

# Biología y Geología

## Unidad 5

# Los Animales. Nutrición I

## Aparato circulatorio y respiratorio

El 28 de septiembre de 2014, Dennis Kimetto corrió los 42 kilómetros y 195 metros de la maratón de Berlín en 2:02:57, a una increíble velocidad media de 20,59 km/h. Pero en la naturaleza podemos encontrar otros atletas de resistencia con capacidades aún más sorprendentes: el charrán ártico (*Sterna paradisaea*) migra cada año del ártico a la Antártida y regresa, volando una distancia total superior a los 70.000 km; el saiga (*Saiga tatarica*) de las estepas de Asia central corre largas distancias a velocidades de hasta 80 km/h y el berrendo americano (*Antilocapra americana*) es capaz de correr de forma sostenida a velocidades superiores a 65 km/h (y llegan a alcanzar los 98 km/h).

Estas proezas de resistencia sólo son posibles gracias a la obtención de energía de forma aeróbica, es decir utilizando oxígeno transportado desde el medio hasta los músculos (el guepardo es muy veloz pero su velocidad explosiva la obtiene de forma anaeróbica y se fatiga al cabo de un par de minutos). De la eficacia con la que un animal sea capaz de obtener oxígeno del medio dependerá en gran medida su capacidad para realizar una actividad física intensa o prolongada. Los animales acuáticos que extraen el oxígeno del agua encuentran una seria limitación en la escasa cantidad de oxígeno disponible en su medio. Sin embargo, algunos consiguen llevar una vida de nadador muy activo, resistente y rápido gracias al desarrollo de estructuras y procesos respiratorios muy eficaces.

Un buen ejemplo es el atún, que nada de forma continua, día y noche, a velocidades sostenidas de hasta unos 7 km/h (aunque son capaces de llegar a máximas de unos 70 km/h). Este estilo de vida es muy exigente y requiere de un aparato respiratorio capaz de absorber el oxígeno disuelto en agua con gran rapidez y un aparato circulatorio que pueda transportarlo muy deprisa hasta todos los tejidos del organismo.

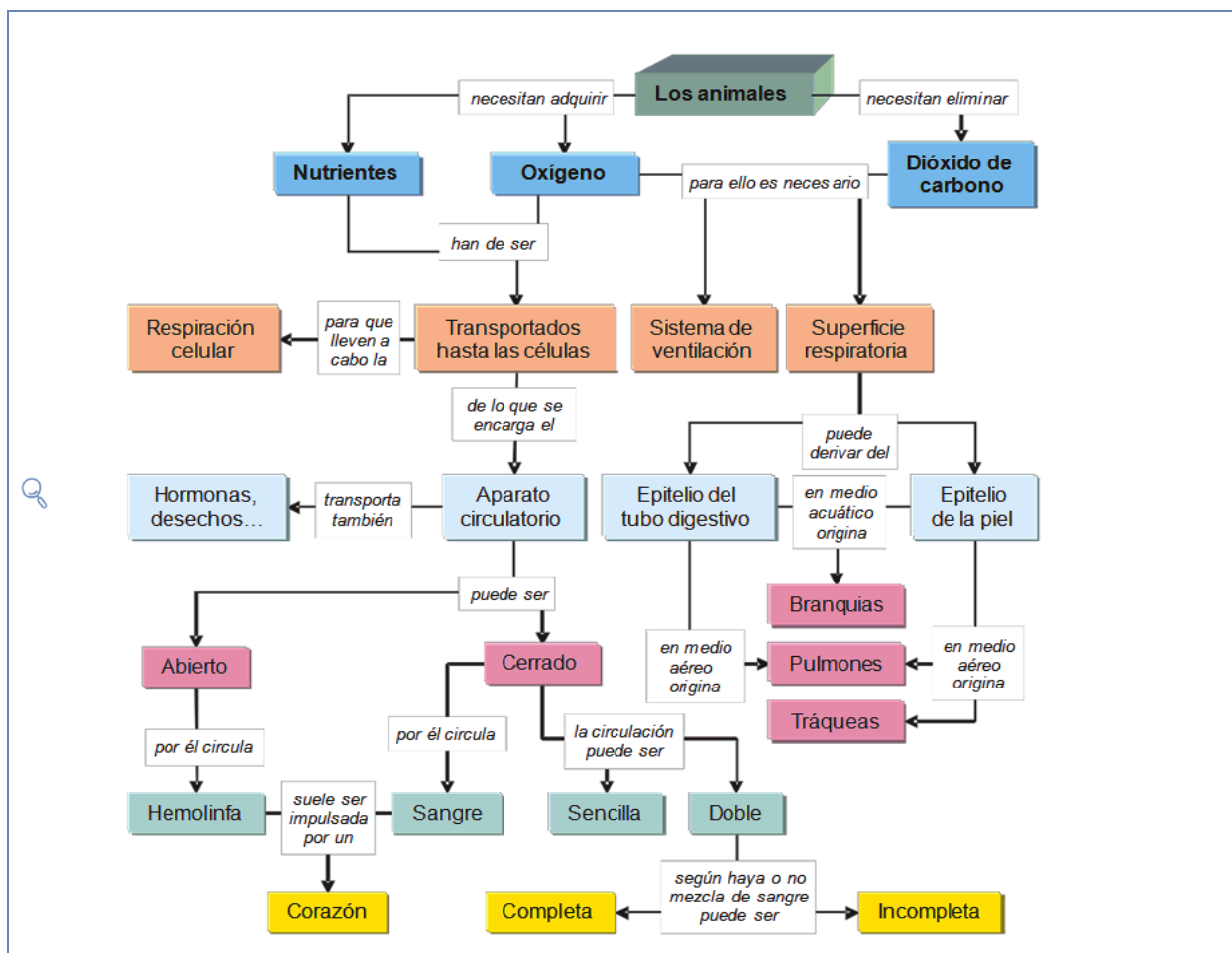
Las branquias del atún poseen una mayor área de intercambio con el agua y además son mucho más delgadas que en otros peces. Además hace falta que el agua pase a través de ellas de forma rápida y continua para permitir la absorción eficaz del escaso oxígeno disuelto en el agua. El pez mantiene su boca abierta mientras nada de forma más o menos rápida de manera que el agua "es forzada" a entrar en la boca y pasar a través de las branquias. El atún debe nadar sin parar o se asfixiará.



Acentor alpino (cmm).

# Índice

<b>1. Anatomía y fisiología comparadas de los aparatos circulatorios</b>	<b>4</b>
<b>1.1. Líquidos intersticiales y líquidos circulantes</b>	<b>5</b>
<b>1.2. Aparatos circulatorios abiertos</b>	<b>8</b>
<b>1.3. Aparatos circulatorios cerrados</b>	<b>10</b>
<b>1.4. El sistema linfático</b>	<b>17</b>
<b>Resumen</b>	<b>19</b>
<b>Actividades</b>	<b>19</b>
<b>2. Anatomía y fisiología comparadas de los aparatos respiratorios</b>	<b>20</b>
<b>2.1. Aparatos respiratorios derivados del tubo digestivo</b>	<b>21</b>
<b>2.2. Aparatos respiratorios derivados del tegumento</b>	<b>26</b>
<b>Resumen</b>	<b>30</b>
<b>Actividades</b>	<b>30</b>
<b>Solucionario</b>	<b>31</b>



## Objetivos

1. Reconocer los componentes básicos de los aparatos circulatorios.
2. Entender las diferencias entre los aparatos circulatorios abiertos y cerrados y su funcionamiento en los distintos grupos de animales.
3. Comprender la relación existente entre la presencia de un determinado tipo de aparato circulatorio y el modo de vida del animal que lo presenta.
4. Entender la importancia de la presencia de un sistema linfático.
5. Conocer los distintos tipos de aparatos respiratorios, diferenciando los derivados del tubo digestivo y los que proceden del tegumento, y su funcionamiento en los distintos grupos de animales.
6. Comprender la relación existente entre la presencia de un determinado tipo de aparato respiratorio y el modo de vida del animal que lo presenta.

# 1. Anatomía y fisiología comparadas de los aparatos circulatorios

Como sabemos, los animales son organismos cuyas células deben adquirir moléculas orgánicas ya elaboradas y “quemar” algunas de ellas con ayuda del oxígeno (es decir, respirarlas) para extraer la energía que necesitan. Finalmente, han de eliminar el dióxido de carbono generado en el proceso, así como diversos compuestos nitrogenados y sales minerales que resultan de su nutrición. Por tanto, los organismos animales generalmente requerirán (figura 5.1):

3. Un **aparato digestivo** capaz de tomar porciones de alimento del entorno y descomponerlas químicamente en moléculas sencillas –nutrientes– que puedan atravesar las delgadas membranas plasmáticas de las células.
4. Un **aparato excretor** encargado de concentrar y expulsar al exterior las restantes sustancias que pueden tener un efecto tóxico.
5. Un **aparato circulatorio** que traslade a todas las células del organismo los nutrientes (recogidos desde el aparato digestivo) y el oxígeno (aportado por el respiratorio), y que, a la vez, retire sus productos de desecho y los lleve hasta los sistemas encargados de su expulsión (respiratorio y excretor).
6. Un **aparato respiratorio** que capte el oxígeno del agua o del aire en el que se halla inmerso el organismo y elimine el dióxido de carbono.

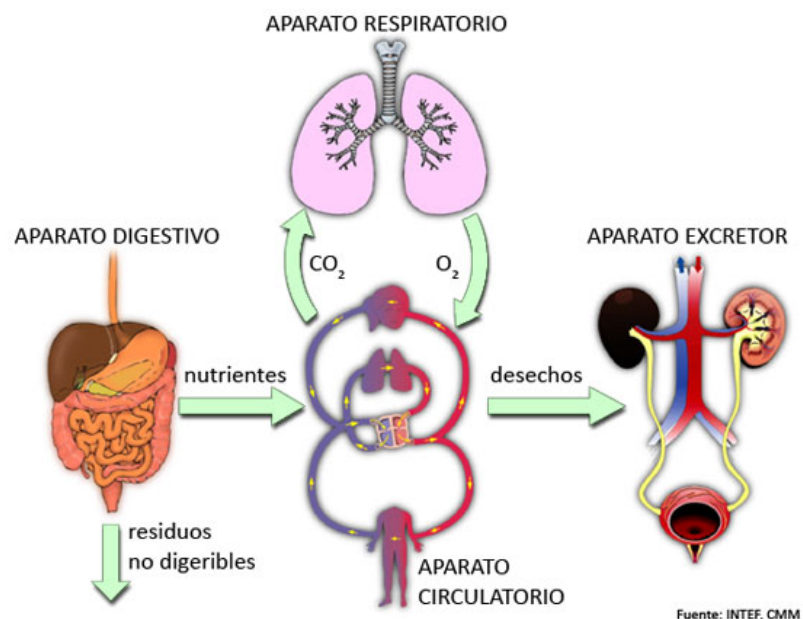


Figura 5.1

Llamaremos funciones de nutrición de un animal al conjunto de los procesos llevados a cabo por estos cuatro aparatos.

Los dos primeros se estudiarán en la unidad 6. En esta unidad estudiaremos las peculiaridades del medio interno y el funcionamiento de los sistemas de transporte de sustancias y de intercambio de gases ( $O_2$  y  $CO_2$ ).

### 1.1. Líquidos intersticiales y líquidos circulantes

Una exploración microscópica al azar por el interior de muchos animales rara vez nos permitiría ver células, pues la mayoría de ellas están veladas tras un espeso andamiaje de estructuras defensivas y contrafuertes de apoyo, cuya consistencia va desde la blandura de una gelatina hasta la dureza de una concha.

A su vez, células y estructuras extracelulares están bañadas por lo que se ha venido en llamar el “mar interior” del animal: una mezcla de agua, sales minerales y otros solutos que recibe el nombre de líquido intersticial.

Son varias las funciones de este líquido intersticial, pero aquí nos ocuparemos únicamente de la que posee como medio de transporte de los nutrientes, gases respiratorios, sustancias de desecho y otras que han de desplazarse de un lado a otro del cuerpo.

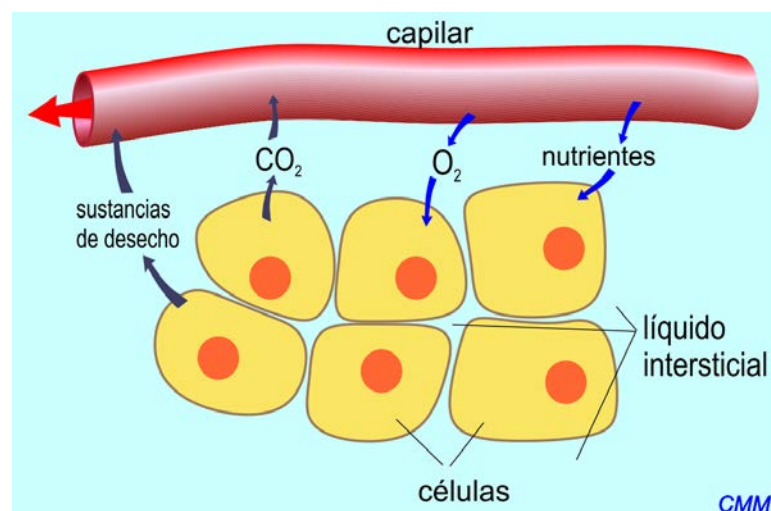


Figura 5.2. Relaciones entre circulatorio, tejidos y líquido intersticial.

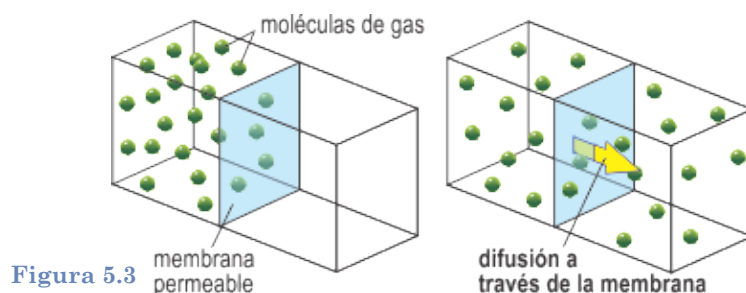
En animales sencillos como las **esponjas**, los alimentos entran por los numerosos poros y canales de su cuerpo (véase la figura 6.3), llegando a cada célula por simple **difusión**, sin que se pueda decir que exista un sistema especializado en el transporte de sustancias. Este hecho se debe a que los espacios libres existentes entre las células son mínimos, y las sustancias se difunden entre el medio externo, el escaso líquido intersticial y las células.

En los **cnidarios** (pólipos y medusas), la cavidad intestinal está altamente dividida y es capaz de realizar la digestión y distribución de sustancias alimenticias; por esta razón, esta cavidad se denomina también **sistema gastrovascular**. Al igual que en las esponjas, los nutrientes se difunden por el líquido intersticial directamente a las células. El proceso se ve favorecido por los movimientos del cuerpo del animal (en el caso de las medusas), que agita el contenido de la cavidad central y ayuda a la circulación. Podemos ver, pues, que en estos grupos (y en algunos otros, como ciertos gusanos poco complejos) no es necesario un sistema de transporte de sustancias nutritivas, de desechos ni de gases.

Pero la **difusión** a través de un líquido intersticial que está esencialmente en reposo es un proceso muy lento y poco eficaz para satisfacer las necesidades de las células en animales de gran tamaño y complejidad. Este grave inconveniente fomenta la necesidad de un dispositivo que mueva los fluidos corporales junto con las sustancias que llevan en su seno; además, dicho movimiento deberá ser canalizado de modo que tenga lugar en la dirección “correcta”. El sistema capaz de llevar esto a cabo recibe el nombre de **aparato circulatorio**.

### **Difusión**

Los gases respiratorios han de atravesar los epitelios de las superficies respiratorias entre el medio interno y el medio externo al animal, y lo hacen por **difusión** simple, es decir por efecto del movimiento aleatorio de sus moléculas y desde la región donde haya más concentración a la que hay menos concentración de cada gas en particular, tendiendo a igualarse las concentraciones.



Este proceso es mucho más eficaz en el aire que en el agua. Así, el coeficiente de difusión del oxígeno es unas 200.000 veces más elevado en el aire que en el agua a 20 °C y el del CO<sub>2</sub> es de unas 9.000 veces. Aún más bajo es el coeficiente de difusión en los tejidos animales que en el agua pura. Como consecuencia, la difusión podría cubrir las necesidades de oxígeno de las células de un tejido si la distancia entre la fuente del mismo y las células no supera aproximadamente el milímetro. Por lo tanto, en animales mayores es necesaria la presencia de un sistema que lo transporte a mayores distancias desde el punto de captación: un **sistema respiratorio**.

## Funciones del aparato circulatorio

Más precisamente, el aparato circulatorio deberá desempeñar, dependiendo del animal y del medio en el que vive, las siguientes funciones:

- Recoger los **nutrientes** de la digestión y conducirlos a todas las células.
- Recibir el oxígeno de las superficies de intercambio gaseoso y llevarlo a todas las células; paralelamente, recoger el dióxido de carbono de las células y transportarlo a dichas superficies de intercambio.
- Conducir las sustancias de desecho a los órganos de excreción.
- Transportar **hormonas** desde los lugares en los que se producen (glándulas endocrinas) hasta las células sobre las que actúan (células diana).
- Intervenir en la defensa frente al ataque de microorganismos **patógenos**.
- Favorecer el equilibrio hídrico del organismo.
- Colaborar en la regulación de la temperatura en animales **homeotermos**.

## Elementos básicos de un aparato circulatorio

Para cumplir de forma eficaz tales papeles, un aparato circulatorio debería, en principio, incluir:

1. Un **líquido circulante** en el que se encuentren disueltas, o asociadas a células, las sustancias que se han de transportar (Figura 5.4, página 8).
2. Una **bomba impulsora o de succión** (aspiración) –el **corazón**– que contribuya a que el líquido llegue a todas las zonas del cuerpo.
3. Unos conductos o **vasos** por los que circule el líquido. Estos vasos pueden ser de tres tipos: las **arterias**, que llevan el líquido circulante desde el corazón hasta el resto del cuerpo; las **venas**, que retornan la sangre de todo el organismo al corazón; y los **capilares**, microscópicos, que conectan las arterias y venas de menor calibre y completan, como veremos más adelante, los circuitos circulatorios –desde el corazón hasta el corazón–.

Podemos preguntarnos ahora si todos los animales tendrán un aparato circulatorio constituido por todos los elementos descritos. Sorprendentemente, la respuesta es no: como veremos, la adquisición de uno o más componentes dependerá de múltiples factores, entre los que se encuentra el modo de vida del animal.

En cualquier caso, el requisito mínimo para la presencia de un aparato circulatorio es, lógicamente, la existencia de



un líquido circulante; pero este líquido se ha de desplazar para transportar de forma regular las sustancias que han de llegar a todas las células. Esta fuerza motriz puede venir proporcionada por:

- La *locomoción del animal*, que es el método más sencillo. En este caso es el desplazamiento del animal lo que favorece el movimiento del líquido intersticial y de los fluidos que rellenan las cavidades del cuerpo, como el caso de las medusas que mencionamos anteriormente.
- Las *contracciones peristálticas* de las paredes de ciertos canales musculares que, además de conducir el líquido por vías fijas, lo impulsan.
- Las *contracciones* producidas por uno o más **corazones**.

Líquido	Células	Pigmento respiratorio y color	Grupos representativos
<b>Hidrolinfa</b>	<b>Amebocitos fagocitarios</b>	Ninguno	Equinodermos
<b>Hemolinfa</b> (sistemas abiertos)	Ninguna	Ninguno	Insectos y algunos anélidos
	Amebocitos fagocitarios	<b>Hemocianina</b> (incolora, se vuelve azul al combinarse con oxígeno)	Crustáceos, algunos moluscos y algunos quelicerados
<b>Sangre</b> (sistemas cerrados)	Eritrocitos	<b>Clorocruorina</b> (verdosa; rojiza en altas concentraciones)	Algunos moluscos, anélidos y vertebrados
	Leucocitos	<b>Hemeritrina</b> (incolora; se vuelve roja al combinarse con el oxígeno)	
	Plaquetas	<b>Hemoglobina</b> (rojo púrpura; combinada con oxígeno es rojo-anaranjada)	

**Figura 5.4.** Principales líquidos circulantes en los animales. A ciertos animales les basta con el oxígeno que se disuelve espontáneamente en el agua, pero muchos necesitan incrementar su cantidad en el líquido circulante mediante pigmentos respiratorios (a menudo incluidos en células especiales) que lo fijan reversiblemente.

En muchos animales coexisten estos tres sistemas de motilidad, aunque generalmente predomina alguno de ellos. Por ejemplo, la locomoción de los vertebrados tetrápodos favorece el desplazamiento de la sangre por sus venas.

En función de los elementos presentes podemos diferenciar dos tipos básicos de aparatos circulatorios: los aparatos circulatorios abiertos y los aparatos circulatorios cerrados.

## 1.2. Aparatos circulatorios abiertos

Los aparatos circulatorios abiertos transportan un líquido llamado **hemolinfa** y poseen vasos que se abren en sus extremos, de ahí la denominación de abiertos, desembocando en **senos** o **lagunas**, que son amplios espacios situados den-



tro del cuerpo del animal donde tiene lugar el intercambio de sustancias (Figura 5.5).

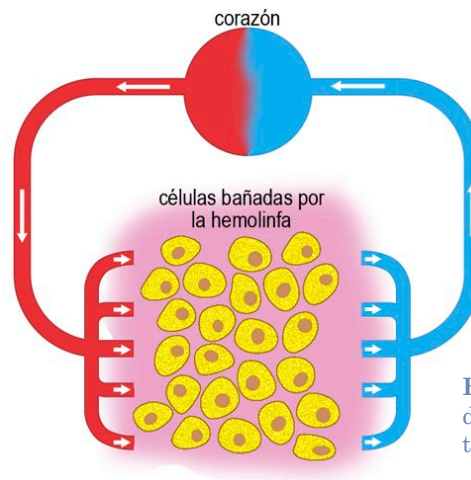


Figura 5.5. Esquema de un aparato circulatorio abierto.

Son típicos de muchos invertebrados, entre los que cabe destacar:

### Artrópodos

En los artrópodos el corazón es tubular, está en posición dorsal –dentro de la llamada **cavidad pericárdica** que forma parte del **celoma**– y bombea la hemolinfa a las arterias. Éstas desembocan en lagunas situadas entre los órganos; de allí retorna la hemolinfa a la cavidad pericárdica y baña al corazón –el cual funciona como una *bomba de succión*–, entrando en el mismo por hendiduras diminutas con válvulas u **ostíolos** (Figura 5.6). Los ostíolos se abren durante el retorno de la hemolinfa –favorecido por la contracción de músculos torácicos y abdominales del animal– a la cavidad pericárdica y se cierran cuando este líquido es impulsado a las arterias.

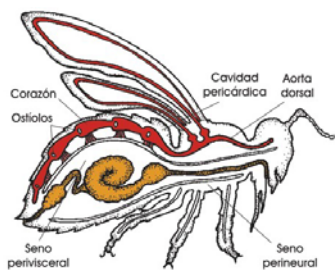
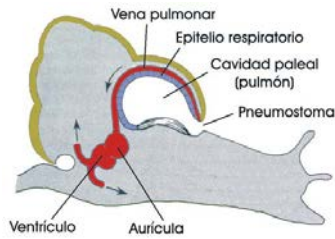


Figura 5.6. La circulación en un insecto

El intercambio de sustancias entre el líquido circulatorio y las células del cuerpo es poco eficaz en este tipo de aparatos, porque cuando la hemolinfa desemboca en las lagunas del cuerpo pierde gran parte de la presión que llevaba al salir del corazón; este inconveniente es especialmente importante en los insectos voladores, puesto que el vuelo exige gran eficacia circulatoria. Los artrópodos solventan el inconveniente mediante la presencia de **corazones accesorios** o **secundarios** en la base de las antenas, de las patas y en los segmentos torácicos para impulsar la hemolinfa a estos órganos. En los crustáceos existen también corazones accesorios cefálicos. Por el contrario, en algunos artrópodos –con actividad muy limitada– el aparato circulatorio queda reducido a un solo vaso o corazón, llegando incluso a desaparecer, como sucede en algunos ácaros.

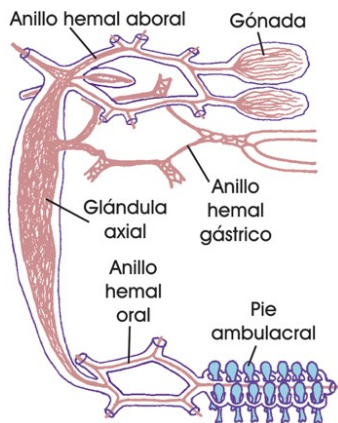
La hemolinfa de los insectos no contiene pigmentos respiratorios, ya que los gases respiratorios son transportados por un sistema distinto al circulatorio, el sistema traqueal, que estudiaremos en la siguiente Unidad.



**Figura 5.7.** En los caracoles terrestres, la hemolinfa se oxigena en el epitelio del saco pulmonar. Tras atravesar el corazón sale por las arterias para dirigirse a las cavidades del cuerpo.

## Moluscos

El corazón de los moluscos (salvo los cefalópodos) está también situado en la **cavidad pericárdica** y consta de uno o dos pares de cámaras denominadas **aurículas**. Éstas reciben hemolinfa de dos grandes vasos procedentes de los órganos de intercambio de gases. Después, el líquido circulatorio pasa a una cavidad central, el **ventrículo**, que la bombea a una gran arteria, la **aorta**; de ahí se distribuye a amplias cavidades del cuerpo (senos) situadas en el pie y en el manto. En algunos moluscos, como las ostras, hay corazones accesorios que bombean hemolinfa hacia el manto. La hemolinfa puede contener **hemocianina** o **hemoglobina**, o incluso puede carecer de pigmentos. En algunos casos, como en los caracoles (Figura 5.7), la hemolinfa contiene calcio elemento fundamental que usa el animal para reparar las roturas de la concha.



**Figura 5.8.** El sistema hemal de una estrella de mar.

## Equinodermos

Recordemos que los equinodermos poseen un sistema vascular acuífero –el **aparato ambulacral**– a base de tubos llenos de un líquido parecido a agua de mar (**hidrolinfa**) y enriquecido con algunas células, proteínas e iones potasio, que no se da en ningún otro grupo. Dicho sistema opera durante la locomoción del animal como un mecanismo hidráulico y también colabora en el transporte de sustancias alimenticias, pero no se puede considerar un aparato circulatorio propiamente dicho. Parece ser que el denominado **sistema hemal** (Figura 5.8.) podría asemejarse más a un aparato circulatorio; este sistema está más o menos desarrollado según los grupos y consta de canales contráctiles desprovistos de paredes propias, pero alojados en el interior de prolongaciones de la cavidad general del cuerpo (**celoma**), que con frecuencia discurren paralelos al aparato ambulacral.

Tanto en los equinodermos como en los moluscos es habitual encontrar en la hemolinfa **amebocitos fagocitarios**, células específicas que intervienen en la ingestión de los alimentos, en el transporte de las sustancias de excreción y, en los erizos de mar, en la coagulación de la hemolinfa.

### 1.3. Aparatos circulatorios cerrados

La circulación abierta presenta dos serios inconvenientes:

- Se produce un descenso brusco en la presión cuando la hemolinfa llega a las lagunas, lo que dificulta enormemente su retorno al corazón. (El inconveniente se resuelve en muchos animales, además de por la presencia de corazones accesorios, por la acción de los músculos que rodean a las lagunas y por la aspiración que sobre la hemolinfa ejerce el corazón cuando queda vacío tras cada contracción.)

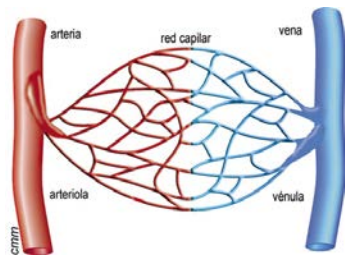


Figura 5.9. Sistema circulatorio cerrado con capilares entre arterias y venas.

- No se puede regular el flujo de hemolinfa a determinadas zonas. Esta dificultad es muy importante en los insectos, que necesitan una gran cantidad de nutrientes y oxígeno para el vuelo; la resuelven adquiriendo los nutrientes por el aparato circulatorio y el oxígeno por el sistema traqueal, lo que les permite una mayor **tasa metabólica**.

Otros animales han solventado estos inconvenientes de forma simultánea con la adquisición de aparatos circulatorios cerrados, en los que el líquido circulante (denominado en estos casos **sangre**) en ningún momento sale de los conductos. En este tipo de aparatos, las arterias que parten del corazón se ramifican en vasos de calibre cada vez menor hasta llegar a unos vasos microscópicos, los **capilares** (Figura 5.9). Las sustancias atraviesan las delgadas paredes de éstos –formadas por una sola capa de epitelio plano simple–, pasando de la sangre a los líquidos intersticiales y viceversa. Después, los capilares van convergiendo y formando vasos de calibre cada vez mayor que confluyen en las venas que llevan la sangre al corazón. Este órgano funciona como una bomba impulsora, lo que permite una circulación mucho más rápida y eficaz.

Los aparatos circulatorios cerrados se encuentran en grupos tales como los nemertinos, los cefalópodos, los anélidos y en todos los vertebrados.

## Aparato circulatorio cerrado en invertebrados

### Nemertinos

En los nemertinos, o gusanos marinos con trompa, hay dos vasos longitudinales interconectados anterior y posteriormente. Los vasos mayores son contráctiles, pero la circulación no está dirigida: la sangre circula en ambos sentidos según el movimiento del animal. La sangre contiene a menudo corpúsculos con pigmentos rojos, amarillos o verdes de función incierta, además de amebocitos.

### Cefalópodos

Los cefalópodos, a diferencia del resto de los moluscos, son grandes y veloces nadadores debido, en parte, a que poseen un aparato circulatorio más eficaz que el resto de los animales de su grupo: cerrado y con una densa red de capilares. Su sangre contiene hemocianina disuelta.

Al igual que los moluscos con aparatos circulatorios abiertos, el líquido circulatorio de las branquias pasa de las aurículas del corazón al ventrículo, que lo envía a las arterias y capilares. Pero la presión producida por la contracción del corazón va disminuyendo según la sangre se aleja del mismo para irrigar los distintos tejidos; de forma que cuando, tras abandonar éstos, llega a las branquias para oxigenarse, su velocidad es ya muy lenta, lo que dificulta el intercambio

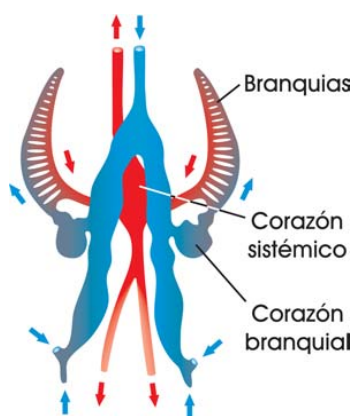


Figura 5.10. Corazones branquiales en cefalópodos.

gaseoso. Este inconveniente ha hallado solución en la presencia de **corazones secundarios** en la base de las branquias (Figura 5.10), que elevan la presión de la sangre y la impelen hacia los capilares branquiales.

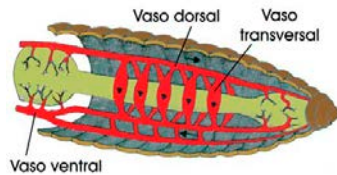


Figura 5.11. Aparato circulatorio cerrado en una lombriz de tierra.

### Anélidos

En los anélidos la sangre circula por un vaso dorsal hacia delante y varios vasos ventrales hacia la parte posterior del cuerpo. El gran vaso dorsal es el motor principal y por ello recibe el nombre de **corazón**. El vaso dorsal y los ventrales están conectados por vasos transversales –que incluyen redes de capilares en algunas especies– en cada uno de los segmentos del cuerpo (figura 5.11). Las ramificaciones de estos vasos transversales envían la sangre a la piel, donde se produce el intercambio de gases; de allí, otros vasos la conducen a los diversos tejidos y órganos. En ciertos casos, como en la lombriz de tierra, los vasos transversales de los segmentos anteriores son de mayor diámetro que el resto, con una pared más gruesa, y se asemejan en su función a un corazón (vasos pulsátiles); sus contracciones impulsan sangre hacia los vasos ventrales. En el vaso dorsal y en los pulsátiles existen válvulas que impiden el retroceso de la sangre.

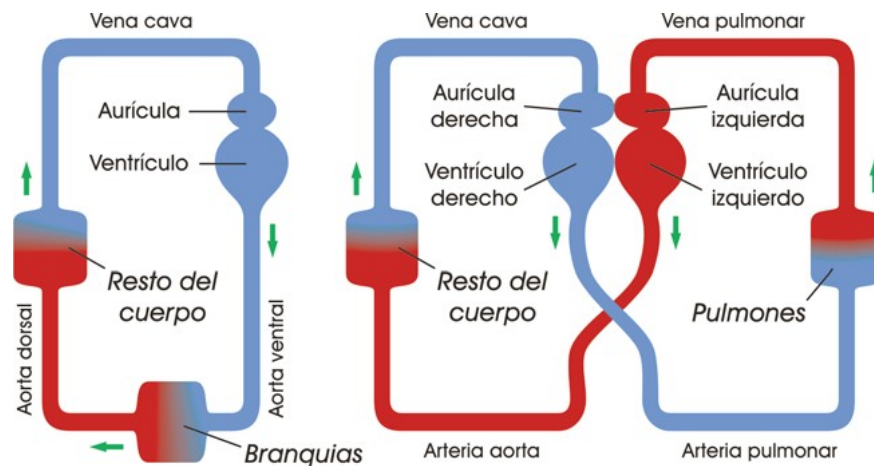
La sangre de los anélidos puede carecer de pigmento respiratorio, o bien tener hemoglobina (a veces clorocruorina o hemeritrina) que nunca está incluida en células; generalmente, el transporte de nutrientes y de sustancias de desecho corre a cargo del líquido intersticial, no de la sangre.

### Aparato circulatorio cerrado en vertebrados

#### Peces

En los peces el corazón es alargado, con una aurícula de paredes delgadas y un ventrículo de paredes gruesas y fuerte musculatura que bombea sangre hacia los capilares branquiales. Poseen también dos cámaras secundarias: un **seno venoso** que recibe la sangre de los tejidos y la envía a la aurícula y un **cono arterioso** que no se contrae y recibe la sangre del ventrículo (Figura 5.13). Estas cuatro cámaras presentan válvulas que impiden el retroceso de la sangre.

El corazón de los peces recoge la sangre del cuerpo y la impulsa, con elevada presión, por la **aorta ventral** hacia las branquias, donde se realiza el intercambio de gases; de aquí sale la sangre con oxígeno a la **aorta dorsal** y se dirige hacia los tejidos del cuerpo, tras lo cual, la sangre empobrecida en oxígeno regresa al corazón (Figura 5.12).



CIRCULACIÓN SENCILLA

CIRCULACIÓN DOBLE

Figura 5.12. Esquema del aparato circulatorio de los peces (izquierda) y de los mamíferos y aves (derecha). En los anfibios y reptiles la circulación es doble, pero incompleta. La sangre oxigenada se representa con color rojo, y la sangre pobre en oxígeno con color azul.

Este tipo de circulación se conoce como **circulación sencilla**, porque la sangre pasa solo una vez por el corazón para completar una vuelta al cuerpo. Obsérvese que peces y cefalópodos comparten un esquema circulatorio similar y parecidos problemas: la presión de la sangre disminuye mucho a su paso por los capilares branquiales, por lo que la sangre oxigenada fluirá perezosamente por el resto de los tejidos. En consecuencia, el movimiento de los peces de mayor tamaño será lento.

### Tetrápodos

Los tetrápodos, en cambio, no pueden permitirse el lujo de la indolencia. De hecho, son generalmente animales muy activos, con una alta **tasa metabólica**. Por lo tanto, deben proveer con rapidez a sus células de nutrientes y de oxígeno, así como retirar con prontitud las sustancias de desecho. ¿Cómo han resuelto este problema?

De la manera más directa posible: intercalando una segunda bomba a continuación del aparato respiratorio –que ya no está formado por branquias, sino por pulmones, como veremos más adelante–, para compensar la pérdida de presión que experimenta la sangre al atravesarlo. (La solución que han adoptado es, en cierto modo, complementaria a la de los cefalópodos: si éstos presentaban bombas accesorias a la entrada del aparato respiratorio, los tetrápodos las han situado, también, a la salida del mismo.) Sin embargo, ambas bombas –la que impulsa la sangre hacia el aparato respiratorio para oxigenarse y la que suministra la presión adicional necesaria para su distribución por el resto de los tejidos– están físicamente juntas por razones de economía, y se corresponden con los lados derecho e izquierdo del corazón, respectivamente (Figura 5.12). Esto conlleva transformaciones en la estructura de dicho órgano, en dos sentidos:

- El corazón deja de ser alargado y se hace más compacto.



- Las cámaras se dividen para que se produzca una separación entre la sangre oxigenada, proveniente de los pulmones, y la rica en dióxido de carbono (sangre desoxigenada), procedente del cuerpo.

Y, como consecuencia, surgen dos circuitos circulatorios (decimos por ello que los tetrápodos poseen **circulación doble**):

1. **Circulación menor o pulmonar.** La sangre no oxigenada procedente de los tejidos viaja –desde el corazón– por las arterias pulmonares a los pulmones en donde tendrá lugar el intercambio de gases. Posteriormente, esta sangre ya oxigenada regresa por las **venas pulmonares** al corazón.
2. **Circulación mayor o general.** La sangre oxigenada procedente de los pulmones e impulsada por el corazón, sale por la **arteria aorta** y se dirige al resto del cuerpo para que tenga lugar, en los capilares, el intercambio de gases. Luego vuelve al corazón por las venas gracias a la **presión residual** y ayudada por la contracción muscular. La sangre no retrocede en las venas gracias a la presencia de válvulas.

### Anfibios

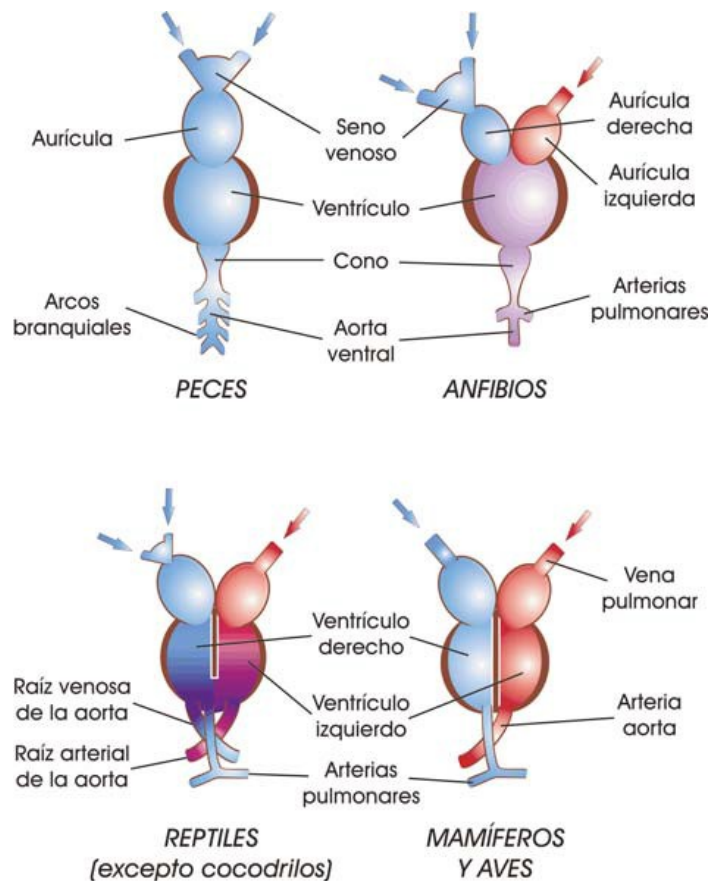
En el corazón de los anfibios existen dos aurículas y un solo ventrículo, aunque se conservan el **seno venoso** (conectado con la aurícula derecha) y el **cono arterioso** que vimos en los peces.

De las dos aurículas, la izquierda recibe sangre enriquecida en oxígeno de la piel y los pulmones, y la derecha la sangre poco oxigenada del resto del cuerpo. En el ventrículo existe una mezcla entre sangre oxigenada y no oxigenada, pero ésta, al salir del corazón, es clasificada mediante una válvula espiral denominada **válvula sigmoidea** situada en el cono arterioso. Ésta se encarga de mandar la sangre oxigenada a órganos y tejidos y la desoxigenada a los pulmones y a la piel. El mecanismo de esta válvula es aún desconocido. Además, la contracción de ambas aurículas presenta un pequeño desfase, lo que reduce al mínimo la mezcla de los dos tipos de sangre.

### Reptiles

En los reptiles el corazón consta de dos aurículas y dos ventrículos (el seno venoso y el cono arterioso se mantienen, aunque con un tamaño reducido). Existe un tabique interventricular, pero solo está completo en los cocodrilos. Al igual que ocurre en anfibios, la contracción de las aurículas esta desfasada y se consigue una total separación entre la sangre oxigenada y la sangre desoxigenada.

Los anfibios y los reptiles, salvo los cocodrilos, presentan una **circulación incompleta**, porque no se consigue una separación total de los dos tipos de sangre (con y sin oxígeno).



**Figura 5.13.** Corazones de vertebrados. Se pueden observar las transformaciones que sufre el corazón: se hace más compacto, la aurícula y el ventrículo se dividen para dar lugar a dos nuevas cámaras; el seno venoso y el cono arterioso de los peces se reducen hasta casi llegar a desaparecer en aves y mamíferos.

### Mamíferos y aves

En estos grupos se observa un corazón con cuatro cámaras, que impide que la sangre de ambos circuitos se mezcle. El **seno venoso** se ha dividido y ha dado lugar a la base de las arterias aorta y pulmonar. En este caso, la sangre con dióxido de carbono procedente del organismo llega –por las venas cavas– a la aurícula derecha, pasa por la válvula tricúspide al ventrículo derecho y es enviada por la **arteria pulmonar** a los pulmones. La sangre, ya oxigenada, regresa por las **venas pulmonares** a la aurícula izquierda y pasa a través de la **válvula mitral** al ventrículo izquierdo; éste la impulsa hacia el resto del organismo a través de la **arteria aorta**. La sangre de la aorta de las aves y mamíferos es más rica en oxígeno que la de otros vertebrados. Este hecho tiene importantes consecuencias metabólicas: los tejidos, al recibir más cantidad de oxígeno, pueden incrementar su **metabolismo** celular, lo que les permite mantener una temperatura corporal elevada y casi constante, independientemente de la temperatura exterior (animales homeotermos).





### FISIOLOGÍA DE LA CONTRACCIÓN CARDIACA

El latido cardiaco puede estar producido por el propio músculo cardíaco (proceso miógeno) o por acción del sistema nervioso (proceso neurógeno). Este último caso lo encontramos, por ejemplo, en los artrópodos, en los que el latido cardiaco se genera en un ganglio nervioso adyacente al corazón.

En los corazones miógenos el latido se origina en un nódulo especial del músculo cardíaco, denominado nodo sinoauricular (SA) – único vestigio que queda del cono arterioso de los primitivos vertebrados–, que generalmente se halla en la aurícula derecha; este nodo se denomina marcapasos del corazón porque controla la velocidad del latido y la contracción rítmica del corazón. Los impulsos generados en el nodo SA se propagan hacia los ventrículos hasta llegar al nodo auriculoventricular (AV), situado en el punto de unión entre los dos ventrículos, que funciona como una estación de relevo. Desde aquí el impulso se propaga por ambos ventrículos que se contraen e impulsan la sangre hacia las arterias. En los mamíferos hay un haz de fibras musculares, conocido como fascículo de His, que recibe la corriente del nodo AV y que se ha especializado en la conducción rápida del impulso cardíaco. El sistema nervioso del animal controla la frecuencia del latido cardiaco.

En el corazón de los vertebrados tienen lugar dos movimientos: la sístole, o contracción brusca, que sirve para impulsar la sangre hacia las arterias, y la diástole, o relajación, que provoca una disminución de presión en el interior del corazón, lo que permite la entrada de líquido desde las venas. Los movimientos se coordinan de forma que, simultáneamente a la contracción de las aurículas, se produce la relajación de los ventrículos; cuando estos se contraen, las aurículas se relajan.

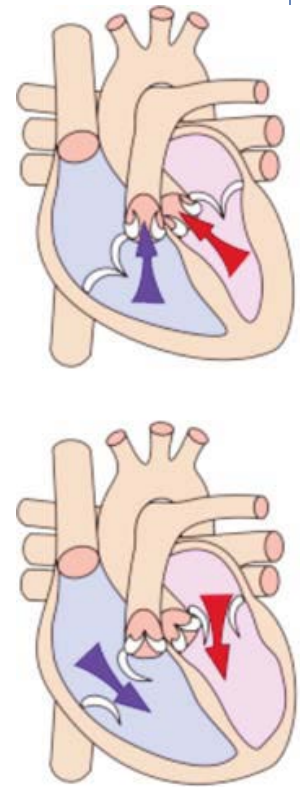


Figura 5.14. Arriba, sístole ventricular. Abajo, diástole auricular, tras la cual tiene lugar una sístole auricular.

## Características de la sangre de los tetrápodos

La sangre de los vertebrados (peces y tetrápodos) es un líquido viscoso que se compone de:

1. El **plasma**, que es un fluido de color ligeramente amarillo, cuyo componente mayoritario es el agua. En ella se encuentran disueltas gran variedad de nutrientes (glucosa, aminoácidos, vitaminas...), iones (cuya naturaleza y concentración varía mucho de unos grupos a otros), hormonas, productos de desecho del metabolismo celular...
2. **Componentes celulares**, que pueden ser de varios tipos:
  - **Glóbulos rojos** o **eritrocitos**. Contienen un pigmento, la hemoglobina, que puede combinarse en forma rápida y reversible con el oxígeno para ser transportado a las

células. Los glóbulos rojos de los mamíferos son discos bicóncavos aplanados, carentes de núcleo; en otros vertebrados son células más típicas, de forma oval y con núcleo.

- **Glóbulos blancos** o **leucocitos**. Podemos encontrar cinco tipos distintos: **linfocitos**, **monocitos**, **neutrófilos**, **eosinófilos** y **basófilos**. Se trata de células que poseen capacidad de movimiento y de englobar partículas y bacterias. Protegen al organismo de las infecciones; algunos, como los linfocitos, fabrican **anticuerpos**, esto es, proteínas específicas que se combinan con los agentes patógenos y los inactivan; otros –los neutrófilos y los monocitos– **fagocitan** las partículas extrañas y bacterias que penetran en el cuerpo. Estos últimos a menudo son destruidos en su lucha contra la infección: el “pus” está compuesto, en parte, de glóbulos blancos muertos.
- **Plaquetas**. Son fragmentos celulares que desempeñan un importante papel en el proceso de coagulación de la sangre.

#### 1.4. El sistema linfático

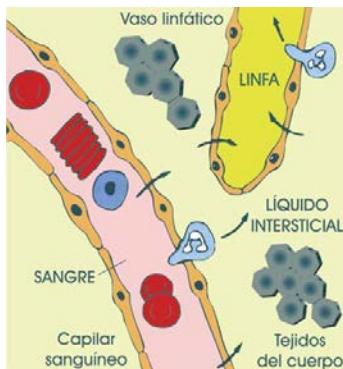
Además del sistema de vasos sanguíneos casi todos los vertebrados han desarrollado otro sistema –el **linfático**– compuesto por venas y capilares linfáticos. ¿Para qué sirve?

Como ya dijimos, a través de las delgadas paredes de los capilares tiene lugar el paso de sustancias al líquido intersticial que baña las células. En el líquido filtrado encontramos fundamentalmente agua, oxígeno disuelto, glucosa, ácidos grasos, glicerina, aminoácidos, vitaminas, sales y hormonas. Con estas sustancias pasa una gran cantidad de proteínas plasmáticas, que, junto con el agua, han de retornar a la circulación general.

Una fracción de los líquidos volverá a los capilares por **ósmosis**, pero la mayor parte de ellos y las proteínas han de ser recogidas por los capilares linfáticos, consiguiendo, de este modo, drenar los tejidos y evitar un exceso de líquido tisular (Figura 5.15).

Los capilares linfáticos tienen la característica de que sus extremos están cerrados, a diferencia de los sanguíneos, pero son muy permeables. Por allí recogen el líquido tisular, que pasa a denominarse **linfa**, y lo conducen a las venas linfáticas. Éstas van confluyendo en vasos de calibre cada vez mayor, hasta desembocar en ciertas venas del aparato circulatorio sanguíneo cercanas al corazón.

En numerosos vertebrados (peces, anfibios, reptiles y algunas aves) existen unos ensanchamientos de los vasos linfáticos que funcionan como **corazones linfáticos accesorios**, encargados de impulsar la linfa, y que ayudan a introducirla en la circulación sanguínea; pero en otros vertebrados (co-



**Figura 5.15.** Relaciones entre la sangre, la linfa y el líquido intersticial. Las flechas indican el paso de sustancias entre compartimentos.

mo, por ejemplo, en los mamíferos) son las contracciones de los músculos esqueléticos las que hacen circular este líquido.

Los vasos linfáticos presentan a lo largo de su trayecto numerosas válvulas que impiden que la linfa retroceda.

En diversas zonas del sistema linfático de los mamíferos existen **nódulos** o **ganglios linfáticos** que drenan el sistema linfático; aquí almacenan desperdicios celulares y organismos infecciosos recogidos por la linfa en su recorrido, y se producen las llamadas **células plasmáticas**, relacionadas con la defensa del organismo.

## Resumen

Los animales requieren un aparato circulatorio para distribuir nutrientes y oxígeno a las células y para retirar las sustancias de desecho.

El aparato circulatorio también desempeña otras funciones importantes como el transporte de hormonas, defensa frente a patógenos, regulación de la temperatura corporal,...

Un aparato circulatorio consta de un órgano impulsor del fluido circulante (corazón) y vasos.

El líquido circulante consta de un componente fluido y además puede tener células con funciones diversas.

Los aparatos circulatorios pueden ser abiertos o cerrados según el líquido circulatorio fluya permanentemente por el interior de vasos sanguíneos o parcialmente por conductos y cavidades del cuerpo.

Los animales con aparatos circulatorios cerrados pueden tener circulación sencilla o doble según el número de veces que la sangre atraviesa el corazón para realizar un circuito completo: una vez en el primer caso y dos en el segundo.

La circulación también puede ser completa si no se mezclan la sangre oxigenada y no oxigenada; e incompleta en caso contrario.

## ACTIVIDADES

1. ¿Por qué la difusión no es un método eficaz para obtener las sustancias nutritivas y eliminar las de desecho en los animales de mayor volumen?
2. Las varices son dilataciones de las venas que aparecen frecuentemente en las piernas, en el esófago o en el recto (donde originan las hemorroides). ¿Por qué son habituales en personas que pasan mucho tiempo sin moverse?
3. ¿Cuáles son las diferencias existentes entre un sistema circulatorio abierto y uno cerrado? ¿Por qué los animales que tienen un sistema circulatorio abierto suelen ser de pequeño tamaño?
4. Compara los aparatos circulatorios de los distintos grupos de vertebrados, indicando si la circulación es doble o sencilla y si es completa o incompleta.
5. La parte derecha del corazón contiene sangre desoxigenada –también llamada sangre venosa–, y la izquierda, sangre oxigenada o arterial. ¿Todas las arterias de las aves y mamíferos contienen sangre arterial y todas las venas sangre venosa? Razona la respuesta.
6. ¿Cómo podemos saber si una hemorragia se debe a la rotura de una arteria o de una vena?
7. Explica cómo se vería afectada la nutrición celular si no existiera un sistema linfático en los vertebrados.

## 2. Anatomía y fisiología comparadas de los aparatos respiratorios

En sentido estricto, la **respiración** es un proceso químico propio de todas las células del organismo, en el que se libera energía, se consume oxígeno (el cual ha de ser adquirido del exterior) y se produce dióxido de carbono (que hay que eliminar). Al comienzo de esta Unidad apuntábamos que en los animales sencillos, como las esponjas o las hidras, cada célula intercambia estos gases por simple **difusión**, bien directamente con el entorno, bien con células vecinas. Pero en los animales complejos la mayoría de las células se encuentran demasiado alejadas del medio externo como para que la difusión sea posible o resulte eficaz. Por ello han de delegar estas operaciones en un conjunto especializado de tejidos al que se da el nombre de **aparato respiratorio**, aunque quizá sería mejor llamarle *sistema de intercambio de gases*.

Tres son los requisitos fundamentales de un aparato respiratorio:

- Ha de presentar una superficie expuesta al (o en contacto con el) medio, lo suficientemente delgada como para que los gases puedan atravesarla por difusión.
- Además, dicha superficie debe mantenerse húmeda mediante secreciones mucosas, ya que los gases deben disolverse en el agua antes de difundir (evidentemente, el problema está resuelto en animales acuáticos).
- La difusión solo se mantiene si la concentración de gases entre uno y otro lado de la membrana (Figura 5.3) es diferente. El agua o el aire próximos a la superficie de intercambio gaseoso deben ser removidos mediante mecanismos de agitación, que retiren el oxígeno que se acumula en su lado interno (lo que lleva a cabo el propio movimiento del cuerpo en los animales pequeños y el aparato circulatorio en los mayores) y que renueven el oxígeno consumido –y el dióxido de carbono acumulado– en su cara exterior. Esto último ocurre gracias a los llamados **sistemas de ventilación**.

¿Dónde podemos encontrar una **superficie respiratoria** con las características citadas? Hay dos posibles respuestas a este interrogante:

1. La más inmediata es *en la piel*. Efectivamente, en ciertos animales el intercambio de gases se realiza únicamente (como en varios grupos de “gusanos”, así la lombriz de tierra) o en parte (por ejemplo, en las ranas) mediante respiración cutánea: el oxígeno atraviesa la piel y pasa directamente al líquido circulante, que lo transporta al resto del organismo. Más frecuente es, no obstante, que el proceso corra a cargo de una zona especializada derivada de la piel, no de la totalidad de ésta. Es lo que ocurre,

como veremos, en los **artrópodos**, los **moluscos** o los **equinodermos**.

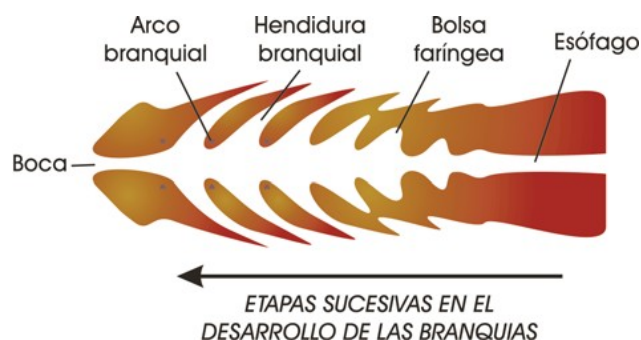
2. La alternativa a una superficie respiratoria derivada de la piel es una que provenga del *epitelio que recubre el tubo digestivo*, ya que éste puede entrar en contacto con el oxígeno del aire o del agua que ingiere el animal. Esta solución es la que han adoptado los **cordados** (que incluyen a las ascidias, al anfibio y a los vertebrados) y los gusanos bellota; la porción de su canal digestivo de la que derivan las estructuras encargadas del intercambio de gases se denomina **faringe**.

## 2.1. Aparatos respiratorios derivados del tubo digestivo

Los **vertebrados** son un grupo muy diversificado, que incluye tanto a organismos terrestres como acuáticos. En consecuencia, sus aparatos respiratorios son muy variados. Sin embargo, en todos ellos se reconoce una especie de *plan de organización general* el cual habría sufrido los cambios pertinentes para permitir la adaptación de cada animal a su género de vida. Dicho plan corresponde al de un animal acuático, habitante de charcas que se desecan periódicamente, en cuya faringe se forman una serie de bolsas (**bolsas faríngeas**) que crecen hacia el exterior y dan lugar a dos tipos de órganos respiratorios: las **branquias** y los **pulmones**.

### Branquias

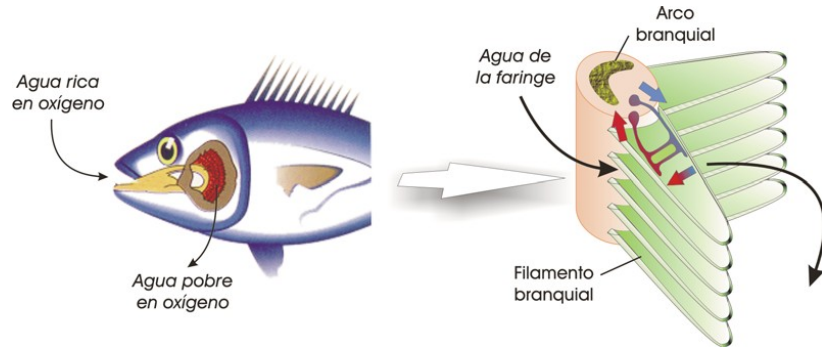
A base de expandirse hacia fuera, las bolsas faríngeas terminan por fusionarse con la piel a ambos lados de la cabeza y se abren al exterior. Quedan, así, unas **hendiduras branquiales** que comunican la faringe con el medio externo (Figura 5.16). Los tejidos situados entre dos hendiduras adyacentes incluyen un eje esquelético, el **arco branquial**, del cual salen un par de hileras de **filamentos branquiales**, cuyo conjunto forma una **branquia**. Cada filamento está tapizado por tejido epitelial que forma multitud de pliegues muy vascularizados. Éstos extraen el oxígeno de corrientes de agua –generadas por las células ciliadas de la faringe– que entran por la boca y salen por las hendiduras branquiales.



**Figura 5.16.** Etapas en la formación de las branquias en los vertebrados a partir de bolsas faríngeas que se juntan con invaginaciones correspondientes de la piel. El orden en el que se han representado no presupone que ocurra así realmente en el desarrollo embrionario.



Ya hemos hablado de la estrecha conexión existente entre los aparatos respiratorio y circulatorio. En el vertebrado “prototípico” el corazón está en la parte ventral, tras las branquias. De él parte la **aorta ventral** que transporta sangre empobrecida en oxígeno hacia delante y emite ramas perpendiculares a través de los arcos branquiales: son los pares de **arcos aórticos** (compárense las figuras 5.13 y 5.23). Éstos, que pueden llegar a ser hasta quince, se ramifican por los filamentos branquiales, formando capilares por los que la sangre circula *en sentido contrario al del agua*.



**Figura 5.17.** Localización y función de las branquias de los peces. Cada branquia posee laminillas branquiales con capilares por los que la sangre fluye en sentido opuesto al del agua.

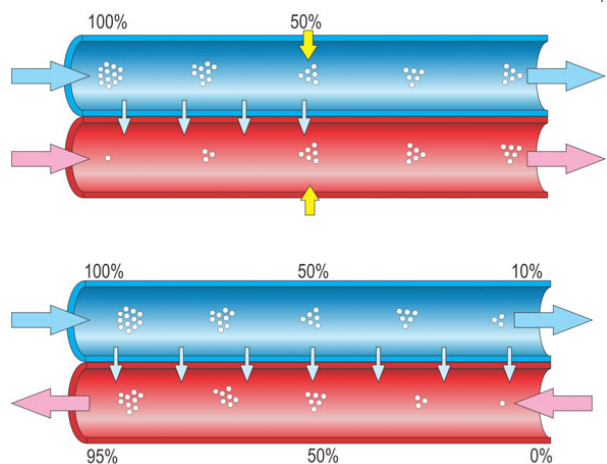
Esta disposición, denominada **sistema de intercambio a contracorriente** (véase la imagen derecha de Figura 5.17 y el cuadro a continuación), permite una transferencia del oxígeno a la sangre mucho más eficaz que si el líquido circulatorio fluyera en la misma dirección; así, la sangre adquiere la máxima concentración de oxígeno y la mínima de dióxido de carbono. La sangre continúa, ya oxigenada, hasta confluir en una de las dos ramas paralelas de la aorta dorsal, que la llevará hasta el resto del cuerpo.

**Intercambio a contracorriente**

En un sistema de intercambio a contracorriente, los medios entre los que se produce el intercambio (que puede ser de sustancias como gases respiratorios, metabolitos de desecho en la excreción, calor, etc.) circulan en sentidos opuestos. De este modo se garantiza que siempre hay una diferencia de concentración que favorece el paso de la sustancia en cuestión.

En la ilustración superior de la Figura 5.18 se ha representado un sistema hipotético en que dos fluidos circulan paralelamente en el mismo sentido. Como se ve, la sustancia objeto de intercambio, representada por los círculos blancos, pasa a favor de concentración pero ésta se iguala (flechas amarillas) y deja de producirse la difusión.

En la parte inferior se ha representado el caso en que ambos fluidos circulan en sentidos opuestos. En este caso, se mantiene una diferencia en las concentraciones que favorece el paso de la sustancia. En las branquias de peces se consigue un intercambio de hasta el 95% de oxígeno con el agua circulante.

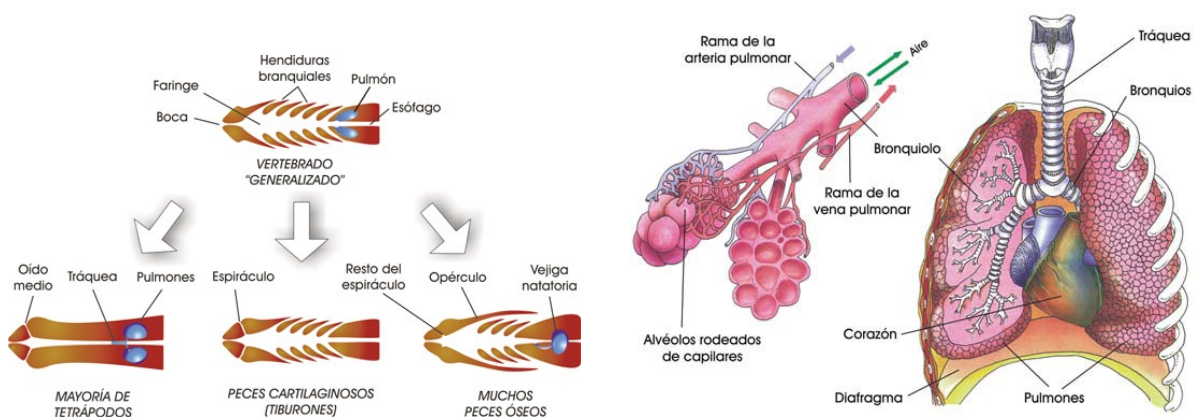


**Figura 5.18.**



## Pulmones

En nuestro “vertebrado generalizado” los pulmones se forman a partir de un par de bolsas faríngeas posteriores (Figura 5.19) cuya conexión a la faringe se mantiene mediante una **tráquea** que se bifurca en dos **bronquios** (como los que se muestran en la Figura 5.20). Estos sacos, capaces de almacenar el aire que traga el animal cuando el agua se empobrece de oxígeno (hablamos de una criatura que vive en charcas que se secan ocasionalmente), reciben sangre no oxigenada a partir de ramificaciones del último arco aórtico llamadas **arterias pulmonares**. Se produce el intercambio de gases en los capilares que derivan de dichas arterias pulmonares y la sangre oxigenada es recogida por las **venas pulmonares**, que la llevan de nuevo al corazón.



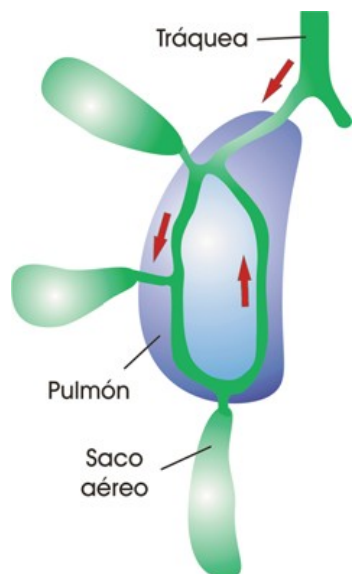
**Figura 5.19.** Disposición de los órganos respiratorios en diferentes grupos de vertebrados.

**Figura 5.20.** En el aparato respiratorio humano, el aire penetra hasta la faringe y pasa a través de la tráquea y los bronquios, que se ramifican en bronquiolos, hasta llegar a los alvéolos pulmonares; dentro de cada uno, el oxígeno se difunde al interior de los capilares sanguíneos, y en sentido contrario se difunde el dióxido de carbono. (En azul, capilares con sangre no oxigenada; en rojo, capilares con sangre oxigenada.)

## Modificaciones del modelo “prototípico” de aparato respiratorio

Los dos sistemas respiratorios –branquias y pulmones– no son mutuamente incompatibles. De hecho, los peces pulmonados (**dipnoos**) poseen ambos. Pero en la gran mayoría de los vertebrados este sistema dual experimenta notables modificaciones que responden a tres maneras distintas de adaptación a sus estilos de vida, tal y como se recoge en la Figura 5.19:

1. **Pérdida de las branquias y conservación de los pulmones.** En los **tetrápodos** solo se observan hendiduras branquiales en el embrión o, como mucho, en las larvas: el intercambio de gases ocurre fundamentalmente en los pulmones, y es exclusivamente aéreo. Una adaptación al mismo está representada por las **coanas**, orificios que



**Figura 5.21.** Pulmones y sacos aéreos de las aves. Obsérvese (flechas rojas) que, en cada parte del pulmón, el aire circula en un solo sentido.



**Figura 5.22.** Los peces óseos y las quimeras poseen una placa móvil llamada opérculo que interviene en el mecanismo de ventilación. Cuando el agua entra en la cavidad bucal el opérculo se cierra; el agua se ve forzada a pasar sobre los filamentos branquiales (donde tiene lugar el intercambio gaseoso) y sale cuando el opérculo se abre y la cavidad bucal se cierra gracias a unas válvulas orales.

comunican las aberturas nasales con la cavidad bucal y posibilitan la ventilación aun con la boca cerrada.

Los pulmones de los **anfibios** –a veces inexistentes– son simples sacos cuyo sistema de ventilación depende, en esencia, de que el animal *trague* el aire. Pero en los **reptiles** ya están divididos en cámaras por unos pliegues que incrementan la superficie respiratoria y en los **mamíferos** adquieren una estructura esponjosa con millones de diminutas cavidades o **alvéolos** (Figura 5.20). Su mecanismo de ventilación semeja una bomba de succión: la caja torácica que protege a los pulmones se dilata activamente, con lo que la presión existente en ella disminuye y el aire entra en las cavidades pulmonares.

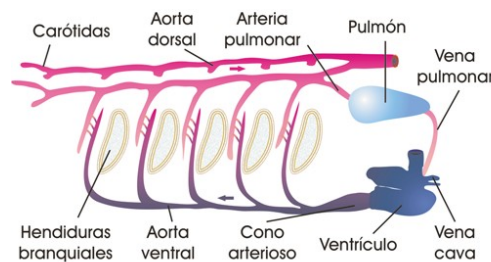
Por último, las aves alcanzan la máxima eficacia en el intercambio de gases gracias a que desarrollan **evaginaciones** de la pared de los pulmones conocidas como **sacos aéreos** (Figura 5.21) que pueden penetrar en el cuerpo profundamente (llegando incluso hasta el interior de los huesos) y provocan que la ventilación sea unidireccional: el aire sale del pulmón por un camino distinto al de entrada. Así, la oxigenación de la sangre tiene lugar tanto durante la inspiración (entrada de aire) como durante la espiración (salida de aire).

2. **Conservación de las branquias y pérdida total de los pulmones.** Los peces cartilagosos (**condrictios**) poseen entre cinco y siete pares de hendiduras branquiales, pero carecen de pulmones. Algunos, como las quimeras, presentan una placa móvil (el **opérculo**), que protege las branquias, cuyo movimiento ayuda a bombear agua a la boca para, posteriormente, fluir hacia fuera pasando a través de las branquias; el opérculo es responsable, pues, del sistema de ventilación del animal (Figura 5.22). En los tiburones falta el opérculo, pero presentan unos orificios laterales o **espiráculos** (lo que queda de la segunda hendidura branquial), por los que penetra el agua, impulsada por el movimiento de avance del animal, para salir por las branquias.
3. **Conservación de las branquias y conversión de los pulmones en vejigas natatorias.** Finalmente, en los peces óseos (**actinopterygios**) se reduce algo más el número de branquias, aunque generalmente poseen cuatro o cinco pares recubiertos por un opérculo osificado. Por otro lado, en casi todos ellos solo se desarrolla el pulmón derecho, si bien su tejido vascular se ha atrofiado –con la consiguiente pérdida de la capacidad para intercambiar gases–, convirtiéndose en una bolsa que se puede llenar o vaciar de gases ligeros a voluntad para funcionar como un órgano de flotación: la **vejiga natatoria**.

En relación con estas modificaciones se observan alteraciones en el esquema básico de circulación de la sangre entre el corazón y los pulmones. En los peces pulmonados la sangre oxigenada que regresa al corazón proce-

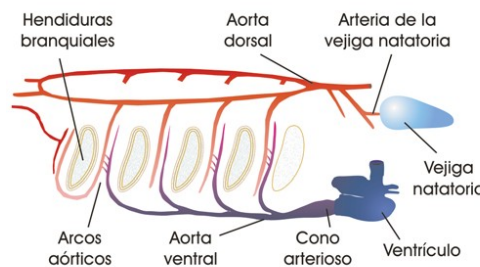
dente del pulmón se mezcla con la sangre empobrecida en oxígeno que llega a él por las venas cavas procedente del resto del cuerpo. Esta sangre mezclada es distribuida por todos los tejidos, casi ninguno de los cuales recibe sangre completamente oxigenada (véase la Figura 5.23).

En los **reptiles, mamíferos y aves**, en cambio, se ha eliminado tan ineficaz mezcla gracias a la división del corazón en cuatro cámaras. Como explicábamos en páginas anteriores, el “corazón derecho” recibe sangre pobre en oxígeno y la impulsa hacia los pulmones por las **arterias pulmonares** (que pierden su conexión con la aorta dorsal); el “corazón izquierdo” recibe sangre rica en oxígeno procedente de los pulmones a través de las **venas pulmonares** y la impulsa hacia el resto del cuerpo por la **arteria aorta**. Ésta incluye lo que queda de las *aortas dorsal y ventral* del vertebrado “modelo”, conectadas entre sí por el cuarto par de arcos aórticos. En los mamíferos desaparece casi por completo la rama derecha de este par, y en las aves desaparece la izquierda.



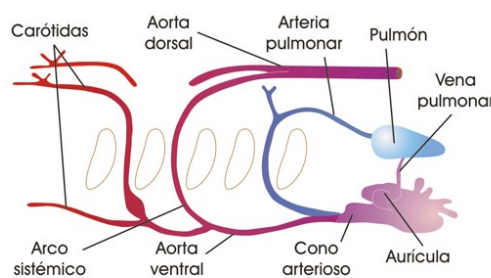
**PECES PULMONADOS Y LARVAS DE ANFIBIOS**

La aorta dorsal reparte por todo el cuerpo sangre que se oxigena en las branquias. Una rama de la aorta dorsal se dirige al pulmón; la sangre regresa por una vena pulmonar al corazón, en el que ingresa por una región del seno venoso.



**RESTO DE PECES ÓSEOS (ACTINOPTERIGIOS)**

El pulmón, transformado en una vejiga natatoria, pierde la conexión directa con el corazón, pero se mantiene con la aorta dorsal.



**ANFIBIOS ADULTOS**

En la mayoría de ellos se conservan sólo tres arcos aórticos: *El tercer arco aórtico* se modifica y da origen a las arterias carótidas. *El cuarto arco aórtico* se conserva completo y forma el arco sistémico, que lleva sangre a todo el cuerpo. *El sexto arco aórtico* pierde su conexión con la aorta dorsal y se transforma en la arteria pulmonar.

**Figura 5.23.** Relaciones entre los aparatos circulatorio y respiratorio en diversos grupos de vertebrados. Los vasos que llevan sangre oxigenada se representan en azul, los que la llevan venosa en rojo, y en morado se representa la sangre mezclada.

A medida que los arcos aórticos se han ido reduciendo, los arcos branquiales que les servían de soporte han adoptado otras funciones. Así, el primer arco branquial se ha transformado en la mandíbula superior al cráneo y en los tetrápodos se convierte en un huesecillo del oído medio llamado estribo (paralelamente, la segunda hendidura branquial ha dado lugar a la trompa de Eustaquio, que comunica el oído medio con la faringe).

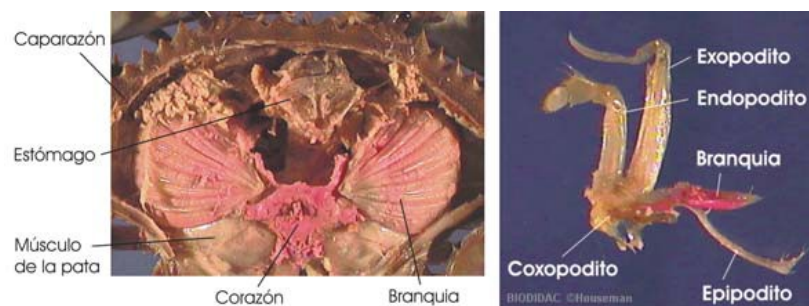
## 2.2. Aparatos respiratorios derivados del tegumento (piel)

En el conjunto de animales cuyas superficies respiratorias provienen de la piel no es posible percibir un plan de organización común, aunque sí dentro de algunos grupos en particular. No obstante, siempre que se originen a partir de una **evaginación** de la piel y se utilicen en un medio acuático las llamaremos **branquias**, por analogía con las de los vertebrados. En cambio, cuando deriven de una **invaginación** tegumentaria –para que queden protegidas del medio aéreo– hablaremos, según los casos, de **pulmones** o de **tráqueas**.

### Branquias

Las branquias pueden ser expansiones laminares, plumosas o filamentosas; además, las podemos encontrar en regiones muy diversas del cuerpo. Encontramos este tipo de estructuras en:

1. **Artrópodos.** Dentro de los artrópodos, solo las larvas de algunos insectos, los cangrejos bayoneta (que no son crustáceos, a pesar de su nombre) y los **crustáceos** intercambian gases a través de branquias, que, en los crustáceos se desarrollan en los **artejos** basales (los más próximos al cuerpo) de las patas (Figura 5.24). A menudo las branquias quedan envueltas por prolongaciones del caparazón, de modo que se forma una *cavidad branquial* con un orificio de entrada y otro de salida; el movimiento de las patas actúa como “ventilador” removiendo el agua que entra y sale de la cavidad branquial.



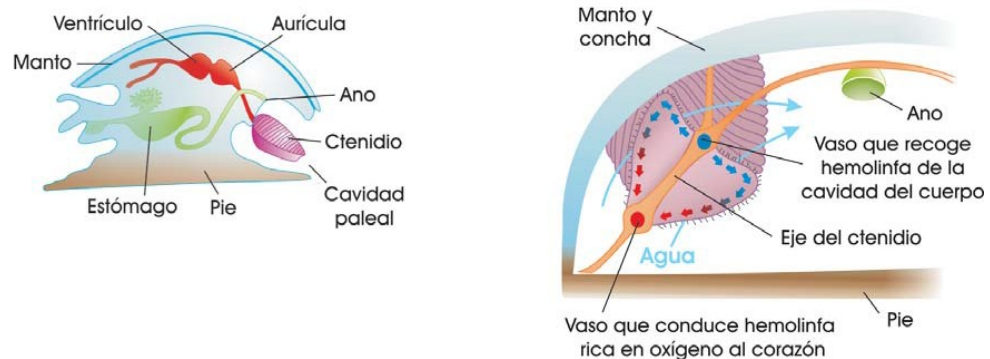
**Figura 5.24.** Izquierda: corte transversal de un cangrejo marino del género *Cancer* para mostrar la situación de las branquias en la cavidad branquial. Derecha: segundo maxilípedo de un cangrejo, mostrando la relación entre la branquia y los distintos artejos.

2. **Moluscos.** El esquema básico del aparato respiratorio de los moluscos acuáticos incluye varios pares de branquias alojadas dentro de la cavidad paleal, situada bajo el borde posterior del manto.

Cada branquia, conocida como **ctenidio**, consta de un largo eje central aplanado que incluye los vasos sanguí-

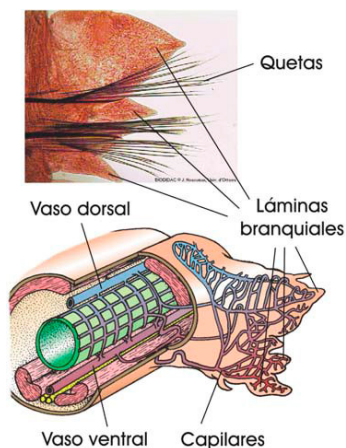


neos; de este eje parten dos series de laminillas branquiales, provistas de cilios capaces de crear corrientes de ventilación y eliminar partículas extrañas. La Figura 5.25 muestra un mecanismo de intercambio a contracorriente similar al descrito en los vertebrados.



**Figura 5.25.** Izquierda: esquema de un molusco "generalizado", en vista lateral. Solo se observa un ctenidio, pero suelen estar en número par. Derecha: vista posterior del molusco, mostrando la cavidad paleal con uno de los ctenidios, formado por dos series de laminillas branquiales. Obsérvese que, en cada laminilla, la hemolinfa circula hacia abajo, mientras que el agua fluye, en contracorriente, hacia arriba, asegurando así la máxima oxigenación.

En diversos moluscos acuáticos se aprecian alteraciones de este esquema: desaparición de una de las dos series de laminillas de cada branquia, supresión de los cilios (que son innecesarios cuando las contracciones del manto generadas durante el movimiento de natación crean corrientes de agua, como ocurre en los cefalópodos), pérdida de los ctenidios del lado derecho, reducción del número de pares de ctenidios, e incluso su completa desaparición; en este último caso, que se da en algunas especies de lapas, el intercambio de gases pasa a depender de la superficie del cuerpo o de branquias secundarias formadas a partir de repliegues muy vascularizados del manto.



**Figura 5.26.** Arriba: detalle de un parápodo del poliqueto *Nereis*. Abajo: esquema de la vascularización del parápodo, especialmente patente en las expansiones laminares branquiales.

- 3. Anélidos.** La mayoría de los anélidos que habitan en el mar poseen branquias, muy variadas en estructura y localización, pero que en ningún caso están protegidas dentro de cámaras (ya que ese papel protector lo ejercen los agujeros del suelo o los tubos -formados por partículas aglutinadas o por secreciones calcáreas- en los que habitan casi todas las especies con branquias).

En muchas ocasiones, las branquias son láminas ciliadas muy vascularizadas que están unidas a los **parápodos**, apéndices carnosos laterales parecidos a remos que estos animales poseen en cada segmento en número par (Figura 5.26). Igual que sucede en los moluscos, la acción ciliar produce casi siempre las corrientes acuosas de ventilación que fluyen sobre las branquias, aunque en ocasiones estas se deben a los movimientos ondulatorios del animal o a las contracciones peristálticas de su pared corporal.

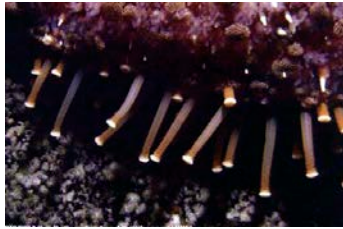


Figura 5.27. Pies ambulacrales de un asteroideo.

4. **Equinodermos.** Dentro de los equinodermos, en las estrellas de mar el intercambio de gases se realiza a través de la superficie de sus **pies ambulacrales** (Figura 5.27) y, en mayor medida, de las branquias cutáneas, que son evaginaciones **digitiformes** microscópicas de la pared del cuerpo.

En cambio, en los erizos de mar tiene lugar a través de branquias que rodean la boca; cada branquia contiene un líquido que, mediante un mecanismo muscular de bombeo, es forzado a entrar y salir de ella, suministrando así la corriente de ventilación.

## Pulmones y tráqueas

1. **Moluscos.** En los caracoles terrestres y en algunos otros moluscos que han perdido las branquias la cavidad paleal se ha transformado en un **pulmón** (compárense las figuras 5.7 y 5.25). El techo de dicha cavidad presenta una intensa vascularización para permitir el intercambio de gases, mientras que su base es de naturaleza muscular para facilitar la ventilación; la contracción y relajación de los músculos hace que la cámara se eleve y descienda. Los cambios de volumen de la cámara provocan la entrada y salida de aire a través de un orificio, el **pneumostoma** (Figura 5.28), que se abre y se cierra. (Entre la diversidad de sistemas respiratorios de los moluscos encontramos, con frecuencia, grupos que presentan variaciones de los modelos descritos, bien porque han adquirido una branquia además del pulmón –como adaptación secundaria a la vida acuática–, bien porque han añadido un pulmón a sus branquias).



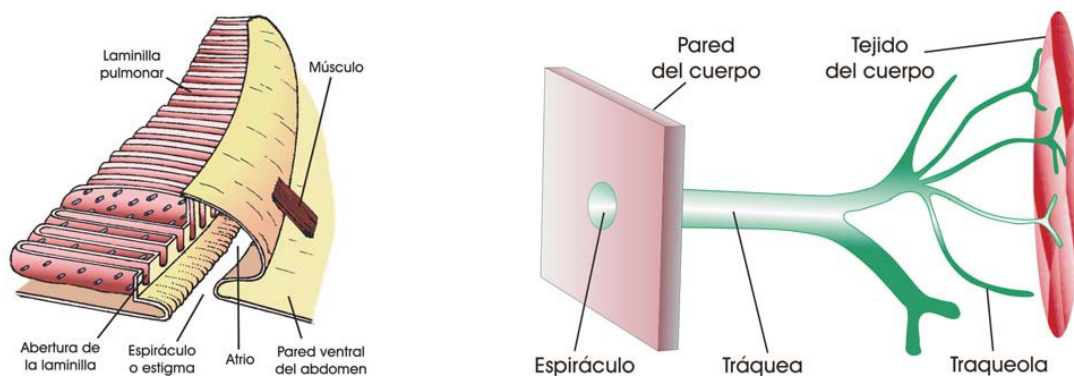
Figura 5.28. Vista del pneumostoma en dos moluscos terrestres: un caracol *Helix* (izquierda) y una babosa *Arion* (derecha). Fotos CMM.

2. **Artrópodos.** Algo semejante a lo que acabamos de ver en los moluscos terrestres ocurre con los cangrejos terrestres: las branquias se reducen, el epitelio de revestimiento adquiere la capacidad de intercambiar gases y, en definitiva, la cavidad branquial se convierte en un **pulmón**.

En los artrópodos terrestres como las arañas y los escorpiones las branquias se transforman en láminas paralelas recubiertas de epitelio respiratorio llamadas **laminillas pulmonares**; las patas abdominales con las que estaban asociadas se convierten en un opérculo, el cual deja la

cavidad respiratoria, o **atrio**, comunicada con el exterior a través de una hendidura, el **estigma** o **espiráculo**. El resultado es un **pulmón en libro** o **filotráquea** (Figura 5.29, izquierda). La dilatación por contracción muscular de las paredes del atrio contribuye a la ventilación, si bien la mayor parte del movimiento del gas es por **difusión**.

Algunas arañas desarrollan, en lugar de (o además de) pulmones en libro, un tipo de órgano respiratorio que ha resultado ser el más característico de los artrópodos terrestres (y el **exclusivo de los insectos y los miriápodos**): las **tráqueas** (Figura 5.29, derecha). Son conductos rígidos (gracias a engrosamientos espirales o en anillo de sus paredes) que se originan en la superficie del cuerpo y se ramifican profundamente, formando **traqueolas** que llegan a representar la mitad del volumen corporal. Las ramificaciones más finas llevan el oxígeno a todos los tejidos por simple difusión a través de sus superficies húmedas, sin necesidad de que lo haga el aparato circulatorio (por esta razón, la hemolinfa de estos animales no lleva ningún tipo de pigmento respiratorio). Los poros por los que se abren al exterior, llamados (como en los pulmones en libro) **espiráculos** o **estigmas**, presentan por regla general complicados mecanismos de cierre y apertura mediante válvulas, responsables de la ventilación. En muchos insectos la contracción y relajación de los segmentos abdominales contribuye activamente a la entrada y salida de aire. Los insectos acuáticos también respiran por tráqueas, y obtienen el aire de burbujas que sostienen contra la superficie de su cuerpo.



**Figura 5.29.** Filotráqueas o pulmón en libro de un arácnido (izquierda) y tráqueas de un insecto (derecha).



## Resumen

Los aparatos respiratorios pueden derivar del epitelio que recubre el tubo digestivo (en vertebrados principalmente) o de la piel (en la mayoría de los invertebrados).

En ambos casos, si se usan en un medio acuático hablamos de branquias; en cambio, si es en un medio terrestre hablamos de tráqueas (en la mayoría de los artrópodos terrestres), de pulmones en libro (en arácnidos) o simplemente de pulmones (en el resto de los invertebrados y en los vertebrados).



## ACTIVIDADES

8. En la unidad 3 se describieron las características de los tejidos animales. ¿Cuál resultará más adecuado para cumplir los requisitos que exige un aparato respiratorio?
9. He aquí un problema cotidiano que quizá te sorprenda ver planteado en estas páginas: ¿por qué la ropa tendida se seca mejor cuando hace viento?
10. ¿Qué ocurriría si el agua y la sangre fluyeran en el mismo sentido? Razona por qué el sistema de intercambio a contracorriente es más eficaz.
11. Los tiburones no se detienen para dormir, al contrario de lo que suele suceder con los peces óseos. ¿Cuál puede ser la razón de esta diferencia? ¿Por qué ciertos tiburones de hábitos pelágicos (flotantes) poseen un hígado enorme que almacena un azúcar mucho menos denso que el agua?
12. ¿Qué ventajas adaptativas presenta el desarrollo de los alvéolos pulmonares?
13. ¿Por qué disminuye la eficacia del intercambio gaseoso cuando se asciende a grandes alturas?
14. En la película *La humanidad en peligro* (Them!, 1954), la radiación causada por las pruebas atómicas provoca la aparición de hormigas de más de diez metros de tamaño. ¿Podrían ser viables estos animales?
15. Algunos libros de divulgación ilustran la historia de la vida como una sucesión de “edades” caracterizadas por animales progresivamente más complejos: primero la edad de los invertebrados, seguidamente la de los peces, luego la de los anfibios, la de los reptiles y, por último, la de los mamíferos. ¿Es posible detectar un aumento de complejidad en esta secuencia por lo que se refiere a los aparatos circulatorio y respiratorio? Discútelo.

## Solucionario

1. El aumento de tamaño y volumen de los animales implica un incremento muy notable en la cantidad de células y de líquido intersticial. Las paredes del cuerpo ya no van a estar constituidas por unas pocas células sino por un gran número, por lo cual ya no es posible el abastecimiento por difusión de las células más alejadas de la superficie.
2. El movimiento en general, y la locomoción en particular, contribuyen al retorno de la sangre no oxigenada al corazón. La falta de actividad física hace que la sangre, para retornar correctamente, dependa únicamente de la presión residual –que es la que queda de la inicialmente originada por la contracción de los ventrículos del corazón y que envía la sangre oxigenada a todas las partes del cuerpo–, las válvulas venosas dejan de funcionar y las venas se dilatan produciendo las varices.
3. En los sistemas circulatorios abiertos los líquidos circulatorios salen de los vasos y bañan las cavidades del cuerpo del animal; tampoco existen los capilares. En los sistemas circulatorios cerrados la sangre no sale en ningún momento de los vasos, y en la mayor parte de los casos se desarrolla una amplia red de capilares. Los animales con sistema circulatorio abierto no pueden ser de gran tamaño porque los líquidos circulatorios circulan a una presión muy baja, generalmente de forma no dirigida, por lo que los intercambios de sustancias se verifican con tanta lentitud que no permiten al animal desarrollarse más.
4. En la circulación sencilla hay un solo circuito que recorre los órganos respiratorios y el resto del organismo. En la circulación doble encontramos dos circuitos, uno que va del corazón a los órganos respiratorios y regresa al corazón y otro que va del corazón al resto del cuerpo y de allí retorna al corazón. En los peces nos encontramos una circulación sencilla (la sangre pasa solo una vez por el corazón para realizar un circuito entero) y completa (no se mezclan la sangre enriquecida en oxígeno y la rica en dióxido de carbono). Los anfibios y la mayor parte de los reptiles tienen una circulación doble, debido a que la sangre ha de pasar dos veces por el corazón para dar una vuelta completa por el cuerpo del animal; es, también, incompleta, porque los dos tipos de sangre se mezclan parcialmente en el ventrículo. Por último, los cocodrilos, las aves y los mamíferos tienen una circulación doble y completa porque se ha conseguido separar totalmente ambos tipos de sangre en dos circuitos, el pulmonar y el sistémico.
5. No, porque la arteria pulmonar, que sale del ventrículo derecho, transporta sangre empobrecida en oxígeno y cargada de dióxido de carbono. Por otra parte, las venas pulmonares que desembocan en la aurícula izquierda llevan sangre cargada de oxígeno.
6. Si la sangre fluye de un modo continuo, se trata de la rotura de capilares o de una vena, pero si sale a borbotones, al mismo ritmo que el pulso, el vaso afectado es una arteria.
7. Si no existiera un sistema linfático que retornara las proteínas y el exceso de líquido entre las células se producirán un “encharcamiento” de los tejidos, con lo cual la presión del líquido intersticial subiría y se dificultaría el recambio del líquido tisular y, en consecuencia, los intercambios de sustancias entre el líquido intersticial y las células.
8. Tejidos epiteliales planos.
9. Porque, para que se seque la ropa, el agua que la empapa debe difundir hacia fuera en forma de vapor. Pero la difusión depende de las diferencias de concentración entre las prendas de vestir y el aire que las rodea: si se acumula vapor en éste, cesará la difusión. El viento “desaloja” el vapor y restablece el gradiente de concentración, permitiendo que continúe la difusión.
10. Supongamos que el agua y la sangre fluyen en la misma dirección; entonces, la diferencia entre la concentración de oxígeno en el agua (alta concentración) y la sangre (baja) sería muy elevada al principio y muy baja al final. Cuando la concentración de oxígeno en ambos lados fuese igual, la difusión de este gas se detendría, quedándose en el agua. En cambio, en el sistema de intercambio a contracorriente, la sangre con una baja concentración de oxígeno entra en contacto con el agua que está parcialmente desprovista de éste. Entonces, cuando la concentración de oxígeno en la sangre se eleva cada vez más, entra en contacto con agua que tiene una concentración progresivamente alta de oxígeno. De esta manera se mantiene una alta tasa de difusión.

- 11.** El sistema de ventilación de los tiburones depende del movimiento de avance de estos animales, por lo que no pueden dormir (al menos, no en el sentido que nosotros damos a ese término: parece ser que muchos de ellos pasan normalmente por períodos de menor actividad cerebral, pero sin dejar de moverse del todo; y es posible que algunos no duerman realmente nunca). Los peces óseos, en cambio, no necesitan avanzar para mantener el flujo de agua con oxígeno, sino que les basta con el movimiento de los opérculos (tan automático como el de nuestros pulmones y, por lo tanto, practicable durante el sueño).

El hígado ligero se utiliza como sustituto de la vejiga natatoria, ya que estos vertebrados carecen de ella.

- 12.** Se produce un gran aumento de la superficie para el intercambio de gases respiratorios.
- 13.** A medida que aumenta la altitud, la presión atmosférica desciende, por lo cual la presión parcial del oxígeno en el aire también es menor, aunque la composición de la atmósfera sea semejante. En estas circunstancias, la presión de oxígeno en los alvéolos disminuye y, por tanto, disminuye la cantidad de oxígeno que puede difundir a la sangre.
- 14.** No podrían intercambiar gases, ya que un tamaño excesivamente grande de las tráqueas impediría su difusión. Además, como el peso del animal aumenta proporcionalmente a su longitud elevada al cubo, pero las superficies del mismo (piel, superficies respiratorias) crecen en proporción a su longitud elevada al cuadrado, se necesitaría relativamente mucha más superficie respiratoria que la que precisa un animal pequeño; su extensión por el cuerpo del animal llegaría a obstaculizar el desarrollo de otros órganos, y el peso de la quitina que lo recubre colapsaría a la hormiga (por no hablar de la extremada delgadez de sus patas).
- 15.** En algunos casos sí que parece detectarse. Por ejemplo, dentro de los vertebrados el aparato circulatorio de los mamíferos (circulación doble y completa) es indudablemente más complejo que el de los reptiles (circulación doble e incompleta), y éste más que el de los peces (circulación sencilla). Pero en general no se puede decir lo mismo en muchos otros casos.

Por ejemplo, el aparato circulatorio y respiratorio de los cefalópodos, que son invertebrados, es de una complejidad al menos igual (si no superior) a la de los peces (recuérdese que tienen un sistema circulatorio cerrado y tres corazones). Además, muchos animales experimentan una reducción considerable de sus órganos internos (llegando en algunos extremos a su desaparición, excepto los órganos reproductores) para adaptarse al modo de vida parásito. Como por cada especie viviente que aparece surge frecuentemente al menos un parásito suyo, existe tanta "tendencia" a un incremento de la complejidad como a una simplificación de las estructuras de los organismos.

## Aviso legal

---

Esta unidad utiliza parcialmente contenidos del libro de Biología y Geología para 1º de Bachillerato a distancia (NIPO: 030-13-196-3).

Adaptación: César Martínez Martínez  
Asesor Técnico Docente Biología y Geología. CIDEAD, 2015.

La utilización de recursos de terceros se ha realizado respetando las licencias de distribución que son de aplicación, acogiéndonos igualmente a los artículos 32.3 y 32.4 de la Ley 21/2014 por la que se modifica el Texto Refundido de la Ley de Propiedad Intelectual. Si en algún momento existiera en los materiales algún elemento cuya utilización y difusión no estuviera permitida en los términos que aquí se hace, es debido a un error, omisión o cambio de licencia original.

Si el usuario detectara algún elemento en esta situación podrá comunicarlo al CIDEAD para que tal circunstancia sea corregida de manera inmediata.

En estos materiales se facilitan enlaces a páginas externas sobre las que el CIDEAD no tiene control alguno, y respecto de las cuales declinamos toda responsabilidad.



DIRECCIÓN GENERAL DE  
FORMACIÓN PROFESIONAL

