

CAPITULO 17

ADAPTACIONES FISIOLÓGICAS DE ANIMALES MARINOS

Eduardo Tarifeño

1. La Fisiología como disciplina biológica	365
2. La relación individuo-ambiente: la ecofisiología	366
3. La relación entre la fisiología, la ecología, la bioquímica y la genética en las respuestas de adaptación de los animales	366
4. Los ambientes marinos y los problemas para la supervivencia de los animales	367
5. Tipos de respuestas de adaptación en los animales marinos	370
6. Patrones de respuestas de adaptación en animales marinos	370
6.1. Temperatura	370
6.2. Oxígeno	374
6.3. Salinidad	376
6.4. Flotabilidad	380
6.5. Buceo	381
6.6. Alimento	382
7. Lecturas recomendadas	383

CAPITULO 17

ADAPTACIONES FISIOLÓGICAS DE ANIMALES MARINOS

Eduardo Tarifeño

1. La Fisiología como disciplina biológica

"En la fisiología siempre hay dos cosas importantes: el Individuo y el Ambiente"
Claude Bernard (Cahier Rouge, 1857)

La fisiología es la disciplina biológica que se interesa por el estudio de la "función"¹ de las estructuras biológicas, desde el nivel de célula hasta el nivel de individuo. En este sentido, se puede hablar de fisiología celular, fisiología de órganos (e.g., fisiología del riñón), fisiología de sistemas (e.g., fisiología del sistema nervioso) y fisiología de organismos (e.g., fisiología de peces). También, los estudios fisiológicos pueden orientarse sobre grupos taxonómicos específicos tales como moluscos, crustáceos, equinodermos, etc.; o bien, con un enfoque más comparativo, analizando un mismo proceso funcional (e.g., respiración) en un grupo de animales a lo largo de la escala filogenética. Todos los enfoques de los estudios fisiológicos mantienen como marco de referencia el binomio "Estructura-Función" dado que los procesos fisiológicos ocurren siempre en una estructura biológica determinada, la cual ha sido "diseñada" evolutivamente para que sea eficaz en el gasto de energía necesaria para que el proceso

¹ Del griego Physis = naturaleza, manera de ser y Logo = tratado, estudio.

fisiológico se desarrolle. Sin embargo, en el proceso interactivo de “prueba y error”, la selección natural ha priorizado aquellos mecanismos, sistemas de control y/o patrones fisiológicos que son más “eficientes” en el gasto energético. Es decir, siempre se pretende que la función se cumpla con el menor costo posible de energía. De esta manera, los individuos ahorran energía cuyos excedentes serán usados en los procesos de crecimiento y/o de reproducción, después que los costos individuales de manutención han sido satisfechos. Este enfoque plantea considerar a los individuos como un sistema de “caja negra”² en constante intercambio energético con su ambiente, en la cual ingresa energía que será procesada, utilizada y almacenada internamente, para salir convertida en la forma de crecimiento y/o reproducción del individuo, y con ello conseguir la propagación de sus respectivos genes dentro de la población.

2. La relación individuo-ambiente: la ecofisiología

Cuando se toma en cuenta al individuo como objeto de estudios, se entra en un área de interés compartida entre la fisiología y la ecología³ dado que la unidad básica de referencia de los estudios ecológicos puede ser también el individuo (e.g., autecología) además de las categorías supraindividuales (e.g., poblaciones, comunidades, ecosistemas). Surge entonces, un nuevo enfoque de estudio de los individuos, pero esta vez, tomando en cuenta el “cómo funciona” en relación al tipo de ambiente en el cual vive. Este enfoque más integrador se conoce como la “Ecofisiología” y puede ser definida como la “disciplina biológica que estudia las respuestas de adaptación de los animales a los cambios ambientales” tomando como foco central la relación individuo-ambiente. Este enfoque biológico surgió con fuerza como disciplina independiente en la década de los 70s; sin embargo, en forma visionaria y aún poco reconocida, *Claude Bernard* lo había enunciado ya en 1857, en su famosa libreta de apuntes, el “Cahier Rouge” (cuaderno rojo) al escribir: “*En la fisiología siempre hay dos cosas importantes: el individuo y el ambiente*”. Lo que en el fondo esta manera de observar la naturaleza plantea, es que no podemos pretender conocer cabalmente el funcionamiento de un individuo si no lo hacemos en el contexto en el cual vive, tomando en cuenta sus diferentes opciones a lo largo de toda su vida.

3. La relación entre la fisiología, la ecología, la bioquímica y la genética en las respuestas de adaptación de los animales

Cuando se aplica el enfoque ecofisiológico, se debe tomar en cuenta que la disciplina biológica básica que sustentan conceptualmente el estudio de las respuestas de adaptación de los animales a los cambios ambientales, es la fisiología. Pero, el estudio integrado y sistémico de un determinado proceso fisiológico como respuesta de adaptación, requiere también examinar su relación con otras disciplinas biológicas, tales como la Genética, la Bioquímica y la Ecología. (Fig. 17.1.) Sólo de esta manera se podrá tener una cabal comprensión, coherente y sistémica, de todos los procesos biológicos involucrados en una determinada respuesta del Individuo frente a un cambio, temporal o permanente, en su ambiente particular. Estas cuatro disciplinas biológicas se interrelacionan mutuamente en forma continua en la búsqueda del “significado” (la respuesta a la pregunta: ¿Para qué sirve la adaptación?) y de su “explicación” (la respuesta a la pregunta de: “¿Cuál es la base biológica que permite que el proceso se lleve a cabo?”) de cada una de ellas en torno al problema central de la adaptación del individuo al cambio ambiental. Es así como, todos los procesos y mecanismos fisiológicos tienen una base de explicación en la bioquímica, pero sus significados hay que buscarlos en la ecología. A su vez, la ecología tiene su explicación en la fisiología; es decir, los animales prefieren vivir en un ambiente específico porque cuentan con

² Se habla de caja negra en relación con un fenómeno o proceso cuyo funcionamiento desconocemos disponiendo sólo de valores de entrada frente a otros de salida observados de forma natural o experimental y que normalmente son diferentes entre sí.

³ El término ecología fue acuñado por el Biólogo alemán *Ernst Haeckel* en 1869 y deriva de las raíces griegas *Oikos* = casa; *logos* = tratado, estudio.

mecanismos fisiológicos que le permiten hacerlo en forma eficaz; pero, su significado está en la genética, dado que el éxito de supervivencia de un individuo tiene directa relación con la mayor probabilidad de dejar descendientes y por lo tanto de “perpetuar” sus genes dentro del genoma de la población y de la especie. Por otra parte, la genética explicada por el intercambio de genes dentro de la población, determinan la probabilidad que una enzima específica o conjunto de ellas que modulan la tasa de un proceso biológico particular, pueda ser sintetizada de acuerdo a la información genética heredada por el individuo; y por lo tanto, su significado está en la bioquímica. Además, hay que tener en cuenta que la fisiología es por esencia una disciplina integradora ya que requiere permanentemente recurrir a la química, la física y las matemáticas, para el entendimiento de los procesos fisiológicos.

4. Los ambientes marinos y los problemas para la supervivencia de los animales

Los océanos son complejos sistemas tridimensionales conformados por masas de aguas que ocupan las cuencas delimitadas por los bordes de los continentes y la corteza terrestre en los fondos de ellas⁴. En cada uno de ellos existe una dinámica interacción entre parámetros físicos, químicos y biológicos, con variaciones estacionales y espaciales y oscilaciones de pequeña y gran escala, que en conjunto definen las características ambientales regionales y locales que limitan espacial y temporalmente la distribución y supervivencia de los animales.

En términos generales, en los océanos se pueden distinguir dos grandes ecosistemas: el pelágico y el bentónico⁵ (Cuadro 17.1.) El primero, corresponde al ambiente de las masas de aguas, desde la superficie hasta los fondos, que ocupan horizontal y verticalmente las cuencas oceánicas; mientras que el segundo se refiere al sistema representado por los fondos marinos, ya sean rocas, gravas o sedimentos más finos. Cada uno de ellos presenta subdivisiones, de acuerdo a la profundidad de la masa de agua y penetración de la luz solar, en el caso del sistema pelágico; o según su nivel con respecto a las alturas de las mareas, en el sistema bentónico. Otros criterios identifican los subsistemas costeros (cercaños a las costas) y oceánicos (mares abiertos) en los ambientes pelágicos, y epibentónicos o endobentónico, si los organismos viven sobre o dentro del sustrato. En cada una de estas unidades, ocurren las complejas interacciones entre los factores biológicos, físicos y químicos y sus respectivas variaciones anuales, estacionales o puntuales, que determinan en conjunto los límites para la supervivencia de los animales. Entre los parámetros físicos y químicos más influyentes en la vida de los animales marinos están la temperatura, la salinidad, la concentración de oxígeno, la intensidad de la luz, las corrientes marinas, el oleaje, las características de los sedimentos, y el material particulado en suspensión⁶. Además, también hay que considerar las interacciones biológicas intra e interespecíficas de los organismos, entre las cuales se pueden indicar la competencia por alimento, la competencia por sustrato o espacio, y la depredación que de alguna manera u otra también son determinantes de la distribución y supervivencia de los animales en los ecosistemas marinos. A modo de ejemplo, se puede indicar que el ambiente intermareal, cuya extensión espacial, horizontal y vertical⁷, está definida por las alturas de mareas y el perfil de la corteza terrestre, los problemas más relevantes para la supervivencia de los animales son: a) la gran diversidad de hábitat existente de acuerdo a la dureza del sustrato y la morfología y topografía de la costa; b) las notorias variaciones temporales diurnas y estacionales de la temperatura, disponibilidad de oxígeno, salinidad, corrientes litorales, entre otras; y c) el estrés ambiental que significan las fuerzas de las corrientes litorales, las fuerzas del oleaje, y el efecto de la desecación durante las mareas más bajas (Tabla 17.1.)

⁴ Ver capítulo 6 “Tectónica de placas” y capítulo 7 “Morfología de los fondos oceánicos y características de la línea de costa”.

⁵ Ver capítulo 13 “Peces: Generalidades sobre la biología y clasificación” y capítulo 15 “Los organismos del bentos marino sublitoral: algunos aspectos sobre su abundancia y distribución”.

⁶ Varios de estos factores se encuentran analizados en mayor detalle en los capítulos de la sección “Procesos oceanográficos”.

⁷ Ver capítulo 19 “El litoral Rocoso”.

Cuadro 17.1. Clasificación de los ambientes marinos, ver también figura 15.2. (Modificado de Hedgpeth, 1957).

Ambiente	Características
<i>Pelágico</i> <i>hasta el fondo marino.</i>	<i>Corresponde a la columna de agua desde la superficie</i>
<i>Nerítico</i>	<i>Masa de agua ubicada sobre el sublitoral.</i>
<i>Océánico</i>	<i>Masa de agua alejada de la costa con profundidad mayor a los 200 m.</i>
<i>Epipelágico</i>	<i>Columna de agua entre la superficie y 150 m.</i>
<i>Mesopelágico</i>	<i>Columna de agua entre los 150 y 1.000 m.</i>
<i>Batipelágico</i>	<i>Columna de agua entre los 1.000 y 4.000 m.</i>
<i>Abisopelágico</i>	<i>Columna de agua bajos los 4.000 m de profundidad.</i>
<i>Bentónico</i>	<i>Corresponde a los fondos marinos. Pueden ser rocas, arenas, fangos o mezclas de ellos.</i>
<i>Litoral</i>	<i>Franja de contacto entre la tierra y el mar. La extensión de las franjas litorales depende de la pendiente del suelo.</i>
<i>Supralitoral</i>	<i>Zona terrestre bajo influencia marina pero sobre el nivel de las más altas mareas. Nunca cubierta por el mar.</i>
<i>Intermareal</i>	<i>Franja delimitada entre las más altas y bajas mareas. Queda expuesta parcial o totalmente al aire con las mareas bajas</i>
<i>Submareal</i>	<i>Zona marina ubicada bajo el nivel de las más baja marea hasta 200 m de profundidad.</i>
<i>Batial</i>	<i>Zona sumergida entre los 200 y 3.000 m.</i>
<i>Abisal</i>	<i>Zona sumergida entre los 3.000 y 5.000 m.</i>
<i>Hadal</i>	<i>Zona desde los 5.000 hasta la máxima profundidad.</i>
<i>Estuarial</i>	<i>Área terrestre-marina de la desembocadura de los ríos.</i>

El caso del ambiente de estuarios⁸, aquella zona terrestres donde los ríos vierten sus caudales al mar, los mayores problemas para la supervivencia de los animales, son: a) las variaciones estacionales de la salinidad superficial debido las descargas de aguas dulce por los ríos, y de la temperatura y del oxígeno disponible en la columna de agua; b) los aportes fluviales de sedimentos terrestres con sus cargas de detritus orgánicos y contaminantes urbanos y/o industriales; y c) el estrés ambiental que significa la acumulación de sedimentos finos, la anoxia de los sustratos, y la turbiedad de la columna de agua (Tabla 17.2.)

En el ambiente pelágico se generan condiciones que dificultan la vida de los animales: a) el tamaño físico de los ambientes pelágicos con sus carencias de bordes continentales y puntos de fijación que sirvan de referencia para la orientación de los animales; b) los cambios de temperatura, salinidad y oxígeno con la profundidad, c) las corrientes marinas horizontales, y d) la baja disponibilidad de alimentos en las zonas donde no ocurren las surgencias costeras (Tabla 17.3.) Por otra parte, los ambientes marinos de profundidad presentan dificultad para la supervivencia de los animales por: a) carencia de luz bajo los 150 m de profundidad que impide la fotosíntesis⁹ del fitoplancton marino, b) bajas temperaturas que limitan la profundidad de la natación de los peces pelágicos, c) poca disponibilidad de alimentos que

⁸ Ver capítulo 18 "Ecosistemas estuarinos"

⁹ Ver capítulo 12 "Luz y fotosíntesis"

impide el crecimiento de la biomasa específica, d) las altas presiones hidrostáticas de la columna de agua que limitan las migraciones verticales de peces y mamíferos marinos, y e) zona de mínima de oxígeno entre los 600 y 1000 m de profundidad en los mares templados como ocurre frente a las costas de Chile (Tabla 17.4.)

A pesar de las dificultades que representa para la supervivencia de los animales cada uno de los factores enunciados anteriormente, a lo largo de la historia de la vida en la tierra se han generado procesos de adaptación que permiten la vida cotidiana de muchos animales en cada uno de estos ambientes marinos. Para hacerlo, estos animales han debido adaptarse a través de cambios morfológicos, de comportamiento, de adecuaciones fisiológicas y de alternativas bioquímicas, ya sean mediante cambios permanentes o temporales, para explotar los ambientes respectivos de acuerdo a un balance entre las ventajas y desventajas que significa habitar dichos ambientes particulares. Por lo general, los procesos de adaptación tienden a optimizar la generación de excedentes energéticos en beneficio de un crecimiento rápido y posteriormente una reproducción exitosa. Es así como para ocupar el ambiente intermareal los animales marinos han desarrollado capacidades de: i) adaptación para tolerar cambios notorios de temperatura (euritermia) y cambios de salinidad (eurihalinidad), ii) resistencia a la desecación cuando quedan expuestos al aire durante las bajas mareas, iii) soportar bajas concentraciones de oxígeno en el agua mediante rutas bioquímicas de generación de ATP sin entrar en la cadena respiratoria (metabolismo anaeróbico facultativo), iv) ciclos reproductivos sincronizados con los cambios estacionales más óptimos para la supervivencia de los estados larvales y juveniles, v) alta diversidad específica y bajas biomazas de cada especie (Tabla 17.1.)

En los ambientes de estuarios, las respuestas de adaptación son fundamentalmente capacidades para: a) soportar las variaciones de temperatura y salinidad, b) metabolismo anaeróbico facultativo en los períodos de bajo oxígeno en el ambiente, c) alimentación de tipo filtradora suspensiva para capturar las partículas de alimentos que flotan en la columna de agua, o de tipo detritófaga para aprovechar la abundante materia orgánica que se acumula en los sedimentos por los aportes fluviales, d) hipertrofia del olfato y de la mecanorrecepción como sistemas sensoriales para detectar estímulos ambientales, junto con bajos número de especies (baja diversidad específica) pero una gran abundancia de ejemplares de cada especie presente (alta biomasa específica) (Tabla 17.2.)

Por otra parte, los animales que habitan en los ambientes pelágicos, han generado respuestas de adaptación tales como: a) cuerpos hidrodinámicos con bajo coeficiente al roce del agua para ahorrar energía en la natación de largo alcance, b) desarrollo de musculatura roja con metabolismo aeróbico de gran eficiencia energética para la natación de crucero o largo alcance, c) cuerpos con voluminosas masas de musculatura blanca de metabolismo anaeróbico para la natación de alta velocidad pero de corta duración en los momentos de persecución de presas o arranque de depredadores, d) hipertrofia de la visión y de la mecanorrecepción como sistemas sensoriales para recibir estímulos desde el ambiente, v) alimentación filtradora para congregarse las pequeñas partículas de alimento que están dispersas en el ambiente, o de tipo carnívora para capturar las pocas presas que puedan estar disponibles en la inmensidad del ambiente pelágico, e) una alta eficiencia metabólica para aprovechar al máximo el poco alimento disponible, f) ciclos de vida con migraciones de gran escala en búsqueda de ambientes más propicios, g) ciclos de reproducción sincronizados con los mejores períodos de óptimos ambientales para larvas y juveniles, y h) control de la flotabilidad para ahorrar energía en la natación, mediante la presencia de vejigas natatorias o bien cuerpos con esqueletos livianos y poco calcificados o con altos contenidos de lípidos en su cuerpo (piel, músculos, hígado) (Tabla 17.3.)

Los animales que ocupan los ambientes de profundidad han resuelto los problemas de supervivencias mediante adaptaciones para: a) optimizar sus capacidades de visión y de mecanorrecepción, b) generar luz "biológica" (bioluminiscencia) para comunicarse entre individuos de una misma especie o generar formas de camuflaje luminoso para evadir a sus depredadores, c) contar con una alta eficiencia metabólica para aprovechar en forma óptima el poco alimento que logran capturar, iv) alimentación fundamentalmente carnívora, y d) baja actividad física con cuerpos de reducida masa muscular y esquelética (Tabla 17.4.)

5. Tipos de respuestas de adaptación en los animales marinos.

Cuando un individuo detecta un cambio en su ambiente, el tipo de respuesta de adaptación dependerá de la intensidad y de la duración de dicho cambio. La intensidad se refiere a la diferencia absoluta entre la condición pre-existente y la nueva; por ejemplo, un cambio de temperatura puede ser entre 12 y 14 °C (baja intensidad) o de 12 a 18 °C (alta intensidad). Mientras que la duración corresponde al tiempo durante el cual permanece el cambio, ya sea de corta (aguda) o larga (crónica) duración. También es importante la forma como responden los individuos al cambio ambiental (la tasa de cambio), es decir, la velocidad con la cual ocurre la modificación de las condiciones ambientales. En este caso, los cambios ambientales serán más estresantes si ellos ocurren rápidamente, comparado con los cambios graduales que darán más tiempo para que el individuo se adapte a las nuevas condiciones del ambiente. Al tomar en cuenta el costo energético que significan las respuestas de adaptación de los animales a los cambios ambientales; es decir, la eficiencia de la función biológica, se pueden distinguir las siguientes categorías en los rangos del cambio ambiental: a) zona óptima (rango de cambio ambiental donde la función se realiza con la máxima eficiencia; es decir, con el menor gasto energético) b) la zona de tolerancia (rango del cambio ambiental que no afecta la fisiología del animal, pero la función se cumple con menor eficiencia que la zona óptima) c) zona de resistencia (rango del cambio ambiental en la cual los procesos fisiológicos normales no son suficientes para mantener la homeostasis del individuo y se deben realizar modificaciones en los procesos biológicos para lograr la supervivencia del animal), y d) zona letal (rangos ambientales en los cuales las respuestas de adaptación no son suficientes y el animal no logra mantener la homeostasis y muere) (Figura 17.1.) De acuerdo a la tasa de cambio y duración de la alteración ambiental, en las respuestas de adaptación de los animales se puede observar una secuencia de modificaciones biológicas orientadas a asegurar la supervivencia de los individuos: a) respuesta de comportamiento, las que ocurren en forma inmediata (segundos, minutos, horas) a la detección del cambio siempre que éste sea fuera del rango de tolerancia; ejemplo, cambios de lugar; b) respuestas fisiológicas-bioquímicas, las que se generan a continuación (minutos, horas, días) si el cambio ambiental permanece fuera del rango de tolerancia; ejemplo, cambios en la frecuencia cardíaca o de ventilación; c) respuestas morfológicas, que son modificación de algunas estructuras externas, tales como aumento de pelaje en mamíferos en el invierno o aumento de setas en copépodos con la disminución de la salinidad, si el cambio permanece por semanas o meses; y d) respuestas genéticas cuando el cambio ambiental permanece en una escala de tiempo mayor a la de una generación (años, décadas) dando tiempo para que ocurra una selección natural de aquellos caracteres que favorezcan la supervivencia de los individuos en las condiciones ambientales imperantes.

6. Patrones de respuestas de adaptación en animales marinos

Otra manera de examinar la forma como los animales marinos responden a las modificaciones ambientales, es enfocarlo en torno a problemas ambientales específicos, tales como los producidos por las constantes variaciones de parámetros físico-químicos más relevantes del ambiente marino que influyen sobre la fisiología de los animales marinos, como la temperatura, la salinidad, el oxígeno y presión hidrostática.

6.1. Temperatura

La temperatura es uno de los factores ambientales de mayor influencia en la vida marina dado que determina las tasas de todos los procesos biológicos, acelerando la velocidad de las reacciones bioquímicas en la medida que la temperatura aumenta, o retardándolas si la temperatura disminuye. El rango de temperatura del mar en la cual la vida marina se desarrolla es entre los - 1,8 °C (regiones polares) y cerca de los 30 °C (regiones tropicales) y por lo tanto los animales que habitan estos ambientes deben estar capacitados para desarrollar las mismas funciones vitales (manutención, crecimiento,

reproducción) aún cuando existan grandes diferencias de temperaturas entre cada ambiente. Por lo general, temperaturas mayores 43 °C son letales debido al efecto que tiene sobre las enzimas, las cuales por su naturaleza proteica se desnaturalizan a temperaturas altas; es decir, pierden su funcionalidad. En los animales marinos, al igual que en los terrestres, se observan dos patrones generales en la forma como ellos responden a los cambios de temperatura: los poiquiloterms¹⁰ que no pueden evitar cambiar su temperatura corporal en la misma manera como cambia la temperatura del ambiente; y los homeoterms¹¹, que mediante mecanismos de regulación logran mantener constante su temperatura corporal cuando ocurre un cambio térmico en su ambiente. Un ejemplo de los primeros son todos los invertebrados, y los peces, anfibios y algunos reptiles, dentro de los vertebrados; mientras que los únicos que actúan como homeoterms son las aves y los mamíferos. En el caso de los animales marinos, los cambios de temperatura en el agua son más drásticos en su efecto que sobre los animales terrestres en atención a que por las características físicas del agua (alta capacidad calórica) y el directo contacto de ella con todo el cuerpo de los animales, puesto que siempre hay una tendencia a que el calor generado en forma endógena por la actividad metabólica de los animales sea permanentemente traspasado por conducción al agua, enfriando el cuerpo de los animales hasta su equilibrio térmico con el ambiente acuático, en el caso de los poiquiloterms; o bien, obligar a los homeoterms a generar más calor endógeno y controlar la pérdida de calor hacia el ambiente. En el caso de los peces, las branquias representan una zona de gran pérdida de calor hacia el ambiente debido a la cercanía que hay entre el medio externo y la sangre de los animales.

El efecto neto del cambio de la temperatura ambiental sobre la fisiología del animal dependerá de la diferencia de la temperatura, del rango en la cual el cambio ocurre y de su velocidad de cambio. Por ejemplo, para un mitílido (e.g., chorito) componente del intermareal rocoso no es lo mismo que ocurra un cambio de sólo 3 grados entre 12 y 15 °C (rango de tolerancia) que entre los 25 y 28 °C (rango de resistencia); y que este cambio ocurra en forma rápida (minutos) teniendo un efecto de shock térmico (alteración drástica de la función) sobre el animal, o en forma lenta (semanas) cuando el animal logra una adaptación climática o aclimatización sin sufrir un shock térmico. Lo mismo es válido para los peces. En el caso de los invertebrados, un aumento o disminución de temperatura dentro del rango de tolerancia produce sólo una alteración leve de las tasas biológicas, aumentando o disminuyendo, respectivamente, la velocidad de los procesos, pero sin que ello signifique una alteración notable en el modo de vida de los animales. En algunos casos, como en animales móviles intermareales, se desplazarán hacia zonas o áreas protegidas de la radiación solar directa, tales como ubicarse a la sombra debajo de algas, o en grietas, o quedarse sumergidos en las pozas litorales. Algunos caracoles marinos intermareales (e.g., litorinas) tienden a agruparse entre ellos de modo que los individuos que ocupan el centro del agrupamiento quedan protegidos por los de posición periférica. Los animales intermareales que viven fijos al sustrato rocoso, tienden a cerrar sus valvas o conchas y evitar la deshidratación, pero permiten que sus temperaturas corporales aumenten notablemente hasta niveles superiores a los del ambiente, especialmente si son de color oscuros (caso de choritos). En esos casos, el peligro de muerte es más por exceso de deshidratación (acción conjunta de radiación solar y viento) que el aumento de su temperatura corporal, propiamente tal.

En las situaciones de muy bajas temperaturas (<5 °C) los animales sésiles bajan su actividad metabólica hasta entrar en una fase de "invernación" que puede durar tanto como el período de frío, dado que no pueden buscar áreas con temperaturas más benignas. En los ambientes intermareales donde se congela el mar, los mitílicos pueden sufrir la congelación de hasta un 40% de sus fluidos corporales con plenas posibilidades de supervivencia. Sin embargo, esta situación crea otro problema fisiológico a los animales, como es el aumento de la presión osmótica de los fluidos corporales que no se congelaron al retener en solución a todos los solutos orgánicos e inorgánicos que antes estaban en los líquidos congelados. Frente a esta situación, una adaptación bioquímica que evita la ruptura de las célu-

¹⁰ Del Griego poikilo = diversidad, y termo = calor, temperatura.

¹¹ Del Griego homeo = similar, que recuerda a, y termo = calor, temperatura.

las de los tejidos por diferencias de presión osmótica es aumentar la presión osmótica intracelular con la liberación de aminoácidos libres dentro de la misma célula, de modo tal de aumentar la cantidad de solutos orgánicos intracelulares y equilibrar la presión osmótica extracelular. También se ha comprobado que algunos invertebrados expuestos a contacto con hielo en su medio natural aumentan los solutos orgánicos en sus fluidos corporales y por lo tanto disminuyen el punto de congelamiento de dichos líquidos biológicos (Tabla 17.5.)

En el caso de los peces, éstos tienen mayores opciones de evitar situaciones extremas de cambios de temperatura. En primer lugar, está la opción de libertad de natación mediante la cual pueden migrar hacia zonas con temperaturas más aceptables para sus procesos fisiológicos; es decir, mantenerse dentro del rango ambiental de tolerancia. Si la situación se vuelve estresante (rango de resistencia) y de larga duración (cambio estacional) los peces deben recurrir a sus mecanismos bioquímicos de adaptación, como recurrir a la síntesis de isozimas¹² que les permitirán mantener el funcionamiento de sus vías metabólicas en la nueva condición térmica, ya sea de aumento o disminución de la temperatura. En el caso de peces antárticos, que durante los meses de invierno están expuestos al contacto con el hielo, se produce una notoria disminución del punto de congelamiento de su sangre (hasta unos -1,7 °C) por la presencia en su plasma sanguíneo de moléculas de glicoproteínas conocidas como "anticongelantes" que evitan la formación de los cristales de hielo que podrían destruir las membranas celulares. De este modo, aún cuando la temperatura de agua de mar es inferior a los cero grados, la sangre se mantiene líquida y puede continuar fluyendo por el cuerpo del pez (Tabla 17.6.)

Un caso muy especial de control de la temperatura corporal dentro de los peces es lo que ocurre en los atunes y algunos tiburones con gran capacidad natatoria que cuentan con adaptaciones morfológicas en su sistema de circulación muscular periférica (sistema de contracorrientes sanguíneas o "rete mirabile") que les permite retener el calor endógeno generado por la actividad muscular en su natación permanente. Estos peces, aún cuando son por esencia poiquiloterms- ectoterms, en la realidad actúan como "endoterms facultativos" puesto que por su gran actividad natatoria siempre mantienen una temperatura corporal, especialmente la del núcleo de sus cuerpos, significativamente mayores a la del medio marino circundante. Estos peces se caracterizan por presentar, a lo largo de sus cuerpos que tienen perfiles muy hidrodinámicos, masas de musculatura roja rodeadas de una gran masa de musculatura blanca. La musculatura roja corresponde a fibras de funcionamiento metabólico exclusivamente aeróbico; es decir, los músculos requieren forzosamente oxígeno para poder funcionar y son muy eficientes en el uso de la energía para la contracción muscular, generando fuerzas con bajo consumo de energía. Esta musculatura es la que el pez utiliza durante su natación de rutina para desplazarse en la inmensidad del ambiente pelágico. Pero, cuando el pez requiere nadar con rapidez para escapar de un depredador o nadar detrás de una presa, necesita velocidad extra y recurre a su musculatura blanca, la cual puede trabajar, pero solo por un corto período, en forma de metabolismo anaeróbico, sin consumo de oxígeno, pero generando una gran cantidad de ácido láctico que debe ser metabolizado en el hígado. El uso permanente de la musculatura roja aeróbica genera una gran cantidad de calor que es retenido en el núcleo del pez gracias al sistema de contracorrientes sanguíneas existente en la misma musculatura roja, evitando que la sangre, al fluir hacia la periferia del cuerpo (corteza térmica), pierda el calor hacia el ambiente marino. De esta manera, los atunes y algunos tiburones mantienen siempre una diferencia térmica en favor de su cuerpo. Esta situación, además, les otorga a los peces una clara ventaja en términos de eficiencia en la contracción muscular, puesto que a mayor temperatura la musculatura gasta menos energía en su contracción.

Diferente es la situación en las aves y mamíferos marinos, dado que éstos son homeotermo-endotermo; es decir, que presentan mecanismos de regulación que les permiten mantener su temperatura corporal estable, por lo menos la de su núcleo, al mismo tiempo que la energía calórica que permite la estabilidad térmica es de origen metabólico interno. En las aves, las plumas son aislantes térmicos tanto para evitar la pérdida de calor como para ganar calor desde el ambiente. Un caso especial son los

¹² Enzimas que regulan el mismo proceso metabólico pero a diferentes temperaturas óptimas.

cormoranes negros, que después de varias sesiones de buceo para capturar peces, su plumaje se humedece y deja de ser una protección para evitar la pérdida de calor hacia el agua más fría. Estas aves, pertenecen a una de las pocas especies que no poseen glándulas de grasas que les permita "aceitar" sus plumas y evitar que se "mojen" cuando están en el agua; por este motivo, los cormoranes deben secar sus plumas al sol, abriendo sus alas y exponiéndolas al viento. Pero debido a su plumaje negro, al mismo tiempo que se secan gana calor del Sol, subiendo su temperatura corporal más allá de lo conveniente. Como una manera de "enfriarse" realizan una intensa ventilación respiratoria para renovar rápidamente el aire de sus pulmones y sacos aéreos y con ello eliminar el calor excesivo desde el interior de su cuerpo. El calor se pierde por evaporación, dado que el aire espirado contiene un gran porcentaje de humedad (vapor de agua).

Las aves marinas que viven en las regiones donde cae nieve ya sea en el invierno o en forma permanente, cuando se paran sobre la nieve y/o hielo exponen sus patas a temperaturas inferiores a cero grado y podrían congelar sus extremidades. Para evitar este peligro cuentan con la modificación anatómica conocida como "sistema de contracorriente". En este sistema, la arteria que lleva la sangre caliente desde el cuerpo hacia la extremidad, está rodeada y casi en contacto directo por las venas que traen la sangre de regreso hacia el núcleo del cuerpo, de tal manera que calor endógeno es traspasado desde la sangre arterial caliente, que baja por la extremidad, hacia la sangre venosa fría que sube hacia el cuerpo. De esta manera, el calor endógeno se conserva evitando su pérdida hacia el hielo o nieve en el extremo de las patas.

Los mamíferos marinos tienen varias alternativas para controlar su calor corporal manteniéndolo constante y muy cercano al rango de los 37,5 -38,5 °C. Para ello, cuentan con sistema fisiológico de termorregulación que les permite aumentar su calor corporal (termogénesis) en situaciones de frío, o bien bajar su temperatura (termólisis) cuando ella aumenta en forma excesiva, ya sea por ganancia desde el exterior o por una actividad física muy intensa; además, su gran movilidad y capacidad de natación les permite emigrar de las zonas muy frías o muy calurosas para evitar gastar exceso de energía en termorregulación por mayor generación o pérdida de su calor corporal.

Dada su alta tasa metabólica, los mamíferos marinos siempre tienen una temperatura corporal más alta que la del medio acuático, y por lo tanto siempre están expuestos a una pérdida de calor endógeno cuando están en el agua. Para evitarlo, disponen de una gruesa capa de grasa bajo la piel que constituye una verdadera "barrera térmica" que impide la pérdida de calor hacia el agua. El alto coeficiente calórico de los lípidos en general, hace que ellos tiendan a acumular calor y que sea muy difícil que lo pierdan, y de esta manera, la capa de grasa retiene el calor endógeno; además, los mamíferos marinos tienen sistemas de contracorrientes sanguíneas en sus aletas y/o extremidades que ayudan a retener el calor endógeno. Estos sistemas de contracorrientes arteriales-venosos están bajo control nervioso que regulan el grado de proximidad física entre las arterias y las venas, de modo de controlar el grado de difusión de calor desde la arteria hacia las venas. También, existen mecanismos de control nervioso de la circulación sanguínea periférica; es decir, del volumen neto de sangre que fluye por los tejidos más superficiales del animal, mediante la vasoconstricción o vasodilatación de los capilares sanguíneos. Esta adaptación, en el caso de los mamíferos marinos que bucean a grandes profundidades donde la temperatura del agua puede ser inferior a 5 °C, logra niveles de gran efectividad comparada con lo que ocurre cuando se encuentran en la superficie. En estos casos, además del control de pérdida de calor, también se controla el aporte de oxígeno a los tejidos, evitándose que ocurra una hipoxia a nivel del cerebro y corazón, disminuyendo el flujo de sangre a nivel muscular y visceral, y concentrándola en estos importantes órganos.

En otros casos, la existencia de un pelaje abundante sobre la piel, caso de leones marinos, focas, lobos y nutrias marinas, es una excelente barrera que impide la pérdida de calor hacia el agua. El pelaje, al retener aire entre sus pelos, forma una "coraza de inercia térmica" con un bajo coeficiente de transmisión de calor, además de ayudar a la flotabilidad del animal. En algunas situaciones, este mismo pelaje es también una barrera de protección para evitar ganar calor por radiación solar cuando estos mamíferos descansan sobre la arena o las rocas. Cuando el calor es excesivo, los leones marinos se cubren con

capas de arena húmeda para enfriar su piel o bien realizan cortos baños en el agua para compensar la ganancia de calor (Tabla 17.7.)

6.2. Oxígeno

La disponibilidad de oxígeno en el medio acuático es otro factor ambiental que influye notoriamente en la distribución de los animales marinos. En general, los animales disponen de diferentes alternativas para soportar y sobrevivir situaciones de bajo oxígeno (hipoxia) o carencia de él (anoxia), ya sea esta en forma temporal o permanente. Los problemas más serios son la forma cómo se puede captar el oxígeno desde el ambiente en la forma más eficiente respecto al gasto de energía que significan los movimientos musculares respiratorios, y cómo hacerlo llegar en forma rápida y homogénea a todos los tejidos. El oxígeno, por su naturaleza gaseosa, difunde entre dos compartimentos de acuerdo a parámetros físicos tales como su coeficiente de difusión (que es constante), el área o superficie a través de la cual difunde (mayor área mayor difusión), la diferencia de presiones parciales entre los compartimentos involucrados (mayor diferencia, mayor difusión) y la distancia del recorrido que debe realizar el oxígeno para pasar de un compartimento a otro (a mayor distancia, menor difusión).

Desde un punto de vista evolutivo, se puede apreciar que existen varias estrategias desarrolladas en los animales para resolver el problema de captar oxígeno y distribuirlo hacia sus tejidos (Tabla 17.8.) En los animales de tamaño corporal inferior a 1 mm, la captación de oxígeno ocurre por simple difusión a través de su integumento o superficie celular, de acuerdo a las leyes físicas; pero en animales de mayor tamaño, la relación superficie/volumen es cada vez menor y por lo tanto la eficiencia de la difusión simple disminuye notoriamente. En estos casos la solución ha sido aumentar la superficie de captación y difusión mediante pliegues de la piel o integumento o estructuras anexas, tales como las branquias. Lo que se logra con esta estrategia es aumentar la superficie de intercambio, pero en muchos casos esto está también asociado con la posibilidad de disminuir la distancia de la barrera de difusión para el oxígeno al poner casi en contacto directo el medio externo donde está el oxígeno (agua) y el medio interno que lo distribuye hacia los tejidos (sangre). A esta estrategia para aumentar la tasa de difusión de oxígeno hacia los tejidos, se puede agregar la solución de disponer de un sistema que haga circular la sangre con su alto contenido de oxígeno por todo el cuerpo del animal para entregarlo directamente a los tejidos que los necesitan, sistema que ha sido el desarrollo en los sistemas circulatorios abiertos o cerrados, con sus elementos estructurales de bombas impulsoras (corazones), conductos de paredes musculares (arterias y venas) y sistemas de control que regulan el flujo de sangre por los tejidos. A lo anterior, se puede agregar además, la estrategia de disponer de moléculas especiales para el transporte de los gases (los pigmentos respiratorios) que presentan una afinidad reversible por el oxígeno en dependencia de la temperatura, del pH y de los niveles de CO_2 en la sangre. Estas moléculas tienen la particular función de tomar o captar las moléculas de oxígeno en los órganos respiratorios (branquias, pulmones, integumento) y transportarlas hasta los tejidos, donde su afinidad por el oxígeno disminuye como consecuencia en los cambios de las presiones parciales de CO_2 y del pH, y provocan la liberación de este gas para que quede disponible y pueda ser captado por las células, y posteriormente movilizado hasta las cadenas respiratorias mitocondriales, como el último aceptor de electrones.

Considerando cómo los animales acuáticos, con la excepción de aves y mamíferos, cambian su tasa de consumo de oxígeno de acuerdo a la disponibilidad del gas en el ambiente, se pueden diferenciar dos tipos de animales: los oxiconformadores y los oxirreguladores. Los primeros corresponden a aquellos que consumen más o menos oxígeno de acuerdo a su concentración en el agua; a mayor concentración mayor será el consumo de oxígeno y viceversa; mientras que los oxirreguladores son aquellos que mediante alguna adaptación morfológica, bioquímica y/o fisiológica, logran mantener su tasa de consumo de oxígeno estable pero dentro de un gran rango de concentración de oxígeno ambiental. El punto en la gradiente ambiental de oxígeno en el cual los animales oxirreguladores pierden la capacidad de mantener su consumo estable, corresponde al "punto crítico de presión parcial de oxígeno". En la mayoría de los casos los animales acuáticos y marinos se comportan como oxiconformadores, especialmente los invertebrados, aún cuando también existen peces con notables capacidades de oxirregulación (e.g.,

lenguados). La capacidad de oxirregulación en los peces está basada en adaptaciones tales como la presencia de una gran superficie branquial relativa, respecto al volumen del cuerpo, una corta barrera (e.g., micrones) de difusión a nivel de las lamelas branquiales¹³ y la presencia de isohemoglobinas con gran afinidad por el oxígeno. Estas adaptaciones, que muchas veces están presentes simultáneamente, permiten a los peces continuar respirando con una determinada tasa de consumos de oxígeno, aún cuando su concentración en el ambiente sea muy baja ($< 2 \text{ ml O}_2 / \text{ml de agua}$).

De acuerdo a la concentración o presiones parciales del oxígeno en el ambiente acuático, se distinguen situaciones de "normoxia" ($\text{O}_2 > 3 \text{ ml/l}$), "hipoxia" ($\text{O}_2 < 3 \text{ ml/l} > 1 \text{ ml/l}$), "hipoxia severa" ($\text{O}_2 < 1 \text{ ml/l}$) y "anoxia" ($\text{O}_2 = 0 \text{ ml/l}$). En condición de normoxia, los animales marinos no son afectados por las variaciones en las concentraciones de oxígeno y realizan su vida rutinariamente; en situación de hipoxia, los animales más eurióticos (aquellos que pueden vivir en ambientes muy cambiantes) no son afectados en su actividad de rutina, pero aquellos con mayores restricciones en soportar los cambios ambientales (estenotópicos), deben recurrir a alguna estrategia adaptativa para continuar viviendo en el mismo lugar. En primer lugar, está la posibilidad de escapar del ambiente estresante y buscar otro más adecuado a sus requerimientos de oxígeno; otra alternativa es aumentar la ventilación de sus estructura respiratorias (branquias, integumento) mediante el incremento de la frecuencia del movimiento de los opérculos (caso de peces), o aumentando el flujo por las cavidades branquiales (caso de bivalvos y crustáceos). Si la situación de hipoxia se mantiene, es posible que el animal se acerque a la superficie donde el agua por su contacto directo con el aire tendrá mayor difusión de oxígeno, e incluso en el caso de algunos peces (carpas), estos pueden "tragar" aire y atraparlo dentro de la cavidad bucal y opercular y así exponer las branquias a un contacto directo con el aire.

Otra alternativa en hipoxia prolongada es disminuir la actividad física y metabólica, de modo de bajar la demanda por oxígeno hasta que la situación de normoxia sea recuperada. Si la situación de hipoxia ambiental tiene un carácter estacional; es decir, que en forma periódica los animales queden expuestos a bajas concentraciones de oxígeno y sea de todas maneras ventajoso permanecer en el lugar, es posible que exista la alternativa de emplear isoformas del pigmentos respiratorio (e.g., isohemoglobinas) que tengan una alta afinidad por el oxígeno, de modo que por muy baja que sea la concentración de O_2 en el ambiente, siempre el pigmento será capaz de captar moléculas de oxígeno y transportarlas a los tejidos. En otros casos los animales pueden recurrir al metabolismo anaeróbico facultativo; esta modalidad les permite generar los metabolitos intracelulares necesarios para su supervivencia, sin recurrir al oxígeno, sin tener que interrumpir el proceso de transporte de electrones en la cadena respiratoria y permitiendo además, la generación eficiente de metabolitos en el ciclo de Krebs. La vía metabólica anaeróbica, en el caso de los vertebrados, genera ácido láctico como producto final, el cual puede ser acumulado en los músculo sólo hasta un cierto nivel, después de lo cual la maquinaria metabólica es alterada y el ácido láctico es eliminado o convertido en algún compuesto más fácil de metabolizar en el hígado. La vía metabólica anaeróbica es mucho menos eficiente que la vía aeróbica en la producción de ATP (2 y 38 moles de ATP por mol de glucosa, respectivamente).

Los invertebrados marinos también pueden optar por el metabolismo anaeróbico facultativo en caso de hipoxia severa y prolongada (días), recurriendo a vías metabólicas que generan productos finales (e.g., alanina, succinato, propionato) que no se acumulan en los músculos y/o sangre del animal, sino que son eliminados directamente hacia el medio externo evitando el gasto energético que significaría metabolizarlos. Muchos invertebrados marinos son capaces de soportar varios días o semanas en condiciones de anaerobiosis facultativa, sobre todo si viven en ambientes de temperaturas bajas ($< 10^\circ\text{C}$). Por su parte, la capacidad natatoria de los mamíferos buceadores está determinada, en muchos casos, no por su resistencia a la apnea (tiempo sin respirar), sino más bien por el nivel de aumento de la concentración del ácido láctico en los músculos (capacidad anaeróbica) debiendo, sin embargo, volver a la superficie para respirar aire y permitir la oxidación del lactato hepático en la fase aeróbica. A ello se agrega además que el reflejo de la inspiración en mamíferos, es desencadenado por el aumento de los

¹³ Estructura de las branquias donde realmente ocurre en intercambio gaseoso entre el agua y la sangre.

niveles de CO_2 en la sangre, el cual es constantemente controlado por quimiorreceptores en el cayado de la aorta y en ambas arterias carótidas que llevan la sangre hacia todo el encéfalo. En el caso de los animales acuáticos, el control de los mecanismos respiratorios, y especialmente el de la frecuencia ventilatoria, está determinado por la concentración de oxígeno en el agua, en donde disminuciones de su concentración producen un efecto de aumento de la frecuencia e intensidad ventilatoria, ya sea mediante movimientos operculares en los peces, o mayor flujo en cámaras branquiales en invertebrados.

En los ambientes pelágicos, la distribución vertical de los animales puede ser afectada por la existencia de una capa de agua en la cual ocurre una rápida disminución de la concentración de oxígeno con la profundidad (oxiclina), la que actúa como barrera física a la migración vertical de peces y crustáceos pelágicos que no resisten un ambiente hipóxico o anóxico. La profundidad de la oxiclina depende de factores ambientales estacionales, procesos de turbulencias y también de la abundancia de la materia orgánica que está siendo oxidada, entre otros. De este modo, aquellos animales que son estenotópicos con respecto al oxígeno, no pueden bajar a profundidades mayores a la de la oxiclina por lo que quedan restringidos sólo a la capa más superficial de agua bien oxigenada. Sin embargo, existen animales que pueden penetrar y/o atravesar la oxiclina, gracias a que cuentan con adaptaciones morfológicas, bioquímicas y/o fisiológicas, tales como: mayor superficie branquial, corta barrera de difusión para el oxígeno, disminución de la actividad metabólica, pigmentos respiratorios con alta afinidad por el oxígeno, mayor concentración de hemoglobina que la habitual, o almacenamiento de ella a la forma de mioglobina en los músculos. Estas mismas adaptaciones pueden ocurrir en animales que ocupan en forma rutinaria la "capa de mínimo de oxígeno"¹⁴ que es un estrato de agua (600-800 m de profundidad) en los ambientes pelágicos de los mares templados de las latitudes medias, que presenta, durante todo el año, valores muy bajos de oxígeno ($< 1 \text{ ml O}_2$). El tener esta capacidad de ocupar la capa de mínima de oxígeno o traspasar la oxiclina, es una ventaja para los animales bien adaptados puesto que les permite entrar en un ambiente donde pueden escapar de sus depredadores y/o tener acceso a gran cantidad de alimento tales como animales más pequeños, los que son abundantes en esta zona de mínimo oxígeno.

6.3. Salinidad

La característica fundamental del ambiente marino y que lo diferencia de los otros ambientes acuáticos, es el contenido de sales que tienen los océanos¹⁵. El contenido de sales se expresa en partes por mil (ppm) y corresponde a cuántos gramos de sales hay en 1 litro de agua de mar. El valor promedio de la salinidad en los océanos del mundo está entre los 30 y 35 ppm, siendo por lo general mayor en las áreas tropicales que en los polos. Las sales disueltas en el agua de mar forman un gran complejo de iones cuyas concentraciones se mantiene en equilibrio, aunque por su proporción relativa son los más importantes los iones Cl, Na, Mg, SO_4 , Ca y K, que en conjunto constituyen sobre el 95% del contenido total de sales.

Desde el punto de vista físico, los componentes orgánicos e inorgánicos (solutos) de una solución acuosa constituyen osmoefectores en el sentido que generan una presión osmótica en la solución cuya magnitud está determinada sólo por el número de solutos en la solución y no por su tamaño u origen (Cuadro 17.2.)

En este sentido, el agua de mar, por sus contenidos de sales, representa una solución con presión osmótica cercana a los 1.000 miliosmoles. Por su parte, el líquido intracelular de los organismos junto con sus fluidos corporales, también constituye una solución con presión osmótica puesto que contienen una gran cantidad de solutos inorgánicos y orgánicos que están en una constante renovación.

Frente a esta situación, el problema que enfrentan los animales acuáticos es una constante tendencia a ganar o perder aguas por simple difusión y en consecuencia a variar el volumen de sus fluidos corporales, dependiendo si el ambiente está menos o más concentrados en solutos; es decir, dependiendo de las diferencias de presiones osmóticas entre el ambiente y los componentes líquidos del

¹⁴ Ver capítulo 23 "Zonas mínimas de oxígeno"

¹⁵ Ver Capítulo 8 "La salinidad en los océanos"

Cuadro 17.2. *La presión osmótica corresponde a la fuerza que ejerce el soluto sobre una membrana impermeable al soluto pero permeable al agua, al existir una diferencia de concentración de solutos (= presión osmótica) entre dos compartimentos que están separados por dicha membrana. La diferencia de presiones hace que el agua siempre tienda a difundir libremente a través de la membrana desde el compartimento con menor concentración de solutos, más diluido, hacia el más concentrado para establecer un equilibrio entre ambos compartimentos (isoosmoticidad). Si el animal tiene una mayor concentración de solutos que el ambiente (hiperosmótico) el agua difundirá a sus tejidos, pero si son menos concentrados (hipoosmótico) el agua saldrá del organismo hacia el ambiente.*

animal. Desde este punto de vista se distinguen, en los animales, dos compartimentos: el extracelular e intracelular. El primero corresponde a todos los líquidos que están ocupando los volúmenes fuera de la célula (e.g., sangre, fluidos celomáticos, líquidos periviscerales, líquido intersticiales, líquidos articulares, líquidos encefálicos y medulares, etc), mientras que el espacio intracelular corresponde al contenido citoplasmático de las células. Por lo general, las diferencias de presiones osmóticas, entre el ambiente y el animal, se establecen respecto al compartimento extracelular del animal; sin embargo, éste a su vez es el ambiente para todas las células del animal. Por lo tanto, cualquier cambio de presión osmótica en el ambiente acuático (= salinidad), afectará primeramente el compartimento extracelular del animal, y dependiendo del posible cambio que ocurra en este compartimento, puede afectar también la estabilidad del compartimento intracelular (= homeostasis). De acuerdo a cómo se comportan los animales respecto a la estabilidad de la presión osmótica de sus fluidos corporales, se distinguen aquellos que cambian su presión siguiendo los cambios en el ambiente (poiquilosmóticos) y los que de alguna manera logran regular y mantener constante su presión osmótica (homeosmóticos) cuando ocurre el cambio en el ambiente.

En general, todos los invertebrados acuáticos, y entre ellos los de ambientes marinos, se comportan, con algunas excepciones,

como poiquilosmóticos (= osmoconformadores), mientras que los vertebrados tienen una variada gama de estrategias de regulación (= osmorreguladores) que les confiere capacidades de vivir en ambientes muy cambiantes en salinidad (= eurihalinos) o en rangos muy estrechos de este factor (= estenohalinos). Las ventajas y desventajas de la condición de poiquilosmótico u homeosmótico dependen del balance energético que resulta para el animal gastar o no energía en mantener su homeostasis. En algunos casos, la osmoconformación poiquilosmótica es más conveniente dado que no requiere gasto de energía extra en regulación, la que podría ser usada en crecimiento y/o reproducción, pero en otros casos (osmorregulación homeosmótica), el gasto en regulación es más ventajoso puesto que la mantención de la homeostasis, aún cuando ocurran cambios en la salinidad ambiental, otorga ventajas comparativas para explotar o habitar un determinado ambiente (e.g., abundancia de alimentos, escape de depredadores, refugio de protección, etc).

El control de la presión osmótica de los fluidos corporales extracelulares se puede lograr mediante el control de la difusión de agua hacia o desde el ambiente a través de algún tejido permeable u órgano especializado (e.g., integumento, branquias, intestino, sistema renal), o bien mediante la modificación de la concentración de solutos (sales inorgánicas, sales orgánicas, metabolitos, catabolitos) presentes en el compartimento extracelular. Sin embargo, en la mayoría de los animales, aun cuando pueden aceptar cambios notables en la presión osmótica extracelular, como el caso de los invertebrados marinos poiquilosmóticos, no permiten que haya cambios en la presión osmótica intracelular, dado que ello significaría alterar el medio interno de toda la estructura intracelular y con ello provocar su alteración funcional. Dado que el agua fluye libremente a través de la membrana celular, un cambio de presión osmótica extracelular tendría por consecuencia la entrada o salida de agua desde la célula hacia el líquido extracelular, provocando la consecuente alteración física de la célula. Para compensar estas alteraciones de la presión osmótica extracelular, y evitar la deformación de la célula por la salida o entrada de agua desde o hacia ella, es necesario mantener la isosmoticidad entre ambos compartimentos. Esto se logra mediante el control de la presión osmótica intracelular, disminuyendo o aumentando los solutos orgánicos (e.g., aminoácidos libres), pero sin alterar la concentración relativa de cada uno de los iones inorgánicos, dado que sus concentraciones son muy relevantes para mantener las propiedades bioeléctricas de las mem-

branas celulares. Es decir, aún cuando es posible la alteración osmótica intracelular para compensar cambios extracelulares, lo que no puede suceder es la alteración de la distribución diferencial de los iones inorgánicos dentro y fuera del citoplasma. Por lo tanto, es necesario que ocurra una regulación iónica más exacta que la regulación osmótica propiamente tal. En el caso específico de los animales marinos, siendo hiposmótico con respecto al agua de mar, la mayoría de los invertebrados se comportan como poiquilismótico, conformando la presión osmótica (= salinidad) del ambiente cada vez que esta sea alterada.; pero al mismo tiempo se ponen en acción los mecanismos de control de la presión osmótica intracelular para mantener la isosmotividad entre ambos compartimentos. Esto se logra mediante la alteración de la concentración de los aminoácidos libres intracelulares que actúan como osmoefectores. Existen algunos casos de crustáceos litorales con notables capacidades de eurihalinidad (pueden vivir tanto en agua dulce como agua de mar) especialmente en los ambientes de estuarios, que logran compensar los cambios externos manteniendo su sangre hiperosmótica en agua dulce e hiposmótica en agua de mar. Es posible que este control sea a través de regular la permeabilidad de las membranas y del flujo de entrada o salida de iones inorgánicos tales como Na, Cl y K.

En el caso de los peces marinos, también mantienen una presión osmótica menor que la del agua de mar, alrededor de unos 300-400 miliosmoles, comparados con los 1.000-1.200 miliosmoles del agua de mar; o sea, son hiposmóticos. Esta situación los enfrenta a una permanente pérdida de agua desde sus fluidos corporales hacia el ambiente marino; o sean, se deshidratan. Para compensar esta pérdida osmótica de agua, deben "beber" agua de mar en forma activa para recuperarla, pero al mismo tiempo ingresan iones y sales como Na, Cl y K a su organismo. El exceso de iones que se generan dentro de sus fluidos corporales es eliminado mediante la "secreción" del exceso con gasto de energía mediante transporte activo; es decir, en contra la gradiente de concentración, por células especializadas ubicadas en el epitelio de la base de las lamelas branquiales, conocidas como "células de cloro". Estas células eliminan los iones hacia el ambiente, especialmente Na. De esta manera, los peces marinos logran recuperar el agua perdida por deshidratación, pero mantienen la constancia de su medio interno. En los peces de agua dulce, ocurre la situación contraria. Es decir, son hiperosmóticos con respecto al ambiente y por lo tanto presentan una tendencia a ingresar agua a sus fluidos corporales junto con una constante pérdida de iones (Na, Cl, K) hacia el ambiente. Gran parte de la libre difusión de agua ocurre por las branquias, las que por su alta relación de superficie/volumen, son sitios pasivos para el movimiento del agua. Para compensar la ganancia de agua, los peces de agua dulce eliminan grandes cantidades de orina muy diluida y deben recuperar los iones perdidos hacia el ambiente. Para esto, las mismas células de cloro, que en los peces marinos ayudan a eliminar el exceso de iones inorgánicos, son las encargadas esta vez de ingresar los mismos iones hacia los fluidos corporales, también a través del transporte activo.

Un caso interesante de analizar entre los peces es el de los salmones, dado que su desarrollo biológico desde su nacimiento hasta la fase de prejuveniles ocurre en el agua dulce. Una vez que estos peces bajan por el curso del río hasta la desembocadura deben permanecer en esta zona durante un tiempo en espera de que los procesos fisiológicos, bajo el estímulo de la mezcla de agua dulce y de mar en las áreas de estuarios, inviertan el proceso de transporte activo que ocurre en las "células de cloro", y así, en lugar de captar iones inorgánicos, deben proceder a excretarlo hacia el ambiente tal como lo hacen todos los peces marinos. Esta fase de vida en el ciclo de vida, conocida como "esmoitificación", es de vital importancia para asegurar la supervivencia del pez y lograr llegar a la condición de adulto en el ambiente marino. En la fase de esmoitificación es necesario que se activen notablemente los procesos de transporte activo en las células de cloro, lo cual requiere un gran gasto de ATP y activación de los sistemas enzimáticos para degradarlo (las "atepeasas") junto con otros factores hormonales (prolactina, sistemas T y T4). Recientemente, se ha constatado que a nivel de membranas celulares existen proteínas receptoras de los niveles de calcio extracelular (CaR) que detectan las concentraciones de iones tales como calcio, magnesio y sodio, y de nutrientes como los aminoácidos, promoviendo procesos de reacción frente a estas variaciones en el ambiente extracelular.

Dentro de los peces marinos, las lampreas y las anguilas son los únicos que son isosmótico con

el agua de mar, con concentraciones de Na y Cl muy similares a las del agua de mar. Por su parte, los elasmobranchios (e.g., tiburones, rayas, peje gallos) mantienen una isosmoticidad con el agua de mar, pero este equilibrio de la presión osmótica no es resultado de una concentración similar de sales inorgánicas con el mar, sino que a la acumulación en el plasma sanguíneo de alta concentración de urea (catabolito nitrogenado) que sumada a la de los otros solutos sanguíneos permiten al pez mantener esta isosmoticidad. Además, los elasmobranchios tienen un órgano extrarrenal ("glándula rectal") que les permite excretar al ambiente los excesos de iones inorgánicos, puesto que si bien sus fluidos corporales son isosmóticos con el agua de mar, mantienen un nivel de hiposmoticidad respecto a los iones inorgánicos, logrando la isosmoticidad con el aporte de la urea como desecho nitrogenado resultado de la degradación de las proteínas.

La situación del control hidrosalino en reptiles, aves y mamíferos marinos es diferente y más compleja. De partida, este tipo de animales no presenta integumentos que permitan una libre difusión de agua corporal hacia el ambiente externo, siempre más concentrado. Tampoco existen branquias u otros tejidos que propicien un contacto directo entre el ambiente y el medio interno (sangre). Además, en estos animales, la respiración aérea es también una vía de pérdida de agua dado que en la fase de espiración, el aire que sale de los pulmones tiene un contenido importante de vapor de agua. Por ejemplo, los reptiles marinos (e.g., iguanas de las Islas Galápagos) solucionan el problema de ingerir excesos de iones (Na, Cl) junto con el alimento, mediante su excreción en soluciones muy concentradas a través de órganos extrarrenales especiales, tales como las "glándula de la sal" que son las glándulas lagrimales modificadas para eliminar estos iones. Estas iguanas constantemente están "estornudando" para expulsar las gotas o "lágrimas" con su alto contenido salino. Las aves marinas (e.g., gaviotas, cormoranes, pelícanos, albatros, etc) tienen un sistema similar de glándulas de la sal, las cuales eliminan sus contenidos a través de aberturas ubicadas bajo los ojos en la base del nacimiento del pico; incluso en el caso de los pelícanos y gaviotas existen verdaderos surcos a lo largo del pico para llevar las gotas hasta su extremo y facilitar su eliminación.

Por su parte, los mamíferos marinos (ballenas, delfines, lobos y elefantes marinos, focas) están enfrentados a mantener la homeostasis hidrosalina de sus fluidos corporales, tanto extra como intracelular, en situaciones extremas por no tener accesos a fuentes de agua dulce para beber, al mismo tiempo de ingerir alimentos con alto contenidos salinos por estar en el agua de mar. En general, los mamíferos marinos solucionan su problema de regulación hidrosalina mediante modificaciones anatómicas de sus riñones que les permite tener una gran eficiencia en la retención de agua, manteniendo su condición de animales hiposmótico con respecto al ambiente marino. La estructura básica de los riñones de mamíferos indica que están formados por varias unidades llamadas "pirámides renales" las cuales pueden estar agrupadas en lóbulos que en algunos casos son vistos externamente (e.g., vacunos) o no (e.g., hombre, cerdo). En cada pirámide existen miles de las unidades funcionales del riñón, conocidos como "nefrona", en las que se pueden distinguir cuatro componentes básicos: el glomérulo, los túbulos contorneados proximal y distal, el Asa de Henle, que es un tubo en U, ubicado entre los túbulos, y finalmente los túbulos colectores, que llevan la orina formada hacia la pelvis renal. Por lo general, los glomérulos ocupan la periferia del riñón (corteza) mientras que los túbulos y las asas forman la parte central del riñón ("médula"). En cada una de las nefronas ocurren tres procesos fisiológicos que tienen por objetivo formar una orina muy concentrada respecto a la presión osmótica de la sangre: filtración, en los glomérulos; reabsorción, en los túbulos contorneados, en la rama ascendente Asa de Henle y en los túbulos colectores; y secreción, en la rama descendente del asa. A través de la secuencia de estos tres procesos, el animal puede regular eficientemente la presión osmótica de la sangre. En el caso específico de los mamíferos marinos, la gran eficiencia en la retención del agua en los fluidos corporales se debe a la mayor importancia relativa de los procesos de reabsorción y secreción que ocurren en el Asa de Henle. Debido a ello, la longitud del asa tendería a ser mayor, pero debido a que esta posibilidad tiene una limitación física puesto que requeriría nefronas muy grandes, la solución escogida por la naturaleza es aumentar la proporción de Asa de Henle, respecto al resto de los componentes de cada nefrona. Esto se logra, haciendo que los riñones no sean sólo lobulados, como en vacunos, sino que "multi o polilobulados" formados por cientos

de pequeños “renículos” (riñones polireniculados) que permiten una gran proporción de superficie de intercambio a nivel de las ramas descendentes y ascendentes de las asas. Cada renículo, es desde el punto de vista anatómico y funcional, un pequeño riñón, conectados entre ellos por el sistema vascular asociado. De esta manera, la visión externa del riñón de estos mamíferos es una gran masa de pequeños renículos (300-400 unidades) conectados por arteriolas y vénulas y envueltos por varias membranas de tejido conectivo que los protegen y mantienen unidos dentro de la cavidad visceral del animal.

Todas las adaptaciones mencionadas anteriormente, se refieren a la forma cómo los animales enfrentan el trabajo que significa eliminar el exceso de iones que alteran su homeostasis hidrosalina; sin embargo, los órganos renales propiamente tales (protonefridios en platelmintos, nefridios en anélidos, pronefros en peces y riñones en vertebrados superiores) realizan un trabajo de rutina, filtrando los fluidos celomáticos para eliminar los compuestos catabólicos nocivos, reabsorbiendo aquellos elementos presentes en el filtrado que deben ser reincorporados al medio interno del animal, y secretando finalmente los fluidos que son eliminados al ambiente y formados por compuestos que no tienen valor biológico. Los catabolitos nitrogenados resultantes de la degradación de las proteínas son productos con un alto efecto osmótico y por lo tanto deben ser rápidamente desechados al exterior para no alterar el equilibrio hidrosalino de los fluidos corporales. Todos los animales acuáticos eliminan los catabolitos proteicos en la forma de amonio, dado que es altamente soluble en el agua; es decir, son amoniotélicos. En algunos casos, cuando la disponibilidad de agua en el ambiente no es muy abundante, estos catabolitos son desechados en la forma de urea (animales ureotélicos) como ocurren con los pejesapos o peces anfibios que durante su fase de exposición al ambiente terrestre cambian su catabolismo proteico de amoniotélicos cuando están en el agua, a ureotélicos cuando están fuera de ella. En el caso extremo de los reptiles y aves marinas, que deben tener una gran economía de agua fisiológica, la excreción nitrogenada puede ser en la forma de cristales de ácido úrico (animales uricotélicos). Los mamíferos marinos, por su gran eficiencia en el trabajo renal mediante los renículos, excretan amonio y urea. (Tabla 17.9.)

6.4. Flotabilidad

Un problema no trivial que enfrentan los animales marinos de vida pelágica; es decir, aquellos que flotan en el medio marino, es mantenerse en la columna de agua ya sea dentro de un determinado rango de profundidad o bien migrando verticalmente de acuerdo a su biorritmo circadiano, sin tener que gastar energía mediante una natación permanente. Por razones de las leyes físicas, un cuerpo que sea más pesado que el agua tenderá a caer hacia el fondo, al menos que existan fuerzas opuestas o de desplazamiento horizontal que lo impidan. Por lo tanto, cualquier mecanismo que permita a los animales marinos tener una flotabilidad que facilite su permanencia en la columna de agua sin mayor gasto energético, será favorecido por los procesos de selección natural. En términos generales, en los animales acuáticos se observan tres alternativas para lograr una eficiente flotabilidad: 1) reducción de estructuras corporales pesadas, 2) disminución de la densidad corporal y 3) desarrollo de estructuras huecas que actúen como flotadores. En el primero de los casos, se incluye la disminución notoria de la masa corporal y esqueletos, como es el caso de peces meso y abisopelágicos que son notables por el exagerado tamaño de su cabeza en relación al resto del cuerpo, o también, en la baja calcificación de sus estructuras óseas. En el segundo de los casos, la disminución de la densidad corporal se logra mediante el reemplazo de iones pesados por iones más livianos¹⁶ en los fluidos corporales de los animales; por aumento de los lípidos en los tejidos musculares (caso de salmones); por acumulación de grasas subcutánea (caso de meros); por depósitos de ceras (cera de copépodos); por acumulación de lípidos livianos en el hígado (caso de tiburones) o por acumulación de lípidos en la región cefálica (caso de cachalotes). En el caso de existencia de estructuras huecas como flotadores, están la vejiga natatoria¹⁷ de los peces y el flotador de algunos cefalópodos (*Sepia sp*). La vejiga puede estar conectada con el esófago; es decir,

¹⁶ e.g. sodio, potasio, amonio

¹⁷ Ver capítulo 13 “Peces: generalidades sobre su biología y clasificación”, sección 4.5 “Morfología Interna”.

estar abierta al exterior (caso de peces fisóstomos) o bien totalmente cerrada (caso de peces fisoclistos). El mecanismo de inflado de las vejigas natatorias está directamente relacionado con el sistema circulatorio, dado que dentro de ellas existe una "glándula del gas" que consiste en una compleja red u ovillo de finos capilares sanguíneos con sistema de contracorrientes arterial-venenoso que permite el traspaso o verdadera inyección de oxígeno desde la sangre hacia la vejiga aun cuando haya una gran presión hidrostática que ejerza una fuerza opuesta sobre el cuerpo del pez. El mecanismo de llenado y vaciado de la vejiga natatoria permite que los peces controlen su flotabilidad incorporando gas cuando requieren ascender en la columna de agua, o eliminándolo cuando debe descender a mayores profundidades. Dado que la presión del gas dentro de la vejiga siempre está en equilibrio con la presión hidrostática exterior, si el pez asciende muy rápido en la columna de agua, se produce una eversión de la vejiga por la boca, como suele ocurrir con las merluzas cuando son pescadas mediante espineles de profundidad. En el caso de los mamíferos marinos, la gran cantidad de grasa en sus tejidos musculares o en depósitos subcutáneo (caso de focas, lobos, delfines, ballenas), o abundante pelaje externo que atrapa aire entre los pelos hidrofóbicos (caso de osos polares y nutrias de mar) ayuda a la flotabilidad de ellos, llegando incluso a situaciones en los cuales los animales flotan en la superficie sin esfuerzo alguno.

6.5. Buceo

Los reptiles, aves y mamíferos marinos ocupan el medio marino como lugar de vida permanente, como refugio o bien como lugar donde la abundancia de alimentos es una gran ventaja para su supervivencia. Sin embargo, el sumergirse y mantenerse en la columna de agua en búsqueda del alimento representa complejos problemas de desplazamiento y de sustentación metabólica que han sido resueltos mediante variadas estrategias de adaptación. El desplazarse en un medio tan denso como el agua significa un gran gasto energético para vencer la resistencia que significa el efecto del roce del cuerpo en el agua. A mayor superficie de roce, mayor es el gasto de energía. Para evitar esto, los cuerpos de los animales tienden a ser con perfiles muy hidrodinámicos; es decir, en forma de huso con un bajo coeficiente de penetración frontal y un bajo efecto de turbulencia caudal, morfología adecuada para mantener un régimen de desplazamiento laminar, por sobre uno turbulento; es así como los reptiles (caso de iguanas de Galápagos) mantienen sus extremidades anteriores y posteriores pegadas al cuerpo y sólo usan su cola para el impulso de natación. En el caso de las aves buceadoras, algunas usan sus patas palmeadas en la forma de hélices para producir la fuerza de impulsión; o bien, usan sus alas con movimientos similares a los del vuelo aéreo. Mientras se desplazan dentro del agua, la presión hidrostática comprime su plumaje formando una verdadera coraza hidrodinámica que reduce notoriamente el roce.

En el caso de los mamíferos marinos cuyos cuerpos que no están cubiertos por pelos (ballenas, delfines), su diseño corporal cuenta con la posibilidad de deformar levemente su perfil hidrodinámico gracias a la capa de grasa subdérmica, reduciendo el roce para adecuarlo a la velocidad de natación con un menor costo de energía.

Otro problema importante que plantea el buceo a los mamíferos marinos es la duración de la fase de apnea; es decir, el tiempo que los animales pueden resistir sin respirar. Desde el momento que el animal sumerge su cabeza en el agua, se produce el llamado "síndrome del buceo", es decir, una serie de ajustes fisiológicos que aseguran la supervivencia del animal durante tiempo prolongado bajo el agua. Este síndrome incluye una notoria disminución de la frecuencia cardíaca (efecto de bradicardia), junto con un reajuste circulatorio que desvía el flujo de la sangre desde la masa muscular y órganos internos, hacia el cerebro y corazón. El cerebro es el único que permanece sin cambios en cuanto a su abastecimiento de sangre antes, durante y después de la fase de inmersión, mientras que los grandes órganos (hígado, estómago, intestino, riñones, musculatura) pueden quedar sin circulación durante largos minutos u horas. El tiempo de duración del buceo depende fundamentalmente de dos factores: los niveles de oxígeno en la hemoglobina de la sangre y/o el acumulado en los propios tejidos por la mioglobina, así como de la capacidad de acumulación de ácido láctico en los músculos como resultado del metabolismo anaeróbico. Cuando los niveles de láctico en los tejidos llegan a su límite, se desencadena un reflejo que lleva al animal a subir hacia la superficie y respirar aire en forma normal. Inmediatamente cuando el

animal vuelve a respirar, se produce un rápido traspaso del ácido láctico, contenido en los tejidos, hacia la sangre para ser llevado al hígado donde es transformado en lactato y posteriormente en glicógeno, para así entrar nuevamente en el ciclo metabólico de producción de ATP. La fase de oxidación hepática del láctico requiere de un gasto extra de oxígeno, lo que representa la conocida "deuda de oxígeno". Como durante el buceo se produce el reajuste circulatorio, se asegura que el máximo de sangre fluya por el cerebro y entregue el oxígeno necesario para mantener funcionando a las neuronas.

Los mamíferos buceadores enfrentan también la dificultad del notable aumento de la presión hidrostática con la profundidad¹⁸, lo que comprime notoriamente el cuerpo del animal. Dado que el cuerpo actúa como un compartimento estanco y de paredes deformables -respecto del ambiente marino- y no hay forma de contrarrestar la creciente presión externa, el exceso de presión podría hacer colapsar las cavidades naturales del animal, tales como pulmones, oído medio y senos cerebrales, con las consiguientes hemorragias fatales. Para evitar estos colapsos, a grandes profundidades se produce una perfusión de plasma desde la sangre y fluidos intersticiales llenando las cavidades y protegiéndolas de su colapso total. Cuando el animal inicia el retorno a la superficie, los fluidos y plasma vuelven a los espacios intersticiales y sangre, restituyendo funcionalmente las cavidades.

6.6. Alimento

Todos los animales pueden ser considerados como "estaciones intermedias" en el flujo de energía en las distintas cadenas y redes tróficas de los ecosistemas marinos, dado que para su supervivencia deben constantemente tomar materiales alimenticios desde el ambiente, asimilar sus constituyentes que sean de importancia fisiológica y eliminar los desechos nuevamente hacia el ambiente. De esta manera, los animales están enfrentados a la tarea diaria de obtener el alimento que esté disponible en el medio externo y a tratar de sacar el máximo provecho de su contenido, ya sea para cubrir sus necesidades o requerimientos de manutención de la maquinaria metabólica, en primera prioridad, y secundariamente si quedan excedentes, en financiar los gastos de crecimiento y/o reproducción. Como el alimento no siempre está en abundancia en el ambiente, los animales han desarrollado diversas estrategias para ubicar las fuentes alimenticias a través de sistemas sensoriales adecuados; posteriormente, tomar, capturar, concentrar e ingerir el alimento mediante sus estructuras bucales y apéndices especializados; a continuación, degradarlo químicamente mediante el uso de moléculas proteicas especializadas para romper enlaces químicos (las enzimas); y en seguida, absorber los materiales nutritivos y transportarlos hasta cada célula donde finalmente son requeridos.

Los mecanismos de detección del alimento en el medio acuático marino son fundamentalmente de tipo visual (fotorrecepción), por el olfato (quimiorrecepción), por vibraciones transmitidas en el agua (mecanorrecepción) y por campos electromagnéticos, como es el caso en varios tiburones. Dependiendo del tipo de ambiente, alguno de estos mecanismos puede ser prioritario, desarrollándose una hipertrofia de los órganos sensoriales respectivos. En la mayoría de los casos, los animales emplean un mecanismo de detección a distancia y otro a corta distancia para capturar con precisión la presa. Desde el punto de vista del tamaño y la forma como se presenta el material alimenticio en el medio marino, se distinguen tres tipos generales de mecanismos de alimentación: la microfagia (tamaño de la partícula < 1 mm), la macrofagia (tamaño > 1 mm) y la alimentación solubilizada (sustancias disueltas en el agua o fluidos). Dentro de la microfagia, los animales pueden usar diversos "instrumentos" para capturar las partículas de alimentos, tales como cilios, flagelo, cirros, láminas filtrantes, etc., y presentes en protozoos, bivalvos, tunicados, ballenas. En cuanto a la macrofagia, los animales pueden capturar, tragar, engullir, masticar, morder, raspar, etc., las presas, como ocurre en peces, crustáceos, lapas, caracoles, mamíferos y aves marinas. En el caso de la alimentación disuelta, los ejemplos están en los endo y ectoparásitos, y muchos estados larvales que pueden absorber materiales nutritivos directamente a través de la piel o integumento. Otra manera de clasificar, es de acuerdo al estrato donde los animales buscan su alimento; por ejemplo, peces planctófagos (consume los componentes del plancton), bentófago (consume los

¹⁸ En el caso de las ballenas, éstas se pueden sumergir a varios cientos de metros.

componentes del bentos) o detritófago (consume el detritus orgánico presente sobre los sedimentos marinos). O bien, herbívoros (consumen vegetales), carnívoros (consumen carne) omnívoros (consumen de todo). Por otra parte, existe una gran correlación entre el tipo preferente de alimentos que los animales consumen y el diseño de su tubo digestivo y muy especial de su aparato bucal. Por lo general, los animales de hábitos herbívoros presentan un tubo digestivo con estómago reducido, presencia de cámaras de fermentación por acción bacteriana y un largo intestino que facilita la digestión por simbiosis¹⁹; mientras que los animales carnívoros presentan una boca con estructuras dentarias que permiten coger, desgarrar y tragar las presas, un fuerte estómago con gran capacidad de almacenamiento donde se realiza gran parte de la digestión proteica, y un intestino relativamente corto. La acción enzimática digestiva en animales marinos es similar a la que ocurre en los otros animales; con participación de las mismas proteasas (pepsina, tripsina, renina, quimitripsina, carboxipeptidasas, ribonucleasas, galactosidasas, aminopeptidasas), carbohidrasas (alfa-amilasas, alfa-flucosidasas) y lipasas. De igual modo, la actividad enzimática es muy dependiente del pH del ambiente intestinal y de la temperatura, existiendo siempre un período de inducción a la secreción enzimática. Las proteasas son por lo general más activas en ambientes ácidos, y las carbohidrasas lo son en ambientes neutro o levemente alcalinos.

7. Lecturas recomendadas

Eckert R. , Randall D. & Augustine G. 1994. Fisiología Animal: Mecanismos y Adaptaciones. McGraw-Hill - Interamericana de España. Madrid.683 pp.

¹⁹ La presencia de organismos simbioses esta dada por la necesidad de microorganismos que puedan secretar la enzima celulasa, la que es necesaria para romper las paredes de celulosa que cubren las células vegetales, antes de que ocurra la digestión enzimática de los componentes intracelulares.

Tabla 17. 1. Ambiente intermareal. Problemas para la supervivencia de los animales y sus respuestas de adaptación.

Problemas para la supervivencia

1. *Diversidad de hábitats*
 - a. *Gravas*
 - b. *Arenas*
 - c. *Fangos*
2. *Variaciones temporales*
 - a. *Temperatura*
 - b. *Salinidad*
 - c. *Oxígeno*
 - d. *Desecación*
 - e. *Corrientes litorales*
3. *Estrés ambiental*
 - a. *Fuerza de las corrientes*
 - b. *Fuerza del oleaje*
 - c. *Competencia por el espacio*
 - d. *Contaminación costera*

Respuestas de adaptación

1. *Euritermia*
2. *Eurihalinidad*
3. *Metabolismo anaeróbico facultativo*
4. *Resistencia a la desecación*
5. *Desarrollo con larvas pelágicas o en cápsulas*
6. *Ciclo reproductivo sincronizado*
7. *Alta diversidad específica*
8. *Baja biomasa específica*

Tabla 17. 2. Ambiente de estuarios. Problemas para la supervivencia de los animales y sus respuestas de adaptación.

Problemas

1. *Variaciones temporales*
 - a. *Descarga de los ríos*
 - b. *Salinidad*
 - c. *Temperatura*
 - d. *Oxígeno*
 - e. *Aportes fluviales*
2. *Aportes fluviales*
 - a. *Sedimentos terrestres*
 - b. *Contaminantes urbanos/industriales*
 - c. *Detritus orgánicos*
3. *Estrés ambiental*
 - a. *Acumulación de sedimentos finos*
 - b. *Turbiedad de la columna de agua*
 - c. *Fangos anóxicos*
 - d.

Respuestas de adaptación

1. *Eurihalinidad*
2. *Euritermia*
3. *Capacidad metabólica anaeróbica facultativa*
4. *Alimentación filtradora/detritófaga*
5. *Hipertrofia del olfato y mecanorrecepción*
6. *Atrofia de la visión*
7. *Diversidad específica baja*
8. *Biomasa específica alta*

Tabla 17. 3. Ambiente pelágico. Problemas para la supervivencia de los animales y sus respuestas de adaptación.

Problemas para la supervivencia

1. *Tamaño físico del ambiente*
2. *Carencia de bordes continentales y punto de fijación*
3. *Uniformidad del ambiente*
4. *Capa fótica*
5. *Termoclina*
6. *Haloclina*
7. *Oxiclina*
8. *Baja concentración de alimento (con excepción de zonas de surgencias)*
9. *Corrientes marinas*

Respuestas de adaptación

1. *Natación de resistencia (musculatura roja)*
2. *Períodos de natación de velocidad (musculatura blanca)*
3. *Cuerpos hidrodinámicos con bajo coeficiente al roce*
4. *Hipertrofia de visión y mecanorrecepción*
5. *Alimentación filtradora o carnívora*
6. *Alta eficiencia metabólica*
7. *Ciclos de vida con migraciones de gran escala*
8. *Control de la flotabilidad*
9. *Reproducción sincronizada con ciclos ambientales*

Tabla 17. 4. Ambiente de profundidad. Problemas para la supervivencia de los animales y sus respuestas de adaptación.

Problemas para la supervivencia

1. *Carencia de luz*
2. *Temperaturas bajas*
3. *Baja concentración de alimentos*
4. *Alta presión hidrostática*

Respuestas de adaptación

1. *Hipertrofia de visión y mecanorrecepción*
2. *Desarrollo de bioluminiscencia*
3. *Alimentación carnívora*
4. *Alta eficiencia metabólica*
5. *Poca masa muscular*
6. *Esqueletos reducidos*

Tabla 17. 5. Adaptaciones fisiológicas de los invertebrados marinos a los cambios de temperatura.

Situaciones de frío:

- Migración
- Hipometabolismo
- Euritermia
- Tolerancia al congelamiento
- Liberación de aminoácidos libres intracelulares

Situaciones de calor:

- Migraciones
- Agrupamiento
- Ocultamiento en grietas
- Ocultamiento bajo dosier de algas
- Euritermia

Tabla 17. 6. Ambiente polar. Problemas para la supervivencia de los animales y sus respuestas de adaptación.

Problemas para la supervivencia

1. Temperaturas muy bajas
2. Contacto con cristales de hielo

Respuestas de adaptación

1. Sustancias anticongelantes
2. Sobreenfriamiento
3. Hábito bentónico
4. Tolerancia al congelamiento

Tabla 17. 7. Adaptaciones fisiológicas de los mamíferos y aves marinas a los cambios de temperatura.

Mamíferos

Situaciones de frío:

- *Migración*
- *Heterotermia regional*
- *Grasa subcutánea*
- *Vasoconstricción periférica*

Situaciones de calor:

- *Migraciones*
- *Vasodilatación periférica*
- *Baño de mar*
- *Baño de arena*
- *Hipoactividad*
- *Hiperventilación*

Aves

Situaciones de frío:

- *Migración*
- *Heterotermia regional*

Situaciones de calor:

- *Migraciones*
- *Hiperventilación*

Tabla 17.8. Estrategia para aumentar el aporte de oxígeno a las células en los animales.

1. *Aumento de la superficie corporal para tener una mayor área de difusión del oxígeno (Desarrollo de branquias en animales acuáticos y de pulmones en animales terrestres).*
2. *Aumento de la eficiencia en el transporte desde la periferia del animal hacia sus tejidos interno (Desarrollo de sistema circulatorio).*
3. *Mayor capacidad de transporte de oxígeno en los fluidos celomáticos y sangre (Desarrollo de proteínas transportadoras, como los pigmentos respiratorios hemoglobinas).*
4. *Mayor eficiencia en la ventilación de las estructuras de intercambio gaseoso (Desarrollo de mecanismos de respiración aérea y acuática).*

Tabla 17. 9. Adaptaciones fisiológicas de los animales marinos a los cambios de salinidad.

Mamíferos

- Riñones reniculados
- Regulación iónica

Aves

- Glándulas de la sal
- Regulación iónica

Reptiles

- Glándulas de la sal
- Regulación iónica

Peces

- Regulación osmótica
- Regulación iónica
- Células de Cloro

Invertebrados

- Osmoconformación
- Osmoregulación

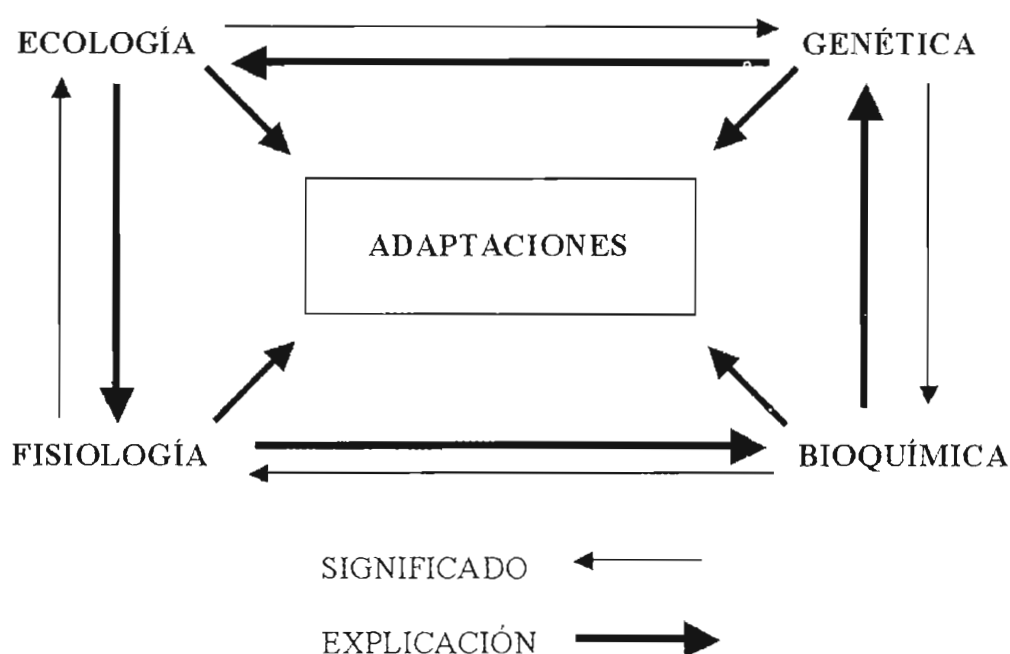


Figura 17.1. Relaciones entre las disciplinas biológicas básicas en el estudio de las adaptaciones de los animales a los cambios de su entorno directo. Se indican la relación de "significado" (¿Para qué sirve?) y la de "explicación" (¿Cuál es el mecanismo?).

