líquido a vapor. La magnitud de la pérdida de calor depende del volumen de agua y el calor de vaporización. Se necesita más energía para evaporar el agua del sudor que el agua pura dado que los solutos aumentan el calor de vaporización del agua. La eficiencia del enfriamiento por evaporación también depende de la presión parcial del vapor de agua en el aire. Si éste presenta una humedad elevada, el agua se evapora con menor facilidad.

La transpiración es sólo una de las maneras en que los animales utilizan el enfriamiento por evaporación. Cuando un hipopótamo se revuelca en el barro de una ribera húmeda, el barro frío extrae el calor del cuerpo (conducción). Ésta es una eficaz estrategia de enfriamiento incluso si el barro está caliente: se absorbe la energía térmica a medida que se seca el barro. Otros animales cubren la superficie corporal con agua, como los elefantes que se rocían la espalda con agua o las aves que se dan un chapuzón en una charca de agua. Las plumas húmedas también presentan una menor capacidad aislante, por lo que permiten que se pierda una mayor cantidad de calor metabólico. Las aves que habitan entornos cálidos pueden humedecer el vientre antes de retornar al nido, haciendo que los huevos se beneficien del enfriamiento por evaporación. Los canguros, que no sudan, se lamen las superficies de la piel que están altamente vascularizadas y el enfriamiento se produce a medida que se evapora la saliva.

No todos los enfriamientos por evaporación resultan beneficiosos: cuando los animales semiacuáticos abandonan el agua, suelen contar con superficies corporales húmedas, por lo que la temperatura del cuerpo disminuye debido al enfriamiento por evaporación.

La proporción de la superficie con respecto al volumen afecta al flujo de calor

La proporción de la superficie con respecto al volumen (*véase* la Figura 14.4) afecta a todos los aspectos de la ecuación de intercambio de calor: la conducción, convección, radiación y evaporación. La diferencia en la proporción es crítica en varios contextos. Un animal determinado puede alterar la superficie expuesta a fin de modificar el flujo de calor. Los perros se estiran cuando tienen calor para maximizar la pérdida de calor hacia el suelo, mientras que se enrollan cuando sienten frío, para minimizar la pérdida de calor en el aire. La proporción entre la superficie y el volumen también entra en juego cuando se comparan los animales de diferente tamaño o masa corporal.

La importancia del tamaño corporal o, más precisamente, la proporción de la superficie con respecto al volumen, se observa claramente en muchas comparaciones. El lobo ártico es casi 1/10 de la masa de un oso pardo, aunque cuenta con el doble de proporción entre superficie y volumen. Si bien habitan nichos similares, el lobo ártico se enfrenta a gastos termorreguladores mayores debido a su tamaño. Del

Figura 14.4. Ratas topo desnudas.

Escaneado con CamScanner

mismo modo, cuando un animal crece, la masa corporal se incrementa con mayor velocidad que la superficie. Por lo general, los animales grandes pierden calor más lentamente y retienen mejor el calor que los pequeños. Los efectos del tamaño corporal y la forma también se manifiestan en la evolución animal. La *regla de Bergmann* afirma que los animales que habitan entornos fríos tienden a ser mayores que los de entornos más cálidos. La *regla de Allen* indica que los animales que habitan climas más fríos tienden a presentar extremidades más cortas que los de climas cálidos. Así, los mamíferos o aves que habitan las regiones polares o las grandes alturas tienden a ser más grandes y presentar patas más cortas que los de la misma especie que habitan en regiones más templadas. Estas reglas de ecogeografía se aplican a la mayoría de los mamíferos y aves estudiados a la fecha, aunque resultan poco relevantes para los animales que permiten que se modifique la T_B.

Un animal regula el intercambio de calor al alterar la postura del cuerpo a fin de minimizar o maximizar la superficie expuesta. La serpiente pitón se enrolla para formar una bola a fin de conservar el calor metabólico durante la digestión. Cuando lo hace, debido a que presenta una forma casi cilíndrica, la superficie expuesta al exterior disminuye en alrededor de un 85%, reduciendo notablemente la pérdida de calor.

Los animales también reducen la superficie al acercarse a otros animales. Las ratas topo desnudas (Figura 14.4) habitan en madrigueras a temperaturas relativamente constantes y no son capaces de controlar la temperatura corporal mediante el metabolismo, por lo que, si se las coloca en grupos, se acurrucan unas con otras cuando las temperaturas caen por debajo de los 22 °C. Esto les permite mantener una T_B relativamente constante a unos 22 °C, aunque una rata topo desnuda por sí misma no es capaz de defender la T_B en una baja T_A: cuando no se puede agrupar, la T_B se aproxima a la T_A, disminuyendo hasta los 12 °C. Desde la perspectiva del animal individual, el hecho de agruparse reduce el calor al incrementar la T_A, reemplazando el aire frío por un vecino cálido, mientras que desde el punto de vista de la colonia, la agrupación funciona como una estrategia termorreguladora al disminuir la proporción de la superficie respecto del volumen.

El aislamiento reduce el intercambio térmico

El aislamiento interno y externo permite reducir la pérdida de calor. Los mamíferos marinos cuentan con una gruesa capa de tejido adiposo bajo la piel en forma de grasa, que interrumpe el flujo de la energía térmica del centro a la superficie externa del animal. Por lo general, los animales emplean el aislamiento externo para reducir la pérdida de calor. El pelaje y las plumas limitan el movimiento molecular entre la superficie del animal y la fase global del entorno. El calor se pierde en proporción al gradiente térmico (ΔT) en la superficie del animal. Éste calienta las moléculas de aire o agua en la capa de aislamiento y luego las retiene en ella. El gradiente de temperatura global de la piel a la fase global es el mismo, aunque la distancia es mayor y el animal pierde calor por conducción. El pelaje también impide que los fluidos recorran la superficie de la piel, por lo que hay una menor pérdida de calor convectiva.

La eficacia del aislamiento depende del grosor. Cuando se enfrentan a temperaturas frías, las aves (o mamíferos) pueden cambiar la disposición de la plumas (o el pelaje) con el fin de modificar el volumen de aire retenido en el pelaje. Del mismo modo, los animales que habitan entornos más fríos cuentan con pelajes más gruesos con mayor capacidad aislante (Figura 14.5). Algunas especies alteran el grosor del aislamiento externo de forma estacional. Los pelajes gruesos constituyen una carga termorreguladora durante las estaciones cálidas, por lo que resulta beneficioso abandonarlos en la primavera. Debido a que el grueso del pelo se compone de células muertas, el costo de volver a formar el pelaje cuando las tempe-

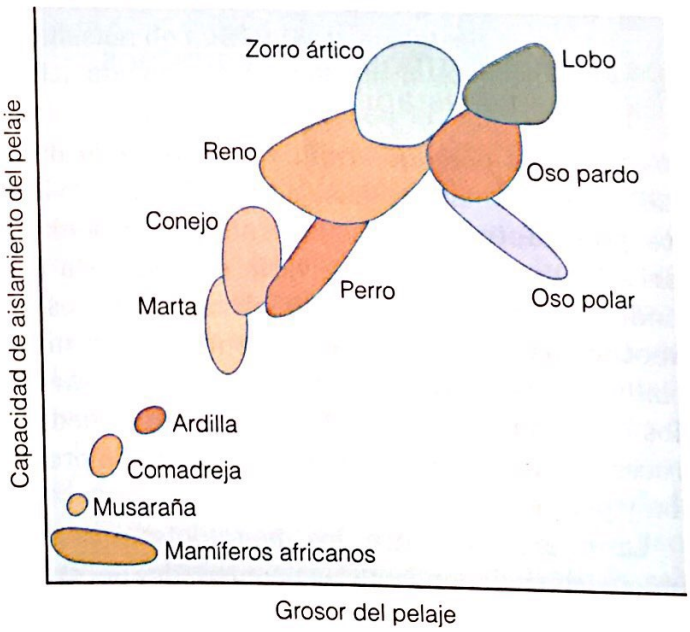


Figura 14.5. Aislamiento.
Existe una relación directa entre el grosor del pelaje y la capacidad de actuar como aislante. (*Fuente:* modificado de Wilmer *et al.*, 2002).

Escaneado con CamScanner

raturas disminuyen es menor en comparación con los costos metabólicos a los que se enfrentaría el animal si intentara enfriarse mediante mecanismos fisiológicos. Los mamíferos modifican la naturaleza del pelaje de forma estacional produciendo una mayor densidad de pelo. Algunas aves, como la perdiz blanca, producen plumas especializadas con un cañón adicional a fin de incrementar la densidad del plumaje.

Estrategias térmicas

Los invertebrados son los animales más termotolerantes de cada nicho térmico. Los desiertos más cálidos se encuentran poblados por millares de insectos, aunque sólo unos pocos vertebrados. Los invertebrados también soportan las temperaturas más frías, por lo general al entrar en un estado inactivo. Una vez que se estabiliza en este estado de "animación suspendida", logran sobrevivir a temperaturas mucho más bajas que incluso los entornos naturales más fríos. Por el contrario, sólo unos pocos vertebrados, como la rana forestal, cuentan con la capacidad de sobrevivir con temperaturas corporales bajo cero, congelados en refugios subterráneos.

Las expresiones comunes *sangre fría* y *sangre caliente* no logran reflejar la complejidad de las estrategias térmicas, que se describen más adecuadamente mediante dos grupos de términos diferentes: poiquilotermia frente homeotermia, o ectotermia frente a endotermia.

Los poiquilotermos y homeotermos difieren en la estabilidad de la T_B

Los términos *poiquilotermia* y *homeotermia* distinguen a los animales en base a la estabilidad de la T_B. Los **poiquilotermos** son los animales con una T_B variable, es decir, una que varía en respuesta a las condiciones ambientales. Por el contrario, los **homeotermos** son los animales que mantienen una T_B relativamente estable. La mayoría de los homeotermos logran mantener una T_B constante por medio de procesos fisiológicos que regulan las tasas de producción y pérdida de calor.

La diferencia entre los poiquilotermos y los homeotermos depende de las propiedades del animal y la naturaleza del entorno. Un animal puede mantener una T_B constante si habita un entorno con una T_A constante. Por ejemplo, los peces polares habitan aguas que se mantienen frías y por definición son homeotermos. No obstante, sus parientes más cercanos viven en océanos con temperaturas que varían de forma estacional y, por lo tanto, son poiquilotermos. Del mismo modo, es probable que una carpa dorada en un acuario cubierto nunca experimente modificaciones en la T_B, salvo si se la trasladara a un estanque. Por lo tanto, la carpa dorada puede considerarse un homeotermo o poiquilotermo según la situación concreta. Debido a que estos términos dependen en su mayor parte de la naturaleza del entorno más que de la fisiología del animal, no resultan útiles para describir las estrategias térmicas.

Los ectodermos y endotermos difieren en la fuente de energía térmica corporal

Los términos *ectodermo* y *endotermo* distinguen a los animales por los mecanismos fisiológicos que determinan la T_B. El entorno determina la T_B de un **ectodermo**. Si el ectodermo presenta una T_B variable, puede denominarse también poiquilotermo. Los **endotermos** son los animales que generan calor interno a fin de mantener una T_B elevada. Si bien éstos regulan la T_B en un rango estrecho, no necesitan que sea constante.

Tanto éste como el enfoque anterior para clasificar las estrategias térmicas pueden aplicarse en casi la totalidad de los animales. La mayoría de las aves y mamíferos pueden clasificarse como homeotermos, debido a que la T_B es estable, y como endotermos, dado que el calor metabólico aumenta la T_B. No obstante, muchos animales se describen mejor con una combinación de términos (Figura 14.6). Por ejemplo, los peces polares son ectodermos homeotérmicos: la T_B es constante pero se determina por la T_A. Los monotremos, al igual que otros mamíferos, son endotermos, aunque mantienen una T_B más reducida que presenta mayores variaciones. La utilización adecuada de estos términos requiere una comprensión de la capacidad fisiológica del animal, así como la consideración de las propiedades térmicas del entorno correspondiente.

Los heterotermos presentan una endotermia temporal o regional

¿En qué medida debe mantenerse constante la T_B para que el animal se considere homeotermo? En realidad, la mayoría de los animales se enfrentan a cierta variación en la temperatura, tanto de forma espacial como temporal. Muchos animales endotérmicos priorizan el mantenimiento de determinadas regiones anatómicas entre estrechos rangos térmi-

Escaneado con CamScanner

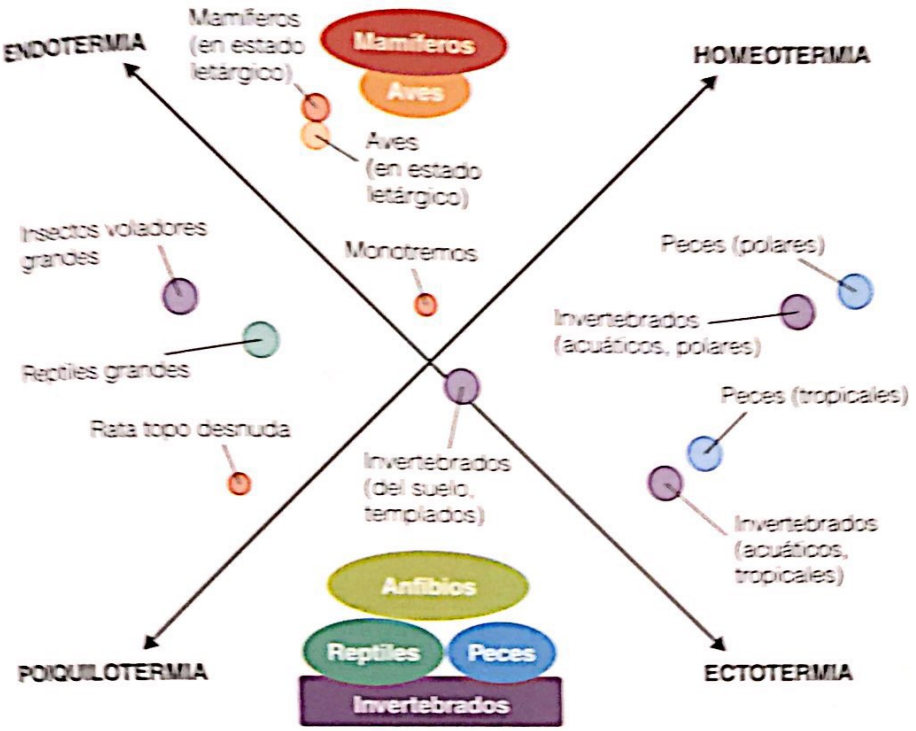


Figura 14.6. Estrategias térmicas.
La mayoría de los animales pueden clasificarse como homeotermos o poiquilotermos, o bien como ectodermos o endotermos. Esta figura ilustra las diversas especies cuyas estrategias térmicas combinan elementos de diferentes estrategias. Por ejemplo, los monotremos son menos homeotérmicos y menos endotérmicos que otros mamíferos.

cos. Los homeotermos suelen mantener el sistema nervioso central y los órganos internos en temperaturas más o menos constantes, mientras que permiten que las temperaturas de la periferia varíen. La temperatura de estas profundas regiones internas se suele denominar *temperatura central*. Los seres humanos, por ejemplo, mantienen una temperatura central casi constante. No obstante, ciertas regiones del cuerpo humano pueden experimentar temperaturas mucho más bajas que la T_b central. En los entornos fríos, los humanos modifican la corriente sanguínea a fin de permitir que se enfríen las manos y los pies para conservar el calor interno. Los machos cambian la posición del escroto para evitar que el tejido espermatogénico se caliente en exceso. Sin embargo, la T_b central en los humanos también puede modificarse debido a determinadas circunstancias. La T_b puede variar en las hembras durante el ciclo de reproducción. Asimismo, puede elevarse varios grados como resultado de la fiebre. En comparación con otros animales, son diferencias regionales y temporales menores, por lo que los humanos se consideran homeotermos endotérmicos.

A diferencia de los humanos, muchos otros mamíferos y algunas aves experimentan modificaciones notables y prolongadas en la T_B. Cuando se exponen a las frías temperaturas de la noche, la T_B puede disminuir varios grados (Figura 14.7). Los mamíferos hibernantes, como las ardillas terrestres y los murciélagos, permiten que la T_B se reduzca durante los meses invernales. Si bien dejan que sus cuerpos se enfríen, también se los considera endotermos porque producen y retienen el calor metabólico para mantener la T_B por encima de la T_A. No obstante, se describe a estos animales endotérmicos más precisamente como **heterotermos temporales**, para reflejar la variabilidad de la T_B en el tiempo. Algunos animales ectotérmicos también entran en la descripción de los heterotermos temporales. Muchas serpientes, como la pitón, se enroscan para formar una bola después de haber ingerido a la presa, lo que ayuda a retener el calor metabólico producido por la digestión. La heterotermia temporal es una estrategia que presenta diferentes beneficios para endotermos y ectotermos. Permite que un endotermo conserve la energía en las frías temperaturas al reducir los gastos de termorregulación. Suministra a los ectotermos con un periodo de metabolismo acelerado para agilizar la digestión, asimilación de nutrientes y biosíntesis.

La mayoría de los ectotermos pierden rápidamente el calor metabólico en el entorno y, por lo tanto, no son capaces de aumentar la T_B muy por encima de la T_A. Sin embargo, los **heterotermos regionales** pueden retener el calor en ciertas regiones del cuerpo. Los peces de pico, tales como las agujas y los peces espada, son ectotermos, aunque también cuentan con la capacidad de calentar determinadas regiones del cuerpo. Los órganos calentadores producen suficiente calor en las proximidades del ojo y los nervios ópticos para aumentar la claridad visual cuando se sumergen a grandes profundidades en las frías aguas (*véase* el Capítulo 6). Los peces pelágicos grandes poseen intercambiadores de calor contracorriente para conservar el calor de la digestión en el centro del cuerpo (*véase* el Capítulo 12). Los atunes y tiburones peregrinos son capaces de retener el calor miogénico en el músculo. El calentamiento del músculo rojo aumenta la capacidad meta-

Escaneado con CamScanner

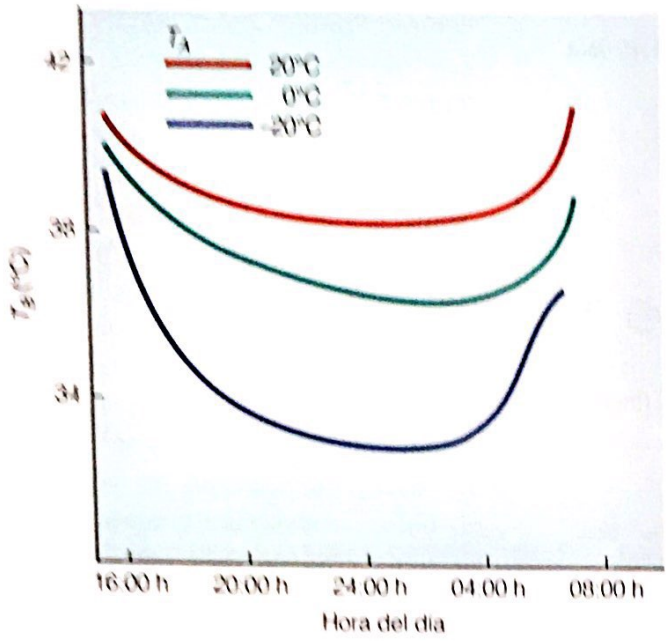


Figura 14.7. Enfriamiento de corto plazo en las aves.
Muchas aves templadas permiten que la temperatura corporal disminuya cuando caen las temperaturas durante la noche. Esta estrategia de heterotermia temporal ahorra energía metabólica. (*Fuente:* modificado de Reinertsen y Haftorn, 1986).

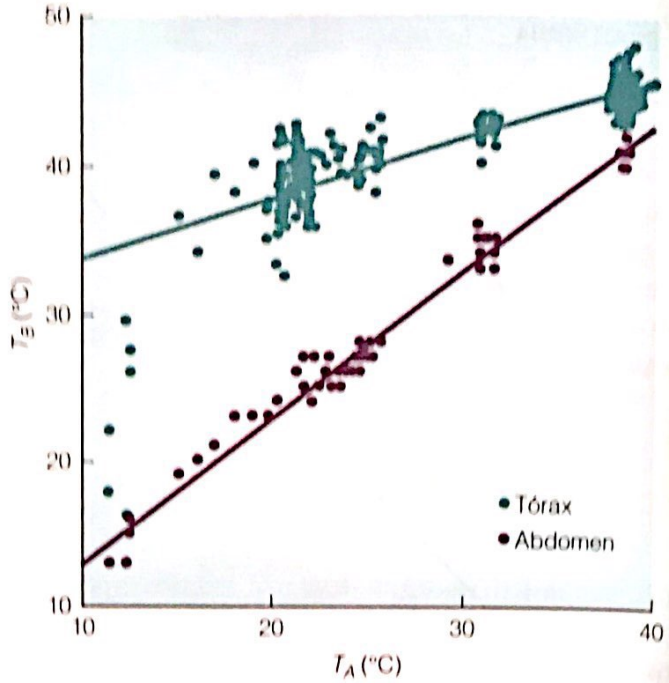


Figura 14.8. Insectos heterotérmicos.
Cuando vuelan, muchos insectos grandes son capaces de conservar el calor metabólico que surge cuando se activan los músculos de vuelo. Esto calienta el tórax mientras el resto del cuerpo permanece cerca de la temperatura ambiental, un ejemplo de la heterotermia regional. (*Fuente:* basado en Harrison *et al.*, 1996).

bólica y puede mejorar el rendimiento contráctil al nadar (*véase* el Capítulo 13). Los gradientes térmicos se producen en los cuerpos de muchos animales, aunque estos heterotermos regionales presentan mecanismos fisiológicos específicos para producir y conservar el calor de forma regional.

Si bien la mayoría de los insectos son ectotermos, algunas especies son heterotermos regionales, otras heterotermos temporales y algunas especies pueden ser ambos, en función del periodo del año. Los insectos voladores más grandes, como los abejorros, las polillas grandes y las cigarras, cuentan con un índice metabólico muy elevado en los músculos de vuelo. La temperatura torácica en un insecto volador grande puede incrementarse más de 10 °C, incluso cuando otras regiones del cuerpo mantienen una temperatura aproximada a la T_A. Curiosamente, estos animales también son capaces de modular la producción de calor. Con anterioridad al vuelo inician vías termogénicas que calientan el tórax. Cuando comienzan a volar, pueden modificar el intercambio de calor para mantener una temperatura torácica casi constante durante el vuelo, incluso cuando la T_A varía (Figura 14.8). Los insectos sociales utilizan la agrupación para controlar la temperatura de la colonia. Las abejas sobreviven a los fríos inviernos al formar grupos estrechamente unidos. Una abeja individual en la colonia está completamente caliente o fría dependiendo de su posición en el grupo, que actúa como el cuerpo de un animal heterotérmico regional. El calor del cuerpo "central" de la colonia se genera por medio de las abejas que se ubican cerca del centro del grupo, mientras que las abejas del exterior del grupo (las abejas de manto) actúan como aislantes.

La temperatura influye en los índices metabólicos de los endotermos y ectotermos

Las estrategias fisiológicas para hacer frente a las distintas temperaturas difieren entre ectotermos y endotermos. En el caso de los primeros, la modificación en la T_A altera la T_B y cambia de forma directa la velocidad de varios procesos biológicos. Por el contrario, los endotermos responden a las alteraciones en la T_A al inducir una respuesta reguladora a modo de compensación. A pesar de las diferencias, tanto endotermos como ectotermos se enfrentan a gastos y consecuencias fisiológicas cuando se producen modificaciones en las condiciones ambientales.

Los efectos de la temperatura pueden definirse en términos del impacto que ocasionan en las funciones animales. Por lo general los animales pasan la mayor parte de la vida entre un rango de temperatu-

Escaneado con CamScanner

ras que son óptimas para los procesos fisiológicos. La **zona termoneutra** de un endotermo homeotérmico en reposo es el rango de temperaturas ambientales en las que el índice metabólico es mínimo, considerado el metabolismo basal o BMR (Figura 14.9). Si las temperaturas se elevan a un punto denominado la **temperatura crítica superior** (UCT), el índice metabólico aumenta a medida que el animal induce una respuesta fisiológica a fin de evitar el calentamiento excesivo. Si la temperatura cae por debajo de la **temperatura crítica inferior** (LCT), el metabolismo se eleva para incrementar la producción de calor. En muchos animales la T_B puede calcularse a partir de la extrapolación de la línea que describe el índice metabólico a temperaturas inferiores a la LCT. Cuando se enfrentan con un desafío hipotérmico, los animales reducen la T_B a fin de mantener la homeostasis en el índice metabólico. Por lo general estas respuestas compensatorias en T_A elevadas o reducidas permiten que el animal mantenga una T_B constante, aunque con posterioridad a determinado punto el animal ya no es capaz de sostenerla.

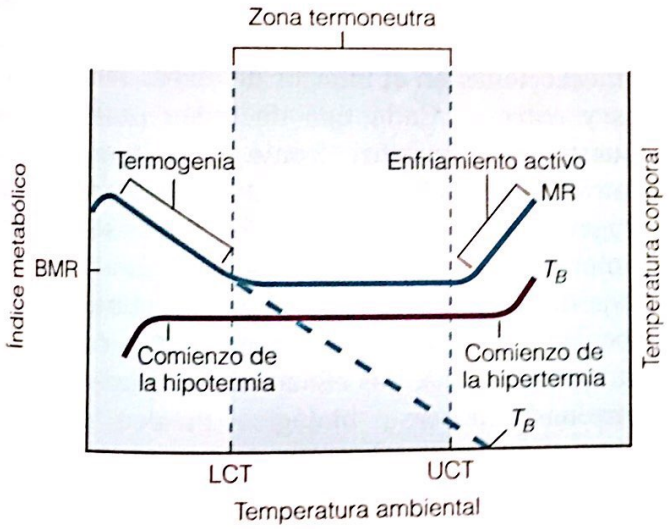


Figura 14.9. Zonas de efectos térmicos de un homeotermo en reposo.
Los endotermos homeotérmicos mantienen una temperatura corporal casi constante en un amplio rango de temperaturas ambientales (línea roja). Cuando las temperaturas ambientales caen por debajo de la temperatura crítica inferior (LCT), el animal debe aumentar el índice metabólico (MR) a fin de generar calor y así mantener la T_B constante. Al extender la línea que explica el índice metabólico por debajo de la LCT al eje X, se obtiene la temperatura corporal (T_B) como intersección. Por debajo de determinado punto, el animal ya no es capaz de mantener una temperatura central constante y se produce la hipotermia. Cuando la temperatura ambiental aumenta por encima de la temperatura crítica superior (UCT), el animal eleva el metabolismo para expulsar calor. Si las temperaturas son aún más altas, el animal ya no puede defender la temperatura corporal y comienza a sufrir la hipertermia.

El concepto de una zona termoneutra no se aplica en el caso de los animales que modifican la T_B, aunque incluso los ectotermos presentan rangos de valores de T_A (y T_B) en los que el crecimiento y la reproducción son óptimos. En bajas temperaturas, todos los procesos de desarrollo se vuelven más lentos debido a la reducida velocidad de reacciones metabólicas (Figura 14.10). Las altas temperaturas dañan moléculas, células y tejidos, lo que pone en peligro la salud del animal. Éstos buscan de forma activa la *temperatura preferida*, una T_A que se encuentra dentro del rango para el funcionamiento óptimo.

Los animales difieren en la capacidad de soportar modificaciones en la temperatura ambiental. Los animales **euritérmicos** poseen una zona termoneutra amplia y son capaces de tolerar un amplio rango de temperaturas. La carpa común, por ejemplo, en el verano logra sobrevivir a temperaturas de agua de hasta 40 °C, mientras que en el invierno soporta temperaturas de aproximadamente 0 °C. Los animales **estenotérmicos**, por otro lado, se limitan a un estrecho rango de temperaturas ambientales. Algunos sólo toleran temperaturas frías. Los peces antárticos se crían a −1,96 °C, aunque mueren de estrés térmico a temperaturas levemente superiores a 0 °C. Otros estenotermos sólo toleran las altas temperaturas. Cabe notar que es el rango de T_A y no de T_B el que se emplea para clasificar a los animales en euritérmi-

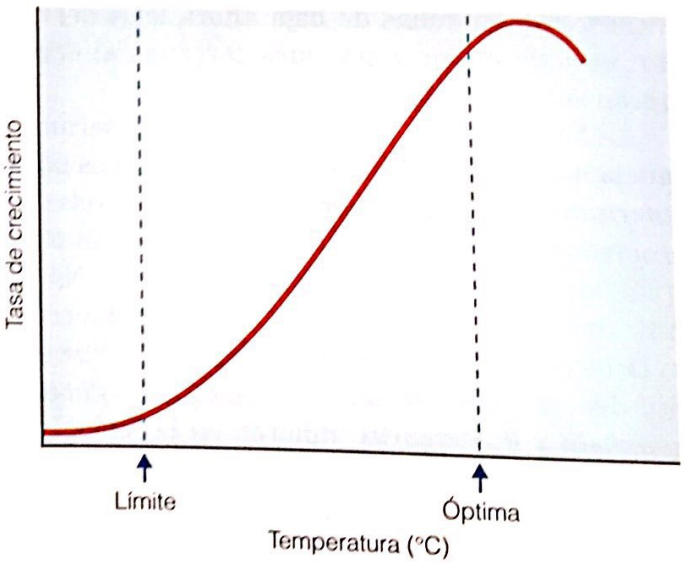


Figura 14.10. Temperatura y desarrollo.
La temperatura altera la velocidad de muchos procesos fisiológicos en los animales ectotérmicos. Por debajo de determinada temperatura límite, el desarrollo no es lo suficientemente rápido para que crezca el animal. La tasa de crecimiento se eleva de forma exponencial con la temperatura hasta cierto punto, tras el cual otros incrementos térmicos son perjudiciales.

Escaneado con CamScanner

cos o estenotérmicos. Los homeotermos endotérmicos mantienen temperaturas corporales entre rangos estrechos, aunque pueden ser euritermos o estenotermos dependiendo de la capacidad de soportar diferentes niveles de T_A.

Es posible observar las diferencias en la termotolerancia al comparar poblaciones o especies que han evolucionado en distintas latitudes o alturas. La capacidad de determinado animal para tolerar una T_A más reducida que la de su competidor le permite expandirse en un nicho ambiental más frío. Muchos animales estrechamente emparentados presentan claras diferencias con respecto a las preferencias térmicas que influyen en la distribución geográfica de los mismos. Los patrones latitudinales son frecuentes en las especies de peces tanto de agua salada como de agua dulce. Especies estrechamente emparentadas de barracudas, por ejemplo, habitan en latitudes específicas en la costa del Pacífico con promedios de T_A característicos. De norte a sur, una especie reemplaza a la otra de forma gradual a medida que la temperatura media del agua varía tan sólo entre 3 y 8 °C. Asimismo, se observan patrones latitudinales en los animales terrestres. Muchas especies de aves habitan en poblaciones de grandes y bajas alturas, cada una con especializaciones fisiológicas y diferencias morfológicas propias. El ambiente térmico que se produce de la combinación entre la latitud y la altura también determina el rango de muchos anfibios. Las ranas trepadoras andinas (*Hyla andina*) pueden encontrarse en zonas de baja altura lejos del ecuador, aunque en las zonas más cercanas al ecuador logran sobrevivir a mayores alturas.

La base genética de las diferencias en termotolerancia no siempre es clara. Con frecuencia es posible determinar los motivos por los cuales los niveles o las propiedades de determinada proteína varían en dos animales en relación con la temperatura. No obstante, la base que subyace a las complejas diferencias en la fisiología termal es más complicada. Por ejemplo, dos especies de hámster siberiano, *Phodopus campbelli* y *P. Sungorus*, difieren en la biología térmica desde el punto de vista de la morfología, el aislamiento, la conducta y la fisiología. Si bien son especies estrechamente emparentadas, el último antepasado que tuvieron en común fue hace más de dos millones de años. Una característica compleja como la densidad del pelaje depende de diversos genes, muchos tipos de células y redes de reguladores génicos. Además, si bien ambas especies pueden presentar muchas diferencias genéticas, sólo algunas influirían en la biología térmica.

Respuesta ante una temperatura corporal cambiante

Si bien muchos ectotermos y poiquilotermos habitan en ambientes térmicamente estables, como en las profundidades marinas, madrigueras subterráneas, selvas tropicales o el intestino de un homeotermo, otros deben enfrentarse a cambios frecuentes y notables en la T_B. Debido a los efectos de la temperatura en las funciones macromoleculares y el metabolismo, los ectotermos y poiquilotermos deben tolerar o compensar los efectos complejos, y muchas veces perjudiciales, de las temperaturas cambiantes.

Estructura macromolecular y metabolismo

De las cuatro clases de macromoléculas, sólo las proteínas y los lípidos se ven significativamente afectados por las temperaturas que superan el rango habitual. Las uniones débiles (fuerzas de van der Waals, enlaces de hidrógeno e interacciones hidrofóbicas) dominan las interacciones en el interior de dichas macromoléculas y entre sí. Cada tipo de unión presenta una respuesta característica frente a la temperatura. Mientras que a altas temperaturas los enlaces de hidrógeno y las fuerzas de van der Waals se rompen, las interacciones hidrofóbicas se estabilizan. Así, los efectos de la temperatura en las estructuras macromoleculares dependen de la importancia relativa de cada tipo de enlace. Los efectos de la temperatura en determinado proceso biológico pueden evaluarse mediante una *representación de Arrhenius* (*véase* la Caja 14.1). Los investigadores pueden utilizar este enfoque para estudiar cómo la temperatura influye en la estructura y función de las macromoléculas, reacciones enzimáticas y procesos complejos como el índice metabólico.

Los animales remodelan las membranas para mantener una fluidez casi constante

En el Capítulo 3 analizamos la estructura de las membranas celulares y la importancia de la fluidez de la membrana. Las fuerzas de van der Waals mantienen unidos los lípidos de la membrana. Si bien las interacciones entre los fosfolípidos son fuertes, la membrana debe contar con la fluidez necesaria como para permitir que las proteínas roten y se difundan

Escaneado con CamScanner

de forma lateral en la misma. Las bajas temperaturas hacen que los lípidos de la membrana se solidifiquen, lo que perjudica el movimiento proteico. Por el contrario, las elevadas temperaturas licuan la membrana, afectando a la integridad y reduciendo la eficacia como barrera de permeabilidad. Las células regulan el balance entre el estado *gel* sólido y el *sol* líquido.

La temperatura afecta a las membranas a través de la función proteica y la fluidez fosfolípidica. Es posible evaluar los efectos en la función proteica de las membranas por medio de análisis cinéticos. Por ejemplo, la Na^+/K^+ ATPasa interactúa con los lípidos de la membrana durante el proceso de transporte. La actividad del transportador puede medirse en una serie de diferentes temperaturas y luego representarse en relación con la temperatura. Los cambios en la fluidez de la membrana habitualmente producen un punto de interrupción en la representación de Arrhenius de la función proteica de la membrana, como se visualiza en la Caja 14.1.

La fluidez de la membrana se mide en membranas biológicas por medio de un material de contraste (difenil hexatrieno) que produce una modificación en las propiedades ópticas en relación con la libertad de transportarse por la membrana (Figura 14.11). Cuando se comparan las membranas de diferentes especies, cada una presenta una disminución en la fluidez (medida como modificaciones en las propiedades ópticas) cuando se enfría la membrana. Teniendo en cuenta las diferencias entre los nichos térmicos, este análisis indica que los animales producen membranas que cuentan con la misma fluidez a temperatura ambiente. Esta observación es análoga a la conservación de K_m que se detecta en las enzimas de animales que habitan diferentes nichos (*véase* el Capítulo 2). Se observa el mismo patrón cuando un animal se aclimata a diferentes temperaturas. Los animales ectotérmicos reducen los efectos nocivos de la temperatura al modificar la composición de las membranas. En este proceso, denominado **adaptación homeoviscosa**, las células remodelan las membranas a fin de conservar la fluidez. Tres mecanismos apuntan a los fosfolípidos (Figura 14.12), mientras que un cuarto mecanismo modifica el contenido de colesterol.

1. *Longitud de las cadenas de ácido graso.* Los fosfolípidos con cadenas cortas de ácidos grasos no pueden formar tantas interacciones con ácidos grasos adyacentes y, por lo tanto, son altamente móviles. La eficacia de haber acortado las cade-

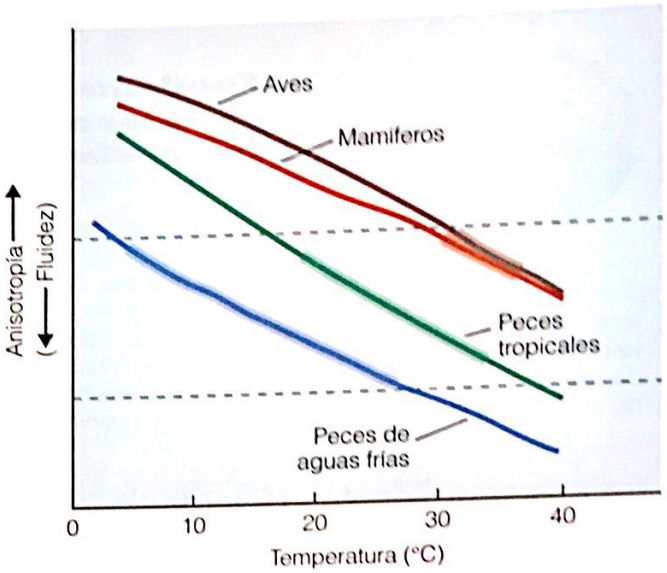


Figura 14.11. Fluidez de la membrana.
Las membranas se tratan con un colorante (difenil hexatrieno) con propiedades ópticas que se modifican en relación con la fluidez de la membrana. La anisotropía constituye una propiedad óptica que refleja la capacidad de un colorante para alterar la conducta de la luz polarizada plana. La anisotropía guarda una relación inversa con la fluidez: a temperaturas más cálidas, la disminución en la anisotropía refleja un aumento de la fluidez. Los animales que habitan diferentes entornos producen membranas que poseen una fluidez similar en el rango de temperaturas normal (se indica mediante la parte más gruesa de las líneas).

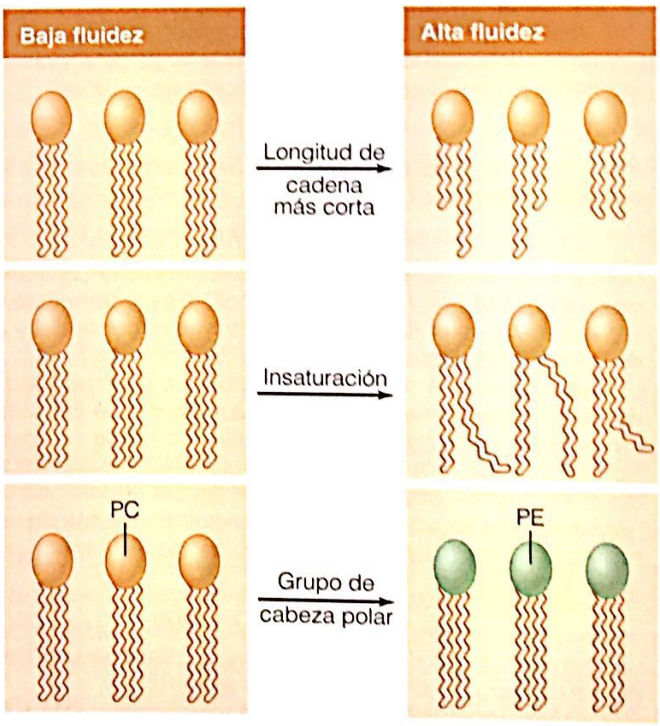


Figura 14.12. Las propiedades de los fosfolípidos y la fluidez de la membrana.
Las células modifican la fluidez de las membranas al alterar la composición de los fosfolípidos en éstas.

Escaneado con CamScanner

Caja 14.1 Fundamentos matemáticos
Evaluación de los efectos térmicos en los procesos fisiológicos mediante Q_{10} y las representaciones de Arrhenius

Para muchos procesos fisiológicos, un aumento de temperatura de 10 °C habitualmente duplica o triplica la velocidad del proceso. Podemos describir estos efectos de la temperatura en la velocidad de la reacción de forma matemática mediante el valor Q_{10}. El valor Q_{10} es en esencia la proporción entre las velocidades de reacción a dos temperaturas ajustadas a una diferencia de 10 °C entre sí. Se calcula de la siguiente manera:

$$Q_{10} = \frac{K_2}{K_1} \times \frac{10}{(T_2 - T_1)}$$

donde las velocidades de una reacción (K) se comparan en dos temperaturas (1 y 2). Así, si se observa una velocidad de 10 unidades/min (K_1) a 20 °C (T_1), y una velocidad de 20 unidades/min (K_2) a 30 °C (T_2), entonces

$$Q_{10} = \frac{20}{10} \times \frac{10}{(10)} = 2$$

El valor Q_{10} para un proceso es la mejor manera de expresar la influencia de la temperatura en las velocidades de reacción, aunque el mejor enfoque para estudiar el mecanismo de acción es mediante la **representación de Arrhenius**. A finales de 1800, el químico Svante Arrhenius propuso un enfoque matemático para analizar el impacto de la temperatura en los procesos macromoleculares. Hoy en día utilizamos este enfoque para estudiar procesos como las reacciones enzimáticas, la difusión de moléculas y las transiciones de fase de la membrana lipídica. La sensibilidad de determinada reacción con respecto a la temperatura refleja la energía de activación (E_A) del proceso. La ecuación de Arrhenius describe la relación entre la energía de activación, la temperatura y la velocidad del proceso en estudio:

$$k = Ae^{(-E_A/RT)}$$

Por lo general, la ecuación de Arrhenius se representa de la siguiente manera:

$$\ln(k) = \ln(A) - E_A/(RT)$$

donde k es un coeficiente de velocidad, R es la constante de gas (8,31447 × 10^{-3} kJ/K por mol), T es la temperatura (en kelvin), A es el denominado factor preexponencial y E_A es la energía de activación (kJ/mol).

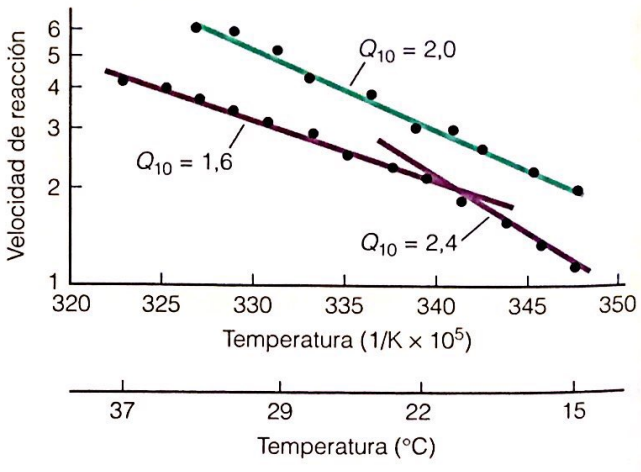
Supongamos, a modo de ejemplo, que un investigador desea estudiar cómo la temperatura influye en la velocidad de determinada reacción enzimática. Variaría la temperatura con respecto a un rango de velocidades enzimáticas de interés y de medición. Los datos obtenidos podrían representarse en un gráfico con ejes seleccionados de una representación previa de la ecuación de Arrhenius que genera una función lineal ($y = mx + b$):

$$\ln(k) = -E_A/R \times (1/T) + \ln(A)$$

La representación de $\ln(k)$ frente a $1/T$ obtiene una pendiente de $-E_A/R$ y una intersección de $\ln(A)$.

La figura adjunta ilustra dos resultados potenciales de una representación de Arrhenius. La línea verde muestra la situación más habitual, donde los datos caen en una línea recta. La pendiente de la línea refleja la energía de activación de la reacción. Las líneas púrpura representan otro resultado potencial de un análisis de Arrhenius, en el que la relación entre la temperatura y la velocidad de reacción no se describe mediante una sola línea. En su lugar, una línea acomoda los datos a bajas temperaturas, mientras que otra representa los de altas temperaturas. El punto en el que se cruzan las líneas se denomina *punto de interrupción*. Dado que la pendiente difiere entre ambas líneas, es posible deducir que las diferentes energías de activación dominan la reacción en cada rango de temperatura. En muchos casos esto se debe a una transición mecanicista de un estado a otro. Si el proceso en estudio es la fluidez de la membrana, por ejemplo, el punto de interrupción reflejaría la transición de una fase sol a una gel. Si el proceso fuera una reacción enzimática, el punto de interrupción ocurriría en una temperatura en la que se rompe una unión crítica, que convierte la enzima de un catalizador eficaz a uno menos eficaz o incluso una enzima desnaturalizada.

La versatilidad de la representación de Arrhenius permite a los investigadores describir la conducta térmica de cualquier proceso simple o complejo. No obstante, los motivos por los cuales se producen determinadas relaciones en particular son más difíciles de comprobar en los sistemas complejos. Los efectos térmicos en las membranas suelen ser difíciles de evaluar debido a la amplia heterogeneidad de la membrana. Las balsas lipídicas, por ejemplo, son regiones ricas en colesterol de la membrana celular que con frecuencia acumulan diferentes fosfolípidos. La temperatura ejerce un efecto distinto en la fluidez de estas regiones en comparación con la fase global de la membrana. Del mismo modo, muchas proteínas integrales de la membrana acumulan diferentes tipos de lípido. A modo de ejemplo, la enzima mitocondrial citocromo oxidasa une moléculas cardiolipinas en la membrana mitocondrial interna. Las modificaciones en la fase global de la membrana no necesariamente reflejan cambios en la membrana lipídica que está en contacto directo con las proteínas de interés. Incluso procesos más complejos como el índice metabólico son en realidad la suma de varios procesos simples, cada uno de los cuales cuenta con su propia sensibilidad y ecuación de Arrhenius únicas.



Escaneado con CamScanner

nas depende de la posición del ácido graso en el fosfolípido. Debido a la estructura tridimensional de un fosfoglicérido, una cadena de ácido graso corta en posición 1 realiza un aporte más importante en lo que respecta al aumento de la fluidez que ese mismo ácido graso en posición 2.

2. *Saturación*. Las uniones dobles crean una curva en la cadena de ácido graso que evita la formación de enlaces efectivos con otros ácidos grasos. Con una menor cantidad de uniones entre las cadenas de ácido graso, el ácido esteárico puro (C18:0) se licua sólo a temperaturas superiores a los 69 °C, mientras que el ácido oleico (C18:1) lo hace a 12 °C. La posición de la unión doble también es crítica; una unión doble cerca del punto medio de la cadena de ácido graso (como es el caso del ácido oleico) es más eficaz que una en el extremo de la cadena.

3. *Clases de fosfolípidos*. La diferencia en la forma de los grupos de la cabeza polar modifica la capacidad de los fosfolípidos de interactuar en la superficie de la membrana. La fosfatidilcolina (PC) se presenta con mayor frecuencia en las membranas de células aclimatadas al calor, mientras que la fosfatidiletanolamina (PE) es más habitual en las aclimatadas al frío. La proporción de PC a PE disminuye en la aclimatación y adaptación al frío.

4. *Contenido de colesterol*. Una doble capa de fosfolípido cuenta con mayor fluidez a altas temperaturas, mientras que en temperaturas reducidas es en su mayor parte sólida. El colesterol agregado a la capa doble de fosfolípido no afecta en gran medida la fluidez. Si la misma membrana se enfría, el colesterol tiende a evitar que se solidifique. En otras palabras, el colesterol hace que una membrana sea más fluida cuando las condiciones externas fomentan la transición a una fase gel.

Las células utilizan dos vías para alterar la composición de la membrana en respuesta a la temperatura: la modificación *in situ* y la síntesis *de novo*. Ambas vías requieren células para cambiar las propiedades de los ácidos grasos en la reserva de ácidos grasos mediante grupos de enzimas que alargan, acortan, saturan y desaturan los ácidos grasos. Dado que estas enzimas comienzan con los ácidos grasos derivados de la alimentación, la naturaleza de ésta también afecta al perfil de los ácidos grasos en la membrana.

Las enzimas modifican la estructura de los fosfolípidos individuales de forma directa en la membrana (Figura 14.13). En primer lugar, la fosfolipasa A elimina una cadena acil de los fosfolípidos de la membrana para formar un lisofosfolípido. A continuación, la lisofosfolípido aciltransferasa utiliza un ácido graso más adecuado (en forma de acil graso-CoA) para reconstruir el fosfolípido.

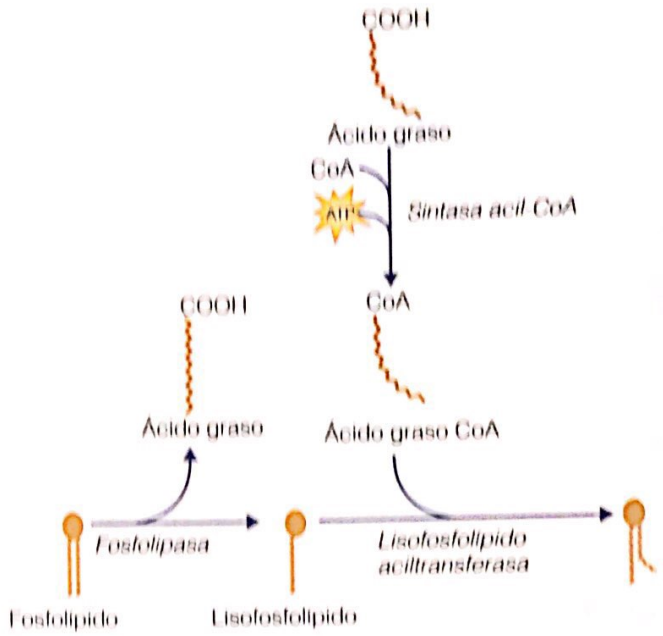


Figura 14.13. Remodelación de los fosfolípidos.
Las células pueden remodelar los fosfolípidos directamente en las membranas al eliminar un ácido graso. Los fosfolípidos se reconstruyen con la lisofosfolípido aciltransferasa, que se une a otro ácido graso producido por la célula. El ácido graso debe activarse primero por medio de la esterificación de la coenzima A.

Por lo general, las membranas se remodelan por medio de la endocitosis y exocitosis (*véase* la Figura 14.14). La membrana anterior se elimina mediante endocitosis. Se sintetizan *de novo* los fosfolípidos en el retículo endoplasmático y luego se agrupan en vesículas que se fusionan con las membranas celulares.

La temperatura modifica la cinética enzimática

La temperatura influye en la estructura y función proteica de varias maneras. Las modificaciones en temperatura alteran la cantidad de uniones que se forman entre las moléculas y en el interior de ellas. Incluso cambios menores en la estructura proteica pueden provocar efectos considerables en la función proteica. En el caso de las enzimas, por ejemplo, estos efectos estructurales se manifiestan como modificaciones en las propiedades catalíticas. En primer lugar, los cambios en las uniones débiles pueden alterar la estructura tridimensional de la enzima. Por ejemplo, las temperaturas cálidas pueden romper las uniones

Escaneado con CamScanner

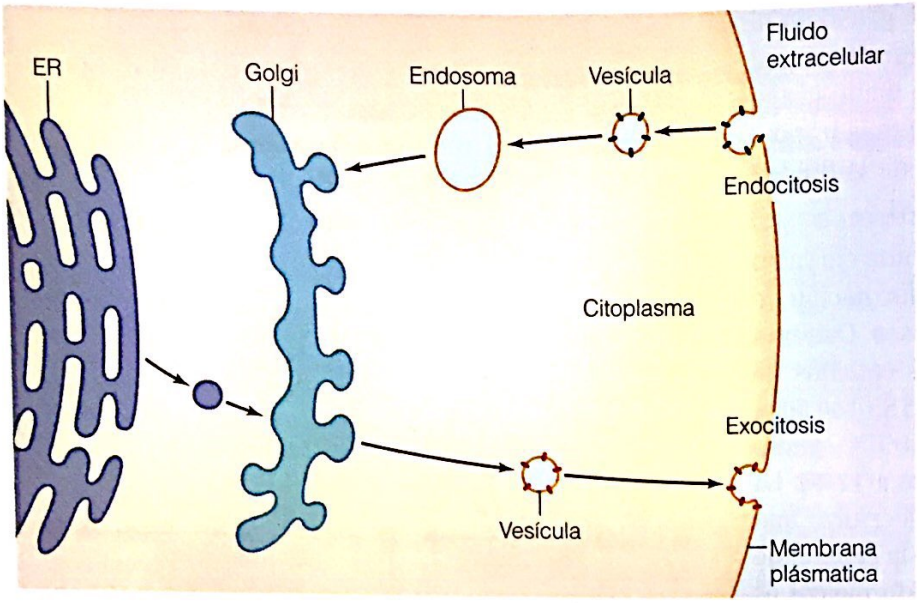


Figura 14.14. Remodelación de la membrana.
Las membranas celulares se remodelan constantemente mediante la endocitosis y la exocitosis. Cuando disminuye la temperatura, la célula produce vesículas que poseen fosfolípidos con ácidos grasos más cortos y menos saturados que los de la membrana celular. Con el transcurso del tiempo, los ciclos de endocitosis y exocitosis eliminan los fosfolípidos no deseados y los reemplazan con unos más deseados.

necesarias para plegar la proteína y formar el sitio activo. En segundo lugar, la temperatura puede alterar el estado de ionización de los aminoácidos críticos en el sitio activo. Por ejemplo, el aminoácido histadina resulta esencial para varios sitios activos y las modificaciones en el estado de protonación del mismo pueden alterar la afinidad enzimática en el sustrato. Cualquier aumento o disminución en K_m puede ser perjudicial. En tercer lugar, la temperatura puede alterar la capacidad enzimática de sobrellevar los cambios estructurales necesarios para la catálisis. Las enzimas deben contar con la rigidez requerida para mantener la conformación adecuada, aunque también deben ser lo suficientemente flexibles para sobrellevar modificaciones en la conformación durante la catálisis. Así, la temperatura puede afectar a la cinética enzimática a través de los efectos que provoca en la velocidad máxima (V_{max}) o la afinidad en los sustratos (K_m), los activadores alostéricos (K_a) y los inhibidores (K_i). Cuando los animales experimentan una modificación en la T_B, pueden tolerar los efectos producidos en la cinética enzimática o alterar la regulación metabólica como compensación.

Las reacciones bioquímicas se aceleran y se reducen a altas y bajas temperaturas, respectivamente. Recordemos del Capítulo 2 que la velocidad de determinada reacción química depende de la proporción de moléculas en el sistema con una energía igual o mayor que la energía de activación (E_A). A medida que se incrementa la temperatura, la energía cinética media de los sustratos aumenta y una mayor proporción de moléculas cuenta con la energía suficiente para convertirse en productos, lo que ocasiona la aceleración de la velocidad enzimática (*véase* la Figura 2.42b). Para la mayoría de las enzimas que funcionan entre un rango de temperaturas pertinentes desde el punto de vista biológico, un aumento de 10 °C duplica o triplica la velocidad de reacción. Cabe recordar de la Caja 14.1 que esto implica un valor Q_{10} de entre 2 y 3. Este valor puede calcularse no sólo para reacciones simples como un paso enzimático, sino también para procesos complejos como el índice metabólico.

Consideremos cómo la temperatura influye en la V_{max} de la lactato deshidrogenasa (LDH) en el músculo de un lagarto del desierto a medida que experimenta las transiciones diarias en la T_B. En el transcurso de un solo día, la cantidad total de moléculas enzimáticas de LDH no se modifica de forma notable, aunque la actividad catalítica se altera con la temperatura. La actividad máxima de la LDH (V_{max}) habitualmente se duplica cuando la temperatura aumenta 10 °C (es decir, el Q_{10} correspondiente equivale a 2). Comencemos a una T_B de 40 °C y supongamos que el músculo del lagarto cuenta con 400 unidades de LDH por gramo de tejido: una actividad catalítica suficiente para convertir un máximo de 400 µmoles de piruvato en lactato por minuto. Cuando $Q_{10} = 2$, una caída en la temperatura de 40 °C a 30 °C hace que las enzimas de LDH funcionen a sólo la mitad de la velocidad (V_{max} = 200 U/g). Del mismo modo, a 20 °C la V_{max} de la LDH es de 100 U/g y a 10 °C sólo de 50 U/g. En el transcurso de un solo día, del calor del mediodía a la fresca tarde, es posible que el lagarto de desierto deba enfrentarse a modificaciones de hasta ocho veces en la actividad de V_{max} de la LDH como resultado de los cambios en la T_B.

Resulta sencillo imaginar cómo una reducción de hasta ocho veces en la capacidad de LDH puede perjudicar gravemente la capacidad para producir ATP mediante la glicólisis. ¿De qué modo sobrellevan los animales las reducciones tan drásticas en la velocidad de las reacciones enzimáticas? La respuesta más simple es que la velocidad de síntesis de ATP disminuye

Escaneado con CamScanner

de forma paralela con la velocidad de utilización de ATP, donde cada uno de los pasos presenta un Q_{10} que varía entre 2 y 3. En otras palabras, el animal es capaz de tolerar bajas velocidades de producción de ATP muscular debido a que se vuelve más lento y, por tanto, necesita menos ATP para la actividad muscular. Sin embargo, es importante recordar que un $Q_{10} = 2$ es bastante diferente a un $Q_{10} = 3$. Si una caída de 10 °C en la temperatura hiciera que el suministro de ATP disminuyera tres veces, mientras que la demanda de ATP se redujera sólo dos veces, los tejidos carecerían de ATP en cuestión de segundos o minutos. Existen numerosas capas de regulación metabólica impuestas sobre los efectos de Q_{10} que aseguran que el metabolismo energético permanezca en homeostasis. Si determinada enzima resulta más sensible a la temperatura que otras enzimas de la vía, la célula cuenta con varias opciones para incrementar el flujo mediante ese paso. Por ejemplo, puede aumentar la concentración en el sustrato o estimular la enzima mediante reguladores alostéricos.

La evolución puede ocasionar modificaciones en la cinética enzimática

Cuando los animales se exponen a temperaturas no óptimas durante varias generaciones, existe la posibilidad de que se produzcan modificaciones evolutivas en los genes que codifican las enzimas. Tomemos nuevamente el ejemplo de la LDH a fin de analizar ejemplos de modificaciones evolutivas que produzcan diferencias en la cinética y la síntesis enzimática.

Las mutaciones pueden conducir a cambios estructurales en la enzima que producen diferencias favorables en la cinética enzimática. Como se estudió en el Capítulo 2, la disminución de temperatura aumenta la afinidad de la LDH con respecto al piruvato en el sustrato (*véase* la Figura 2.43). La evolución ha mejorado las propiedades enzimáticas de tal modo que las sutiles diferencias estructurales permiten que cada especie cuente con una K_m similar en la respectiva T_A normal. Esta estrategia, denominada *conservación de* K_m, se observa habitualmente cuando comparamos los efectos de la temperatura en la cinética enzimática de diferentes animales.

Por otro lado, la evolución puede ocasionar mutaciones en el activador de determinada enzima, lo que produce una modificación en el nivel de expresión genética en una enzima que de otro modo no presentaría alteraciones. Los peces ciprinodóntidos habitan la costa este de América del Norte desde Newfouldland a Florida. En la población como grupo se observan diferentes alelos del gen LDH-B: un alelo predomina en las poblaciones del norte, mientras que otro aparece con mayor frecuencia en el sur. Las poblaciones intermedias cuentan con ambos alelos. Estos alelos presentan diferencias en cuanto a las propiedades enzimáticas y el nivel de expresión genética. El alelo del norte se expresa en niveles que duplican el del sur debido a mutaciones en el activador. Los peces del norte producen una mayor cantidad de moléculas enzimáticas LDH, que compensa los efectos debilitantes de la temperatura en la actividad enzimática que se producirían como resultado del hecho de habitar aguas más frías.

Los ectotermos pueden remodelar los tejidos en respuesta a modificaciones a largo plazo en la temperatura

Muchos animales ectotérmicos remodelan el aparato celular a fin de mitigar los efectos de las variaciones en la T_B. En los laboratorios, donde el investigador modifica solamente la T_A, este proceso de remodelación se denomina *aclimatación térmica*. En el entorno natural, las variaciones estacionales en la temperatura vienen acompañadas de otros cambios ambientales y la respuesta del animal a las modificaciones estacionales complejas se conoce como *aclimatización*. En el invierno los fotoperiodos se vuelven más cortos, el alimento escasea y los niveles de oxígeno se alteran. La complejidad de estos cambios estacionales en el entorno dificulta el vínculo entre la remodelación y la temperatura. Por un lado, no es posible determinar con exactitud el factor de activación del proceso remodelador: ¿se trata del cambio iniciado por las modificaciones en la temperatura o por algún otro factor como el fotoperiodo? Por otro lado, no siempre resulta claro si la remodelación en sí se realiza para compensar específicamente las variaciones en la temperatura.

En la remodelación dependiente de la temperatura participan combinaciones de estrategias cuantitativas y cualitativas. En el Capítulo 13 estudiamos cómo los ectotermos remodelan los músculos en respuesta a la temperatura. Las bajas temperaturas pueden aumentar la cantidad de mitocondrias en el músculo o activar el crecimiento hipertrófico del corazón. Éste constituye un ejemplo de una estrategia *cuantitativa*: simplemente se trata de una mayor cantidad de aparatos. Los músculos también pueden modificar los tipos de proteínas que utilizan para formar el aparato contráctil. Por ejemplo, los animales expresan diferentes isomorfos de miosina en invierno y en verano: ejemplo de una estrategia *cualitativa*.

Escaneado con CamScanner

Resulta sorprendente que se conozca poco de las hormonas y las vías de señalización que hacen que un ectotermo remodele los tejidos durante la aclimatación y la aclimatización (*véase* la Caja 14.2). Las neuronas que perciben el frío y el calor son importantes para detectar la temperatura, aunque los vínculos con la expresión genética se desconocen. En algunos casos, las modificaciones estacionales en la fisiología que mitigan los efectos de la temperatura se activan por los cambios que se producen en el fotoperiodo. En el Capítulo 7 estudiamos la relevancia de las diferentes vías de señalización de fotoperiodo que actúan mediante el hipotálamo y las glándulas pineales.

La vida en las altas y bajas temperaturas corporales

Los animales que son capaces de tolerar temperaturas extremas pueden invadir y colonizar nichos que se encuentran subexplotados por los competidores. Los animales ectotérmicos expuestos a desafíos térmicos deben contar con mecanismos que permitan mitigar los efectos de la temperatura en la estructura macromolecular y el metabolismo. Por el contrario, los animales endotérmicos soportan extremos térmicos mediante complejas vías reguladoras a fin de mantener una T_B constante. La existencia de éstos en condiciones extremas constituye una clara indicación de su capacidad fisiológica de resistir los efectos de la T_A.

Algunas enzimas presentan una adaptación al frío

Anteriormente analizamos de qué modo las sutiles diferencias en la T_A pueden conducir a modificaciones evolutivas en la estructura enzimática y expresión genética. No obstante, la necesidad de cambios estructurales enzimáticos es mucho más pronunciada en los extremos térmicos, particularmente en las temperaturas bajo cero que se encuentran en los mares polares. Los *psicotrofos* son organismos que se crían en el frío extremo, en contraste con los *mesotrofos* que habitan en temperaturas más moderadas. Los psicotrofos animales, incluidos los invertebrados y peces polares, permanecen activos incluso con temperaturas corporales cercanas al punto de congelamiento. Muchos organismos psicotrofos poseen proteínas adaptadas al frío que funcionan óptimamente en temperaturas muy bajas. Si bien estas enzimas son más estables en el frío, se inactivan con rapidez al enfrentarse con temperaturas un poco más elevadas.

Las diferencias catalíticas y estructurales entre las enzimas de los psicotrofos y mesotrofos pueden deberse a las uniones débiles que estabilizan la estructura enzimática. Las enzimas sobrellevan marcadas modificaciones en la forma tridimensional durante el ciclo catalítico, lo que se conoce como *respiración* proteica. Durante estas transiciones, al plegarse las uniones débiles se rompen y se forman. Cuando disminuye la temperatura, la mayoría de estas uniones débiles se fortalecen, estabilizando la proteína de tal manera que ocupa un menor volumen. En esta conformación le resulta mucho más difícil respirar a la proteína y, como consecuencia, las enzimas en el frío son menos eficaces. La enzima psicotrofa presenta menos uniones débiles que estabilicen la estructura, por lo que ocupa un volumen mayor y respira más fácilmente durante la catálisis. La estabilidad reducida le permite funcionar mejor en el frío, aunque la vuelve vulnerable al desdoblamiento dependiente de la temperatura. En comparación con las enzimas mesotrofas, las enzimas adaptadas al frío son enzimas mucho más eficaces en temperaturas reducidas, aunque resultan inferiores cuando se encuentran en temperaturas elevadas.

También se observan mutaciones únicas de pérdida de funciones en los animales polares. Tal como se estudió en el Capítulo 10, muchos peces antárticos han perdido la capacidad de formar proteínas de unión con oxígeno, tales como la hemoglobina y la mioglobina. Estos peces logran sobrevivir sin mioglobina debido a que presentan índices metabólicos bajos y las aguas polares circundantes son ricas en oxígeno.

Existen varios ejemplos de adaptaciones térmicas de determinados genes en los animales polares. No obstante, resulta más polémica la cuestión de si éstos cuentan con una organización metabólica marcadamente diferente como resultado de la evolución en el frío extremo. Los primeros estudios indicaban que los animales polares tenían un índice metabólico mucho más elevado que el de los animales templados, medido en temperaturas cercanas a 0 °C. Estas observaciones se utilizaron para sustentar una teoría que se conoció como la *adaptación metabólica al frío*. Se propuso que los miles de años que transcurrieron en el frío extremo los condujo a realizar modificaciones evolutivas que les suministraron la capacidad de elevar el índice metabólico. Incluso tras años de estudios aún no está claro si la adaptación metabólica al frío constituye un fenómeno real. Los primeros estudios se basaron en las comparaciones entre la carpa dorada y el bacalao ártico. Ahora que se han analizado una cantidad

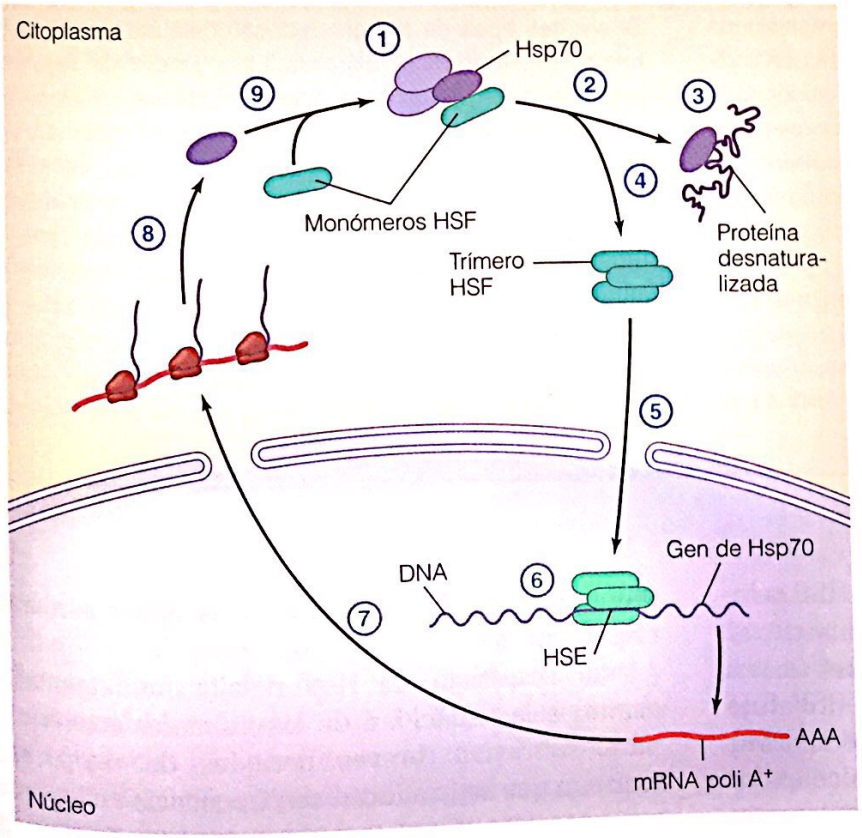
Escaneado con CamScanner

mayor de especies, parece menos probable que la adaptación metabólica al frío se produzca como un fenómeno general. De todos modos, muchos estudios han señalado diferencias evolutivas y peculiaridades fisiológicas en algunos animales polares.

Las proteínas del estrés se inducen en los extremos térmicos

Muchas proteínas están mejor acondicionadas para funcionar entre estrechos rangos de temperatura que abarcan el periodo biológico del animal. Durante la modificación estructural habitual que se produce cuando respira una proteína, ésta se vuelve vulnerable a más cambios en la estructura. En ocasiones, la proteína puede desplegarse o plegarse erróneamente en una conformación no funcional. Esta proteína desnaturalizada debe repararse o eliminarse de la célula antes de que perjudique las demás funciones celulares. La desnaturalización es un proceso normal y las células son capaces de detectar y eliminan las proteínas desnaturalizadas por medio de vías de control de calidad de proteínas. Estas vías funcionan durante toda la vida de una célula, aunque se vuelven aún más imprescindibles durante los periodos de estrés térmico, cuando las proteínas desnaturalizadas pueden acumularse y matar a la célula.

Cabe recordar del Capítulo 2 que las proteínas de choque térmico (Hsp) son las chaperonas moleculares que emplean la energía de ATP para catalizar el pliegue proteico con posterioridad a la traducción (*véase* la Figura 2.31). Las chaperonas también vuelven a plegar las proteínas que se desnaturalizaron como resultado del estrés térmico. Muchas células expuestas a temperaturas extremas se deben enfrentar con una "respuesta al choque térmico", que ocasiona un aumento notable en los niveles de proteínas específicas que ayudan a reparar las proteínas dañadas. Durante un choque térmico, la célula incrementa rápidamente la síntesis de varios Hsp críticos. Asimismo, la célula puede interrumpir la transcripción y traducción de otros genes, liberando de este modo recursos biosintéticos para la síntesis de Hsp. Estimula la formación de genes de Hsp al activar un factor de choque térmico (HSF), factor de trascripción que se une a los elementos de choque térmico en los activadores de genes para las proteínas de choque térmico. Si bien se desconoce aún el mecanismo exacto de activación del HSF, se cree que la señal involucra proteínas dañadas (Figura 14.15). Ante la



1. El complejo de HSF y Hsp en condiciones sin estrés.
2. El estrés térmico hace que el complejo se disocie.
3. El Hsp70 se une a proteínas desnaturalizadas.
4. Los monómeros de HSF se enlazan formando trímeros.
5. Los trímeros se transportan al núcleo y se unen con el activador de genes con el elemento de choque térmico (HSE).
6. Aumenta la transcripción Genética de Hsp70.
7. El mRNA poli A^+ se expone al citoplasma.
8. El mRNA poli A^+ se traduce para formar más Hsp70.
9. El aumento en los niveles de Hsp70 permite que el complejo se vuelva a formar, interrumpiendo la activación transcripcional.

Figura 14.15. Respuesta al choque térmico.

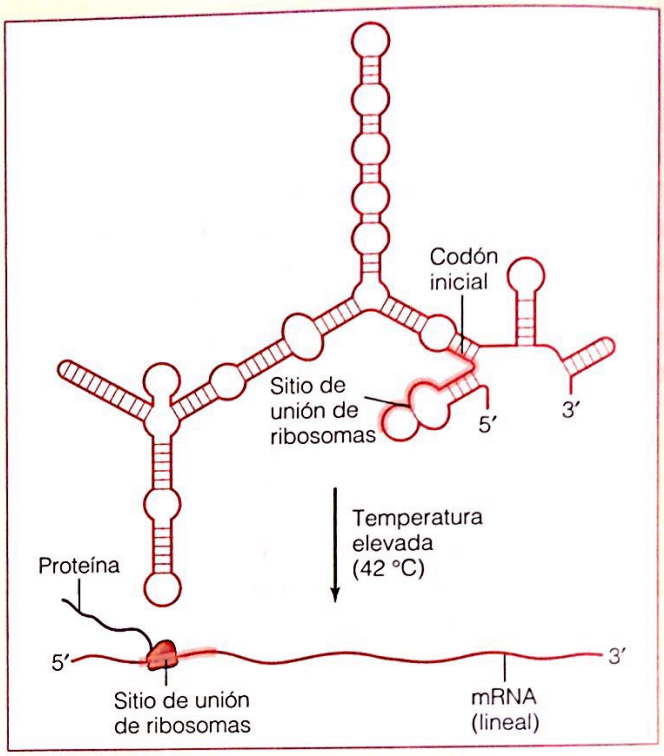
Escaneado con CamScanner

Caja 14.2 Genética y genómica
Percepción de temperatura y remodelación adaptativa

Todos los organismos, desde simples procariotas hasta complejos eucariotas, tienen la necesidad de percibir y responder a la temperatura, que puede ocasionar modificaciones en la conducta, la actividad enzimática, la composición de la membrana y la expresión genética. Los *termómetros moleculares* son moléculas que alteran la estructura en respuesta a la temperatura, activando cascadas de señales que afectan a varios objetivos, incluyendo reguladores de la expresión genética. Debido a que la temperatura afecta a la estructura macromolecular y que la mayoría de los organismos poseen macromoléculas similares, es probable que muchos de los principios de la percepción de temperatura en otros organismos modelo puedan aplicarse a los animales también.

La vía de transducción de señales de percepción térmica más simple es la que se produce en las bacterias. Al igual que un animal ectotérmico, las bacterias de vida libre deben contar con la capacidad de sobrevivir breves periodos de temperaturas casi mortales. Para las bacterias patógenas, la temperatura también es la clave de haber encontrado un huésped de sangre caliente. Un mecanismo importante por el cual las bacterias detectan y responden a la temperatura es mediante los efectos en la estructura secundaria del RNA. El mRNA para el factor de transcripción σ^{32} se produce de dos formas dependiendo de la temperatura: a una temperatura baja (30 °C) el mRNA se pliega formando una estructura que oculta una región reguladora crítica que codifica el sitio de unión de ribosomas y el codón iniciador de la traducción (*véase* la figura). En esta configuración plegada, el ARNm no puede traducirse. No obstante, un aumento en la temperatura a 42 °C rompe las uniones de hidrógeno, lo que hace que el mRNA se despliegue formando una sola línea y se vuelva disponible para la traducción. Al traducirse, la proteína activa una serie de genes que codifican otras proteínas críticas para sobrevivir a alta temperatura.

Como parte de la *adaptación homeoviscosa,* muchos organismos ectotérmicos aumentan el nivel de ácidos grasos no saturados en las células y membranas ante el frío. Diferentes tipos de acil graso-desaturasa introducen uniones dobles en los ácidos grasos. La activación de desaturasas, que depende de la temperatura, se ha estudiado en varios sistemas modelo para identificar los vínculos entre la temperatura y la señalización celular. En la mayoría de los casos, el sensor de temperatura para la activación de desaturasas es la membrana lipídica. En el protista *Tetrahymena,* la desaturasa de ácido graso se relaciona con la membrana celular. Frente a temperaturas elevadas, la enzima se sumerge en la capa doble de fluido lipídico, ocultando el sitio de unión en el sustrato de la enzima. Cuando la temperatura disminuye, la membrana se vuelve menos



ausencia de estrés térmico, la mayoría del HSF celular se une al Hsp70 como monómeros inactivos. Cuando se estresa la célula, las chàperonas se ven atraídas por las proteínas y abandonan el HSF. Una vez liberado, éste forma luego trímeros, que a su vez se enlazan con el elemento de choque térmico en los genes Hsp, activándolos. Cuando se reparan las proteínas dañadas, el Hsp70 se libera para unirse a monómeros HSF e invertir así la activación transcripcional.

La respuesta de Hsp resulta fundamental en cuanto a la capacidad de los animales ectotérmicos para sobrevivir breves periodos de temperatura extrema que se producen con frecuencia en los entornos naturales. En el caso de la mayoría de las especies, la respuesta de Hsp se induce en temperaturas a

Escaneado con CamScanner

fluida y la proteína se expulsa de la capa doble, revelando el sitio de unión mencionado. Una vez activa, la desaturasa comienza a introducir uniones dobles en ácidos grasos no saturados del citoplasma. Dichos ácidos grasos se emplean para sintetizar fosfolípidos, que a su vez se incorporan en la membrana, aumentando de este modo la fluidez, un paso crítico en la adaptación homeoviscosa. Las bacterias y los hongos también activan los genes de desaturasa en respuesta al frío, aunque los efectos abarcan una activación transcripcional de síntesis de desaturasas en lugar de la activación de enzimas de desaturasa existentes. Estas vías de señalización involucran un sistema de dos componentes: una proteína detecta modificaciones en la fluidez de la membrana y luego altera la actividad de otra proteína que actúa como el activador transcripcional para el gen de desaturasa.

Las modificaciones en la membrana también forman parte del sistema de percepción de temperatura en las plantas. La *Arabidopsis* es una planta de zonas templadas que presenta una respuesta de aclimatación ante el frío. Transcurridos tan sólo unos 15 minutos de exposición al frío, se producen una serie de cambios que alteran varios aspectos de la fisiología de la planta. En primer lugar, se observan rápidas modificaciones en el citoesqueleto, incluida una alteración en la estructura microtubular y una reducción en el torrente citoplasmático. A continuación se produce un cambio en el patrón de variación de los niveles citoplasmáticos de Ca^{2+}. Estos patrones, también denominados *firmas de* Ca^{2+}, se caracterizan por la amplitud de los picos y la frecuencia de las oscilaciones de Ca^{2+}. Los motivos por los cuales se produce la alteración en los niveles de Ca^{2+} son complejos. Los cambios inducidos por el frío en la rigidez de la membrana pueden modificar la permeabilidad iónica pasiva. Dado que la membrana se fija al citoesqueleto, las modificaciones en la membrana pueden ocasionar un estrés mecánico que los canales de Ca^{2+} mecanosensibles pueden interpretar. Además, estos canales son sensibles a los ligandos reguladores tales como el IP_3. Las complejas firmas de Ca^{2+} activan las proteincinasas sensibles al Ca^{2+} que fosforilan muchas proteínas que regulan la actividad de proteínas existentes, incluidos los reguladores transcripcionales que controlan la expresión genética.

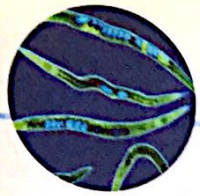
Muchos aspectos de la respuesta a la temperatura son comunes a todos los organismos. Cada uno monta una respuesta al choque térmico frente a temperaturas casi mortales y remodela las membranas celulares en respuesta a la aclimatación térmica. No obstante, se desconoce si los organismos logran estas respuestas fisiológicas utilizando las mismas vías reguladoras. Los organismos simples, como los procariotas y protistas, dependen de sistemas de señalización sencillos para responder ante la temperatura. Si bien es posible que dichos sistemas desempeñen algún papel en los animales, la mayor parte del control de las respuestas térmicas probablemente recaiga en las hormonas y neurotransmisores. Al igual que en las plantas, los canales sensibles a la temperatura son importantes termómetros moleculares en los animales. Este hecho se ha visto reflejado claramente en las neuronas termosensibles, aunque también puede ser importante en otros tejidos. Asimismo, los animales tienen el privilegio de contar con hormonas que coordinan las respuestas en diferentes tejidos. No obstante, aún se desconoce si la estimulación de desaturasas en los animales fríos se produce directamente en respuesta a los efectos de la temperatura en las células o se activa de forma secundaria por las hormonas.

Referencias

- Knight, M. R. 2002. Signal transduction leading to low-temperature tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences* 357: 871–875.
- Storz, G. 1999. An RNA thermometer. *Genes and Development* 13: 633–636.

tan sólo unos pocos grados por encima del rango térmico habitual. Este poderoso proceso de protección es crítico para la evolución de la sensibilidad térmica y rangos térmicos (*véase* la Caja 14.3). Curiosamente, algunas especies han perdido la capacidad de montar una respuesta al choque térmico. Los peces antárticos han habitado temperaturas de −1,96 °C durante miles de años. En determinado punto las especies experimentaron modificaciones genéticas que perjudicaron la capacidad de producir una respuesta al choque térmico. Dado que las aguas antárticas permanecen a temperaturas constantes, estas mutaciones no han presentado consecuencias nocivas para los animales, aunque si se los extrajera del entorno natural sucumbirían rápidamente ante temperaturas de tan sólo unos pocos grados por encima de 0 °C.

Escaneado con CamScanner



Caja 14.3 Sistemas de métodos y modelos
Proteínas de choque térmico en las *Drosophila*

Los Hsp más estudiados son los de la familia de Hsp70. Cada compartimento subcelular cuenta con proteínas de Hsp70 que ayudan a plegar las proteínas en la conformación adecuada y marcar las proteínas plegadas erróneamente para la degradación. Las mitocondrias poseen Grp75, el citoplasma Hsp70 y el retículo endoplasmático Bip. El homónimo de la familia, el Hsp70, es producido por las células principalmente frente a condiciones de estrés. Cuando la temperatura se eleva a niveles peligrosos, las células inducen de forma drástica la síntesis de Hsp70. Éste se produce en el citoplasma, en donde vuelve a plegar las proteínas que se han desnaturalizado en respuesta a las altas temperaturas. La capacidad de montar una respuesta al choque térmico es fundamental para la termotolerancia de los animales. Las células modificadas genéticamente que carecen de la capacidad de inducir Hsp70 son muy sensibles al estrés térmico. Debido a que este gen es esencial para la termotolerancia, muchos investigadores han estudiado si la variación en la expresión genética de Hsp70 constituye la clave para las diferencias en la termotolerancia en los animales.

Muchos estudios de termotolerancia y Hsp70 se han realizado en la mosca de la fruta, *Drosophila*. Si el Hsp70 ayuda a que determinado animal soporte el estrés térmico, sería razonable formular la hipótesis de que un animal se beneficia de una mayor expresión de Hsp70. Los estudios de laboratorio han sido enriquecedores en cuanto a los vínculos entre la expresión genética de Hsp70, la termotolerancia y la evolución. En uno de los estudios, se manipularon líneas de moscas para que posean copias extra de genes Hsp70. Las larvas de estas moscas presentaron una mayor termotolerancia, comprobando de este modo la importancia del Hsp70 para la misma. En otros experimentos se expusieron líneas de moscas a altas temperaturas durante generaciones a fin de estudiar si las variaciones naturales en los genes de Hsp70 en una población podían someterse a la selección natural. En tan sólo unas pocas generaciones las moscas comenzaron a presentar una mayor termotolerancia de media. Éstas pudieron inducir Hsp70 a niveles más elevados que las moscas termosensibles. Sorprendentemente la diferencia en la expresión genética de Hsp70 entre las moscas termotolerantes y termosensibles nunca superó el 15%. Estos datos argumentan que, si bien el Hsp70 es importante para la termotolerancia, es probable que otros factores fisiológicos también tengan cierta injerencia.

Estos estudios también comprobaron que las moscas con una sólida respuesta al choque térmico presentaban una menor fecundidad. En otras palabras, la mayor termotolerancia viene acompañada de cierto gasto evolutivo. En un entorno termoestable, las moscas con reducidos niveles de Hsp70 pueden superar a las moscas con una mayor termotolerancia debido a que son más fecundas. No obstante, en entornos que representan un desafío térmico, la menor fecundidad se compensa con la mayor termotolerancia. Además, estos estudios de laboratorio reflejaron la naturaleza de la evolución de la termotolerancia en el mundo natural. Las poblaciones salvajes de *Drosophila* de todo el mundo varían en lo que respecta a la termotolerancia. En la mayoría de las poblaciones la capacidad natural para soportar el estrés térmico está correlacionada con los niveles de expresión genética de Hsp70. Por ejemplo, las moscas en Evolution Canyon, en Israel, se crían en poblaciones distintas que habitan las pendientes que miran hacia el norte y el sur. Las que ocupan las pendientes con orientación sur, que son más cálidas y áridas, cuentan con una respuesta al choque térmico más fuerte, mientras que las de la pendiente de orientación norte presentan una respuesta al choque térmico más débil debido al trastorno del activador de uno de los genes de Hsp70. Dado que la distancia que separa ambas pendientes es de tan sólo unos cientos de metros, es probable que algunas moscas vuelen entre las dos poblaciones. Así, la selección natural actúa para asegurar que se mantengan las diferencias alélicas entre las poblaciones. Algunos estudios similares en otras poblaciones de *Drosophila* mostraron que las moscas con una menor termotolerancia en general poseían mutaciones que perjudicaban la capacidad de expresar una o varias copias de genes de Hsp70. En la mayoría de estos casos, los animales con mayor capacidad de inducción de Hsp70 y termotolerancia también presentaron una menor fecundidad.

Estos estudios comprueban que, si bien es esencial para la termotolerancia, el Hsp70 trae consigo consecuencias nocivas. Además, ilustran los motivos por los cuales las variaciones genéticas en las poblaciones son fundamentales para la supervivencia de la especie.

Referencias

• Feder, M. E., and G. E. Hofmann. 1999. Heat-shock proteins, molecular chaperones, and the stress response: Evolutionary and ecological physiology. *Annual Review of Physiology* 61: 243–282.

Escaneado con CamScanner

Los nucleadores de hielo controlan el crecimiento de cristales de hielo en animales tolerantes al congelamiento

Los ectotermos que habitan temperaturas bajo cero emplean dos estrategias para soportar el frío: la tolerancia al congelamiento y la evasión del congelamiento. Los animales tolerantes al congelamiento permiten que los tejidos se congelen e incluso fomentan la formación de hielo en el cuerpo. Los animales que evaden el congelamiento utilizan mecanismos conductuales y fisiológicos para evitar la formación y el crecimiento de cristales de hielo. A fin de comprender por qué el hielo es tan peligroso, consideremos lo que ocurre con las moléculas de agua a medida que disminuyen las temperaturas.

El punto de congelamiento del agua dulce es 0 °C, que es la temperatura a la que se forma hielo si se agrupan suficientes moléculas de agua para dar inicio a un cristal de hielo. Antes de alcanzar el punto de congelamiento, el agua está al borde de congelarse, aguardando algún suceso que active la formación de hielo. Cuando el agua se encuentra por debajo del punto de congelamiento, pero aún no está congelada, se considera **sobreenfriada**. Si permanece inalterada, puede sobreenfriarse a casi −40 °C antes de que se forme hielo de forma espontánea. La activación para la formación de hielo está constituida por un grupo de moléculas de agua que actúan como semilla de un cristal de hielo. De otro modo, una macromolécula en solución puede actuar como **nucleador**, sembrando la formación de cristales de hielo. Una vez que se inicia la formación de hielo, las moléculas de agua se unen con cada cara del cristal en crecimiento para crear una estructura tridimensional compleja (*véase* la Figura 2.11).

Los cristales de hielo que se forman en un tejido ocasionan dos efectos nocivos. En primer lugar, dado que los cristales de hielo presentan puntas y bordes afilados, el cristal de hielo en crecimiento puede perforar las membranas y matar a las células. En segundo lugar, el crecimiento de cristales de hielo elimina el agua circundante, ocasionando estrés hiperosmótico. Si se forma hielo en el exterior de las células, el agua se extrae de las mismas, hecho que produce un estrés hipertónico que reduce la célula e incluso la mata. De todos modos, muchos ectotermos soportan el congelamiento. Los bivalvos intermareales que habitan las llanuras mareales del norte pueden congelarse cuando se exponen a temperaturas de aire frío y luego descongelarse cuando el agua más cálida regresa en la marea alta. Varios vertebrados terrestres también logran soportar el congelamiento. Las ranas forestales que habitan la zona templada del norte se internan en los montones de hojas hacia finales del otoño, preparándose para pasar el invierno. Cuando las temperaturas caen bajo cero, el animal se sobreenfría pero no se forma hielo sobre él hasta que la temperatura disminuye aún más, momento en que comienza a congelarse. Lo primero que se congela son los dedos, aunque el centro corporal empieza a congelarse poco después.

Los animales que toleran el congelamiento en general producen nucleadores de hielo para controlar la ubicación y la cinética del crecimiento de cristales de hielo. El hielo es más dañino cuando se forma en el interior de las células, por lo que los animales tolerantes al congelamiento secretan nucleadores en el exterior de las células a fin de limitar la formación de hielo en los fluidos extracelulares como la hemolinfa y permitir que el espacio intracelular permanezca líquido. Muchos tipos de moléculas pueden actuar como nucleadores en animales: sales de calcio, fosfolípidos de membrana y alcoholes de cadenas largas. Sin embargo, no siempre está claro si estos nucleadores de hielo son realmente necesarios o eficaces para las estrategias de tolerancia al congelamiento. Por ejemplo, la rana forestal cuenta con un nucleador de hielo que activa la formación de hielo a aproximadamente −7 °C. Ese mismo nucleador de hielo se observa también en los tejidos de ranas que no soportan el congelamiento: si bien es posible que ayude a inducir la formación de hielo, no necesariamente proporciona la tolerancia al congelamiento. Algunos nucleadores simplemente se encuentran presentes para otras funciones y no desempeñan un papel adaptativo en la tolerancia al congelamiento.

Debido a que la formación de hielo extrae agua de las células, los animales tolerantes al congelamiento también producen solutos intracelulares a fin de contrarrestar el movimiento de agua. Las grandes reservas de glucógeno en el hígado se descomponen y se convierten en solutos compatibles que consisten en polioles orgánicos, tales como la trehalosa y el glicerol. Como se estudió en el Capítulo 11, los solutos compatibles brindan dos efectos beneficiosos principales. En primer lugar, al incrementar la presión osmótica en las células, reducen el movimiento de agua y la reducción de células. En segundo lugar, los solutos ayudan a estabilizar la estructura macromolecular.

Escaneado con CamScanner

Las proteínas anticongelantes evitan la formación de hielo intracelular

La evasión del congelamiento constituye la segunda estrategia que los animales emplean para sobrevivir en el frío extremo. En un coche, el anticongelante eleva la concentración osmótica del fluido del radiador. Los solutos en general deprimen el punto de congelamiento de una solución, evitando la formación de hielo a temperaturas bajo cero. La disminución del punto de congelamiento es una de las propiedades coligativas de los solutos (*véase* el Capítulo 2). Los solutos en los tejidos animales reducen el punto de congelamiento del agua, aunque sólo hasta un máximo de −2 °C. Algunos animales poseen macromoléculas anticongelantes, habitualmente proteínas o glucoproteínas, que reducen el punto de congelamiento de los fluidos corporales por medio de acciones no coligativas. Interrumpen la formación de cristales de hielo al unirse con la superficie de pequeños cristales de hielo y evitar así el crecimiento de éstos (Figura 14.16).

El Dr. Art DeVries descubrió la primera **proteína anticongelante** o AFP en un pez antártico hace alrededor de 30 años. A partir de entonces, se han detectado AFP en muchos taxones de peces lejanamente emparentados, así como en plantas e insectos. Se distinguen cuatro clases de AFP de acuerdo con la estructura: tipos I, II, III y glucoproteínas anticongelantes o AFGP. Curiosamente, cada una de las clases de AFP ha aparecido varias veces en la historia evolutiva. En los peces, las AFP aparecieron hace menos de 20 millones de años: coincide con una glaciación del nivel del mar reciente (desde el punto de vista geológico), que probablemente representó una fuerte presión selectiva en las especies marinas locales. La distribución filogenética de las AFP indica una historia evolutiva intrigante.

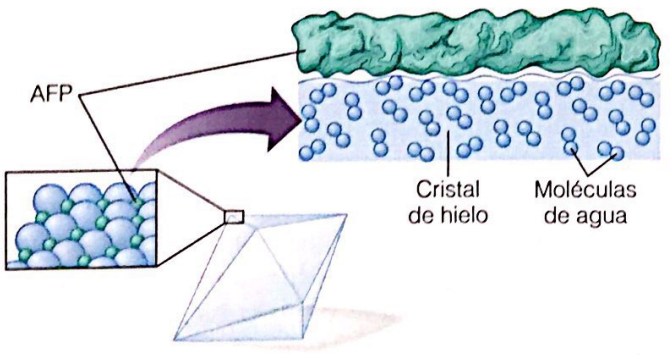


Figura 14.16. Proteínas anticongelantes.
Las proteínas anticongelantes se unen a la superficie de los cristales de hielo a fin de evitar su crecimiento. Se enlazan a lo largo de la cara del cristal, donde la proteína forma uniones débiles con las moléculas de agua inmovilizadas en el cristal de hielo. Debido a que el crecimiento del hielo es muy ordenado, la presencia de la proteína unida evita que éste crezca. (*Fuente:* modificado de Davies *et al.*, 2002).

Las AFP proporcionan buenos ejemplos de evolución paralela. A modo de ilustración, la AFP II aparece en el arenque, el salmón y el *Hemitripterus americanus*, peces que provienen de tres órdenes diferentes, lo que indica que la AFP surgió en varias oportunidades en estas líneas pero con posterioridad a la separación de las especies modernas. Los genes de AFP II quizás se hayan originado en genes similares de forma independiente en cada línea. La estructura de la AFP II sugiere que el origen génico fue una lectina dependiente de Ca^{2+}, una proteína que une azúcares. En los modelos estructurales la interacción de una lectina con los grupos hidroxil de azúcares se asemeja a la que se produce entre la AFP y el grupo hidroxil de las moléculas de agua.

Los orígenes evolutivos de la AFGP son también inusuales en términos de la evolución proteica. El gen primitivo fue probablemente un gen para el tripsinógeno pancreático, una proteasa digestiva que se presentó en el Capítulo 12. Una región que se encuentra entre el primer intrón y el segundo exón se duplicó no sólo una vez sino más de 40 veces. El gen resultante contaba con varias secuencias en tándem que produjeron un motivo repetido Thr-Ala-Ala, necesario para evitar el crecimiento de cristales de hielo. En la mayoría de los casos de duplicación genética y divergencia, el gen resultante presenta propiedades similares a los del gen de origen, con diferencias funcionales relativamente leves. En el caso de la AFGP, el gen resultante cuenta con una función totalmente diferente: las AFGP no realizan actividades de proteasa y el tripsinógeno no presenta actividades anticongelantes.

Mantenimiento de la temperatura corporal constante

La endotermia está tan íntimamente relacionada con un índice metabólico elevado que se desconoce cuál de las dos características apareció en primer lugar. La T_B alta permite que los procesos metabólicos tales como el crecimiento, el desarrollo, la digestión y la biosíntesis funcionen a una mayor velocidad, mientras que un índice metabólico elevado a su vez produce más calor. La capacidad de convertirse en un

Escaneado con CamScanner

animal de cuerpo caliente requiere vías metabólicas que produzcan calor (**termogenia**), así como mecanismos fisiológicos que retengan el calor. La mayoría de los endotermos también son homeotermos y se esfuerzan en mantener una T_B constante. Para tal fin, deben controlar la termogenia y el intercambio de calor. En los entornos fríos, los endotermos estimulan la termogenia y reducen la pérdida de calor, mientras que en entornos cálidos aumentan la pérdida de calor y reducen la termogenia. Para controlar la T_B, los animales deben contar con la capacidad de percibir la temperatura ambiental y la del centro corporal.

Termogenia

La producción de calor es una consecuencia inevitable de estar vivo. Los endotermos calientan el cuerpo por medio del calor que se origina como subproducto de otros procesos metabólicos, principalmente el metabolismo energético, la digestión y la actividad muscular. Todos los animales, tanto endotermos como ectotermos, generan calor durante estos procesos, aunque sólo los endotermos poseen adaptaciones fisiológicas que les permiten retener suficiente calor metabólico para elevar el T_B por encima de la T_A.

Además de las vías que producen calor como subproducto, los endotermos cuentan con vías termogénicas específicas con el principal objetivo de producir calor. Las vías termogénicas dependen del *ciclo fútil*, en el que la energía química potencial se destina a la generación de calor. La mayoría de los ciclos fútiles consisten en ciclos de hidrólisis y síntesis de ATP. El calor se libera durante la hidrólisis de ATP (ATP → ADP + fosfato), aunque se produce una cantidad mucho mayor de calor cuando la célula emplea el metabolismo intermedio para regenerar el ATP. Los endotermos pueden incrementar la producción de calor al aumentar la velocidad de renovación de ATP o al reducir la eficiencia de producción de ATP. En ambos casos, la mayor parte del calor metabólico se origina directa o indirectamente de la fosforilación oxidativa mitocondrial, analizado de forma exhaustiva en el Capítulo 3.

La termogenia con escalofrío se produce como resultado de las contracciones musculares no sincronizadas

Los músculos desempeñan un papel preponderante en el presupuesto térmico de los endotermos. Debido a que éstos son los tejidos más abundantes en las aves y mamíferos, producen una cantidad considerable de calor, incluso en reposo. La locomoción aumenta la velocidad de producción calorífera de los músculos. No obstante, muchas aves y mamíferos también pueden utilizar los músculoesqueléticos para generar calor por medio de la **termogenia con escalofrío**. Al igual que la contracción habitual, las neuronas motoras de la columna vertebral liberan neurotransmisores en la placa terminal motora, aunque durante los temblores el patrón de excitación es diferente. Las neuronas más pequeñas, es decir, las que recorren las fibras lentas, se reclutan en primer lugar, seguidas de las más grandes que recorren los músculos rápidos. Como resultado, las miofibras individuales se contraen, aunque las unidades motoras no están coordinadas y el músculo global no se enfrenta a ningún movimiento relevante. La termogenia con escalofrío es una estrategia que resulta eficaz para breves periodos de exposición al frío, pero no sirve en los casos de estrés por frío prolongado. La mecánica del escalofrío evita que un animal deba utilizar los músculos de movimiento para cazar presas o escapar de depredadores. Además, si los temblores persisten o se repiten con frecuencia, los músculos se agotan de nutrientes rápidamente y se fatigan como lo harían tras una intensa ejercitación.

En ciclos metabólicos fútiles se genera calor

La termogenia con escalofrío es propia de las aves y mamíferos, aunque otros animales también utilizan músculos para generar calor. Los insectos voladores grandes como los abejorros y algunas polillas son capaces de producir suficiente calor para calentar los músculos de vuelo torácicos, lo que aumenta el rendimiento de los músculos de vuelo en términos de la producción energética, el acoplamiento excitación-contracción y el ciclo de puente cruzado. El elevado índice metabólico durante el vuelo genera abundante calor, suficiente como para calentar varios grados los músculos de vuelo. Cabe subrayar que estos insectos son capaces incluso de calentar la musculatura de vuelo con anterioridad al despegue.

Tres mecanismos diferentes permiten que los insectos calienten el tórax antes de volar. Estas mismas vías termogénicas también hacen que los insectos sociales trabajen de forma colectiva para calentar la colmena. El primer mecanismo es un

Escaneado con CamScanner

ciclo metabólico fútil en el metabolismo de carbohidratos. En el músculo de vuelo se activan de forma simultánea dos enzimas: la enzima glucolítica fosfofructocinasa y la enzima gluconeogénica fructosa-1,6-bifosfatasa. El ciclo metabólico provoca la hidrólisis de ATP y la producción de calor, aunque no produce modificaciones en los niveles de los demás sustratos y productos. El segundo mecanismo de calentamiento depende de la contracción muscular. Dos grupos de músculos de vuelo antagonistas impulsan los movimientos de las alas durante el vuelo. Los abejorros pueden hacer que ambos grupos de músculos se contraigan de forma simultánea con anterioridad al vuelo, de modo que la energía se consuma sin movimiento productivo. El tercer mecanismo para la generación de calor es el movimiento de las alas en sí. El insecto las mueve con una rapidez que produce un zumbido, aunque controla la frecuencia y orientación de las alas para evitar la elevación. En conjunto estas vías termogénicas permiten que el músculo de vuelo se caliente antes del despegue. Aparentemente hay una temperatura torácica crítica que se debe alcanzar antes de que el insecto comience el vuelo (Figura 14.17). Cuando la T_A es elevada, se necesita menos precalentamiento antes del vuelo para alcanzar el umbral adecuado.

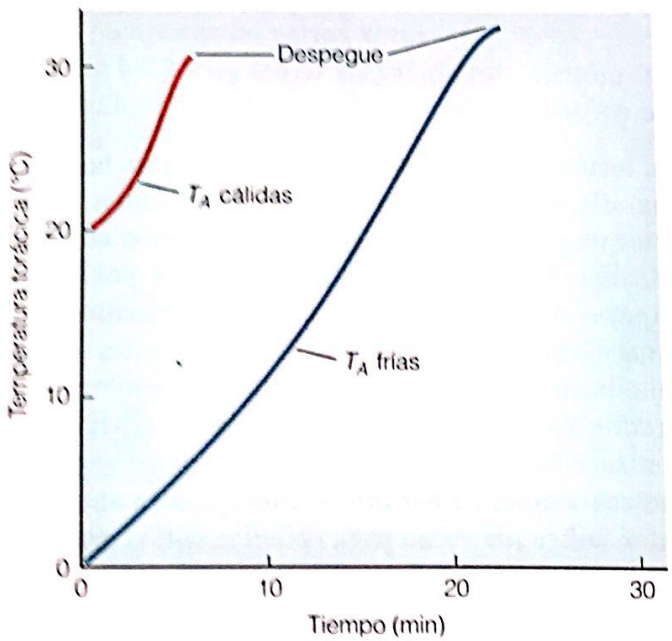


Figura 14.17. Termogenia en el músculo de vuelo de los insectos.

Muchos insectos voladores grandes son capaces de realizar un precalentamiento antes del vuelo por medio de ciclos metabólicos fútiles y actividad muscular, a fin de elevar las temperaturas torácicas al umbral necesario para volar.

Las pérdidas de las membranas aumentan la termogenia

Las membranas celulares mantienen un gradiente electroquímico que se origina a partir de la distribución diferencial de iones en las mismas. Las células utilizan la energía química, por lo general en forma de ATP, para crear estos gradientes. Por lo tanto, cualquier proceso que disipe los gradientes iónicos hará que la célula emplee energía química para restablecerlos.

Los gradientes iónicos colapsan por dos razones principales: en primer lugar, muchas proteínas específicas de la membrana utilizan energía electroquímica para impulsar otros procesos como el transporte de metabolitos y la biosíntesis. Por ejemplo, muchas células transportan glucosa y aminoácidos hacia su interior mediante cotransportadores dependientes de Na^+, lo que hace que la célula utilice la Na^+/K^+ ATPasa para expulsar Na^+ de la célula. La F_1F_0 ATPasa mitocondrial es otro transportador que disipa los gradientes iónicos, en este caso la fuerza motriz del protón. El calor se produce cuando el sistema de transporte de electrones mitocondrial oxida los equivalentes reductores para regenerar el gradiente de protones.

La segunda vía de disipación del gradiente iónico es la pérdida de iones, en la que los movimientos iónicos no se acoplan a ningún otro proceso de transporte. Debido a que ninguna membrana biológica es totalmente impermeable, algunos iones se filtran por la capa doble o los espacios entre las proteínas y fosfolípidos. Las proteínas de la membrana que impulsan los iones producen calor como subproducto, mientras que un alto porcentaje de la producción de calor en reposo, en el caso de algunos tejidos hasta un 50%, se debe a los gastos de mantener gradientes iónicos. Cualquier proceso que incremente la necesidad de impulsar iones también aumentará la termogenia. Por lo general, los endotermos cuentan con un índice metabólico en reposo que supera unas 10 veces a la de los ectodermos del mismo tamaño y T_B. Esto se debe en parte a las pérdidas de las membranas: las membranas plasmáticas y mitocondriales de los endotermos de forma intrínseca presentan mayores pérdidas que las de los ectotermos, por lo que los primeros generan más calor a fin de mantener los gradientes iónicos en las membranas de mayor filtración.

La termogenia aumenta la pérdida de protones mitocondriales

Los mamíferos poseen un método único para genera calor en depósitos especializados de tejido adipos

Escaneado con CamScanner

marrón (BAT), ubicados por lo general en las proximidades de la espalda y los hombros (Figura 14.18). Los adipocitos marrones se diferencian de los blancos en varios aspectos importantes. Cuentan con niveles mucho más elevados de mitocondrias y expresan el gen que codifica la proteína **termogenina**. El BAT es especialmente importante para la termogenia en animales pequeños y recién nacidos de los animales más grandes, más aún en los que habitan entornos fríos. El sistema nervioso simpático se encarga de controlar el crecimiento del BAT y la termogenia. La norepinefrina que los nervios liberan hace que aumente la cantidad y el tamaño de las células del BAT (hiperplasia e hipertrofia, respectivamente). Se inducen células precursoras no diferenciadas para que se reproduzcan y luego se diferencien en BAT. El triglicérido se sintetiza y las mitocondrias se reproducen. Al mismo tiempo, las células comienzan a expresar la termogenina, que hace que el tejido incremente la tasa de respiración mitocondrial y, como consecuencia, la producción de calor. La producción de calor del BAT se suele denominar **termogenia sin escalofrío** (NST). Si bien las otras vías que se han analizado también se diferencian de la termogenia con escalofrío, NST es un término que se suele emplear exclusivamente para la termogenia mediada por BAT.

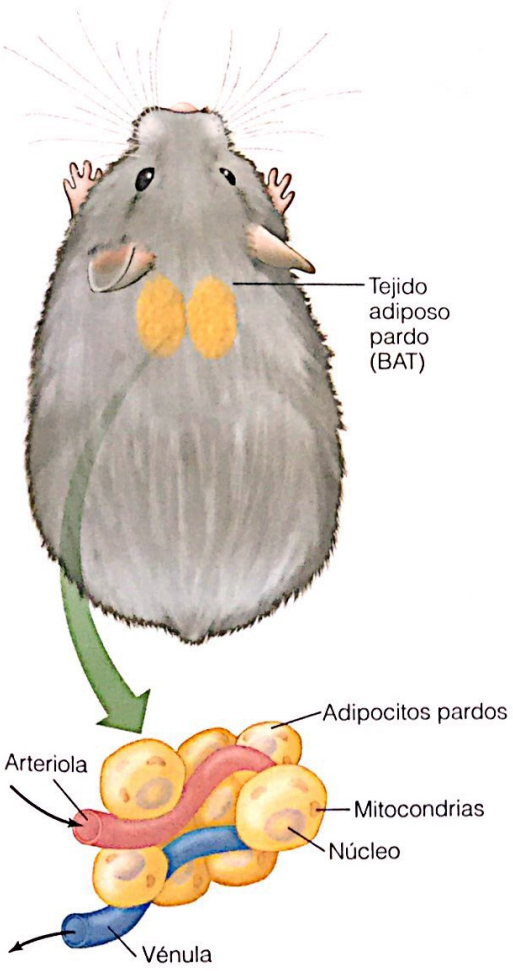


Figura 14.18. Tejido adiposo marrón en los hámsters. Los hámsters poseen gruesas capas de BAT detrás de los hombros.

Ante la ausencia de termogenina, los procesos de oxidación de equivalentes reductores y fosforilación de ATP se combinan por la dependencia común en la fuerza motriz del protón. Cuando se inserta la termogenina en la membrana interna de la mitocondria, acentúa la pérdida de protones de la mitocondria y disipa la fuerza motriz protónica. Dado que de este modo la oxidación ya no se combina con la fosforilación, es posible afirmar que la termogenina produce la *desactivación*. En presencia de la termogenina, la oxidación y el impulso de protones permanecen a altas velocidades, aunque con reducidos índices de síntesis de ATP.

La manera en que la termogenina induce la desactivación aún se desconoce. Una teoría propone que ésta actúa como un *ionóforo*: toma protones del citoplasma y los transporta a las mitocondrias, disipando así el gradiente de protones. Otra teoría sugiere que la termogenina disipa el gradiente de protones provocando el ciclo fútil de ácidos grasos: transporta un ácido graso ionizado ($R\text{-}COO^-$) del lado mitocondrial de la membrana interna y lo empuja a través de la capa doble para enfrentarse al citoplasma. Debido a la mayor concentración de protones (pH más reducido), el ácido graso ionizado se une al protón con rapidez (R-COOH) y en esta forma neutra retorna con facilidad a la cara interna de la capa doble, en donde se vuelve a ionizar. El ciclo completo de "ida y vuelta" hace que un protón se transporte a través de la membrana interna de la mitocondria. Existen otras explicaciones para la función de la UCP y es necesario avanzar con la experimentación para establecer un modelo definitivo.

La capacidad termogénica del BAT se conoce desde hace décadas y la proteína termogénica se caracterizó por primera vez a principios de la década de 1980. Aparece únicamente en mamíferos y se expresa sólo en el BAT. No obstante, en los últimos años ha quedado claro que la termogenina es sólo uno de los miembros de una gran familia génica de proteínas desactivadoras (UCP). Además de la termogenina, también denominada UCP-1, los mamíferos expresan al menos dos UCP más: UCP-2 y UCP-3. Ambas pueden incrementar la pérdida de protones mitocondriales, aunque no lo suficiente como para

Escaneado con CamScanner

realizar un aporte significativo a la producción de calor. En lugar de desempeñar un papel en la termogenia, estas UCP reducen el estrés oxidativo al evitar la producción de aniones superóxido en las mitocondrias. La familia génica de UCP es antigua, con miembros presentes no sólo en los animales ectotérmicos y los peces, sino también en las plantas, hongos y protistas. Es probable que la termogenina se haya originado en la línea de los mamíferos como una versión que se duplicó y luego mutó de otras UCP.

Regulación de la temperatura corporal

El control de la temperatura corporal en los animales endotérmicos requiere la coordinación de varios sistemas fisiológicos. Los animales deben contar con la capacidad de controlar la T_c en diversas regiones anatómicas críticas. Al controlar la T_c central interna, pueden evaluar el equilibrio térmico global. Los termorreceptores periféricos permiten que los animales detecten la T_A. Un termostato en el sistema nervioso central recibe e interpreta la información de las neuronas sensoriales térmicas, activando la respuesta conductual y fisiológica adecuada.

Los endotermos poseen un termostato central que integra la información termosensorial central y periférica

Tal como se estudió en el Capítulo 7, los animales poseen diferentes tipos de neuronas para percibir y responder ante la temperatura. Las neuronas sensibles a la temperatura, tanto de detección de frío como de calor, controlan las temperaturas de forma central y periférica. Las aves y los mamíferos controlan la temperatura por medio de neuronas similares, aunque la ubicación del termostato central difiere entre ambos taxones.

Los mamíferos controlan la T_A mediante neuronas sensoriales periféricas de detección de frío ubicadas en la piel y las vísceras. Cuando la T_A disminuye, las neuronas periféricas envían señales al hipotálamo (Figura 14.19). La zona preóptica del hipotálamo anterior cuenta con neuronas sensoriales de detección de frío y calor que controlan la temperatura central del cuerpo. La información de los sensores térmicos centrales y periféricos se integra en el hipotálamo posterior, desde donde se envían señales al cuerpo para modificar la velocidad de producción y disipación de calor. El hipotálamo responde con

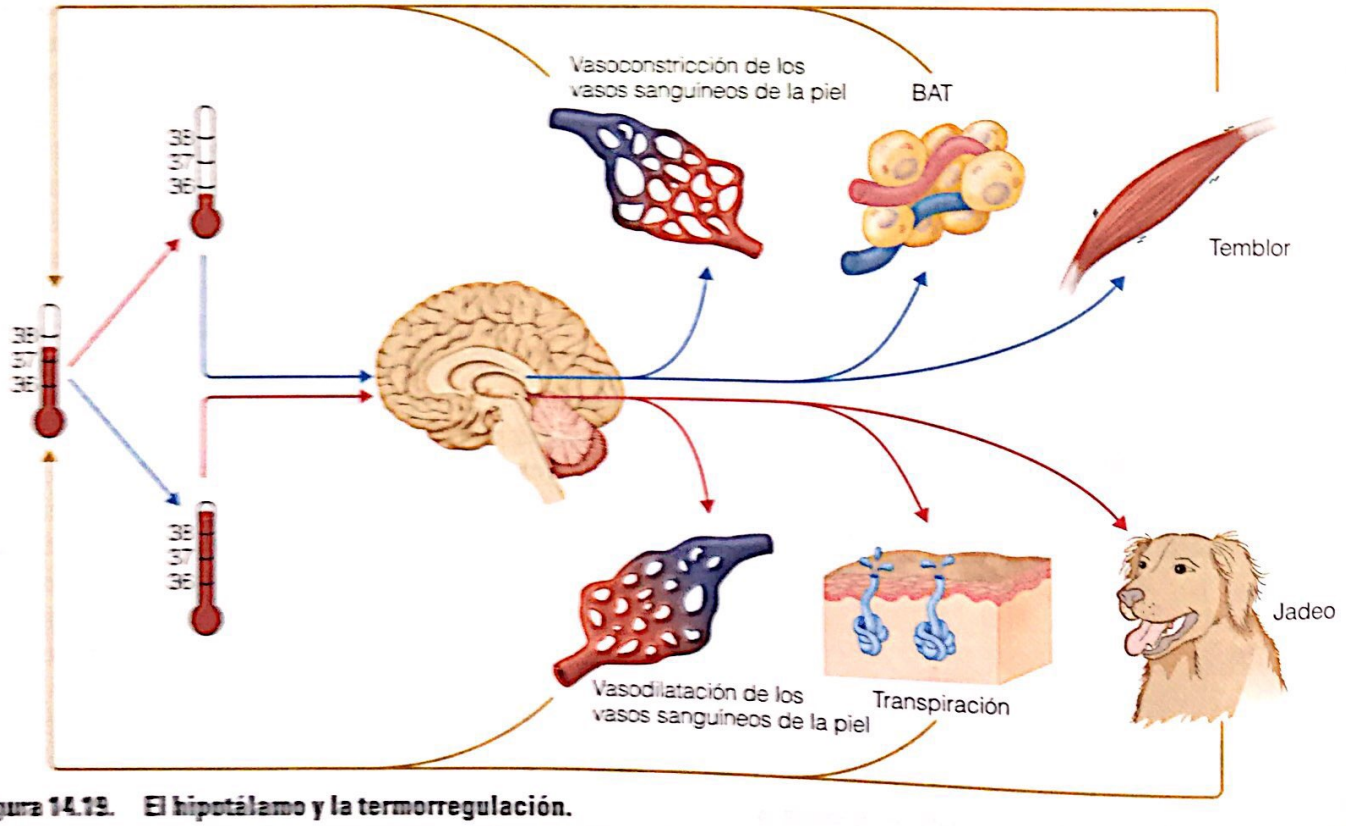


Figura 14.19. El hipotálamo y la termorregulación.
El hipotálamo es el centro de control térmico en los mamíferos. Interpreta las señales enviadas por las neuronas termosensibles centrales y periféricas y envía señales neuronales a otros tejidos, modificando el flujo de calor.

Escaneado con CamScanner

mayor rapidez frente a la información proporcionada por los termorreceptores centrales que ante la suministrada por los periféricos. Los cambios inferiores a 1 °C pueden excitar los termorreceptores centrales, activando una respuesta rápida del hipotálamo. Por el contrario, los termorreceptores periféricos pueden registrar y responder ante alteraciones de varios grados sin suscitar una respuesta del hipotálamo. Las temperaturas superficiales pueden modificarse en varios grados sin dañar al animal, mientras que la temperatura del sistema nervioso central debe permanecer más estable.

La regulación de la T_B en las aves se ha estudiado menos exhaustivamente, aunque resulta evidente que se diferencia de la de los mamíferos. El calentamiento o enfriamiento del hipotálamo produce pocos efectos en la respuesta termorreguladora de las aves. El termostato central en este caso parece ser la médula espinal y no el hipotálamo. No obstante, el termostato aún se encarga de integrar la información de los termosensores centrales y periféricos. Cuando el termostato central detecta modificaciones en la temperatura, responde activando neuronas que conducen a una respuesta compensatoria. Tanto las aves como los mamíferos modifican la T_B al alterar la velocidad de producción y disipación de calor.

La piloerección reduce las pérdidas de calor

Previamente analizamos de qué manera las coberturas corporales como el pelo y las plumas actúan como aislantes en los endotermos. Debido a que la eficiencia de la capa aislante depende del grosor, los animales pueden regular la pérdida de calor al modificar la orientación del pelo (en mamíferos) o plumas (en aves). Las aves (y los mamíferos) se vuelven más esponjosos en el frío cuando obligan a que las plumas (y el pelo) se dispongan de manera perpendicular a la superficie del cuerpo. El mecanismo mediante el cual se controla esta orientación se observa más claramente en el pelo de los mamíferos, aunque la posición de las plumas en las aves se controla de forma similar.

El pelo en sí constituye una colección de células que poseen abundante queratina, un filamento intermedio del citoesqueleto. El extremo más lejano es principalmente tejido muerto, aunque el extremo más próximo se compone de células vivas insertadas en el folículo piloso. Según la especie, un folículo piloso puede producir un solo cañón de pelo o varias combinaciones complejas de pelos de diversas longitudes y estructuras. Mientras que los folículos pilosos de los humanos producen pelos individuales, los de los perros crean un pelo de protección principal y varios pelos secundarios, es decir, pelos suaves y delgados que forman la base del pelaje (Figura 14.20). La fosa del folículo piloso se compone de células epiteliales. Una glándula sebácea que guarda una estrecha relación con cada folículo piloso libera complejas secreciones de lípido (escualeno, ésteres de cera, triglicérido, ácidos grasos) que forman una cobertura protectora en el pelo y proporcionan humectación.

Diminutos músculos lisos denominados músculos de erección conectan cada folículo de pelo con la superficie debajo de la epidermis. Cuando se contrae el músculo de erección, el pelo pasa a una posición perpendicular, proceso denominado **piloerección**, de modo que el pelaje ofrezca mejor aislamiento. La contractilidad del músculo de erección se regula mediante varios factores, no sólo de transmisión hemática sino también de origen neural. La situación es similar en el caso de las aves, en las que los

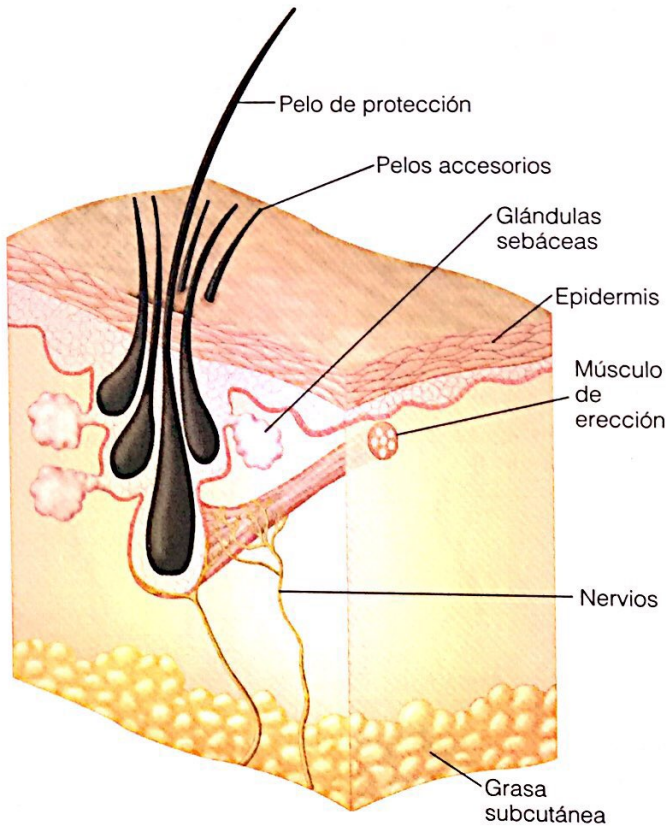


Figura 14.20. Folículos pilosos.
El pelo es producido por células del folículo piloso. Los músculos de erección unidos a la base del pelo se contraen en respuesta a la estimulación neuronal, lo que hace que el pelo se vuelva vertical. Las glándulas sebáceas secretan lípidos en los conductos foliculares.

Escaneado con CamScanner

músculos de erección también controlan la orientación de las plumas.

Las modificaciones en la corriente sanguínea influyen en el intercambio térmico

Todos los animales intercambian calor en la superficie externa del cuerpo, aunque son capaces de modificar la *eficacia* del intercambio de calor en la superficie al alterar el patrón de la corriente sanguínea. El calor interno se equilibra en todo el cuerpo por medio de la sangre. En las zonas donde los vasos sanguíneos se acercan a la superficie corporal, se pierde calor con mayor facilidad. Del mismo modo, el incremento de la corriente sanguínea por los vasos aumenta la capacidad de perder calor debido a que calienta la superficie de la piel, el sitio de pérdida de calor por conducción, convección y radiación.

La regulación de la cantidad de sangre que fluye por los vasos sanguíneos se conoce como la **respuesta vasomotora** (Figura 14.21). Directamente debajo de la piel hay lechos capilares alimentados por arterias subcutáneas y drenados por venas que se vacían en una red denominada el *plexo venoso*.

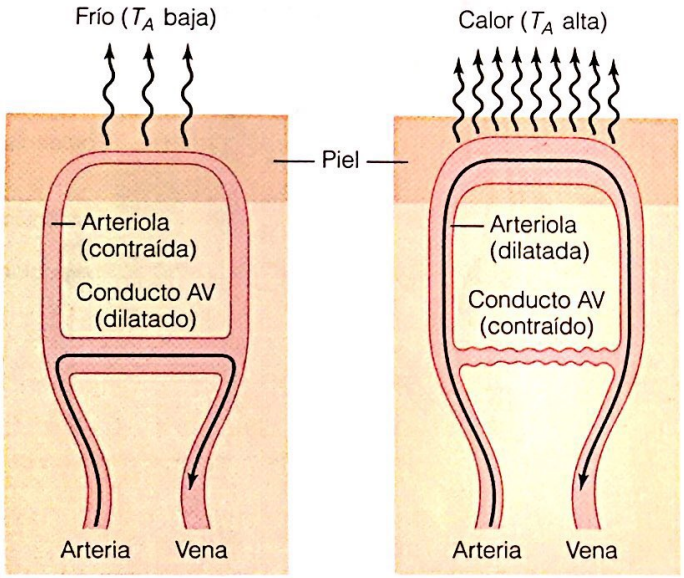


Figura 14.21. Vascularización de la piel.
Cuando la sangre viaja cerca de la superficie del animal, el calor se pierde por la piel. Cuando las temperaturas son frías (izquierda), la sangre se desvía de la piel por conductos arteriovenosos (AV), proceso denominado anastomosis arteriovenosa, que reduce la pérdida de calor. Por otro lado, cuando el animal se encuentra en entornos cálidos, los conductos se contraen y la sangre se transporta por los vasos más cercanos a la superficie de la piel, aumentando así la pérdida de calor.

Asimismo, se produce intercambio directo de cierta cantidad de sangre entre las venas y las arterias mediante conexiones denominadas *anastomosis arteriovenosa*. Cuando la T_B se encuentra a niveles normales, el sistema nervioso simpático contrae las arteriolas a fin de reducir la corriente sanguínea. Esta constricción tónica se realiza a través del músculo liso vascular en respuesta a señales α-adrenérgicas. Al elevarse la temperatura corporal, se pierde la constricción tónica y las arteriolas se dilatan para permitir que una cantidad mayor de sangre fluya a los vasos sanguíneos de la piel. Al mismo tiempo, los vasos sanguíneos de la anastomosis se contraen, por lo que más sangre se transporta por los vasos cerca de la piel. El volumen elevado y la alta distensibilidad del sistema venoso permite que la sangre intercambie calor con facilidad en la superficie cutánea. Cuanto más elevada resulta la temperatura de la piel, más rápida es la velocidad de pérdida de calor. Las modificaciones en el tono del músculo liso vascular se controlan por medio del hipotálamo posterior.

Las alteraciones en la corriente sanguínea que fluye por los lechos capilares permiten que un endotermo controle el intercambio de calor. Los efectos quizás se observen con mayor claridad en los humanos caucásicos, cuyas rápidas modificaciones en el color de la piel reflejan la corriente sanguínea subcutánea. El ejercicio aumenta la temperatura central del cuerpo y activa un incremento en la corriente sanguínea en dirección a la piel, lo que hace que ésta enrojezca. Del mismo modo, las temperaturas frías provocan la vasoconstricción periférica y reducen la corriente sanguínea a las manos y los pies, haciendo que se vuelvan blancos. La limitación prolongada de la corriente sanguínea hace que las extremidades se tornen moradas, a medida que la sangre que se acumula en el sistema venoso se desoxigena lentamente.

Los intercambiadores contracorriente en la vascularización ayudan a retener el calor

Además de limitar la corriente sanguínea a la periferia, algunos animales son capaces de extraer calor de la sangre caliente y transferirlo a la sangre más fría, lo que se logra al organizar la vascularización en *intercambiadores de calor contracorriente*. La organización exacta depende del animal y los tejidos.

Debido a que los peces respiran agua, cualquier calor metabólico se pierde con rapidez por las bran-

Escaneado con CamScanner

quias. Algunos peces heterotérmicos regionales son nadadores activos que producen abundante calor en el músculo rojo. En el caso de los atunes, las venas que abandonan el músculo rojo se yuxtaponen con las arterias que lo suministran, lo que permite que se transfiera calor miogénico de las venas a las arterias (Figura 14.22). Esto hace que el músculo rojo alcance temperaturas de incluso más de 10 °C superior a la de los demás tejidos, incluido el músculo blanco. Los intercambiadores de calor contracorriente son importantes en otros peces heterotérmicos regionales. Como se estudió en el Capítulo 6, los peces de pico poseen un músculo óptico modificado denominado órgano calorífero que calienta el ojo y los nervios ópticos. Los intercambiadores de calor contracorriente ayudan a retener el calor en el sistema óptico. Muchos peces grandes, como el atún rojo, utilizan este tipo de intercambiadores en el tracto gastrointestinal para retener el calor de la digestión.

Los endotermos emplean los intercambiadores de calor contracorriente a fin de reducir la pérdida de calor en la periferia. Las aves que se paran sobre superficies frías como el hielo pueden perder una gran cantidad de calor a través de las patas (Figura 14.23). Éstas son capaces de reducir la pérdida de calor al limitar la corriente sanguínea a la periferia, aunque si lo realizaran durante un tiempo prolongado los tejidos periféricos sufrirían de inanición. Los intercambiadores de calor contracorriente transfieren el calor de las arterias que salen del centro corporal a las venas que retornan de la periferia fría. El calentamiento de la sangre venosa amortigua el impacto del enfriamiento periférico. Asimismo, el enfriamiento de la sangre arterial disminuye el gradiente térmico en la piel y de este modo reduce la pérdida de calor.

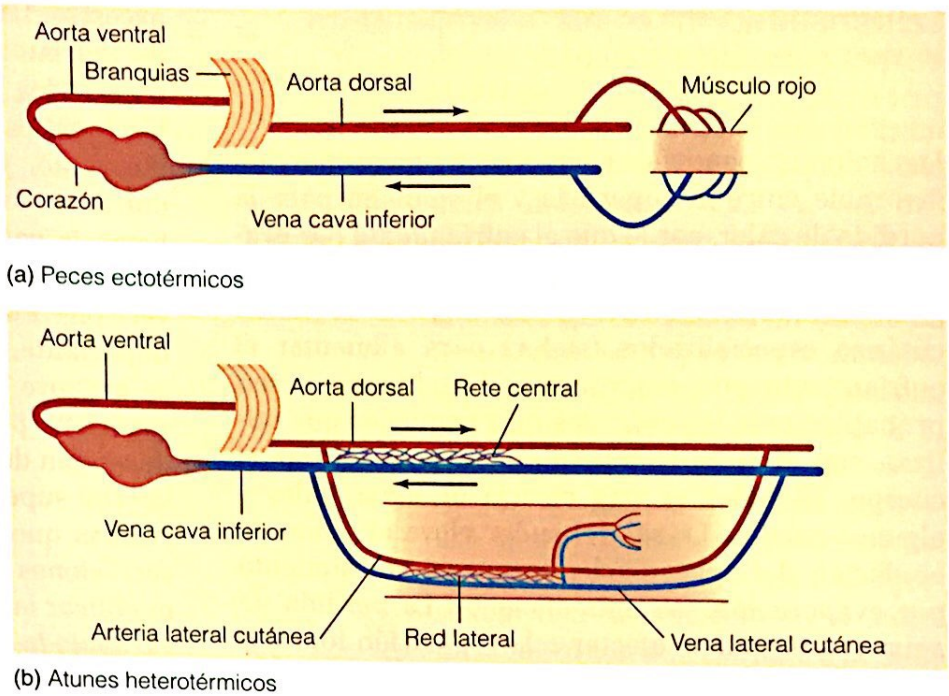


Figura 14.22. Intercambiadores de calor contracorriente en los músculos del atún.

(a) En la mayoría de los peces la aorta dorsal y la vena cava inferior abastecen al músculo rojo de forma directa. Todo el calor miogénico abandona el músculo por medio de la vena cava inferior. **(b)** En el caso de los atunes, los vasos se organizan para retener el calor en el músculo. En algunas especies, las ramificaciones de la aorta dorsal y la vena cava inferior forman una red central o *rete* en el arco hemático de la columna vertebral. La mayoría de la especies de atún abastecen al músculo rojo por medio de vasos laterales subcutáneos. Las arterias laterales se disponen en las proximidades de las venas laterales, con ramificaciones que forman redes periféricas. Esta figura presenta un diagrama estilizado. Cada especie de atún heterotérmico depende de diferentes combinaciones y cantidades de retes.

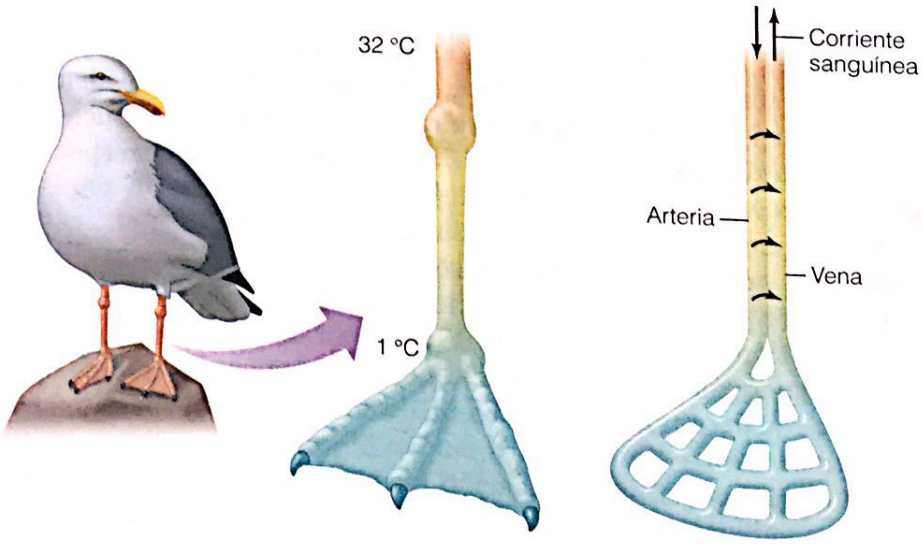


Figura 14.23. Vasoconstricción periférica en los endotermos fríos.

Las aves que se paran sobre superficies frías pueden modificar la corriente sanguínea en dirección a los pies, reduciendo así la pérdida de calor. Los vasos sanguíneos de la pata y el pie se organizan de forma paralela, lo que permite la formación de un intercambiador de calor contracorriente.

Escaneado con CamScanner

La transpiración reduce la temperatura corporal mediante el enfriamiento por evaporación

Los animales pequeños cuentan con una proporción favorable entre la superficie y el volumen para la pérdida de calor, por lo que el enfriamiento por evaporación se utiliza principalmente en animales grandes. Muchos emplean secreciones de fluido cutáneo especializados (sudor) para aumentar el enfriamiento por evaporación. Los humanos son probablemente los animales más pequeños que utilizan con eficacia la transpiración para enfriar el cuerpo. El sudor es una mezcla de agua, sales y algunos aceites. La sal del sudor eleva el punto de ebullición del agua, haciendo que el enfriamiento por evaporación sea más eficiente. La pérdida de agua y sales puede afectar a la regulación iónica y osmótica, aunque los animales expuestos a climas cálidos durante prolongados periodos son capaces de modificar la composición química del sudor a fin de minimizar los problemas iónicos y osmóticos. Producen mayores cantidades de sudor con un contenido de NaCl más bajo, conservando así las sales vitales. La transpiración se controla mediante el hipotálamo anterior. Los nervios espinales simpáticos se comunican con los nervios simpáticos que recorren cada una de las glándulas sudoríparas, liberando acetilcolina.

El jadeo aumenta la pérdida de calor por la superficie respiratoria

Otro de los métodos en que los animales pierden calor es a través de la ventilación. Las propiedades que hacen que la superficie respiratoria colabore con el intercambio gaseoso (alta vascularización, superficies húmedas y elevado flujo de aire) también incrementan la pérdida de calor, aunque si esto constituye un hecho beneficioso o perjudicial depende de la situación. En el frío, las aves y los mamíferos minimizan la pérdida de calor por la respiración, pero en un T_A elevado los animales pueden modificar el patrón respiratorio a fin de acentuar la pérdida de calor.

El enfriamiento por ventilación es una estrategia que equilibra la demanda respiratoria con la termorregulación. El enfriamiento se incrementa cuando los animales aumentan la frecuencia respiratoria y reducen el volumen corriente. La respiración superficial y rápida constituye un signo de que el animal en cuestión presenta un calentamiento excesivo. La *agitación del gaznate* es una conducta de enfriamiento que se observa en las aves y se caracteriza por la contracción y relajación rápida de los músculos de la garganta. Los mamíferos, por otro lado, *jadean*. Cada una de estas conductas enfría el animal de diversas maneras. En primer lugar, la ventilación rápida aumenta la pérdida de calor por la superficie respiratoria mediante la convección. En segundo lugar, y posiblemente más importante, la ventilación rápida hace que el agua se evapore de la superficie de la vía aérea, de la superficie pulmonar a la lengua. Los animales que dependen del enfriamiento respiratorio suelen contar con superficies respiratorias altamente vascularizadas que se mantienen húmedas por medio de secreciones. Estos patrones de ventilación pueden modificar la naturaleza del perfil de gas sanguíneo, variando la fisiología respiratoria. El aumento de la frecuencia respiratoria se compensa en parte por la reducción del volumen corriente.

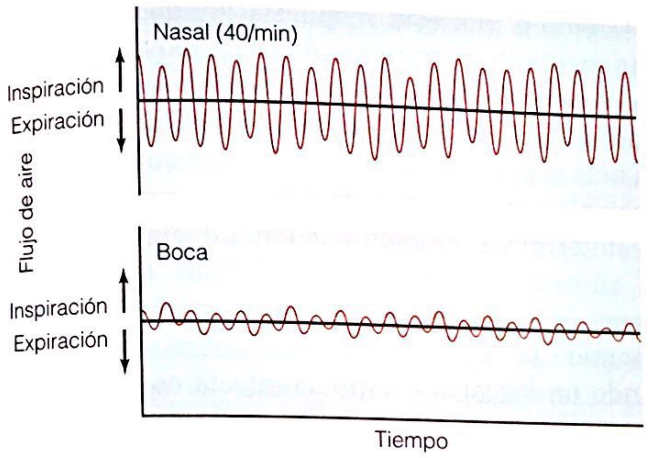
Los renos constituyen un claro ejemplo de los vínculos entre la respiración y la termorregulación. Si bien habitan entornos fríos, los renos se enfrentan al peligro de sufrir estrés térmico debido a su gran tamaño y gruesa capa de pelaje aislante. En temperaturas frías normales (10 °C) los renos respiran por la nariz a una baja frecuencia. La parte superior de la cavidad nasal presenta abundantes capilares y la respiración nasal ayuda a enfriar las regiones cerebrales cercanas. Cuando se calientan en exceso, modifican el patrón respiratorio: aumentan la frecuencia respiratoria y comienzan a jadear por la boca (Figura 14.24).

Si bien esta modificación en el patrón respiratorio disminuye el enfriamiento directo del cerebro, reduce con mayor eficacia la temperatura central del cuerpo.

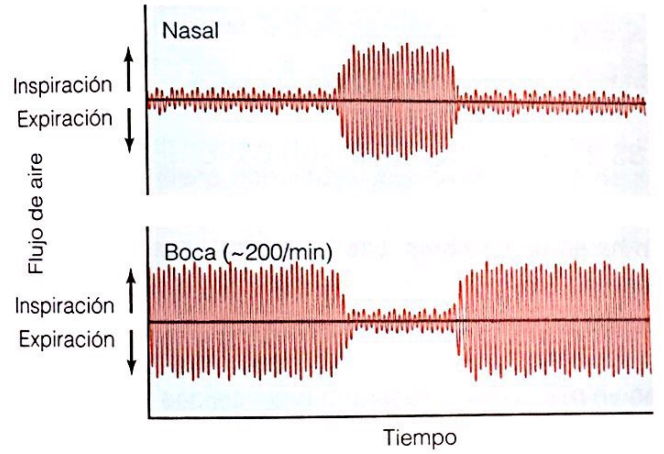
La endotermia en reposo produce estados hipometabólicos

En capítulos anteriores hemos observado varias formas de hipometabolismo que los endotermos utilizan para sobrevivir en condiciones adversas. Los colibríes, por ejemplo, reducen el índice metabólico todas las noches. Los mamíferos hibernantes también disminuyen el metabolismo durante los largos y fríos meses invernales cuando el alimento escasea. Tanto en la inactividad diaria (letargo) como en la inactividad estacional más prolongada (hibernación), la fase hipometabólica conlleva la reducción de la T_B, fenómeno que se denomina **endotermia en reposo**.

Escaneado con CamScanner



(a) Temperatura baja



(b) Temperatura elevada

Figura 14.24. Pérdida de calor durante el jadeo.
Al igual que otros mamíferos, los renos modifican la respiración a fin de incrementar la pérdida de calor. Éstos respiran por la nariz en bajas temperaturas. El flujo de aire enfría la sangre circulando por los vasos que recorren la cavidad nasal. Cuando aumentan las temperaturas, los renos respiran por la boca a una mayor velocidad (200-300 respiraciones por minuto). (*Fuente:* Ass-Hansen *et al.*, 2000).

La duración y magnitud de la reducción en la T_B difiere entre los diferentes animales y los tipos de inactividad (Figura 14.25). Una ardilla ártica, por ejemplo, permite que la T_B se reduzca casi hasta el punto de congelamiento. No obstante, incluso las pequeñas disminuciones en la T_B ofrecen importantes ahorros de energía para un animal inactivo.

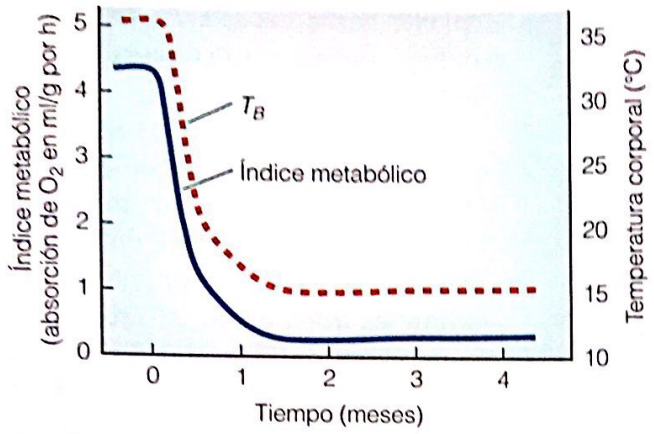
En condiciones normales (eutérmicas), los mamíferos y las aves mantienen la T_B dentro de un estrecho rango. Los animales eutérmicos inducen una respuesta compensatoria cuando el termostato central, el hipotálamo en el caso de los mamíferos, percibe una reducción en la T_B. Durante los periodos de endotermia en reposo, el animal vuelve a calibrar el termostato central a fin de reconocer y defender una T_B diferente. Es posible que permita que la T_B caiga a niveles cercanos a la T_A, bastante por debajo del punto establecido para la eutermia.

Los vínculos entre el metabolismo y la regulación de T_B hacen que resulte difícil determinar cuál de los dos parámetros produce el enfriamiento hipometabólico. En la mayoría de los animales que entran en un estado de inactividad, la T_B y el índice metabólico disminuyen de forma paralela, por lo que no está claro si la menor T_B reduce el metabolismo o si es la menor producción de calor metabólico la que ocasiona el enfriamiento. En algunos estudios, los animales presentan una disminución en el índice metabólico con anterioridad a la caída de la T_B, lo que indicaría que el hipometabolismo da origen a la reducción en la T_B. No obstante, en el caso de los animales mayores, el retardo en el enfriamiento al entrar en el estado de inactividad se debe en parte a la inercia térmica: la gran masa y baja proporción de la superficie respecto del volumen retrasan el impacto de la termogenia reducida, haciendo que el animal logre permanecer mucho más caliente que la T_A incluso con un índice metabólico reducido.

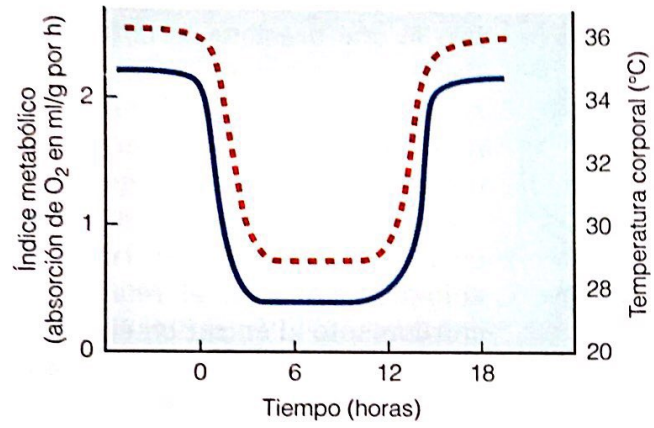
Los pirógenos inducen la hipertermia

Las desviaciones de la T_B óptima en general afectan a la fisiología habitual, aunque en algunos casos los endotermos pueden inducir la hipertermia local como parte de la respuesta inmunológica. El daño celular y tisular regional produce un calentamiento local denominado inflamación. Las condiciones más graves conducen a una hipertermia en todo el cuerpo. La fiebre, inducida por mensajeros químicos conocidos como **pirógenos**, ayuda a combatir las invasiones de bacterias y virus. Los organismos reconocen la presencia de bacterias cuando las células del sistema inmunológico detectan determinadas proteínas bacteriales, como la endotoxina, u otras macromoléculas bacteriales como los lipopolisacáridos y proteoglicanos. Estas sustancias químicas, denominadas pirógenos exógenos, se detectan por medio de los glóbulos del sistema inmunológico

Escaneado con CamScanner



(a) Hibernación



(b) Letargo

Figura 14.25. Estados hipometabólicos.
Muchos endotermos responden a las frías temperaturas al entrar en algún tipo de inactividad. La temperatura corporal por lo general se reduce de forma paralela al índice metabólico. La inactividad se denomina **(a)** hibernación cuando la depresión metabólica se extiende durante semanas o meses, o **(b)** letargo cuando el animal entra en un estado hipometabólico en ciclos diarios.

Cuando los macrófagos detectan la endotoxina, por ejemplo, responden al sintetizar los pirógenos endógenos como la interleucina 1. Los macrófagos liberan interleucina 1 en las regiones que rodean a las neuronas termosensibles, activando la liberación de otro químico denominado mediador en las células circundantes. Un tipo de mediador, la prostaglandina E, modifica el punto establecido del hipotálamo, activando una respuesta compensatoria que produce el calentamiento de los tejidos. Las neuronas sensibles al calor reducen la frecuencia de envío, mientras que las neuronas sensibles al frío la aumentan. El cuerpo tiembla para aumentar la producción de calor metabólico en los músculos. La frecuencia cardiaca se eleva y los vasos periféricos se dilatan a fin de incrementar el flujo sanguíneo, para así distribuir el calor central del cuerpo en todo el animal.

Debido a que esta respuesta inmunológica funciona mediante el aumento de la T_B, parecería eficaz sólo en animales que son capaces de retener el calor corporal. De hecho, esta característica inmunológica está más desarrollada en los animales endotérmicos, principalmente aves y mamíferos, aunque los animales ectotérmicos también pueden inducir la hipertermia en respuesta a patógenos. Dado que no son capaces de utilizar mecanismos fisiológicos para aumentar la T_B, emplean la fiebre conductual. Cuando un largarto o sapo se infecta con bacterias, presenta un aumento en la T_B preferida, trasladándose a un entorno más cálido.

Sistemas integradores

Las melenas del león son calientes

Los leones viven en manadas de un macho adulto con un harén de hembras. Las leonas se encargan del cuidado de los pequeños y la cacería, mientras que el macho vigila la manada, defendiendo su posición ante cualquier otro macho rival. Las hembras sin pareja elegirán un macho que presenten una "calidad" superior en términos del potencial reproductivo. El concepto de selección de pareja suele ser difícil de interpretar desde el punto de vista fisiológico del animal. ¿Cómo hace una hembra para reconocer el potencial reproductivo de un león macho a partir de las características visibles o conductuales? Estudios recientes indican que una de las características que las hembras evalúan es el tamaño y color de la melena del macho, el abundante pelaje que cubre el cuello y la garganta. Las observaciones reales sugieren que las leonas tienden a elegir parejas con una melena larga y oscura, característica que podría constituir una indicación fiel de la calidad del macho debido a la relación entre las propiedades de la melena y la termorregulación.

La mayoría de los leones africanos habitan en cálidas sabanas, en donde las temperaturas durante el día pueden alcanzar los 45 °C. Para éstos el mayor desafío es mantenerse frescos, por lo que la abundante melena de los machos parecería contraproducente en relación con la fisiología termal. Algunos estudios con cámaras infrarrojas apoyan la suposición de que los machos con melenas oscuras y gruesas se enfrentan a mayores dificultades para expulsar el calor excesivo. Dado que la melena representa una carga termorreguladora, ¿por qué motivo forma parte de la selección sexual? Los investigadores han estudiado varias explicaciones posi-

Escaneado con CamScanner

bles para esta característica adaptativa aparentemente errónea.

No cabe duda de que las hembras utilizan la apariencia de la melena en la elección de la pareja, aunque se desconoce el motivo por el que seleccionan las más oscuras y abundantes. La teoría más sencilla es que la gruesa melena ayuda a los machos a proteger la frágil región del cuello durante las violentas contiendas por el dominio. Desde el punto de vista de la hembra, un macho bien protegido cuenta con una mayor capacidad de proteger la manada contra cualquier invasor. Desde la perspectiva del macho, los beneficios de la protección extra superan los gastos adicionales vinculados con la termorregulación. Otra explicación para este fenómeno es la *hipótesis de incapacidad*. Al igual que la cola del pavo real, la melena más abundante puede indicarle a la hembra que el macho posee una sólida fisiología, capaz de hacer frente a la carga fisiológica adicional.

Independientemente del motivo subyacente por el cual la melena constituye una característica de selección sexual, los fisiólogos se preguntan cómo se modifican las propiedades de la melena en un macho dominante y de qué manera esto refleja el dominio. La respuesta radica en la comprensión de la base celular del crecimiento de pelo. La longitud del pelo se controla mediante las células del folículo piloso y la velocidad de crecimiento se modifica de acuerdo con las condiciones ambientales: es rápida en verano y lenta en invierno. Cada uno de los cabellos de los humanos crece por durante unos cinco años, después de los cuales permanecen estáticos durante otras 12 semanas. A partir de ese punto, un pelo nuevo comienza a formarse en el mismo folículo, expulsado el pelo anterior. En principio, los leones pueden contar con una melena más larga al permitir que el pelo crezca más rápido o durante periodos más prolongados. La *velocidad* de crecimiento se determina por las hormonas esteroides andrógenas: testosterona y dihidrotestosterona (DHT). La enzima 5α-reductasa convierte la testosterona en DHT, su forma más activa. Los niveles del pigmento melanina, que se produce de forma directa en las células pilosas, determinan el color de la melena. El proceso de pigmentación también se ve influido por los niveles de testosterona, por lo que un elevado nivel andrógenos hace que la melena tenga un aspecto largo y oscuro. Dado que los andrógenos también controlan el impulso sexual y la agresión, las propiedades de la melena pueden reflejar la tendencia a conductas más agresivas que ayudan en el apareamiento y la defensa.

Una curiosa variación en la historia de la melena del león proviene de los leones de Tsavo. Esta región africana es mucho más cálida que otros hábitats de leones, como el Serengeti. Las melenas abundantes serían, en esta circunstancia, una carga aún más problemática para los leones machos de Tsavo. Éstos se volvieron famosos por dos motivos: en primer lugar, se los percibía como más agresivos que otros leones, e incluso ganaron la reputación de ser devoradores de humanos. Los leones fantasma de Tsavo, como se los conoció, también se destacaban por carecer de melena. Los machos jóvenes en toda África carecen de melena, por lo que durante bastante tiempo se creyó que sólo se observaban machos jóvenes en Tsavo. Sin embargo, los investigadores atrajeron leones de la densa vegetación y descubrieron que incluso los machos dominantes carecían de melena. Para estos animales la melena sería una carga imposible de superar, tanto debido a las temperaturas más cálidas como por la densa vegetación. Así, en el caso de los leones de Tsavo, la evolución los ha llevado a perder la melena.

Los psicólogos pueden preguntarse cómo estos leones perdieron la melena. Si bien es necesaria cierta cantidad de testosterona para el crecimiento de pelo, el exceso de la misma produce la caída de pelo. Se desconoce aún si estos machos presentan un nivel de testosterona más elevado que los parientes del Serengeti, aunque también se observan modificaciones con respecto a la estructura social de las manadas que involucra la testosterona. En los leones del Serengeti una manada puede tener hasta cuatro machos adultos, pero la mayoría de las manadas de Tsavo tienen un solo macho adulto. Es posible que los altos niveles de testosterona no sólo produzcan la pérdida de pelo, sino que también aumenten la naturaleza agresiva de los machos de Tsavo, modificando así la estructura social de la manada. ⋮⋮

Resumen

Todos los animales están sujetos a las leyes físicas que regulan los flujos de calor, aunque los efectos en los endotermos presentan un mayor impacto en la fisiología. Los animales que habitan en el agua pierden calor con mayor facilidad que los que viven en el aire, debido a que el agua presenta una conductividad térmica más elevada. Si bien la producción de calor constituye una función de la masa corporal, el intercambio de calor depende de la superficie. Como consecuencia, la proporción entre la superficie y el volumen en los animales presenta una importante influencia en la termorregulación. La presencia de aislantes en la superficie externa del animal, como

Escaneado con CamScanner

plumas y pelo, crea un espacio muerto que reduce el gradiente térmico entre el animal y el entorno. El movimiento de fluidos como el aire y el agua incrementa la velocidad de pérdida de calor por convección. La radiación térmica es una importante fuente de calor para los animales, que procede directamente del sol y del entorno que rodea al animal. Muchos animales son capaces de absorber la energía térmica de la radiación solar al tomar sol, con frecuencia ayudados por la coloración oscura. Muchos utilizan el enfriamiento por evaporación para reducir el calentamiento excesivo.

Las estrategias térmicas de los animales pueden distinguirse por medio de dos pares de términos. Los poiquilotermos y homeotermos se diferencian por la estabilidad de la temperatura corporal (T_B). En los poiquilotermos la T_B cambia de acuerdo con las condiciones ambientales, mientras que los homeotermos mantienen una T_B constante. Los ectotermos y endotermos se diferencian por la fuente del calor corporal. Los primeros presentan una T_B que se determina según las condiciones ambientales, mientras que los segundos elevan la T_B al producir y retener el calor metabólico. Los heterotermos son animales que cuentan con combinaciones de endotermia y ectotermia. Los heterotermos temporales por lo general son endotermos durante la mayor parte de su vida, aunque pasan por periodos de hipotermia como en el caso de la hibernación o letargo. Los heterotermos regionales, por otro lado, son capaces de calentar determinadas regiones del cuerpo por encima de la temperatura ambiental (T_A).

Los endotermos cuentan con zonas de termotolerancia. La zona termoneutra es el rango de temperaturas entre las cuales las funciones fisiológicas se encuentran en un nivel óptimo. Fuera de este rango, los gastos metabólicos son mayores y las funciones animales se ven afectadas. Los animales que soportan un amplio rango de T_A son euritermos, mientras que los que viven entre un estrecho rango de T_A se denominan estenotermos. Los animales cuentan con la capacidad de reducir los efectos del estrés térmico al modificar la conducta. Por ejemplo, pueden cambiar la posición corporal o trasladarse a microclimas con temperaturas más favorables.

Los cambios en la T_A presentan mayores consecuencias para los ectotermos que para los endotermos. Las alteraciones en la T_B influyen varios aspectos de la estructura macromolecular y el metabolismo. La temperatura modifica la fluidez de la membrana al alterar la cantidad de uniones que se forman entre los fosfolípidos. Una temperatura más elevada aumenta la fluidez, mientras que una más reducida la disminuye. Los animales pueden mitigar estos efectos al modificar la naturaleza de las membranas en términos de la longitud de las cadenas de ácidos grasos, la saturación, el perfil de fosfolípido y el contenido de colesterol. La temperatura también afecta a la estructura tridimensional de las proteínas y la cinética de las enzimas. Cuando las proteínas sufren la desnaturalización térmica, se producen genes para las proteínas de estrés, que vuelven a plegar las proteínas dañadas y marcan las proteínas dañadas de forma irreversible para la degradación. La temperatura también modifica la velocidad de las reacciones químicas y, por tanto, el índice metabólico.

Los ectotermos que habitan entornos fríos suelen remodelar los sistemas fisiológicos para compensar los efectos de la temperatura. Muchos animales pueden soportar temperaturas bajo cero. El mayor riesgo es la formación descontrolada de cristales de hielo, que puede producir un estrés osmótico y dañar de forma física las membranas celulares. Los animales tolerantes al congelamiento se enfrentan con el frío extremo al producir compuestos que promueven el congelamiento. Estos nucleadores de hielo controlan el crecimiento de cristales de hielo para así proteger al animal de daños. Otros animales producen proteínas anticongelantes que evitan la formación de hielo intracelular. Los que han habitado el frío extremo por periodos prolongados suelen presentar proteínas adaptadas al frío.

Los animales endotérmicos producen calor metabólico y lo retienen con el fin de elevar la temperatura corporal por encima de la temperatura ambiental. El calor es una consecuencia natural del metabolismo, aunque los endotermos cuentan con índices metabólicos más elevados que los ectotermos de igual tamaño. Una mayor pérdida en la membrana es una de las razones por las cuales éstos poseen índices metabólicos más altos.

Los endotermos utilizan sistemas neurales para detectar las temperaturas externas e internas. El hipotálamo en los mamíferos integra la información sensorial central y periférica para hacer que los sistemas fisiológicos modifiquen la producción y retención de calor. Las neuronas periféricas sensibles al frío activan cambios en la orientación del pelo, o la piloerección, para reducir la pérdida de calor. Los nervios y las hormonas también controlan el flujo sanguíneo a la superficie de la piel para regular la velocidad de la pérdida de calor. La vascularización se suele organizar en intercambiadores contracorriente para ayudar

Escaneado con CamScanner

a retener el calor en el centro del cuerpo. Los mamíferos grandes que presentan un calentamiento excesivo utilizan la transpiración para aumentar el enfriamiento por evaporación. Algunos animales pequeños expulsan el calor por medio del jadeo, que incrementa la pérdida de calor mediante la lengua y la superficie respiratoria. Los mamíferos también son capaces de aumentar la temperatura corporal en respuesta a la infección. Esta hipertermia, o fiebre, es inducida por los pirógenos. Algunos endotermos logran tolerar breves periodos de supresión metabólica, durante los cuales la temperatura corporal disminuye, aunque rara vez llega al punto en que se equipara con la temperatura ambiental. Durante la endotermia en reposo, los animales vuelven a configurar el termostato central a un nuevo punto establecido.

Preguntas de revisión

1. Compare y contraste los siguientes términos: homeotermia y poiquilotermia, endotermia y ectotermia, heterotermia regional y heterotermia temporal.
2. El agua a 10 °C parece más fría que el aire a la misma temperatura. ¿Por qué?
3. ¿Por qué las proteínas anticongelantes se observan en los peces marinos pero no en los de agua dulce?
4. Compare y contraste los mecanismos de termogenia. ¿Qué pasos bioquímicos se encargan de la producción de calor?
5. Analice las diferentes fuentes de energía que un ectotermo emplea para elevar la T_B.
6. ¿Qué conductas reducen las pérdidas de calor debido a (a) la conducción; (b) la convección?
7. ¿Cómo sabemos que las proteínas anticongelantes aparecieron varias veces en la evolución?
8. ¿De qué manera funcionan los intercambiadores de calor contracorriente?

Preguntas de síntesis

1. ¿Por qué las temperaturas elevadas son más peligrosas que las bajas?
2. ¿Cómo podríamos convertir un animal termosensible en uno termotolerante?
3. Sintetice las modificaciones fisiológicas que acompañan la aclimatación térmica.
4. ¿Por qué los animales endotérmicos necesitan las neuronas termosensibles centrales y periféricas?
5. La termorregulación requiere el control activo de la corriente sanguínea que fluye por los vasos. ¿De qué manera los animales dilatan algunos vasos sanguíneos mientras contraen otros?
6. ¿Qué efectos se pueden observar en la presión sanguínea si se expone un mamífero a temperaturas muy bajas?
7. ¿Qué modificaciones genorreguladoras deben haber acompañado la evolución del tejido adiposo marrón?
8. El color del animal influye en varios aspectos de la fisiología y la ecología. Indique algunos ejemplos de animales cuyos patrones de color desempeñan un papel en la termorregulación.
9. Muchos mamíferos desarrollan pelajes diferentes en invierno y verano. ¿Qué factores influyen en los gastos y ganancias de la muda estacional?
10. Compare y contraste la estructura del pelo y las plumas.

Escaneado con CamScanner