

## UNIDAD VII

**METABOLISMO ENERGETICO.** Generalidades. Tasa metabólica. Valor energético de los alimentos. Consumo de  $O_2$ . Cociente respiratorio QR. Tasa metabólica específica. Reserva energética.  $Q_{10}$ .

**TEMPERATURA.** Concepto físico de calor y temperatura. Conducción, convección, radiación, evaporación. Animales ectotermos, endotermos, heterotermos: temporales y regionales. Regulación de la temperatura en ambientes fríos y cálidos. Termogénesis. Regulación termostática de la temperatura corporal. Fiebre. Ejercicio. Hibernación. Torpor. Sueño invernal. Estivación.



## 1. GENERALIDADES SOBRE LA OBTENCION DE ENERGIA

La energía disponible para la vida de todos los animales proviene de los alimentos consumidos. La conservación de energía se expresa entonces  $\gg U = Q + W$ . Donde el cambio de energía almacenada es igual al calor perdido más el trabajo realizado. Esta es la 1ª Ley de la Termodinámica y se puede expresar para un intervalo de tiempo corto  $\Delta t$ .

Si hacemos un balance de energías transferidas por unidad de tiempo  $\gg$

$$\frac{\Delta U}{\Delta t} = \frac{\Delta Q}{\Delta t} + \frac{\Delta W}{\Delta t}$$

La energía en un organismo se obtiene por oxidación de los alimentos y de las reservas acumuladas. El consumo de energía se mide en Kcal o en Joules. La diferencia de energía se utiliza para realizar trabajo o para producir calor y proviene de las ligaduras químicas, al romperse los productos de reacción. Solo una fracción de la energía producida se aprovecha en trabajo útil, la mayor parte se transforma en calor.

La glucosa ingresa a las células por difusión facilitada y esta difusión está favorecida por la insulina. Solamente en el epitelio intestinal y de los tubulos renales ocurre un cotransporte Na-dependiente. En cuanto ingresa a la célula la glucosa se fosforila como *Glucosa-6P* por acción de una *Glucoquinasa*. Esta fosforilación es irreversible (excepto en el hígado, epitelio intestinal y renal) evitándose la pérdida de glucosa por parte de las células. Esta glucosa es utilizada para obtener energía directamente o se almacena como glucógeno, con intervención de varias enzimas.

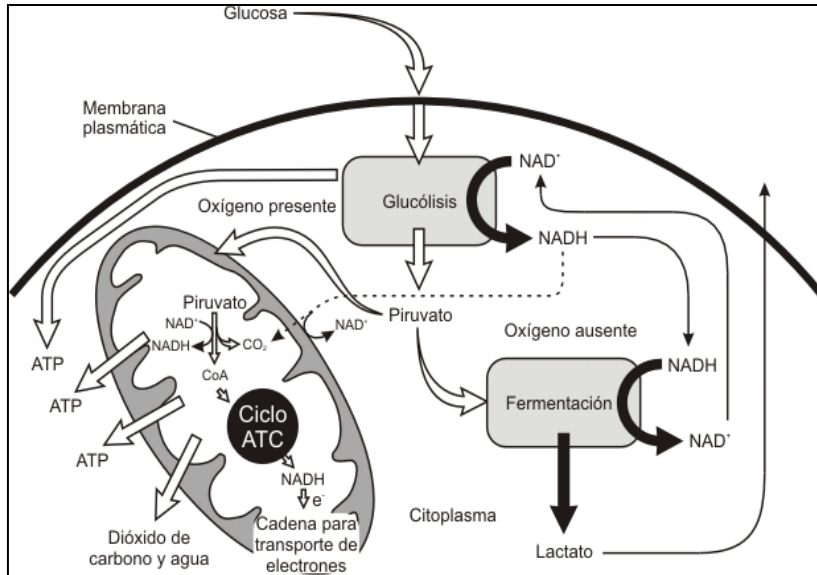


El aprovechamiento de glucosa para la obtención de energía ocurre en la célula. En el citosol, mediante la glucólisis o glicolisis se transforma la glucosa en *piruvato* obteniéndose en el proceso un pequeño desprendimiento energético. En células animales es la única ruta que proporciona ATP en ausencia de oxígeno, por lo tanto puede desarrollarse de forma anaerobia. El piruvato puede continuar su degradación a *lactato* mediante la fermentación láctica, o bien a *etanol* recibiendo en este caso el nombre de fermentación alcohólica. El término de fermentación es muy amplio en el sentido que designa degradación anaerobia de los nutrientes orgánicos para obtener ATP; en los dos casos mencionados el nutriente utilizado es la molécula de glucosa. La glucólisis tiene lugar en el citoplasma de las células, encontrándose las enzimas que participan en la ruta en estado disuelto en el citosol.

Una característica importante de la vía glucolítica es que todos los metabolitos intermediarios son moléculas fosforiladas. La presencia de este grupo fosfato permite, en primer lugar, que estas moléculas tengan una carga negativa, y siendo por lo tanto polares no pueden atravesar la membrana celular, quedando atrapadas en el citoplasma. Además,

la transferencia de un enlace de alta energía aporta a la molécula un incremento de energía libre, que le dará una mayor energía de activación, facilitando el curso de las reacciones.

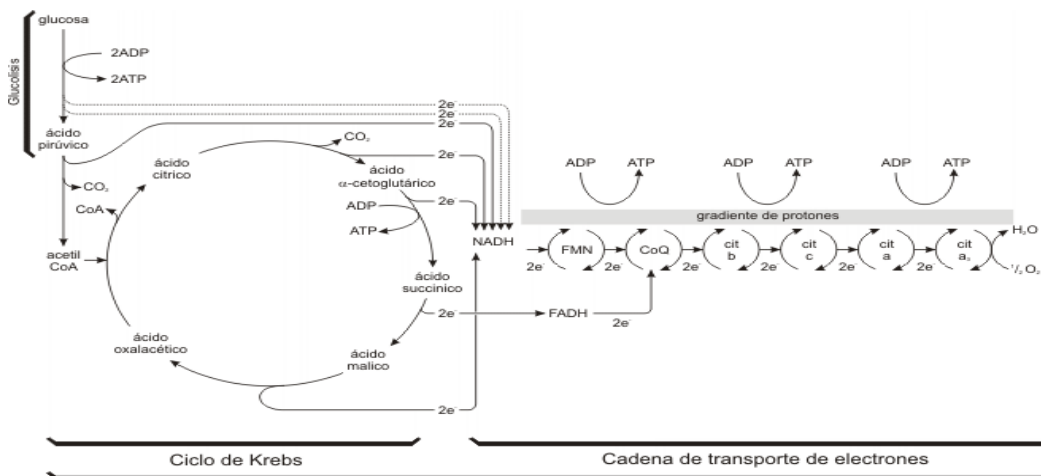
En los organismos aerobios, o en células en condiciones aeróbicas, la glucólisis constituye



el primer paso en la oxidación de la molécula y el piruvato continúa su degradación hasta la oxidación total en la que los átomos de carbono formarán  $\text{CO}_2$  y los hidrógenos (hidrogeniones y electrones) formarán  $\text{H}_2\text{O}$ . Para llegar a estos productos de desecho se habrán de utilizar otras rutas catabólicas como la del ácido cítrico y la fosforilación oxidativa.

**Fig. 1: Oxidación de glucosa en la célula**

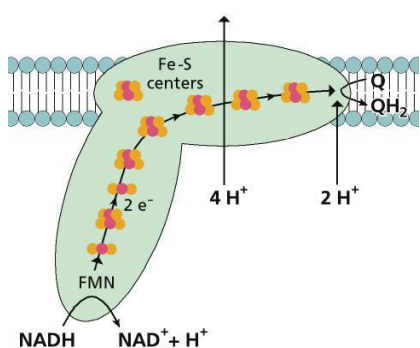
A través de la respiración celular aeróbica se producirá la oxidación total de la molécula de acetilo hasta  $\text{CO}_2$  y  $\text{H}_2\text{O}$ . El proceso se desarrolla en la matriz mitocondrial y está constituido por una secuencia de reacciones catalizadas enzimáticamente. Aunque el  $\text{O}_2$  molecular no participa directamente en el ciclo de Krebs, éste no se desarrolla en condiciones de ausencia de  $\text{O}_2$ , es por lo tanto estrictamente aeróbico, porque la regeneración de las coenzimas a su forma oxidada, necesaria para la continuidad del ciclo, sólo se realiza por transferencia al  $\text{O}_2$  molecular.



**Fig. 2: Liberación de energía durante la respiración celular**

La *Fosforilación Oxidativa* que ocurre durante la respiración celular está formada por tres grandes complejos enzimáticos, denominados *NADH reductasa*, *Citocromo reductasa* y *Citocromo oxidasa*, conectados entre sí por dos transportadores móviles de electrones que son la *Ubiquinona* y el *Citocromo c*. Los grupos transportadores de electrones en las proteínas enzimáticas son grupos prostéticos como las flavinas, complejos de hierro-azufre, grupos hemo e iones cobre.

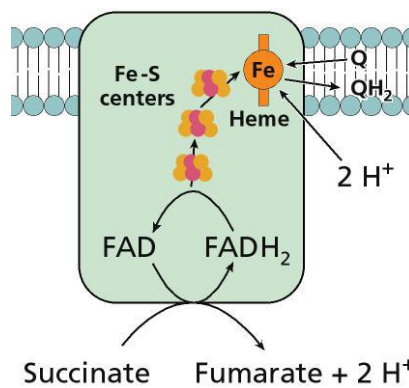
La incorporación de los electrones procedentes de la coenzima  $FADH_2$  se lleva a cabo mediante un complejo distinto de los anteriores que es la *Succinato reductasa*. A diferencia de los tres complejos anteriores, que canalizan la energía desprendida en la reacción redox exoérgica en bombear protones de la matriz a la cara citoplasmática de la membrana, este último complejo no es capaz de realizarlo. Estos complejos están formados por pares redox con potenciales sucesivamente crecientes, que establecen un flujo direccional de electrones y un desprendimiento secuencial de energía.



**Fig. 3: Complejo I**

Las reacciones que tienen lugar a nivel de la *NADH reductasa* o **Complejo I** son una serie de reacciones redox, en las que intervienen un coenzima flavínico (FMN o flavina mononucleótido) y un centro ferrosulfurado en el que el átomo de hierro es el que realiza el intercambio electrónico para cederlos al coenzima Q. El flujo de dos electrones desde el NADH hasta el coenzima Q o ubiquinona, da lugar al bombeo de cuatro  $H^+$  a través de la membrana mitocondrial interna, desde la matriz hacia su cara citoplasmática.

El **Complejo II** o *Succinato reductasa* se encuentra a nivel de la membrana, y uno de sus componentes es una enzima del ciclo del ácido cítrico, la succinato deshidrogenasa, que cataliza la reacción de succinato a fumarato. Uno de los productos de la reacción, el coenzima reducido  $FADH_2$  no abandona el complejo, transfiriendo los electrones en el interior del mismo a un centro Fe-S, para posteriormente ser cedidos al coenzima Q. Esta es la única enzima del ciclo del ácido cítrico que no se encuentra libre en la solución de la matriz mitocondrial, sino que está fuertemente unida a la membrana mitocondrial interna. Por otro lado, algunas de las enzimas mitocondriales que utilizan FAD (acil-CoA deshidrogenasa, primer enzima de la  $\beta$ -oxidación), no introducen sus electrones a la cadena de transporte electrónico a través del complejo II, sino mediante una flavoproteína transportadora de electrones (ETFP- ubiquinona reductasa) que reduce directamente la ubiquinona o coenzima Q. El potencial de transferencia electrónica es



**Fig. 4: Complejo II**

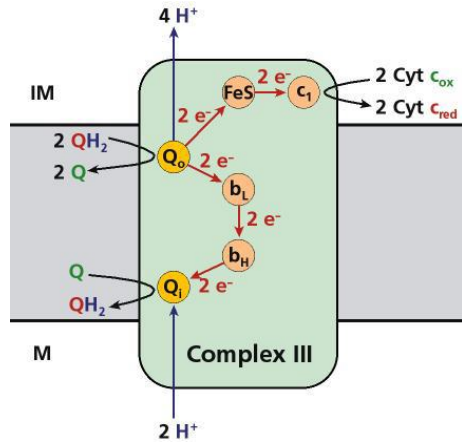


Fig. 5: Complejo III

menor en este complejo que en el anterior, y el desprendimiento energético no es suficiente para el bombeo de hidrogeniones, lo que se traducirá en un menor rendimiento de ATP, comparado con el obtenido cuando los electrones penetran en la cadena utilizando el complejo I.

La segunda bomba de hidrogeniones, se sitúa en el **Complejo III** o *Citocromo reductasa*, que se caracteriza principalmente por disponer de grupos prostéticos hemo, similares a los de la hemoglobina, con un átomo de Fe que se alterna entre su estado reducido o ferroso (Fe<sup>2+</sup>) y el estado oxidado o férrico (Fe<sup>3+</sup>). A través de la siguiente secuencia de reacciones los electrones son transferidos hasta el citocromo c, este flujo genera un potencial suficiente para bombear 2 H<sup>+</sup> hacia el lado citoplasmático. La diferencia de potencial de transferencia es menor que en el complejo I y por lo tanto la capacidad de mover los hidrogeniones también es menor.

A través del último **Complejo IV**, la *Citocromo oxidasa* acepta cuatro electrones del citocromo c, uno cada vez, a través de dos grupos hemo que utilizan átomos de cobre y los transfiere a una sola molécula de O<sub>2</sub> formando dos moléculas de H<sub>2</sub>O. Se estima que el 90 % del consumo total de oxígeno de las células es realizado por la *Citocromo oxidasa*. El oxígeno molecular es un aceptor de electrones con un fuerte carácter oxidante, una alta tendencia a captar electrones, pero reacciona muy lentamente a menos que sea activado catalíticamente. Esta activación es realizada por este complejo, el cual también funciona como una bomba de protones, realizando un movimiento neto de 4 H<sup>+</sup> hacia el espacio intermembranoso.

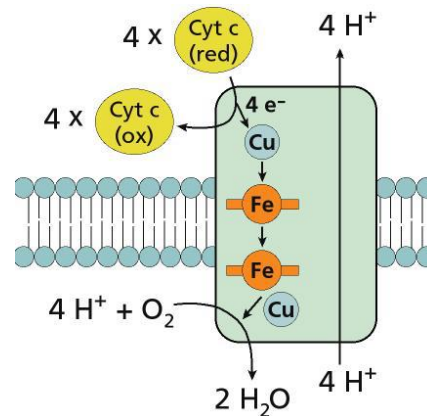


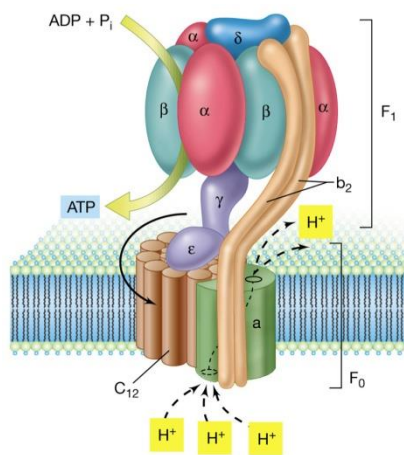
Fig. 6: Complejo IV

Aunque han existido teorías múltiples que intentaron justificar la conexión entre la fosforilación y la oxidación, ninguna pudo sostenerse con los necesarios datos experimentales. El planteamiento de la *Hipótesis quimiosmótica o de Mitchell* (1961) permitió la teorización y posterior corroboración del mecanismo de dicho acoplamiento. El transporte de electrones y la síntesis de ATP están acoplados a través de un gradiente de protones entre ambas caras de la membrana interna. El bombeo de protones, desarrollado por los diferentes complejos de la cadena de transporte electrónico, genera un aumento de concentración de H<sup>+</sup> en la cara citoplasmática, y un gradiente eléctrico debido a la carga positiva movilizada por los protones hacia el exterior de la membrana. Estos gradientes establecen una fuerza protomotriz que empuja a los hidrogeniones hacia

el interior, y utilizando esta fuerza, el complejo enzimático ATP-sintasa formaría enlaces de alta energía en forma de moléculas de ATP.

**Síntesis de ATP.** La ATP sintasa es un complejo enzimático de gran tamaño, observable a microscopía electrónica. Está formada por dos subunidades FO, una porción hidrofóbica que atraviesa la integridad de la membrana mitocondrial interna, formada por cuatro cadenas polipeptídicas y que funcionalmente constituye el conducto de protones. La otra subunidad F1 protruye en el lado interno de la membrana, y está formada por cinco clases de cadenas polipeptídicas,  $\alpha$ 3,  $\beta$ 3,  $\gamma$ ,  $\delta$  y  $\epsilon$ . Su papel funcional es catalizar la formación de un enlace de alta energía, sintetizando ATP. El cuello intermedio que une ambas subunidades está formado a su vez por varias proteínas reguladoras.

El sistema mediante el cual funciona este complejo, ha permitido observar que el ATP se forma rápidamente, aún en ausencia de gradiente a través de la misma, pero la carencia de fuerza protomotriz no permite la separación del ATP formado, que permanece unido a la sintasa. Sólo el flujo de protones, la estimación es de forma aproximada de tres H<sup>+</sup>, origina la liberación de un ATP. Cada par de electrones proveniente del NADH, genera un flujo neto de protones a través del complejo I, III y IV de 4, 2 y 4 protones respectivamente, lo que se traducirá en la síntesis de 3 ATPs, la entrada de electrones a través del FADH<sub>2</sub> genera un flujo de protones a través del complejo III y IV de 2 y 4 respectivamente, que permitirá la formación de 2 ATPs.



**Fig. 7: ATP sintasa**

## 2. METABOLISMO

El término metabolismo engloba la suma total de reacciones químicas que ocurren en un organismo. Las vías metabólicas pueden agruparse en dos categorías principales: el *anabolismo*, en el que se incorporan sustancias simples a moléculas más complejas, necesarias para el organismo; y el *catabolismo*, en el que se rompen las moléculas complejas en otras más simples. El *anabolismo* requiere energía y se asocia con la reparación, la regeneración o el crecimiento. En el *catabolismo* se produce liberación de energía. Una parte de esta energía se almacena en forma de compuestos fosfatados de gran energía (ATP). En ausencia de un trabajo extremo o de almacenamiento de energía, toda la energía liberada durante el proceso metabólico aparece finalmente como calor. Por esto podemos utilizar la producción de calor como un índice del metabolismo energético.

### 3. TASA METABOLICA

La Tasa Metabólica mide la conversión de energía química a calor y obviamente variará con la temperatura ambiental, la hora del día, la época del año, la edad, el sexo, peso, talla, alimentación, las actividades que realice, etc.

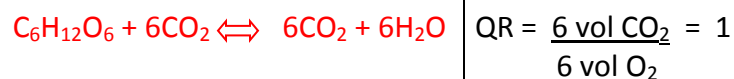
Las medidas de Tasa Metabólica pueden utilizarse para calcular las necesidades energéticas en diferentes condiciones que se pueden medir de tres modos:

- a- Determinando la diferencia entre el valor energético de los alimentos ingeridos y el valor energéticos de los productos de excreción (heces y orina). Suponiendo que no hay gasto en crecimiento, almacenamiento, etc.
- b- Determinando la producción de calor total del organismo en un calorímetro, a través de lo que se conoce como *Calorimetría directa*. El animal se coloca en una cámara muy bien aislada, determinándose la pérdida de calor del animal por la subida de temperatura de una masa conocida de agua, empleada como trampa de calor, más el calor latente presente en el vapor de agua del aire espirado y de la humedad evaporada por la piel. Este método es bastante exacto y se emplea para animales pequeños con tasas metabólicas elevadas.
- c- Determinando la cantidad de O<sub>2</sub> consumido en los procesos de oxidación, suponiendo que haya información disponible acerca de qué sustancias han sido oxidadas. *Calorimetría indirecta*. En la oxidación aeróbica, la cantidad de calor producido se relaciona con la cantidad de O<sub>2</sub> consumido y este es un factor que, más o menos, se mantiene constante, independientemente del sustrato metabólico.

Una medida del intercambio respiratorio es la respirometría. Transformar la cantidad de O<sub>2</sub> consumido para oxidar un alimento, en el calor producido, requiere conocer las cantidades relativas de C e H oxidados. Algo que se hace muy difícil. Es más fácil medir, junto con el O<sub>2</sub> consumido, la cantidad de C convertido a CO<sub>2</sub>. La relación entre el volumen de CO<sub>2</sub> espirado y el O<sub>2</sub> inspirado en un tiempo dado se denomina *Cociente Respiratorio - QR*, que nos da una idea del sustrato usado en el metabolismo.

$$QR = \frac{\text{tasa de producción de CO}_2}{\text{tasa de consumo de O}_2}$$

*Carbohidratos*- La fórmula general de los hidratos de carbono es (CH<sub>2</sub>O)<sub>n</sub>. En la oxidación completa de un hidrato de carbono el O<sub>2</sub> de la respiración se utiliza para oxidar el C, formando CO<sub>2</sub>. Cada mol de hidrato de carbono produce n moles de H<sub>2</sub>O y de CO<sub>2</sub> y consume n moles de O<sub>2</sub>. El QR para la oxidación de los hidratos de carbono es = 1.



*Grasas*- El QR característico de la oxidación de una grasa como la tripalmitina puede calcularse así:



$$QR = \frac{102 \text{ vol } CO_2}{145 \text{ vol } O_2} = 0,7$$

Dado que las distintas grasas contienen diferentes proporciones de C-H-O diferirán ligeramente en sus QR.

*Proteínas*- El catabolismo proteico presenta un problema particular, porque las proteínas no se degradan completamente durante el metabolismo oxidativo, parte del O-C y residuos de aminoácidos se excretan como desechos nitrogenados, por orina y heces. Normalmente se utilizan 96,7 volúmenes de O<sub>2</sub> para obtener 77,5 volúmenes de CO<sub>2</sub>, dando un QR ~ 0,8.

La cantidad de calor producido por cada litro de O<sub>2</sub> utilizado en el metabolismo es un factor que permanece casi constante. El valor más elevado, de 5 Kcal/L O<sub>2</sub> corresponde a los glucidos y el más bajo, de 4,5 Kcal/L O<sub>2</sub>, corresponde a las proteínas. Se diferencian en un 10 % y se ha tomado por costumbre utilizar un promedio de 4,8 Kcal/LO<sub>2</sub>.

El valor de combustión para la proteínas, determinado químicamente en laboratorio, es de 5,3 Kcal/g y se diferencia del valor energético (4,3 Kcal/g) debido a que no se oxidan totalmente. La energía derivada de la oxidación de las grasas es mucho mayor que la de los glucidos y proteínas > 9,4 Kcal/g.

El O<sub>2</sub> puede ser utilizado como una medida práctica de la tasa metabólica, debido a que la cantidad de calor producido por cada L de O<sub>2</sub> utilizado en el metabolismo, es un factor que permanece casi constante.

**Tabla 1: Valores de combustión y consumo de O<sub>2</sub> del sustrato nutritivo**

Sustrato	Valor de combustión Kcal/g	L O <sub>2</sub> /g	Kcal/L O <sub>2</sub>	Cociente Respiratorio QR
Glucidos	4,2	0,84	5	1
Grasas	9,4	2	4,7	0,7
Proteínas	4,3	0,96	4,5	0,8



#### 4. TAMAÑO CORPORAL Y TASA METABÓLICA

Una característica importante en un animal es su talla. Un aumento de talla introduce cambios que no siempre son simples y proporcionales. Por ej, duplicar la altura de un animal terrestre mientras se mantienen las mismas proporciones corporales, va acompañado de un aumento en la seperficie corporal de 4 veces y de la masa, en 8 veces. Esto hace que un animal pequeño tenga una superficie corporal importante en contacto con el medioambiente en comparación con el volúmen de su cuerpo, en relación a la superficie que expone un animal de talla grande.

Las necesidades metabólicas de un animal pequeño, comparadas con las de uno grande, por unidad de masa corporal son mayores, debido a las proporciones relativas de sus medidas. De hecho existe una relación inversa entre la tasa de consumo de O<sub>2</sub> por cada unidad de masa corporal y la masa total del animal.

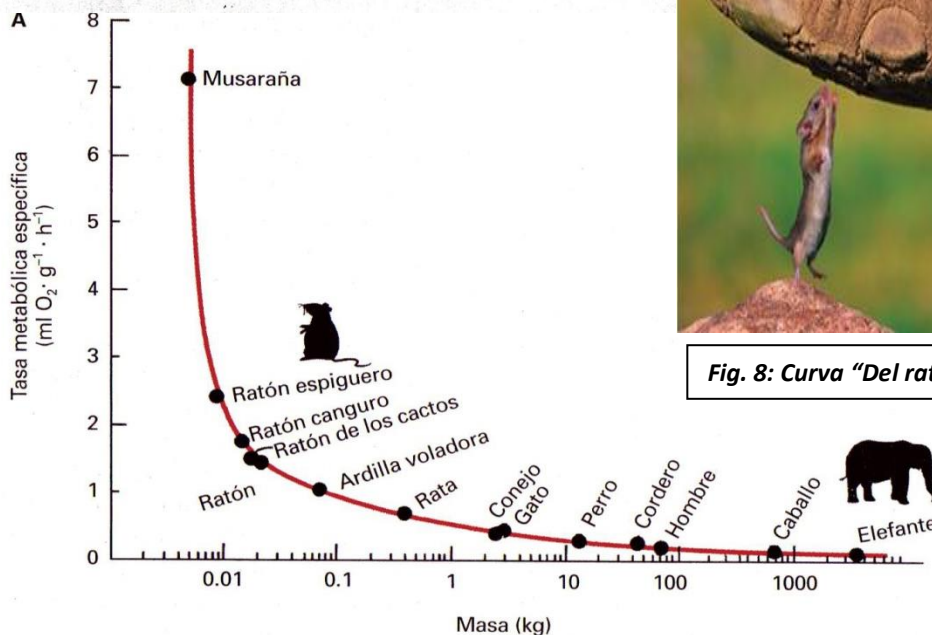
**Tabla 2: Consumo de O<sub>2</sub> en animales de diferente talla**

Animal	Masa corporal (g)	Consumo de O <sub>2</sub> total (ml/h)	Consumo de O <sub>2</sub> por gramo (ml/g · h)*
Musaraña	4.8	35.5	7.40
Ratón espiguero	9.0	22.5	1.50
Rata canguro	15.2	27.3	1.80
Ratón	25	41.0	1.65
Ardilla terrestre	96	98.8	1.03
Rata	290	250	0.87
Gato	2.500	1.700	0.68
Perro	11.700	3.870	0.33
Cordero	42.700	9.590	0.22
Humano	70.000	14.760	0.21
Caballo	650.000	71.100	0.11
Elefante	3.833.000	268.000	0.07

\* Los valores de esta columna son proporcionales a la intensidad metabólica.  
Fuente: Schmidt-Nielsen, 1975



**Fig. 8: Curva "Del ratón al elefante"**



Un mamífero de 100 g consumirá por unidad de masa corporal y unidad de tiempo, mucho más de 0,1 veces la energía que consume un mamífero de 1000 g por unidad de masa y unidad de tiempo. Esta desproporcionalidad que existe entre las tasas metabólicas específicas se ilustra con la conocida curva “Del ratón al elefante”.

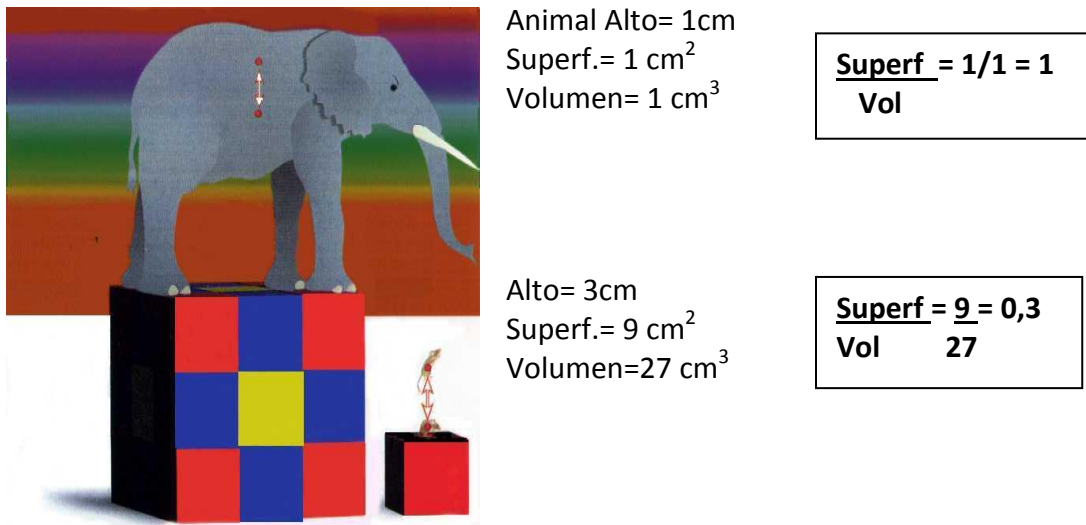


Fig. 9: Relación superficie/volumen

Se ha encontrado así que la **Tasa Metabólica** es una función exponencial de la masa corporal, descrita por la simple relación

$$\eta = a M^b$$

donde;

$\eta$ : es la Tasa Metabólica

**M**: es la masa corporal

**a**: es un coeficiente de proporcionalidad que varía según la especie y corresponde a la intersección de la línea de regresión log-log

**b**: exponente determinado empíricamente que expresa la tasa de cambio de  $\eta$  al variar la masa corporal (0,75)

La **Tasa Metabólica Específica**, también denominada Intensidad Metabólica, es la tasa metabólica expresada por unidad de masa corporal, o sea mL O<sub>2</sub> consumidos por Kg de animal por hr. Y se determina dividiendo ambos términos de la ecuación.

$$\frac{\eta}{M} = \frac{a M^b}{M} = a M^{(b-1)}$$

Podemos expresar el gráfico con curvas o en modo logaritmo, con rectas.

Tasa Metabólica

$$\log \eta = \log a + b \cdot \log M$$

Tasa Metabólica Específica

$$\log \frac{\eta}{M} = \log a + (b-1) \cdot \log M$$

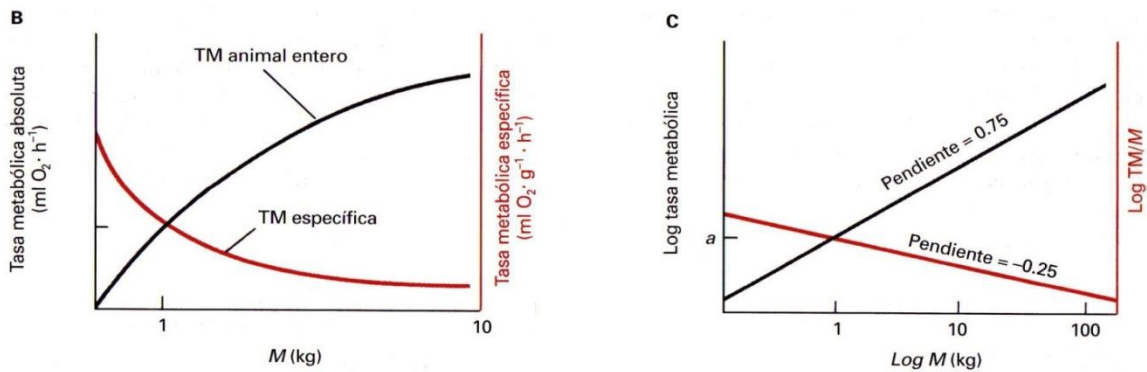


Fig. 10: B) Gráfica de TM y TME y C) Gráfica de la expresión logarítmica de TM y TME.

Un importante principio es evidente al hacer una comparación entre la TM del animal y la TME. La TM total aumenta con la masa corporal, mientras que la TME disminuye con la masa corporal. Este es el sentido de la curva “Del ratón al elefante”. En una muestra amplia de animales vertebrados, invertebrados y varias especies unicelulares, el valor del exponente **b** se aproxima a **0,75**.

Han sido muchos los intentos realizados para explicar la relación logarítmica casi universal que existe entre la masa corporal y el metabolismo. Esta relación está dada en la ecuación de TME, donde  $b \sim 0,75$  según fuera observado por Max Kleiber (1932). En muchos grupos taxonómicos distintos. Anteriormente Max Rubner (1883) propuso la *Hipotesis de Superficie*, según la cual la TM es proporcional a la superficie corporal porque la tasa de transferencia de calor es proporcional si todo lo demás es igual al área de contacto mutuo. Esta hipótesis se cumpliría para una serie de animales solo si las proporciones corporales se mantienen constantes, cumpliendo un *principio de isometría*. En estos casos se observó que la superficie corporal variaba según una potencia de 0,67 de la masa corporal > Superficie = Masa<sup>0,67</sup>. Esto solo ocurriría en animales de la misma especie; por el contrario en grupos taxonómicos diferentes suele ocurrir un *principio de alometría*, según el cual hay cambios sistemáticos en las proporciones corporales al aumentar el tamaño de la especie. Para animales de distinta especie esta relación superficie/volumen sería de 0,63 > Superficie = Masa<sup>0,63</sup>.

Se ha buscado mucho la forma de explicar la variación de TME entre animales grandes y pequeños. La hipótesis de la superficie se ve tentadora pero solo serviría para animales de la misma especie y distinto tamaño. Mc Mahon y Bonner (1983) consideraron que sería el área de sección transversal, mas que la superficie corporal, la que reflejaría mejor la relación de escala de la TM con la masa corporal. Porque el área de sección transversal de cualquier parte del cuerpo de una serie de animales de tamaños crecientes sería proporcional a la potencia de 0,75 de a masa corporal > Superficie = Masa<sup>0,75</sup>.

## 5. ALMACENAMIENTO DE ENERGIA

El almacenamiento de glucógeno implica mucho peso extra para el animal, no solo debido al bajo contenido energético de los glucidos en comparación con las grasas, sino tambien debido a que el glucogeno se deposita en las células con una cantidad considerable de agua acompañante. Se ha calculado que la depositación de glucógeno en las células del hígado y del músculo viene acompañada de aproximadamente 3gr de agua por cada gr glucogeno. Este peso extra en el almacenamiento de energía es 10 veces mayor que en el caso de las grasas. Sin embargo la ventaja del glucido es que puede proporcionar la energía muy rápidamente y quizás lo mas importante, que lo puede hacer en condiciones anoxicas, degradandose a ácido lactico. Para los animales sésiles como parásitos, bivalvos, el problema del peso es secundario y si están expuestos a condiciones de anoxia, le resulta ventajoso almacenar glucogeno en lugar de lipidos. Pero para los animales con movimiento el problema del peso tiene una importancia mayor. Para tener suficiente combustible las aves migradoras deben llevar entre 40-50% de su peso en grasa. Los lípidos ceden dos veces más energía que los glucidos y no llevan un peso extra de agua, por lo que se los considera el material idoneo de almacenamiento a largo plazo.

## 6. EFECTOS DE LA CONCENTRACION DE OXIGENO

A menudo se considera que el consumo de O<sub>2</sub> o la TM es independiente, dentro de ciertos límites, de la concentración de O<sub>2</sub> en el medio. Por ej, si aumenta en 5 veces la concentración de O<sub>2</sub> en el aire un mamifero consumirá O<sub>2</sub> a la misma velocidad. En el caso contrario, si reducimos la concentración de O<sub>2</sub> a la mitad, la velocidad de consumo será variable, según el tipo de organismo. En algunos peces la captación de oxigeno depende de la concetración del mismo en el agua, llegando a niveles riesgosos de O<sub>2</sub> con 15 mmHg.

Algunos invertebrados como la langosta responden de modo diferente. En altas temperaturas el consumo de O<sub>2</sub> es mayor que a bajas temperaturas, pero siempre la captación de O<sub>2</sub> está reducida al O<sub>2</sub> disponible. Si se estudia en el pez

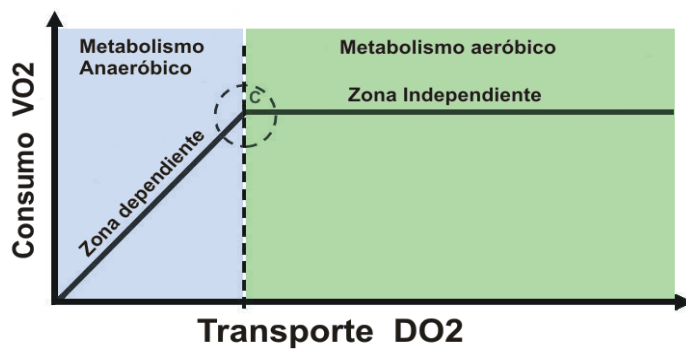


Fig. 11: Gráfica del consumo de O<sub>2</sub> en función de la concentración de O<sub>2</sub> en el medio.

dorado la captación de O<sub>2</sub> a lo largo de una escala de temperatura más amplia, a PO<sub>2</sub> relativamente altas la captación es independiente del O<sub>2</sub> disponible, pero a PO<sub>2</sub> más bajas la relación se transforma en lineal. O sea que a medida que disminuye la concentración de O<sub>2</sub> disminuye la captación. El punto de inflexión de la curva donde pasa de ser independiente a ser dependiente de la PO<sub>2</sub> en el agua es más baja a menores temperaturas y es mayor a más altas temperaturas.

## 7. MAMIFEROS Y AVES BUCEADORES

La adaptación a la vida acuática se encuentra en todos los ordenes principales de mamíferos, con excepción de los quiropteros, lagomorfos, primates y marsupiales. Una lista semejante encontramos entre las aves. Todos los animales que respiran aire y bucean se enfrentan con el problema del aporte de O<sub>2</sub>.

## 8. EFECTOS DE LA TEMPERATURA EN LA TASA METABOLICA

La velocidad de las reacciones enzimáticas depende en gran medida de la temperatura, por lo tanto el metabolismo tisular y la vida de un organismo dependen del mantenimiento del medio interno a una temperatura adecuada.

Para considerar la influencia de la temperatura en la velocidad de una reacción se ha elegido un standard arbitrario de 10 °C de diferencia termica, como intervalo para determinar la sensibilidad de una función biológica a la temperatura. El aumento de una velocidad de reacción provocado por el incremento de 10 °C en la temperatura se denomina **Q<sub>10</sub>**. Este término no solo se utiliza para el consumo de O<sub>2</sub> sino para todos los procesos biológicos cuya velocidad es acelerada con la temperatura. Si la velocidad se duplica el **Q<sub>10</sub> = 2**, si se triplica el **Q<sub>10</sub> = 3**, siempre que haya un aumento de 10 °C de temperatura.

El **Q<sub>10</sub>** se calcula empleando la ecuación de Van't Hoff

$$Q_{10} = \frac{k_2}{k_1} \left( \frac{10/t_2 + 1}{10/t_1 + 1} \right)$$

donde:

**k<sub>1</sub>** y **k<sub>2</sub>**: cte de velocidad de la reacción en las temperaturas **t<sub>1</sub>** y **t<sub>2</sub>** respectivamente.

En realidad la ecuación de Van't Hoff más apropiada es la siguiente

$$Q_{10} = \frac{\eta_2}{\eta_1} \left( \frac{10/t_2 + 1}{10/t_1 + 1} \right)$$

donde:

**η<sub>1</sub>** y **η<sub>2</sub>** : son la tasas metabólica en las temperaturas **t<sub>1</sub>** y **t<sub>2</sub>** respectivamente.

En intervalos de 10 °C exactamente la forma de la ecuación es más simple

$$Q_{10} = \frac{\eta_{(t+10)}}{\eta_t}$$

donde:

$\eta_t$ : Tasa metabólica a la temperatura inferior.

$\eta_{(t+10)}$ : Tasa metabólica a la temperatura superior.

En general las reacciones químicas tienen valores de entre 2 y 3, mientras que los procesos puramente físicos (difusión) tienen menor influencia de la temperatura, son cercanos a 1.

La TME de un animal incrementa exponencialmente con la temperatura corporal, esto se describe con la ecuación

$$\frac{\eta}{M} = k 10^{bt}$$

Donde:

$\eta$ : Intensidad metabólica (kcal/k.hr)

**M**

**k y b**: constantes

**t**: Temperatura

En la mayoría de los ectotermos la TM varía con la temperatura corporal, aumentando 2 a 3 veces por cada 10 °C de incremento de la temperatura ambiental. Pero en algunos poiquilotermos se ve una notable independencia con la temperatura. Por ej, algunos invertebrados intermareales que están expuestos a grandes cambios de temperatura por el flujo y reflujo de mareas, tienen un  $Q_{10}$  cercano a 1. Esto sucede porque parecen poseer sistemas enzimáticos con óptimos de temperaturas extremadamente amplios.

## 9. CONCEPTOS FÍSICOS DE CALOR Y TEMPERATURA

El contenido total de calor de un animal se determina por la producción metabólica de calor y el flujo térmico entre el animal y su medio. Los factores que influyen en el calor total de un animal son:

**Conducción.** Se refiere a la transferencia de calor entre objetos que están en contacto unos con otros. Se produce por transferencia directa de la energía cinética del movimiento de molécula a molécula, resultando un flujo neto de energía de la región más caliente a la más fría. La conducción no se ve limitada al flujo de calor dentro de una sustancia determinada, sino que también se produce entre dos fases, como el flujo de calor de la piel al aire o al agua en contacto con la superficie del cuerpo.

**Convección.** Expresa la transferencia de calor contenido en una masa de gas o líquido por el movimiento de la masa. El movimiento puede ser producido internamente por cambios de densidad o externamente por el viento. La convección puede acelerar la transferencia de calor por conducción por la renovación constante del fluido.

**Radiación.** Se refiere a la transferencia de calor por radiación electromagnética y se produce sin un contacto directo entre los objetos. Todos los objetos físicos con una temperatura por encima del 0 absoluto emiten radiación electromagnética. Cuando la diferencia de temperatura entre la superficie de dos cuerpos es cercana a 20 °C o menos el intercambio neto de calor por radiación es aproximadamente proporcional a la diferencia de temperatura.

**Evaporación.** Todo líquido tiene su propio calor latente de vaporización, que es la cantidad de energía que se requiere para cambiar su estado de líquido a gaseoso, manteniendo la misma temperatura. La energía que se requiere para convertir 1g de agua líquida a vapor es relativamente alta ~ 585cal. Muchos animales disipan el calor permitiendo que se evapore agua en su superficie corporal.

**Almacenamiento de calor.** Implica un incremento en la temperatura de una masa, cuanto mayor sea la masa o más elevado sea su calor específico, menor será el incremento de temperatura para una cantidad de calor absorbido. Así un gran animal que tiene una relación superficie/volumen pequeña presentará una tendencia a calentarse más lentamente en respuesta a una sobrecarga de calor ambiental. Ello es consecuencia del simple hecho de que el intercambio de calor con el medio se produce a través de la superficie corporal.

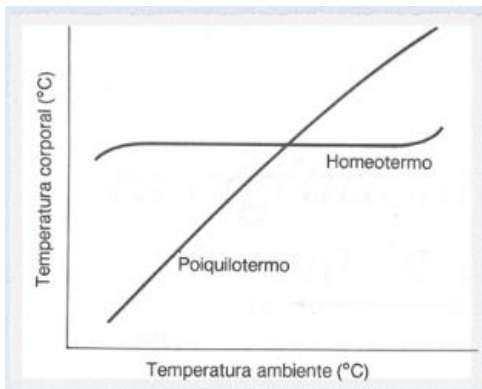
## 10. CLASIFICACIÓN DE LOS ANIMALES SEGÚN LA TEMPERATURA

Los animales se clasifican según la estabilidad de la temperatura corporal en *Homeotermos* y *Poiquilotermos*. Los homeotermos pueden mantener su temperatura corporal próxima a un valor establecido, que en los mamíferos está entre 36 y 37 °C y en las aves más próxima a 40 °C. Los poiquilotermos son aquellos animales cuya temperatura corporal fluctúa más o menos con la del ambiente.

Según esta clasificación todos los invertebrados y los vertebrados inferiores se consideraron como poiquilotermos. Pero de inmediato se pusieron en evidencia numerosas dificultades, por ej. algunos peces abisales tienen temperaturas más estables que muchos vertebrados superiores, debido a que viven en ambientes muy estables. Muchos lagartos pueden regular bien su temperatura corporal controlando el intercambio de calor en el medio. A su vez, muchas aves y mamíferos, considerados homeotermos, permiten variaciones grandes de la temperatura corporal, ya sea entre distintas partes del cuerpo o en diferentes momentos.

Los términos que se utilizan, como *animales de sangre fría*, para asimilar a los animales poiquilotermos, no son muy adecuados ya que muchos poiquilotermos pueden llegar a estar muy calientes, por ej. una langosta volando bajo el sol o un lagarto en el medio día del cálido desierto pueden tener temperatura que excede la de un mamífero de sangre caliente.

Esto hizo necesaria una nueva clasificación basada en la fuerza de calor corporal; así los animales *Endotermicos* lo generan en su interior y los animales *Ectotermicos* dependen casi por entero de las fuentes de calor ambiental. Los endotermos, como son animales que generan su propio calor, producen calor metabólico en elevadas proporciones y muchos tienen una conductividad térmica baja, por el buen aislamiento, lo que les permite conservar el calor aunque haya un elevado gradiente térmico con el medio. Las aves y los mamíferos son ejemplos de animales que regulan su temperatura entre límites relativamente estrechos, por eso se dice que son *Endotermos Homeotermos*. Esta producción de calor tiene un costo metabólico considerable, la TM de un endotermo en reposo es como mínimo cinco veces superior a la de un ectotermo de igual talla y temperatura corporal.



**Fig. 12: Temperatura corporal en función de la temperatura ambiental**

Los animales ectotermos producen calor metabólico en proporciones comparativamente bajas, por esto el intercambio de calor con el medio es más importante para determinar su temperatura corporal. Esto va acompañado de conductividades térmicas elevadas, por escaso aislamiento y como consecuencia el calor metabólico se pierde rápidamente. Pero esto también permite absorber calor del medio con facilidad. Si un animal ectotermo regula su

temperatura lo hará por otros mecanismos que no sean productores de calor metabólico, serán más bien comportamentales.

Se consideran animales *Heterotermos* aquellos capaces de variar el grado de producción de calor endotérmico pero que generalmente no regulan su temperatura corporal dentro de un margen estrecho. Encontramos *Heterotermos temporales* que varían ampliamente su temperatura corporal, muy por encima de la temperatura ambiente, por el calor generado por una actividad muscular intensa y la disminuyen durante el reposo. Algunos mamíferos y aves pequeños, que serían considerados básicamente homeotermos, se comportan como heterotermos temporales debido a que permiten fluctuaciones cíclicas diarias de su temperatura corporal, según estén o no en actividad. El colibrí por ej., come frecuentemente para soportar su elevada TME, durante la noche, como no puede alimentarse, cae en un estado de torpor o sueño y permite que baje su temperatura corporal hasta el valor del ambiente para evitar el desgaste de sus reservas energéticas. Incluso algunos endotermos más grandes recurren al sueño invernal para economizar energía y disminuir su temperatura corporal algunos grados.



**Fig. 13: Colibrí**

Los *Heterotermos regionales* son generalmente animales poiquilotermos, como los grandes peces teleosteos



(Atún) y algunos tiburones (Mako) e invertebrados (insectos voladores) que pueden mantener alta la temperatura del centro del cuerpo mediante actividad muscular, mientras que los tejidos periféricos y las extremidades se acercan a la temperatura del ambiente. La temperatura de un animal endotermo o ectotermo depende de la cantidad de calor (calorías) por unidad de masa corporal. Dado que los tejidos están compuestos principalmente por agua, la capacidad calorífica de los tejidos entre 0 y 40 °C es aproximadamente de 1 cal. °C<sup>-1</sup>.gr<sup>-1</sup>. El calor corporal de un animal va a estar dado por la tasa de producción de calor (metabolismo), la tasa de ganancia y de pérdida de calor. En consecuencia la temperatura del cuerpo de un animal puede regularse por los cambios en la producción y en el intercambio de calor.

## 11. PRODUCCIÓN DE CALOR

Los procesos que influyen en la tasa de producción de calor corporal pueden clasificarse en:

- a) *Mecanismos de comportamiento*: ejercicio, desplazamiento, postura, etc.
- b) *Mecanismos autónomos*: metabolismo de las reservas, modificación del flujo sanguíneo, sudoración, salivación, etc.
- c) *Mecanismos adaptativos o ambientales*: son cambios a largo plazo regulados por los cambios hormonales, como el pelaje, plumaje, depósitos de grasa, etc.

## 12. TRANSFERENCIA DE CALOR

La tasa de transferencia de calor, ya sea hacia afuera o hacia adentro del animal, depende de tres factores y es proporcional a cada uno de ellos:

- a) La *superficie del animal* en relación a la masa corporal. Esta relación disminuye al aumentar el tamaño del animal, haciendo que los animales pequeños tengan un mayor flujo de temperatura con el ambiente por unidad de peso corporal.
- b) El *gradiente de temperatura*, cuanto más próxima mantenga su temperatura un animal con la del ambiente, menos calor cederá o captará el cuerpo.
- c) *Conductancia específica*. Los tejidos superficiales de los animales poiquiloterms tienen conductancias calóricas elevadas y esto hace que el animal tenga una temperatura semejante a la del medio. Los animales homeoterms han desarrollado estructuras como plumas, pelos o grasa que disminuyen la conductancia calórica.

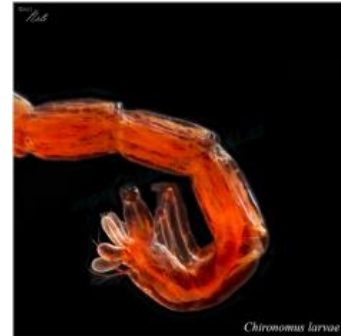
## 13. RELACIONES CON LA TEMPERATURA

### 13.1 ANIMALES ECTOTERMOS

#### 13.1.1 En ambiente frío

Como la temperatura corporal de muchos ectotermos depende de la temperatura ambiental, aquellas especies que viven en temperaturas frías, por debajo del punto de congelación, deben enfrentarse a los problemas relacionados al congelamiento.

Hasta ahora no se conocían animales que sobrevivieran al congelamiento del agua de sus células, la formación de cristales de hielo dentro de la célula es normalmente letal dado que al crecer de tamaño el cristal se rompe y destruye la célula. Este problema lo han salvado algunos animales que pueden, por ej., resistir el congelamiento de sus líquidos extracelulares, porque contienen sustancias que aceleran la nucleación (proceso de formación de cristales). El agua drena de la célula hacia el espacio extracelular, la concentración de solutos celulares aumenta y, por lo tanto, disminuye el punto de congelamiento celular. Por ej. las larvas de mosquito *Chironomus* resisten hasta  $-32\text{ }^{\circ}\text{C}$ .



**Fig. 14: Larva de Chironomus**

El superenfriamiento o sobreenfriamiento es experimentado por algunos animales que pueden enfriarse por debajo de su temperatura de congelamiento permaneciendo sin congelarse en tanto que no haya núcleos que inicien la formación de cristales de hielo. Esto sucede en ciertos peces de los fiordos árticos que viven permanentemente en sobreenfriamiento, pero deben mantenerse a profundidad para evitar el contacto con nucleadores externos, como el hielo de la superficie, que podría desencadenar la formación de núcleos de hielo dentro del pez. Pero también hay sustancias que actúan como anticongelantes disminuyendo el punto de congelamiento. Numerosos artrópodos (ácaros e insectos) contienen sustancias anticongelantes, como el glicerol, en sus líquidos corporales, así la larva de avispa *Bracon cephi* puede resistir hasta  $-47\text{ }^{\circ}\text{C}$  sin formar hielo. Pero también hay proteínas que pueden actuar como anticongelantes; el pez antártico *Trematomus* contiene una glicoproteína que es 200 a 500 veces más efectiva que el NaCl.



**Fig. 15: Rana de madera**

Científicos de la Universidad de Alaska (Estados Unidos) han descubierto que la llamada *Rana de la madera* puede sobrevivir congelada a temperaturas tan bajas como  $-18\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Un alto porcentaje de su cuerpo se congela y la respiración, actividad cerebral y latido cesan por completo. Pueden estar así de 3 a 5 meses. Y luego en unas horas, despertar como si nada. Sobrevive al ser congelada porque satura de azúcares su sangre, lo

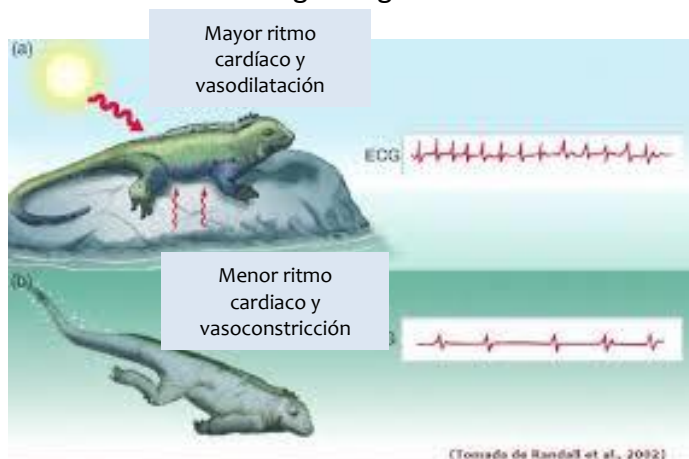
que provoca que los cristales de hielo en el interior de sus células tengan un tamaño limitado haciendo que no perforan las membranas de sus células. Una de las causas es la cantidad de nucleoproteínas en su sangre, que evitan que el hielo se organice en grandes

cristales que dañarían las células. A su vez, al inicio de la congelación, el hígado sintetiza grandes cantidades de glucosa que funciona como anticongelante de los fluidos celulares. Así, el 65% de su cuerpo se encuentra congelado y el resto en forma líquida. Cuando suben las temperaturas, se descongela primero el corazón para que la circulación se reactive y evitar daños en los demás órganos a medida que se descongelan.

Estos animales acumulan glucosa en sus células para estabilizarlas y evitar la pérdida de agua, pero al analizar el tejido de 18 ranas de la madera salvajes, se descubrió que el proceso, llamado crioprotección, aumenta considerablemente en estas. Los análisis revelaron que la concentración de azúcar en ranas salvajes es 13 veces mayor en los tejidos musculares, diez veces mayor en tejidos cardíacos y más del triple en el caso de tejidos hepáticos, comparado con las ranas congeladas en laboratorio. El equipo cree que las ranas llevan a cabo este aumento de glucosa a través de un proceso de congelamiento y descongelamiento que no se observa en las ranas de laboratorio. En estado salvaje, las ranas que hibernan comienzan a descongelarse, provocando un segundo o tercer congelamiento al caer la noche, lo que hace aumentar las reservas de glucosa.

### 13.1.2 En ambiente cálido

Dado que el intercambio de calor con el medioambiente se relaciona estrechamente con la superficie corporal, la temperatura de un pequeño ectotermo aumenta o disminuye rápidamente según las variaciones diarias ambientales. Aunque algunos reptiles puedan tolerar un rango amplio de temperatura corporal, generalmente los ectotermos tienen las funciones obstaculizadas por la temperatura. Una estrategia común en los reptiles es exponer el cuerpo al sol o a la sombra para absorber más o menos calor del ambiente. La efectividad de la termorregulación del cuerpo estará dada por la conductancia térmica de su superficie y esto puede estar regulado por el animal. Por ej, la iguana marina de la Galapagos se da el lujo de elevar su temperatura corporal el doble de rápido de lo que la enfría. Esto lo consigue regulando la frecuencia cardíaca y el flujo de sangre a los tejidos



periféricos. Cuando se asolea su elevada conductancia térmica acelera la absorción de calor y calienta su cuerpo de la periferia hacia adentro mediante el flujo sanguíneo. Para alimentarse bucea y para evitar el enfriamiento reduce el flujo sanguíneo a los tejidos periféricos evitando la pérdida de calor.

**Fig. 16: Iguana marina a) calentándose y b) buceando para alimentarse.**

Se encuentran varias especies adaptadas a las temperaturas extremadamente altas, por ej. hay cianofíceas como *Syne chorococcus* vive a 75 °C, hay bacterias termófilas a 92 °C, las larvas deshidratadas de la mosca *Polyedilum* de Nigeria y Uganda soportan hasta 102 °C y los huevos del crustáceo *Triops* de Sudan se encuentran a 80 °C. Con estos ejemplos resulta claro que el límite superior de la temperatura para la vida es difícil de definir, a pesar de que se sabe que las altas temperaturas desnaturalizan las proteínas, inactivan las enzimas, generan un inadecuado aporte de O<sub>2</sub> y afectan los lípidos de membrana. Los principales daños se detectan en el citoesqueleto con desorganización de la red, relocalización de las fibras de actina alrededor del núcleo, disrupción de los microtúbulos así como pérdida de mitocondrias y desensamblaje de la fosforilación oxidativa.

La adaptación de estos organismos podría deberse a la alta estabilidad térmica de sus enzimas, que se logra gracias a las redes de interacciones iónicas y a las modificaciones de la membrana plasmática. Las cadenas de ácidos grasos de los fosfolípidos tienden a ser más largas, incrementa la proporción de ácidos grasos saturados y la presencia de ramificaciones.

Diferentes grupos de proteínas en diferentes localizaciones, son dañadas sucesivamente hasta que la célula expuesta al estrés entra en necrosis. Sin embargo, sería suficiente la estabilidad de al menos uno de estos grupos de proteínas para evitar la muerte y este papel estabilizador es atribuido a las Proteínas Hsp (Heat shock proteins). En cambio, si el estrés aumenta, la función protectora de las Hsp se ve sobrepasada deteniéndose su producción y activándose el programa de apoptosis o muerte celular.

Frente a determinadas agresiones ambientales, los organismos reaccionan con un mecanismo de defensa celular que involucra la sobreexpresión de las proteínas denominadas de choque térmico (Hsp) y la inducción de otras, de la misma familia, que no son constitutivas. Su función es minimizar los daños producidos por el estrés. Las Hsp se encuentran entre las proteínas mejor conservadas filogenéticamente, con respecto a función y a estructura, cumpliendo un papel similar en todos los organismos: Archaea, Monera, Levaduras, Plantas y células animales. Su ubicuidad, ha hecho que en un primer momento se las agrupara bajo el nombre genérico de ubiquitininas.

El choque térmico no sólo induce síntesis de nuevas Hsp, sino también la fosforilación de las preexistentes o constitutivas y las formadas *de novo*. El tamaño de los oligómeros de Hsp aumenta, llevando a la formación de estructuras superagregadas que se distribuyen dentro del núcleo o en localización perinuclear. El grupo de Hsp que no son constitutivas de la célula sino que son inducibles por estrés, cumple funciones de protección, que abarcan desde la eliminación de proteínas desnaturalizadas, hasta el aumento de la producción de otras proteínas requeridas por la célula.

La acumulación intracelular de proteínas desnaturalizadas o plegadas defectuosamente por efecto de una situación de estrés, desencadena una respuesta que consiste en la producción de altos niveles de Hsp, que facilitan el reordenamiento de las proteínas

defectuosa. En células normales la interacción de las Hsp con otras proteínas en proceso de maduración es transitoria, pero en condiciones de estrés las Hsp permanecen unidas a ellas. Se cree que los distintos grupos de Hsp trabajan coordinados, para facilitar la formación de nuevas proteínas con mayor rapidez y precisión. Por eso, en una situación donde se desnaturalizan gran cantidad de proteínas que deben ser reemplazadas, el aumento de las Hsp acelera el ensamblado de las proteínas faltantes y también actúa reparando proteínas desnaturalizadas, o promoviendo su degradación.

Se conoce con el nombre de Chaperonas a aquellas proteínas Hsp que acompañan a otras proteínas estabilizando las formas inestables, actuando por medio de uniones y desunion controladas, facilitando el ensamblado, la correcta unión de oligómeros, su transporte a otro compartimento celular o la disposición para la degradación. Previenen interacciones incorrectas entre polipéptidos, aumentando el rendimiento de las reacciones de ensamblado aunque no su velocidad. Una característica genérica de las proteínas chaperonas, es que involucran reacciones dependientes de ATP en los procesos en que actúan. La cooperación entre diferentes chaperonas crea una red sinérgica, para el plegamiento de las proteínas celulares que mantiene la homeostasis bajo condiciones no permisivas para los plegamientos espontáneos. Funciones de las proteínas chaperonas:

- Unión de las cadenas nascentes de polipéptidos a fin de lograr el retardo transitorio en su plegamiento hasta que la síntesis se complete.
- Establecimiento de la conformación adecuada de dichas cadenas, para su translocación a través de las membranas de las organelas.
- Impedimento de la agregación intermolecular o intramolecular.
- Transporte de metabolitos tóxicos para su degradación por proteosomas.

### **13.1.3 Beneficios de los Ectotermos**

Muchas de las propiedades anatómicas y funcionales de los vertebrados ectotermos son adaptaciones que les permiten vivir con modestas necesidades energéticas. Dado que su temperatura corporal se acerca a la del ambiente gastan menos energía en producir calor y normalmente trabajan con tasas metabólicas inferiores.

- Debido a que requieren menos alimento pueden permanecer inactivos más tiempo evitando a los depredadores.
- También necesitan menos cantidad de agua porque pierden menos por evaporación.
- No experimentan mayores pérdidas de calor corporal por reducción de tamaño por ello son funcionales con masas corporales menores a las de los endotermos.
- Pueden invertir mayor cantidad de energía en el crecimiento y la reproducción.

### **13.1.4 Costos de los Ectotermos**

Son incapaces de regular su temperatura respecto de la del ambiente y esto limita los movimientos bruscos o una gran actividad, así como la obtención de grandes tallas.

### 13.2 ANIMALES HETEROTERMOS

Entre los animales ectotermos y los endotermos hay unas especies intermedias que pueden clasificarse como heterotermos. Los más conocidos serían algunos insectos y peces.

Ciertos insectos voladores (langostas, escarabajos, cigarras y moscas del Ártico), que se comportan como ectotermos estrictos, cuando se preparan para volar aumentan la temperatura interna del tórax a niveles parcialmente regulados. A temperaturas moderadas del ambiente son incapaces de volar sin calentarse debido a que sus músculos se contraen muy lentamente para producir la potencia necesaria para volar. La activación se hace de forma que los músculos antagonistas trabajan enfrentados produciendo calor, pero no mucho movimiento de las alas, a modo de pequeñas vibraciones muy rápidas semejantes al tiritío. Un ej. importante de termogénesis por tiritío lo practican los enjambres de abejas que regulan la temperatura de su núcleo por contracción muscular, en forma de movimientos de tiritío, junto con alteraciones de la estructura del enjambre. Gracias a esta actividad el núcleo del enjambre puede mantenerse a 35 °C. Cuando la temperatura del ambiente es baja el enjambre se congrega restringiendo la libre circulación de aire justo al necesario para respirar. En tiempo calmo se disgregan

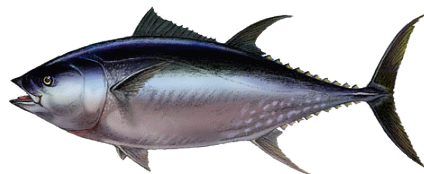


proporcionando canales de ventilación para el paso del aire.

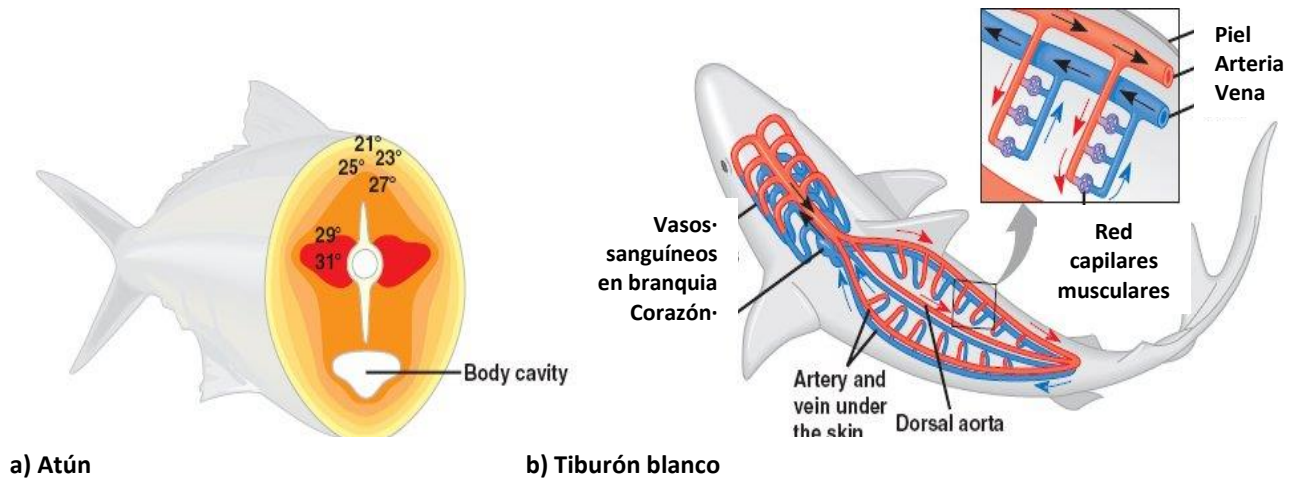
Otro ej. de calor generado por músculos en animales heterotermos se da en las hembras de serpiente Pitón de la India durante la incubación de los huevos.

**Fig. 17: Serpiente pitón incubando huevos.**

Los peces no pueden obtener energía radiante como fuente de calor en el agua, solo pueden tener temperaturas superiores a las del ambiente mediante una intensa actividad metabólica. Algunos peces grandes, como los atunes y tiburones de nado veloz (Mako), presentan especializaciones para generar y retener calor suficiente como para elevar la temperatura interior del cuerpo en 10 o más °C por encima de la del medio externo y la baja relación superficie volumen le ayuda a conseguir una temperatura relativamente constante.



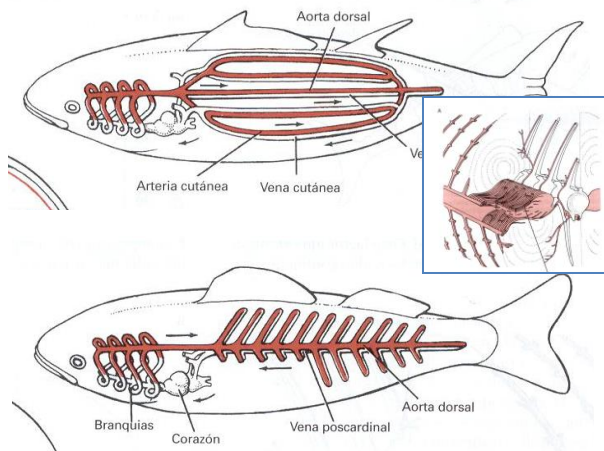
**Fig. 18: Atún (izq) y tiburón Mako (der).**



**Fig. 19: Rete mirabile en la circulación de grandes peces.**

La capacidad de retener calor en el núcleo del cuerpo depende de la organización del sistema circulatorio, sus principales vasos sanguíneos se hallan bajo la piel, de allí envían la sangre al músculo interno rojo, a través de una red de finos vasos que actúa como sistema intercambiador de calor, la *rete mirabile*. La sangre arterial que se enfría en las

branquias y en los vasos superficiales pasa desde la periferia al tejido muscular interno a través de una fina red de arterias que se entrecruzan con pequeñas venas que llevan sangre caliente desde los músculos. El calor captado por la sangre venosa en los músculos rojos se transfiere a la sangre arterial que entra a ellos, en lugar de dirigirse a la periferia del cuerpo y a las branquias, donde se perdería hacia el agua. Así pues, permite conservar el calor producido en los músculos rojos.



**Fig. 20: Circulación en peces heterotermos (arriba), con detalle de Rete mirabile y ectotermos (abajo).**

Este sistema constituye un intercambiador de calor por contracorriente, con el que consigue retener el calor en el tejido muscular interno y minimizar las pérdidas de calor al medio. Las características de estos peces heterotermicos son que a) poseen los músculos rojos (oscuros) natatorios muy profundos; b) nadan constantemente por lo que el músculo nunca se enfría hasta la temperatura del ambiente; c) hacen economía de energía elevando solo la temperatura de algunos tejidos, como los músculos de la natación, ya que la temperatura de la periferia se aproxima a la del agua que los rodea y d) se dificulta el escape de calor a la periferia por el sistema contracorriente.

La diferencia fundamental con la circulación tradicional en los peces se da en que estos poseen los vasos principales: la Aorta y la vena Postcardinal, ubicadas centralmente en cambio los peces heterotermos poseen estos vasos superficiales, debajo de la piel.

### 13.3 ANIMALES ENDOTERMOS

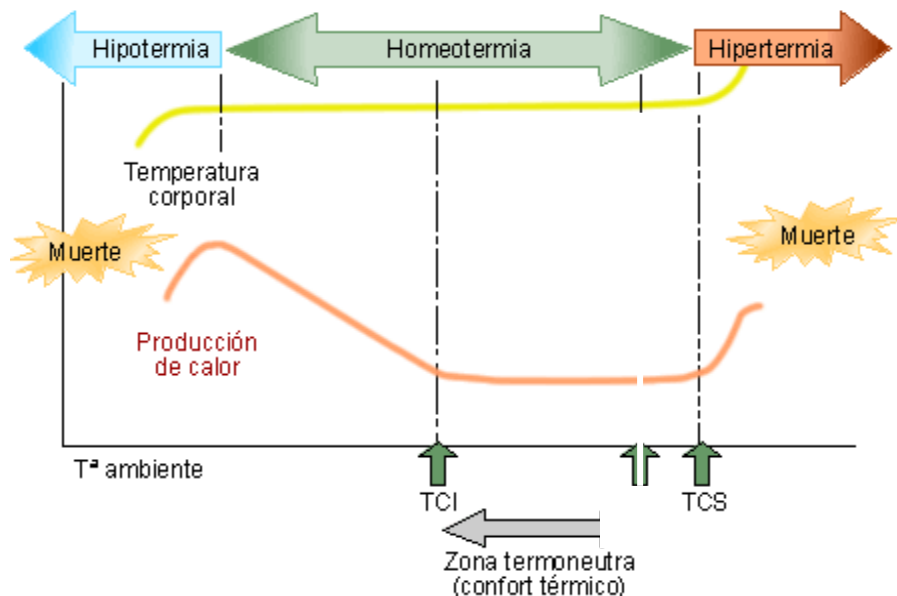
En los animales endotermos homeotermicos, como las aves y los mamíferos la temperatura del cuerpo esta controlada por mecanismos homeostáticos que regulan las tasas de producción y pérdida de calor para mantener la temperatura corporal constante e independiente de la temperatura ambiental. En el caso de las aves a 39 °C y en el caso de mamíferos a 37 °C.

La producción de calor basal en distintos homeotermos de un cierto tamaño es aproximadamente la misma y 3 a 10 veces superior a la tasa metabólica basal de los ectotermos de talla comparable. Estos mecanismos para conservar y disipar calor permiten a los animales homeotermos mantener una temperatura corporal constante.

El grado de actividad termorreguladora que requieren los animales homeotermos para mantener una temperatura interna constante aumenta al elevarse los límites externos de la temperatura ambiental. A temperaturas ambientales moderadas la tasa basal de producción de calor basta para equilibrar el calor que se pierde al ambiente. Dentro del intervalo de temperatura denominado **Zona Termoneutral** un animal endotermo puede regular su temperatura corporal ajustando la tasa de pérdida de calor mediante alteraciones de la conductancia térmica de la superficie corporal, como ser: respuestas vasomotoras, cambios posturales que varíen las áreas expuestas de la superficie, regulación pilomotoras, etc.

Al disminuir la temperatura ambiental el endotermo se puede exponer a la Temperatura Crítica Inferior **-TCI-** por debajo de la cual la tasa metabólica basal es insuficiente para compensar la pérdida de calor, a pesar de los ajustes de conductancia térmica. Por debajo de esa temperatura se ha de incrementar la producción de calor por encima de los valores basales, mediante termogénesis. La producción de calor aumentará después linealmente, al disminuir la temperatura por debajo de la **TCI**, en la denominada zona de regulación metabólica. Si la temperatura ambiental disminuye por debajo de la zona de regulación metabólica, fallan los mecanismos compensatorios, el cuerpo se enfría, la tasa metabólica decae y el animal entra en hipotermia. Si la condición persiste el animal acaba por morir ya que cada vez se enfría más y disminuye más su tasa metabólica.





**Fig. 21: Regulación metabólica en animales endotermos en función de la temperatura ambiental.**

Por encima de la Temperatura Crítica Superior -**TCS**- cualquier aumento de la temperatura ambiental causará un aumento de la temperatura corporal, a menos que se utilicen mecanismos activos de disipación de calor, como la sudoración o el jadeo. Sin pérdidas de calor por evaporación, las temperaturas superiores a la zona termoneutra producen hipertermia, debido a que el calor generado por metabolismo basal no puede disiparse pasivamente a la velocidad a la que se está produciendo. Independiente de la temperatura ambiente un animal vivo siempre esta produciendo calor que, de no disiparse, aumentaría la temperatura corporal continuamente.

### 13.3.1 En ambiente frío

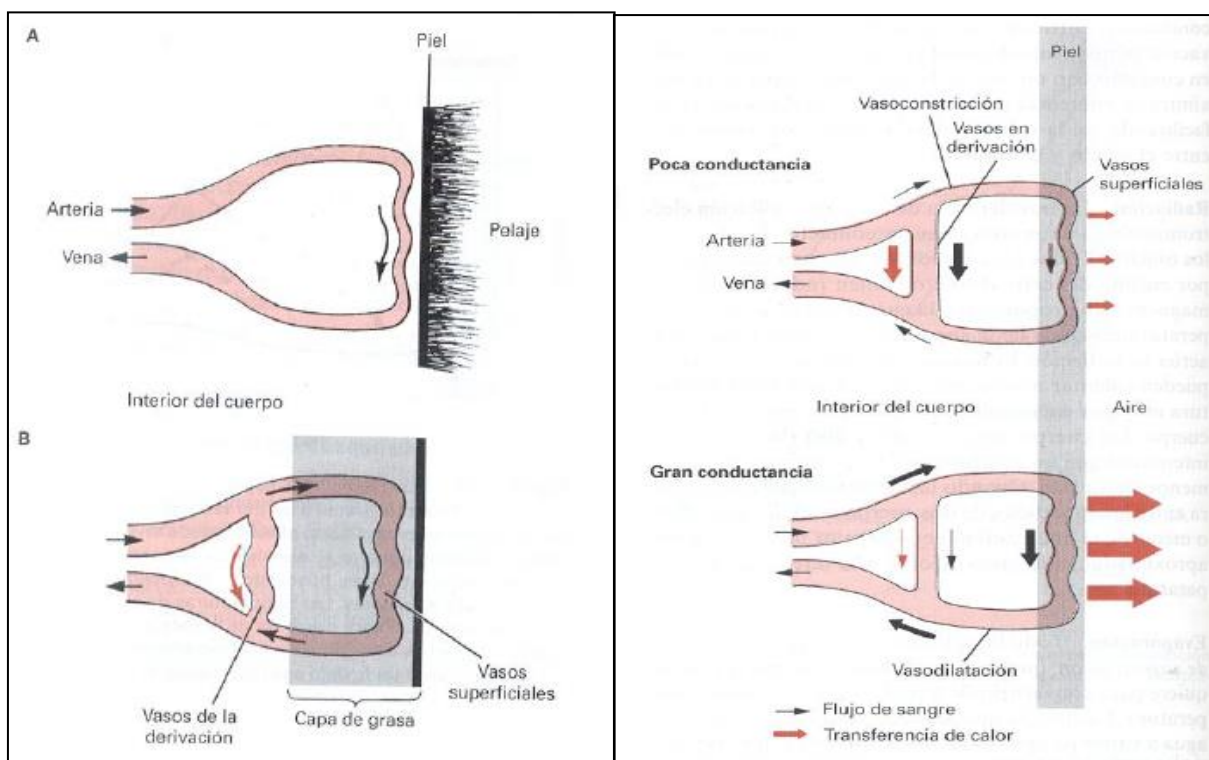
Las respuestas más comunes al frío incluyen las gruesas capas aislantes de muchos animales polares, en forma de grasa subcutánea o de un grueso pelaje o plumaje. Los animales que viven en zonas templadas presentan variaciones estacionales mudando el pelaje viejo por otro nuevo, consiguiendo así gran aislamiento durante el invierno sin estrés calórico en verano.

**Conductancia.** La transferencia de calor en los animales varía mucho con la talla corporal, los grandes animales tienen menor transferencia de calor con el medio por presentar una relación superficie/volumen menor que los animales pequeños. Pero también presentan menor conductancia térmica porque normalmente sus recubrimientos son más gruesos. Estos dos factores disminuyen la **TCI** y ensanchan la zona termoneutra hasta temperaturas más bajas.

Una adaptación de las crías que son más pequeñas es el ahuecamiento de pelaje o plumaje para hacer un colchón de aire más grueso y generar mayor aislamiento. Las capas de grasa constituyen un buen aislante ya que la grasa tiene una conductividad térmica menor que la del agua. Además los tejidos grasos son muy poco activos metabólicamente y requieren poco flujo sanguíneo, el cual normalmente llevaría calor, que se perdería en la superficie corporal. Los cetáceos tienen una gruesa capa de grasa debajo de la piel, que está a la temperatura del agua prácticamente.



**Fig. 22: Crías de Lechuza común**



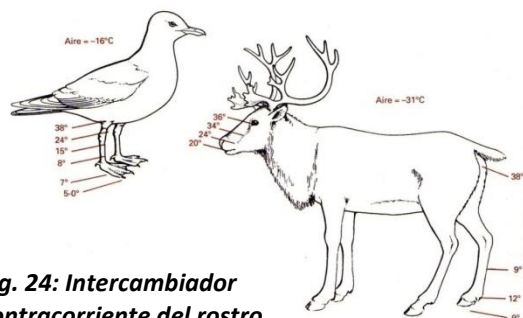
**Fig. 23: Izq: A) aislamiento por pelaje y B) aislamiento por grasa. Der: Flujo de sangre hacia la piel, su control permite regular la conductancia.**

Otro medio importante para controlar las pérdidas de calor a través de los tejidos externos de los vertebrados es posibilitar el desvío de sangre que irriga la periferia. La vasoconstricción de las arteriolas que van hacia la piel evita que la sangre caliente perfunda la piel fría y conserve el calor del interior del cuerpo. Así es mayor la ventaja de la capa de grasa sobre el pelaje para controlar la pérdida de calor. La grasa, por estar dentro del cuerpo, está irrigada por vasos sanguíneos, no así el pelaje. Por ello, cuanto mayor sea el flujo de los vasos en la capa de grasa, mayor será la efectividad de la capa

aislante. Así en aguas cálidas o en tierra con aire caliente, pueden desviar eficazmente la sangre a la periferia, hacia el lado externo, facilitando con ello la pérdida de calor corporal excesivo.

*Intercambio por contracorriente.* Para evitar el estorbo de la grasa en la locomoción, las aletas de cetáceos y focas y las patas de aves y mamíferos árticos y antárticos requieren sangre que alimente los tejidos cutáneos y los músculos empleados en la locomoción. Estos miembros son lugares potenciales de pérdida de calor, pues son delgados y de superficies grandes. Esto puede modificarse por intercambio de calor en contracorriente.

La sangre arterial procedente del interior del animal está caliente, la sangre venosa que vuelve de los tejidos periféricos puede estar muy fría. A medida que las arterias penetran en los miembros discurren muy próximas a las venas que vuelven de las extremidades.



**Fig. 24: Intercambiador contracorriente del rostro y las extremidades.**

La sangre arterial caliente cede calor a la sangre venosa y así se enfría paulatinamente al entrar a la extremidad. Cuando alcanza la periferia la sangre arterial se ha enfriado hasta pocos grados de temperatura del ambiente y se pierde poco calor. Contrariamente se calienta la sangre venosa que retorna al cuerpo casi a la temperatura interior.

Otro caso de intercambiador de calor por contracorriente se da en la aleta del delfín. La arteria que lleva la sangre caliente hacia la extremidad está rodeado completamente por un círculo de venas que transportan sangre fría desde la extremidad.

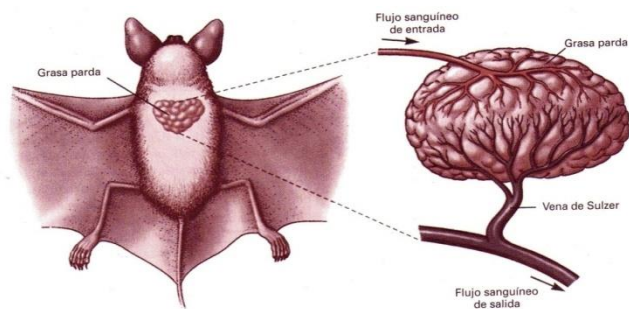
Otra adaptación de estos animales a los climas fríos es el cambio adaptativo de los lípidos. Hay animales que deben tolerar temperaturas cercanas al congelamiento, lo que puede crear serios problemas en el comportamiento de la bicapa lipídica de la membrana celular. Por esto es que en ambientes fríos las extremidades de los mamíferos poseen grasas menos saturadas que las grasas del interior del cuerpo y tienen por tanto un punto de fusión menor. Esto está relacionado con la viscosidad del lípido a distintas temperaturas; por ej. aceites y mantecas a igual temperatura tienen distinta viscosidad debido a que son ácidos grasos insaturados -vs- saturados.

### 13.3.1.1 Termogénesis

Cuando la temperatura ambiental baja por debajo de la **TCI** el animal endotérmico responde generando calor adicional a partir de sus reservas de energía, previniendo así la disminución de la temperatura corporal. Las formas de producir calor extra son a través del ejercicio, el tiriteo y la termogénesis sin tiriteo. En todos los casos se convierte la energía química en calor, pero durante el ejercicio también se produce energía mecánica.

El acto de **tiritar** es una forma de utilizar la contracción muscular para liberar calor. El sistema nervioso activa unidades motoras de grupos de músculos esqueléticos antagonistas produciendo muy poco movimiento efectivo, aparte del tiritar. Como las contracciones musculares se oponen mutuamente no producen trabajo físico útil, excepto la energía química liberada como calor. Esto lo practican los insectos y los vertebrados.

En la **termogénesis sin tiritar** se activan en todo el cuerpo sistemas enzimáticos del metabolismo de las grasas, de forma que se hidrolizan y oxidan grasas para producir calor. Una especialización que presentan algunos mamíferos, de la termogénesis por combustión de grasas, esta referida a la grasa parda. Generalmente se deposita en el cuello y entre los hombros y es una adaptación para la rápida y masiva producción de calor. Este tejido graso está muy vascularizado y contiene gran cantidad de mitocondrias, por lo tanto produce una importante cantidad de *Citocromooxidasa mitocondrial*. La oxidación de la grasa parda ocurre dentro de las células que poseen sistemas enzimáticos del metabolismo lipídico, en cambio la grasa ordinaria se reduce a ácidos grasos, que luego saldrán a la circulación para ser captados por otros tejidos en los que se realizará la oxidación.



**Fig. 25: Detalle de la grasa parda y su localización.**

La termogénesis en la grasa parda es activada por el Sistema Nervioso Simpático mediante la liberación de noradrenalina, la cual se une a los receptores de las células adiposas a través del mecanismo de 2<sup>do</sup> mensajero. Así se regula la utilización del ATP en los procesos celulares, que se ve aumentada determinando una elevación en la producción de calor.

La fosforilación oxidativa es el proceso de la respiración celular en el que se libera la mayor cantidad de energía metabólica. Esta reacción se utiliza normalmente para producir ATP a partir de ADP y Pi, liberando energía en forma de calor. La producción de ATP se realiza mediante el proceso quimiosmótico propuesto por Mitchell; los H<sup>+</sup> arrastrados por los complejos enzimáticos de la cadena transportadora de electrones, al espacio intermembrana, generan un gradiente de H<sup>+</sup> que los induce a pasar a la matriz de la mitocondria a través de una ATP<sub>sintasa</sub>, generando así ATP. Pero en el caso de la grasa parda existe una proteína denominada *termogenina* en la membrana interna de la mitocondria que desacopla el transporte electrónico de la fosforilación oxidativa. Es una proteína transportadora de H<sup>+</sup> que brinda una vía alternativa a la ATP<sub>sintasa</sub> evitando de esta forma la síntesis de ATP y generando una gran cantidad de calor.

La presencia de grasa parda se encuentra principalmente en el cuello, hombros, columna y pecho en recién nacidos, dado que proporciona un medio valioso y rápido para calentarse si se ven amenazados por las bajas temperaturas ambientales. En animales que hibernan es muy útil porque necesitan de un calentamiento rápido para salir de la hibernación.

Durante el *ejercicio*, por cada caloría de energía química convertida en trabajo mecánico se liberan 3 cal en forma de energía calórica, esto significa que el rendimiento del ejercicio es del 25%. Este calor extra producido por el metabolismo aumentará la temperatura corporal a menos que se disipe al medio a la misma velocidad que se produce.

El aumento de temperatura es útil en dos sentidos: aumenta el gradiente de temperatura por consiguiente la transferencia de calor al medio y aumenta la velocidad de las reacciones químicas.

### **13.3.2 En ambiente cálido**

En los climas cálidos y secos los grandes animales tienen la ventaja de contar con una baja relación superficie/volumen. Los camellos, bien conocidos por su capacidad para tolerar el calor, tienen además de su gran masa, un grueso pelaje que les ayuda a aislarlos del calor externo. Además debido a su gran masa y al elevado calor específico del agua tisular, el camello y otros grandes animales, pueden absorber grandes cantidades de calor para un determinado aumento de su temperatura corporal.

En estado deshidratado pueden tolerar una elevación de su temperatura interna de varios grados, aumentando así su capacidad de absorber calor. El calor acumulado durante el día se disipará en el frío de la noche, como preparación para el siguiente día, incluso disminuyendo su temperatura interna varios grados por debajo de lo normal. En consecuencia comienzan el día con un déficit termico que les permite absorber una cantidad adicional de calor.

Un factor importante que influye en la pérdida de calor al ambiente es la temperatura de la superficie del cuerpo, puesto que determina el gradiente de temperatura (cuerpo-ambiente). El calor se transfiere del interior a la superficie del cuerpo por la circulación, por lo que esto se regula por el flujo de sangre a los vasos periféricos. Así los endotermos utilizan *ventanas* para regular la pérdida de calor, abriéndolas o cerrándolas mediante la regulación del flujo sanguíneo. Las ventanas permiten la pérdida de calor por radiación, conducción y, a veces, evaporación. Algunos ej. son las orejas de los conejos, finas, membranosas y poco peludas, con sus arteriolas y venulas muy anastomosadas.

Otro caso es el de los cuernos de varios mamíferos, como cabras y vacas, que están muy vascularizados, sufren dilatación y actúan como radiadores de calor. De igual forma las patas y el hocico se usan como ventanas térmicas para disipar calor. Algunos mamíferos que viven en condiciones de intensa radiación solar, tienen ciertas áreas del cuerpo poco peludas e incluso desnudas para facilitar la pérdida de calor por radiación, evaporación o conducción. El guanaco por ej., tiene densos mechones de pelo en la espalda, fino pelaje en la cabeza, cuello y cara externa de las patas. En vez presenta desnuda, o con pelaje muy fino, la cara interna de las patas y del vientre (20% de la superficie corporal) y cambia su postura respecto a la orientación del viento frío. Puede abrir o cerrar sus ventanas

térmicas y variar su conductancia hasta cinco veces, ya que estas variaciones de postura pueden influir en la ganancia o pérdida de calor.

*Evaporación.* Es el mecanismo más efectivo para perder calor en exceso, siempre que haya agua disponible suficiente. Ciertos reptiles, aves y mamíferos toman agua (saliva, orina, agua estancada) y la extienden por distintas partes del cuerpo permitiendo que se evapore a expensas del calor corporal. Otros vertebrados utilizan la sudoración o el jadeo para enfriarse por evaporación.

En la *sudoración*, que realizan los mamíferos, las glándulas sudoríparas de la piel exudan agua a la superficie de esa piel. El control de la sudoración es autónomo.

Los mamíferos y las aves también utilizan el *sistema respiratorio* para perder calor por enfriamiento evaporativo. Para aumentar la pérdida de calor los mamíferos respiran por la boca en lugar de hacerlo por la nariz. El calor se elimina al exhalar el aire caliente de los pulmones. Los conductos nasales y su vascularización son efectivos en muchos mamíferos para retener el agua y el calor corporal.

*Jadeo.* La tasa de respiración aumenta pero únicamente en el espacio muerto (boca y traquea) para evitar el cambio de pH en la sangre que produciría la hiperventilación. En los perros por ej., como poseen muy pocas glándulas sudoríparas, la regulación se realiza principalmente a través del jadeo. Se inhala el aire por la nariz y se exhala por la boca, sacando la lengua para facilitar una mayor evaporación. El trabajo respiratorio implicado en el jadeo es menor de lo que parece ya que el animal hace que su respiración oscile a una frecuencia que minimiza el esfuerzo muscular. El jadeo se acompaña de un aumento de secreción de las glándulas salivales.

La evaporación tiene una estrecha relación con el equilibrio hídrico y el control de la temperatura. En medios desérticos, calurosos y secos, los animales deben enfrentarse a la elección de sobrecalentamiento o deshidratación.

Los mamíferos deshidratados conservarán agua permitiendo que aumente su temperatura corporal. Un mamífero pequeño, al tener poca capacidad calórica, para sobrevivir debe ingerir agua o evitar el calor. Un ej. Se ve en la rata canguro que utiliza un sistema intercambiador temporal de calor en contracorriente. El epitelio nasal es enfriado por el aire inhalado, en la espiración la mayor parte de la humedad recogida por el aire al pasar por los

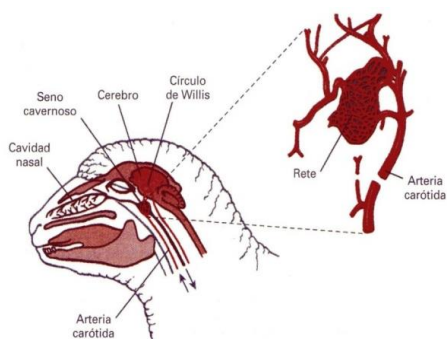


**Fig. 26: Rata canguro.**

conductos respiratorios calientes y húmedos, se recupera por condensación en el epitelio nasal frío. Este mecanismo requiere que el aire inhalado esté más frío que el interior del cuerpo, en consecuencia la rata debe confinarse en su madriguera durante el periodo más caluroso del día.

En grandes mamíferos como el camello, se comprobó la importancia del agua en el control de la temperatura. Se observó la temperatura en camellos que tomaban agua a discreción y presentaban fluctuaciones mínimas entre el día y la noche. En cambio aquellos camellos sometidos a deshidratación presentaban oscilaciones térmicas mucho más exageradas.

La temperatura interna aumenta en los animales homeotermos hasta un nivel que es proporcional al trabajo muscular. Durante el ejercicio moderado se establece un equilibrio entre la producción y la pérdida de calor. Durante el ejercicio fuerte, especialmente en ambientes calurosos, los mecanismos de disipación de calor no son capaces de equilibrar la producción de calor sin que aumente la temperatura corporal varios grados. Así, durante una carrera extenuante se han llegado a medir 4-5 °C más de temperatura interna.



**Fig. 27: Red carotídea en Ungulados.**

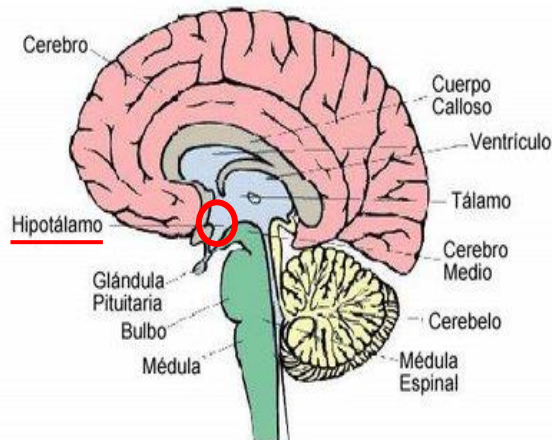
En algunos grupos de mamíferos ungulados (ovejas, vacas y gacelas) y carnívoros (felinos y caninos) se emplea un intercambiador de contracorriente para prevenir que el cerebro se caliente en exceso durante un ejercicio vigoroso. Este sistema, denominado *Red carotídea*, utiliza sangre venosa fría que retorna de los conductos respiratorios para extraer calor de la sangre arterial que irriga el cerebro. En estos animales la mayor parte de la sangre que va al cerebro pasa por la arteria carotídea externa, ésta se subdivide en la base del

cráneo en cientos de pequeñas arterias que forman una red vascular, cuyos vasos se vuelven a unir antes de entrar en el cerebro. Estas arterias pasan por el seno cavernoso, de sangre venosa, que está significativamente más fría que la sangre arterial. En consecuencia la temperatura del cerebro puede estar 2-3 °C más baja que la temperatura del cuerpo.

#### **14. REGULACION TERMOSTATICA DE LA TEMPERATURA CORPORAL**

La temperatura del cuerpo de los mamíferos puede diferir ampliamente (30 °C) entre la periferia y el interior del cuerpo. Las neuronas sensibles a la temperatura y los terminales nerviosos, o ambos a la vez, que existen en el cerebro, la médula espinal, la piel y otros sitios del cuerpo, proporcionan la información a los centros termostáticos del cerebro. Pueden haber varios de estos centros, pero el más importante, considerado el termostato del cuerpo, está localizado en el hipotálamo.

Las neuronas que son muy sensibles a la temperatura están localizadas en la parte anterior del termostato hipotalámico. Algunas de estas neuronas muestran un aumento definido de la frecuencia de despolarización al incrementar la temperatura del hipotálamo. Se cree que estas neuronas activan las respuestas de disipación de calor, como la vasodilatación y la sudoración. Hay otras neuronas que aumentan su frecuencia



**Fig. 28: Hipotálamo**

termorreceptores de otras partes del cuerpo. Toda esta información termica se integra y utiliza para controlar la respuesta del termostato. Las vías nerviosas que parten del Hipotálamo conectan con otras partes del sistema nervioso que regulan la producción y la pérdida de calor.

En las aves el control de temperatura parece ser más complejo, los principales receptores son internos pero ajenos al sistema nervioso. Estos sensores envían presumiblemente señales al termostato hipotalámico que a su vez integra las informaciones y activa los efectores termorreguladores.

Los peces y los reptiles también tienen un centro termosensible hipotalámico, en peces el calor induce hiperventilación y el frío genera una disminución en los movimientos ventilatorios. Dado que el metabolismo del pez varía con la temperatura corporal, un aumento de temperatura condiciona una mayor necesidad de oxígeno. La respuesta de los reptiles al enfriamiento del hipotálamo implica un comportamiento termofílico (búsqueda de calor) mientras que el calentamiento induce un comportamiento termofóbico (evitar el calor).

## 15. FIEBRE

El centro regulador hipotalámico es sensible a ciertas sustancias químicas denominadas generalmente pirógenos. Se conocen dos categorías de pirógenos según su origen; externos o exógenos son toxinas bacterianas producidas por bacterias Gram (-) y los endógenos o internos, formados por los propios tejidos del animal, son proteínas termosensibles. Los leucocitos liberan pirógenos endógenos en respuesta a los pirógenos exógenos circulantes. Las neuronas sensibles a la temperatura inducen una elevación del valor de referencia de temperatura a un nivel superior al normal. El resultado es que se permite que la temperatura aumente varios grados y el animal presenta fiebre. La elevación de la temperatura corporal tiene efectos bacteriostáticos por lo tanto puede considerarse útil para combatir la infección.

de despolarización cuando la temperatura del cerebro cae por debajo de la temperatura de referencia. Estas controlan al parecer la activación de las respuestas productoras de calor, como el tiriteo, el metabolismo de la grasa parda y de las respuestas de conservación del calor, como las pilomotoras.

Además de la información acerca de la propia temperatura generada por estas neuronas termosensibles, el hipotálamo recibe información nerviosa de



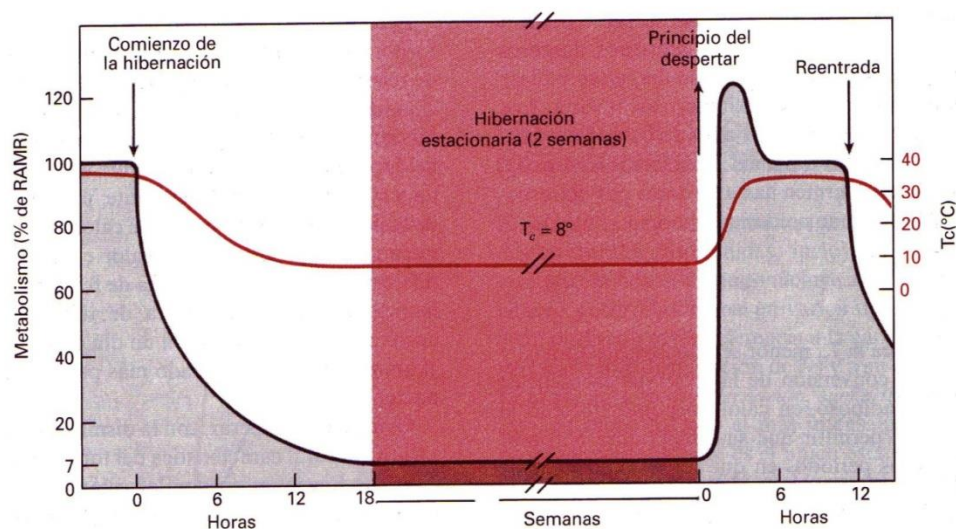
El mismo efecto se ha observado en animales ectotermos, que en respuesta a bacterias productoras de fiebre se colocaban más frecuentemente en zonas calientes aumentando su temperatura hasta niveles inusualmente altos.

## 16. HIBERNACION

Algunos mamíferos, principalmente de los ordenes Roedores, Insectívoros y Quirópteros, almacenan suficientes reservas energéticas para poder hibernar durante semanas e incluso meses, en las zonas de clima frío. Durante la hibernación se ajusta el termostato hipotalámico a un nuevo valor, tan bajo como 20 °C o menor. A temperaturas del ambiente entre 5 y 15 °C muchos animales hibernantes mantienen su temperatura tan solo 1 °C por encima de la ambiental.

Con la disminución de la temperatura corporal característica de la hibernación las funciones corporales son muy lentas, el gasto cardíaco disminuye considerablemente, el flujo sanguíneo baja cerca de un 10 %. En la ardilla terrestre la tasa metabólica disminuye cerca de un 7 % cuando la temperatura ha descendido unos 8 °C. Se mantienen bien irrigados principalmente la cabeza y la grasa parda, que será necesaria para salir de la hibernación. Además un mamífero hibernante utiliza un mecanismo adicional que es la disminución del pH en sangre generada por la disminución del intercambio respiratorio, que puede llegar a reducir más la actividad enzimática por desplazamiento del pH óptimo.

El tiempo que tarde en despertarse de la hibernación puede ser mucho menor que el tiempo que tarda en entrar en hibernación. Esto se debe al rápido calentamiento iniciado en la oxidación de la grasa parda, acompañado de tiriteo. El rápido despertar tiene la ventaja de reducir la pérdida de calor en la fase de aumento gradual de la temperatura del hibernador.



**Fig. 29: Curva de metabolismo que muestra la entrada y salida de hibernación de una ardilla terrestre.**

Los verdaderos animales hibernadores son mamíferos de mediana talla, pues son lo bastante grandes para almacenar suficientes reservas para una hibernación profunda. Los pequeños endotermos experimentan ciclos diarios de torpor o aletargamiento, pero su elevada tasa metabólica impide que tengan periodos de hibernación puesto que consumirán rápidamente sus reservas energéticas. Los grandes animales endotermos tampoco son verdaderos hibernadores, simplemente entran en un sueño invernal, sin una disminución sustancial de la temperatura corporal, permaneciendo enroscados en un microhabitat protegido (cueva- tronco). Son capaces de despertar de tanto en tanto y de estar activos rápidamente. Los grandes animales tienen menor necesidad de ahorrar combustible, puesto que sus tasas metabólicas son bajas respecto a sus reservas de combustible. Debido a su gran masa y a su TME relativamente baja, requerirían de un esfuerzo metabólico prolongado para elevar la temperatura del cuerpo desde un nivel bajo de temperatura cercana a la ambiental hasta la temperatura corporal normal. Se ha calculado que un oso grande necesitaría por lo menos 1 o 2 días para calentarse a 37 °C a partir de una temperatura de hibernación de 5 °C.

## **17. TORPOR**

Los animales endotermos pequeños, debido a las elevadas TME, están expuestos al ayuno en los periodos de inactividad, en los que no consumen alimentos. Algunos entran en un torpor diario en estos periodos, disminuyendo su tasa metabólica y su temperatura. Posteriormente y antes de que el animal empiece su actividad, eleva su temperatura como resultado de un repentino aumento de actividad metabólica, especialmente oxidando reservas de grasa parda. Esto ocurre en muchas aves y mamíferos terrestres pequeños, como el colibrí.

## **18. ESTIVACION**

Se refiere al sueño de verano o sueño estival, al aletargamiento en el que algunas especies entran en respuesta a la elevación de temperaturas ambientales o a un peligro de deshidratación o a ambos a la vez. Ocurre en los caracoles, por ej., que cierran su concha con un operculo. En el pez pulmonado africano, que sobrevive a la sequía en el fondo semiseco de las charcas. La ardilla de Columbia que pasa el verano en su madriguera con una temperatura interna semejante a la de su cueva.

## **BIBLIOGRAFÍA**

Coronato, S.; Di Girolamo, W.; Salas, M.; Spinelli, O. & Laguens G. 1999. Biología de las proteínas del shock térmico. *Medicina*. 59: 477-486 ISSN 0025-7680

Randall, D.; Burggren, W. & French, K. 2002. Eckert. *Fisiología Animal. Mecanismos y adaptaciones*. Interamericana- Mc Graw Hill- 4ta Edición. 790Ppp.

## ACTIVIDADES

1. Explica la diferencia que hay entre Tasa Metabólica y Tasa Metabólica Específica.
2. ¿Porque el QR puede ser un valor estimativo del sustrato utilizado en el metabolismo celular?
3. En un mamífero que pesa 250 gr se obtuvo un QR de 0,9 y se sabe que el animal produjo 60 ml de CO<sub>2</sub> en 30 min. ¿Cuál es la TM, expresada en calorías?

Considera que el valor calórico del O<sub>2</sub>: 4,86 kcal. L<sup>-1</sup>

4. ¿Qué es el Q<sub>10</sub>?
5. ¿Por qué se recomienda clasificar a los animales según la fuente de calor corporal y no según la estabilidad de su temperatura?
6. ¿Cómo será la zona termoneutral para un camello, por ej., que posee varios mecanismos de control de la temperatura, para altas y bajas temperaturas ambientales?
7. ¿En qué consiste la producción de calor por oxidación de la grasa parda? Explica el suceso a nivel celular.