



UNIVERSIDAD DE CHILE

FACULTAD DE CIENCIAS VETERINARIAS Y PECUARIAS
ESCUELA DE CIENCIAS VETERINARIAS

**COMPARACIÓN DE LOS COMPONENTES
ESTRUCTURALES DEL APARATO RESPIRATORIO DE
AVES Y MAMÍFEROS, VOLADORES Y NO VOLADORES**

DANIELA PATRICIA FIGUEROA PÉREZ

Memoria para optar al Título
Profesional de Médico Veterinario
Departamento de **Ciencias Biológicas
Animales.**

PROFESOR GUÍA: DR. MAURICIO CANALS LAMBARRI

**SANTIAGO, CHILE
2004**



UNIVERSIDAD DE CHILE

FACULTAD DE CIENCIAS VETERINARIAS Y PECUARIAS
DE CIENCIAS VETERINARIAS

COMPARACIÓN DE LOS COMPONENTES ESTRUCTURALES DEL APARATO RESPIRATORIO DE AVES Y MAMÍFEROS, VOLADORES Y NO VOLADORES

DANIELA PATRICIA FIGUEROA PÉREZ

Memoria para optar al Título
Profesional de Médico Veterinario
Departamento de **Ciencias Biológicas
Animales.**

PROFESOR GUÍA: DR. MAURICIO CANALS LAMBARRI

NOTA FINAL:

NOTA FIRMA

PROFESOR GUÍA: Dr. MAURICIO CANALS LAMBARRI

PROFESOR CONSEJERO: DR. RICARDO OLIVARES PEREZ-MONTT

PROFESOR CONSEJERO: DR. VICTOR HUGO PARRAGUEZ

**SANTIAGO, CHILE
2004**

INDICE

Resumen

Summary

1. Introducción	1
2. Revisión Bibliográfica	
2.1. Generalidades	3
2.2. Capacidad de difusión pulmonar	5
2.3. El vuelo	14
2.4. Aparato respiratorio de las aves	15
2.5. Aparato respiratorio de los quirópteros	17
2.6. Características biológicas de las especies en estudio	20
3. Hipótesis	26
4. Objetivos	
4.1. Objetivo general	26
4.2. Objetivos específicos	26
5. Materiales y métodos	
5.1. Modelos animales	27
5.2. Diseño experimental	27
6. Resultados	31
7. Discusión	39
8. Conclusiones	46
9. Bibliografía	47

RESUMEN

Con el fin de obtener mayor cantidad de oxígeno para satisfacer requerimientos metabólicos, un ser vivo puede recurrir a la optimización de ciertos parámetros estructurales pulmonares. En esta memoria se estudió la densidad de superficie alveolar, el grosor de la barrera alvéolo-capilar y el área alveolar total en aves y mamíferos voladores y no voladores como factores estructurales que se optimizan para obtener una mayor capacidad de difusión de oxígeno. Los pulmones de cuatro especies, dos voladoras (ave y mamífero), fueron analizados y comparados con dos no voladoras (ave y mamífero), mediante técnicas morfométricas; tórtola, *Zenaidura macroura* (ave voladora) y murciélago oreja de ratón, *Myotis chiloensis* (mamífero volador) v/s perdiz, *Nothoprocta perdicaria* (ave no voladora) y lauchón orejado de Darwin, *Phyllotis darwini* (mamífero no volador).

El peso corporal promedio fluctuó entre 6 ± 0.01 g en *M. chiloensis* y 398 ± 11.7 g en *N. perdicaria*. Mediante microscopía electrónica de transmisión (MET) se logró observar y describir tres componentes de la barrera aire-sangre: endotelio, membrana basal y epitelio, obteniéndose también la media armónica del grosor de la barrera aire-sangre. La más gruesa fue la de *N. perdicaria*, 0.469 ± 0.02 μm y la única distinta del resto, siendo la más delgada la de *Z. auriculata* con 0.171 ± 0.02 μm . Las dos especies voladoras tuvieron una densidad de superficie alveolar alta (310.29 ± 17.5 mm^{-1} en *Z. auriculata* y 202.03 ± 7.1 mm^{-1} en *M. chiloensis*), determinando así un gran factor de difusión anatómica (ADF). El volumen pulmonar y el área alveolar por gramo de peso corporal fueron notablemente superiores en el pulmón quiropteriano, comparado con las aves y el mamífero no volador. Estas adaptaciones estructurales culminaron en una capacidad de difusión pulmonar morfométrica de la barrera aire-sangre por gramo de peso corporal ($D_t \text{ Oxígeno}/W$) muy alta en el mamífero volador (0.00204 $\text{ml oxígeno/seg mbar gr}$) y en segundo lugar quedó la otra especie voladora (0.000928 $\text{ml oxígeno/seg mbar gr}$), confirmándose la hipótesis propuesta: las aves y los mamíferos voladores tienen mejor optimizados sus componentes estructurales pulmonares comparados con sus pares no voladores.

1. INTRODUCCION

La capacidad de difusión pulmonar es un parámetro fisiológico que permite estimar las propiedades de intercambio gaseoso del aparato respiratorio (flujo de oxígeno y dióxido de carbono), lo que depende en gran medida de la estructura del pulmón. Mediante el estudio de parámetros estructurales pulmonares, como el grosor de la barrera aire-sangre, la densidad de superficie alveolar o el área alveolar total, puede hacerse una estimación del flujo de oxígeno del aire a la sangre y con ello determinar la capacidad de difusión pulmonar a través de la ecuación:

$V_{O_2} = D_{LO_2} \cdot (\Delta P_{O_2})$, donde V_{O_2} es el flujo de oxígeno, ΔP_{O_2} es el gradiente alvéolo-capilar de presiones parciales de oxígeno y D_{LO_2} es la capacidad de difusión de oxígeno (conductancia).

Algunas especies de alto requerimiento energético, optimizan sus parámetros estructurales aumentando el intercambio gaseoso. Así, los mamíferos pequeños, los quirópteros y las aves tienen en sus sistemas respiratorios refinamientos definidos que satisfacen las altas demandas de oxígeno. Aunque el grado de optimización de estos grupos en su sistema respiratorio es similar, las estrategias de optimización son diferentes.

Los componentes estructurales encadenados que culminan con el aporte adecuado de oxígeno a los tejidos son: la capacidad oxidativa mitocondrial, la difusión periférica, el flujo convectivo de oxígeno a nivel circulatorio, la difusión pulmonar y la convección ventilatoria. Entre estos componentes el único que depende exclusivamente de parámetros intrapulmonares es la difusión pulmonar, siendo por tanto, el más adecuado como modelo de estudio de la optimización estructural del pulmón.

Es así como, en esta memoria el objetivo fue comparar el grado de optimización de los componentes respiratorios estructurales de aves y mamíferos voladores (quirópteros) y no voladores que intervienen en la difusión pulmonar.

Se esperaba encontrar un alto grado de optimización morfométrica de éstos parámetros, mayor en los animales voladores, que en sus pares no-voladores, expresado lo anterior en menor grosor de la barrera aire-sangre y una mayor densidad de superficie alveolar, ambos factores afectando directamente la capacidad de difusión de oxígeno.

Como modelo se contemplaron los mamíferos: murciélago oreja de ratón, *Myotis chiloensis* (Chiroptera: Vespertilinidae) y el lauchón orejudo de Darwin, *Phyllotis darwini* (Rodentia: Muridae) y como aves: la perdiz, *Nothoprocta perdicaria* (Tinamiformes: Tinamidae) y la tórtola, *Zenaida auriculata* (Columbiformes: Columbidae).

2. REVISION BIBLIOGRAFICA

2.1 Generalidades

Pocos procesos son tan esenciales para la vida como lo es la respiración (Maina, 2000b, 2002b). Su objetivo es suministrar oxígeno a los tejidos y eliminar dióxido de carbono (Guyton y Hall, 1996; Schmidt-Nielsen, 1997). La adquisición de oxígeno desde la atmósfera es su principal propósito, siendo la molécula más importante extraída del ambiente externo. El oxígeno es un importante factor para el metabolismo aeróbico y un recurso necesario para el crecimiento y el desarrollo.

La energía es decisiva en todos los eventos biológicos, desde el nivel molecular, bioquímico, ecológico hasta el evolutivo (Maina, 2000b) y la mayoría de los animales satisfacen sus requerimientos energéticos a través de la oxidación de los alimentos, formando dióxido de carbono y agua (Schmidt-Nielsen, 1997) siendo capaces de permanecer por semanas sin alimento, días sin agua pero sólo minutos sin oxígeno (Maina, 2000b).

Los animales acuáticos toman el oxígeno desde pequeñas cantidades de gas disueltas en el agua y los terrestres desde la abundante cantidad que existe en el aire. Muchos animales pueden obtener suficiente oxígeno a través de la superficie de su cuerpo, pero la mayoría, necesita órganos respiratorios especiales para el consumo de oxígeno. El dióxido de carbono sigue el camino opuesto, siendo liberado desde la superficie corporal o desde los órganos respiratorios. Los animales que respiran aire tienen tres principales tipos de órganos respiratorios: branquias, pulmones y tráqueas. Se distinguen dos tipos de pulmones: pulmones de difusión y pulmones de ventilación, en los primeros el intercambio de aire con el de la atmósfera ocurre únicamente por difusión. Tales pulmones se encuentran en animales relativamente pequeños, como los de caracoles pulmonados, escorpiones y algunos isópodos. Los pulmones de ventilación son típicos de los vertebrados. La renovación regular y sustancial de aire en el pulmón es necesaria para un tamaño corporal grande combinado con una alta tasa metabólica. Los sistemas respiratorios vertebrados son ventilados a través de una entrada y salida de aire (Schmidt-Nielsen, 1997).

Los componentes estructurales encadenados que culminan con el aporte adecuado de oxígeno a los tejidos son:

- Capacidad oxidativa mitocondrial: consumo de oxígeno a nivel mitocondrial.
- Difusión periférica: flujo de oxígeno desde los capilares a la mitocondria.
- Convección circulatoria: los componentes estructurales que describen el flujo de oxígeno a nivel circulatorio son el gasto cardíaco y las concentraciones de oxígeno venosa y arterial.
- Difusión pulmonar: intercambio de gas pulmonar.
- Convección ventilatoria: compuesta por la ventilación alveolar y las fracciones de oxígeno espirado e inspirado (Weibel *et al.*, 1991; Hsia, 1998).

Entre estos componentes el único que depende exclusivamente de parámetros intrapulmonares es la difusión pulmonar. Es entonces el más adecuado como modelo de estudio de la optimización estructural del pulmón y puede ser estudiado en forma aislada (Jones, 1998).

El proceso físico más importante en el movimiento de oxígeno desde el medio externo a las células es la difusión, es decir, un movimiento al azar de moléculas a través de una membrana desde un gradiente de mayor a uno de menor concentración (Guyton y Hall, 1996; Smith-Nielsen, 1997). Bajo una gradiente de presión parcial, el oxígeno difunde desde la atmósfera a través de una barrera de tejido (Fig. 1) a una tasa de $2.3 \cdot 10^{-5} \text{ cm}^2/\text{seg}$, un proceso completado en alrededor de 250 a 500 milisegundos (Maina, 2000b).



Figura 1. Barrera aire-sangre del pulmón del mono verde, *Cercopithecus aethiops*, mostrando una célula epitelial (h) separada de una endotelial (n) por una membrana basal común •, e, eritrocito. Escala, 0,3 μm (Maina, 2000b).

No obstante la diversificación morfológica de los órganos respiratorios, la adquisición de oxígeno molecular mediante difusión ha permanecido igual por al menos 2 billones de años de evolución del metabolismo aeróbico: “sólo las formas han cambiado - los medios han persistido” (Maina, 2000b, 2002b).

El diseño y la eficiencia respiratoria de los intercambiadores de gas (órganos respiratorios), esta fuertemente relacionado con las necesidades de oxígeno de un animal. Los animales voladores, por ejemplo: aves, insectos y murciélagos, los cuales tienen altas capacidades metabólicas, parecen tener los órganos respiratorios más eficientes (Maina, 2000a; Maina y King, 1984; Maina *et al.*, 1991).

2.2 Capacidad de difusión pulmonar.

Históricamente, la capacidad de difusión pulmonar es reconocida como un parámetro fisiológico que estima la función del pulmón. Sin embargo, estima las propiedades físicas del aparato de intercambio de gas pulmonar que depende tanto de la estructura del pulmón como de las condiciones funcionales, separándose la capacidad de difusión verdadera, en un componente de membrana y un componente sanguíneo.

Bohr definió la capacidad de difusión de oxígeno (D_{O_2}), como una constante que relaciona el flujo de oxígeno desde el aire a la sangre (V_{O_2}), y la diferencia entre la presión parcial de oxígeno en el alvéolo (PA_{O_2}) y la presión parcial de oxígeno en la sangre capilar pulmonar (PC_{O_2}):

$$V_{O_2} = D_{O_2} \cdot (PA_{O_2} - PC_{O_2})$$

Es entendido que D_{O_2} estima la conductancia del pulmón para el oxígeno y el pulmón es observado como un conductor. La conductancia, o su recíproco, la resistencia (Hsia, 1998), puede también ser estimada desde la geometría y las dimensiones del conductor, si las propiedades físicas de la estructura del material son conocidas (Weibel, 1970/71; Maina, 2002a).

Weibel (1970/71) propuso también que si se lograba la estimación independiente de D_{O_2} a través de un análisis morfométrico de la estructura del pulmón se obtendría una base teórica para la correlación estructura-función cuantitativa del intercambio de gas pulmonar.

En una forma muy simple, el aparato respiratorio puede ser conceptualizado como un conjunto de compartimentos que relaciona las células del tejido corporal y el ambiente: el oxígeno se mueve atravesando una secuencia de espacios de tejidos. El estado metabólico a nivel mitocondrial, donde el oxígeno molecular es utilizado para la generación de ATP, determina fuertemente su flujo (Maina, 2002a).

En otras palabras, la vía aire-hemoglobina o el espacio que una molécula de oxígeno tiene para difundir a través de la superficie de la unidad terminal de intercambio de gas al citoplasma del eritrocito (donde es bioquímicamente acarreado por los pigmentos), se divide en varios compartimentos. La barrera (tejido) aire - sangre, el plasma, y el eritrocito (Fig. 2 y 8). (Weibel, 1970/71; Maina, 2002a).

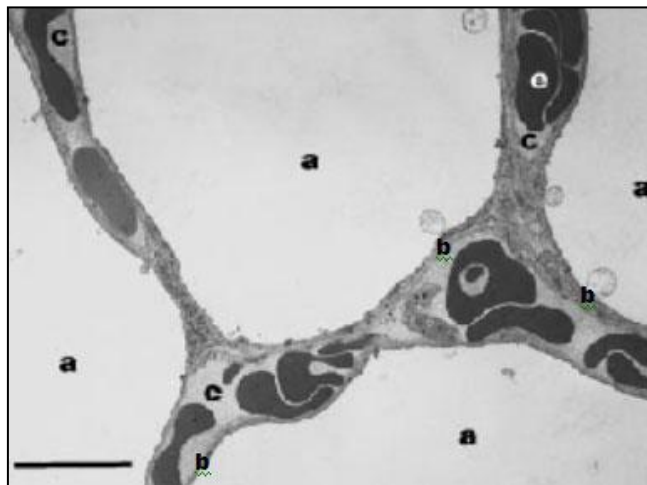


Figura 2. Unidades terminales de intercambio de gas del pulmón del mono verde, *Cercopithecus aethiops*, mostrando: (a) alveolos, (b) barrera de tejido gas-sangre, (c) plasma dentro del capilar sanguíneo, (e) eritrocito. Escala, 10 μ m (Maina, 2002b).

El oxígeno al atravesar subsecuentemente estos compartimentos se encontrará con la resistencia de cada uno de ellos: la resistencia de la barrera (R_T), del plasma (R_p) y la del eritrocito (R_E), siendo la sumatoria de todas ellas la resistencia total (R_L).

$$R_L = R_t + R_p + R_E$$

O expresado en términos de sus recíprocos:

$$1/D_{LO_2} = 1/D_{tO_2} + 1/D_{pO_2} + 1/D_{EO_2}$$

De esta manera la conductancia total (D_{LO_2}) puede descomponerse en la contribución a ella proveniente de la barrera aire-sangre (D_{tO_2}), del plasma (D_{pO_2}) y del eritrocito (D_{EO_2}) (Gehr *et al.*, 1981; Maina, 2002a; Maina y King, 1984, Maina y Nathaniel, 2001; Maina *et al.*, 1982, 1991).

La capacidad de difusión de los pulmones de especies nativas de tierras bajas no cambia en altas altitudes. Las especies nativas de tierras altas, sin embargo, tienen volúmenes mayores que los pulmones de los de tierras bajas. Esto es explicado porque la capacidad de difusión pulmonar está relacionada con el área alveolar. La diferencia se debe a un mayor crecimiento de los pulmones durante la infancia. Similares cambios ocurren en ratas jóvenes que han sido expuestas a una baja presión de oxígeno durante el crecimiento. Así, la diferencia en la capacidad pulmonar parece estar relacionada a una climatización durante el desarrollo (Schmidt-Nielsen, 1997).

Maina (2002a) describe la capacidad de difusión morfométrica ($D_{LO_2(m)}$), como un parámetro integrativo que expresa la capacidad del pulmón de transferir (conducir) oxígeno desde la superficie respiratoria a la hemoglobina, a lo largo de los componentes de la vía aire-hemoglobina y por otro lado, la capacidad de difusión fisiológica ($D_{LO_2(p)}$) que es definida como la razón entre el flujo de oxígeno (V_{O_2}) y su fuerza de empuje, por ejemplo, la gradiente de presión parcial (ΔP_{O_2}). Así:

$$D_{LO_2(p)} = V_{O_2} / \Delta P_{O_2}$$

En los pulmones mamíferos, las estimaciones de $D_{LO2(p)}$, han sido siempre encontradas más bajas que las determinadas a través de métodos morfométricos. Sin embargo, hay indicaciones de que existe una relación similar entre $D_{LO2(p)}$ y $D_{LO2(m)}$ en el pulmón aviar.

En un pulmón sano, con un consumo de oxígeno máximo (V_{O2max}), $D_{LO2(p)}$ se aproxima a $D_{LO2(m)}$, la cual es directamente proporcional a la superficie alveolar e inversamente proporcional al grosor de la barrera aire-sangre. De esta manera son los parámetros estructurales los que pueden limitar la función total, en particular el consumo máximo de oxígeno: V_{O2max} (Weibel *et al.*, 1991).

El medio respiratorio interno (sangre/ hemolinfa) y externo (aire/agua) debe ser muy próximo el uno del otro, es decir, comunicado por una pequeña barrera de tejido, y debe tener una gran área de superficie para optimizar el intercambio de gas a través de difusión pasiva (Maina, 2002b).

Los mamíferos abarcan un gran rango de masa corporal desde 2.5 g (musaraña) hasta cerca de 150 toneladas (ballena), una diferencia factorial de $6 * 10^7$, y no existe tanta variación en el grosor de la barrera aire-sangre del pulmón, comparado con las aves. Por ejemplo, en la musaraña es 0.334 μm (Gehr *et al.*, 1981) y en el pulmón de la ballena, *Balaena mysticetus*, 0.350 μm . En las aves, el picaflor de orejas violetas, *Colibrí coruscans* (7.3 g), tiene una barrera aire-sangre de 0.1 μm , mientras que en un pulmón de avestruz, de 40 kg, *Struthio camelus*, es 0.56 μm (Maina y Nathaniel, 2001). En los pulmones, las células endoteliales y epiteliales que constituyen la barrera aire-sangre están separadas por una membrana basal común (Fig. 1). Un esquema común que ocurre en el diseño de la barrera aire-sangre es el de atenuación esporádica (grosor mínimo esporádico), particularmente de la célula endotelial capilar (Fig. 3), por ejemplo, en el pulmón del ganso del lago gris, *Anser anser*, la media armónica del grosor de la barrera es 0.112 μm , en ciertas partes y en otras es de 0.05 μm . La reducción intermitente del grosor de la barrera aire-sangre mejora la capacidad de difusión del pulmón sin sacrificio de la integridad mecánica (Maina, 2002b).

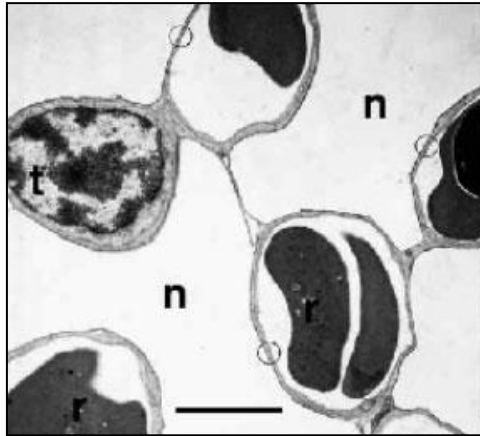


Figura 3. Vista que atraviesa una sección de los capilares aéreos (n) y capilares sanguíneos que contienen los característicos glóbulos rojos nucleados aviares (r). Una delgada barrera (O) separando aire y sangre. t, núcleo celular epitelial en el tejido de intercambio. Escala, 8 μm (Maina, 2000b).

Weibel y Knight (1964), determinaron el grosor efectivo de la barrera de difusión a través de la derivación de las características estructurales. Consideraron una pieza prismática de tejido de grosor constante, τ , y el área que atraviesa esta sección, como **aa**, que está en contacto con el aire (G), por un lado y con la sangre en el lado opuesto (S) (Fig. 4).

Asumieron un gas, por ejemplo, oxígeno, que está presente en ambos medios con una diferencia de presión constante, ΔP . Bajo condiciones de equilibrio, el flujo de gas dQ que atraviesa esta lámina de tejido en la unidad de tiempo es, acorde con la ley de Fick:

$$dQ = D \cdot \Delta P \cdot aa \cdot 1/\tau$$

donde D es el coeficiente de difusión del tejido que compone la barrera.

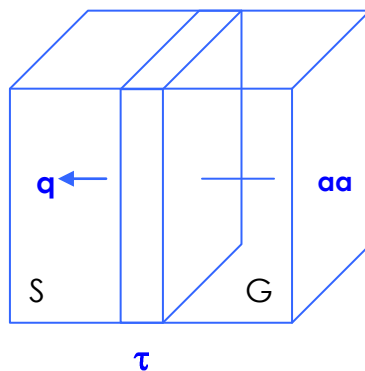


Figura 4.

El grosor de la barrera aire-sangre del pulmón (Fig. 5), no es una constante y varía entre un mínimo grosor a y un máximo b . Cada grosor $a \leq \tau \leq b$, está presente sobre un área, $aa(\tau)$, en que la sumatoria de todas las $aa(\tau)$ representan el área total de la sección atravesada (AA) de la barrera completa.

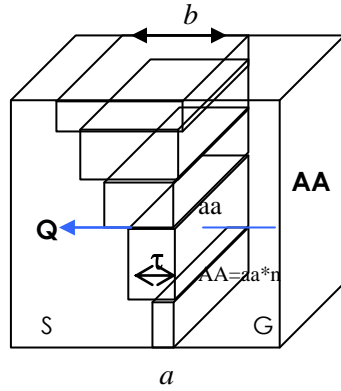


Figura 5.

El flujo completo de gas es entonces:

$$Q = \int dQ = \mathfrak{D} \cdot \Delta P \int_a^b aa(\tau) \cdot 1/\tau \cdot d\tau$$

Asumiendo que el coeficiente de difusión \mathfrak{D} y la gradiente de presión ΔP varían independiente de τ , lo que es verdadero sólo en un sentido limitado, que se discute más abajo. Al expresar:

$$aa(\tau) / AA = F(\tau)$$

como la frecuencia o probabilidad de τ , queda:

$$\begin{aligned} Q &= \mathfrak{D} \cdot \Delta P \cdot AA \cdot \int_a^b d\tau \cdot 1/\tau \cdot F(\tau) \\ &= \mathfrak{D} \cdot \Delta P \cdot AA / \tau_h \end{aligned}$$

Se observa que el grosor efectivo de la barrera es la media armónica del grosor (τ_h):

$$1/\tau_h = \int_a^b d\tau \cdot 1/\tau \cdot F(\tau)$$

Explicándolo en términos de sumatoria: cada uno de los compartimentos se extiende a lo largo del pulmón en la forma de una amplia y delgada lámina de grosor variable (τ). Llamando a la superficie de esta lámina: AA, que se subdivide en un gran número (n) de pequeñas unidades de idénticas secciones $aa = AA/n$ en que cada unidad de grosor τ es uniforme. El flujo de oxígeno atraviesa cada una de estas unidades, por lo tanto V_{O_2} se define entonces como:

$$V_{O_2} = D \cdot \Delta P_{O_2} \cdot AA \cdot 1/\tau$$

Donde ΔP_{O_2} es el gradiente de presiones parciales que atraviesan la lámina, y D es el coeficiente de difusión.

El flujo total es evidentemente la sumatoria de los flujos que atraviesan las unidades:

$$V_{O_2} = D \cdot \Delta P_{O_2} \cdot \sum s \cdot 1/\tau$$

Si aa es constante y $AA = n \cdot aa$

$$V_{O_2} = D \cdot \Delta P_{O_2} \cdot AA \cdot [1/n \sum 1/\tau]$$

A partir de lo anterior, se observa que la conductancia (o capacidad de difusión) de la lámina D es:

$$\frac{V_{O_2}}{\Delta P_{O_2}} = D = K \cdot AA \cdot [1/n \sum 1/\tau]$$

Siendo K el coeficiente de permeación de Krogh.

Los parámetros estructurales que caracterizan la conductividad de la lámina, por consiguiente son: el área de superficie total (AA), y la media armónica del grosor de la barrera (τ_{ht}) que esta dada por:

$$1 / \tau_{ht} = 1/n \sum 1/\tau \text{ (Weibel, 1970/71).}$$

El coeficiente de permeación de Krogh (K) es el producto de la solubilidad del gas (α) y el coeficiente de difusión (D) (Maina, 2002a), que surge del estudio de los gases en fisiología. El coeficiente de difusión sólo, no puede ser utilizado en este caso, puesto que requiere el conocimiento de la gradiente de concentración en ese tejido. La concentración en el tejido es difícil de determinar directamente y no puede ser calculado a menos que se conozca la solubilidad para el gas en particular. Esta constante (K) impide este problema, porque relaciona la tasa de difusión directamente con la presión parcial del gas.

El coeficiente de permeación o constante de difusión (K) se define como el número de cm^3 de gas que difunden en un minuto a través de un área de 1 cm^2 cuando el gradiente de presión es 1 atmósfera por centímetro:

$$\frac{\text{cm}^3}{\text{min} \cdot \text{cm}^2 \cdot \text{atm} \cdot \text{cm}^{-1}} = \text{cm}^2 \text{ min}^{-1} \text{ atm}^{-1}$$

Este coeficiente ha sido determinado para un pequeño número de tejidos animales (Smith-Nielsen, 1997) por ejemplo, el coeficiente de permeación de Krogh de la barrera de tejido pulmonar para el oxígeno (K_{tO_2}) es: $4.1 \cdot 10^{-8} \text{ cm}^2 \text{ seg}^{-1} \text{ Pa}^{-1}$ y a través del plasma, varía desde un mínimo: $4.0 \cdot 10^{-8} \text{ cm}^2 \text{ seg}^{-1} \text{ Pa}^{-1}$ y un máximo valor: $5.4 \cdot 10^{-8} \text{ cm}^2 \text{ seg}^{-1} \text{ Pa}^{-1}$ (Maina, 2002a). (1 milibar = $9.87 \cdot 10^{-4} \text{ atm} = 0.75 \text{ mmHg} = 10^2 \text{ Pascal}$ y 1 min = 60 seg).

Entonces, aplicando lo descrito anteriormente, la capacidad de difusión morfométrica de la barrera aire - sangre (D_{tO_2}) se estima desde su respectiva área de superficie (AA), la media armónica del grosor (τ_{ht}) y el coeficiente de permeación de Krogh de la barrera de tejido para el oxígeno (K_{tO_2}):

$$D_{tO_2} = AA \cdot K_{tO_2} / \tau_{ht}$$

Del mismo modo la capacidad de difusión morfométrica del plasma es:

$$D_{PO_2} = S_P \cdot K_{PO_2} / \tau_{hp}$$

donde S_P es el área del plasma, estimado como el promedio entre el área del endotelio capilar y del eritrocito ($(S_C+S_E)/2$), K_{PO_2} es el coeficiente de permeación de Krogh del plasma para el oxígeno y τ_{hp} es el promedio armónico del grosor del plasma.

La conductancia del eritrocito se puede expresar como

$$D_{EO_2} = \theta_{O_2} \cdot V_C,$$

donde θ_{O_2} es el coeficiente de aporte de oxígeno a la sangre ($\approx 2.13\text{ml/sPa}$) y V_C es el volumen capilar (Hsia, 1998).

Algunos investigadores restringen el estudio sólo a la membrana y el plasma, sin incluir el eritrocito, o reportan sólo la capacidad de difusión de la barrera aire-sangre (D_{tO_2}). También usan la razón entre la superficie de la membrana y el grosor de la barrera como un factor de difusión anatómica ($ADF = AA/\tau_{ht}$), mientras que otros estudian todos los componentes: D_{LO_2} , D_{tO_2} , D_{PO_2} y D_{EO_2} (Weibel, 1970/71; Gehr *et al.*, 1981; Maina, 2002a; Maina y King, 1984, Maina *et al.*, 1982, 1991).

2.3 El vuelo



El vuelo es uno de los sistemas de locomoción que implican una mayor demanda energética. Como ejemplo, las aves y los quirópteros aumentan su consumo de oxígeno en 10 a 20 veces al pasar desde el reposo al vuelo. Al comparar las capacidades aeróbicas masa específicas en vuelo batido de aves y quirópteros, éstas resultan semejantes, pero son entre

2.5 y 3 veces mayores que las de mamíferos no-voladores del mismo tamaño.

Para satisfacer esta gran demanda de energía, es necesaria la confluencia y sinergia de multiplicidad de factores. Entre ellos:

- i) adecuado desarrollo de los músculos del vuelo,
- ii) altas frecuencias cardíacas y de bateo de las alas,
- iii) gran gasto cardíaco,
- iv) corto tiempo de circulación de la sangre,
- v) alta capacidad de oxígeno en la sangre,
- vi) alta superficie capilar pulmonar y
- vii) características estructurales pulmonares altamente optimizadas (Maina, 2000a), como:
 - viii) un gran volumen pulmonar,
 - ix) área de superficie respiratoria amplia y
 - x) un pequeño grosor de barrera aire-sangre.

Desde la perspectiva del diseño, es relevante la comparación entre mamíferos y aves voladoras con mamíferos no voladores, para establecer la existencia de convergencia funcional y estructural del sistema respiratorio para satisfacer las demandas energéticas (Canals *et al.*, 2004).

2.4 Aparato respiratorio de las aves.

Las aves tienen un sistema respiratorio estructuralmente muy especializado, constituido por un pequeño pulmón compacto y poco distensible, conectado a sacos aéreos de gran capacidad. El flujo de aire es unidireccional y el intercambio gaseoso ocurre a través de un mecanismo de flujo ortogonal de la corriente entre los parabronquios y los capilares (capilares y parabronquios en ángulo recto) y un mecanismo de contracorriente entre los capilares aéreos y sanguíneos (Fig. 6-7) (Maina, 2000a,b, 2002a,b).

El volumen del aparato respiratorio constituye alrededor del 20% del volumen corporal, llegando en algunas especies a un 34%, siendo cerca de tres veces mayor que el de un mamífero (Smith-Nielsen, 1997). Mientras que el volumen pulmonar es de sólo un 2.5 a 3% del volumen corporal y un 11-20% del volumen del aparato respiratorio. Sin embargo, presentan una gran superficie respiratoria por unidad de volumen pulmonar, secundaria a una intensa interdigitación entre los capilares aéreos y sanguíneos (Fig. 6-7). De ésta manera, la razón entre el volumen de sangre capilar y el área de superficie respiratoria es cercana a la unidad: esto indica una excelente exposición de la sangre capilar al aire, permitiendo un intercambio de gas eficiente (Maina, 2002a).

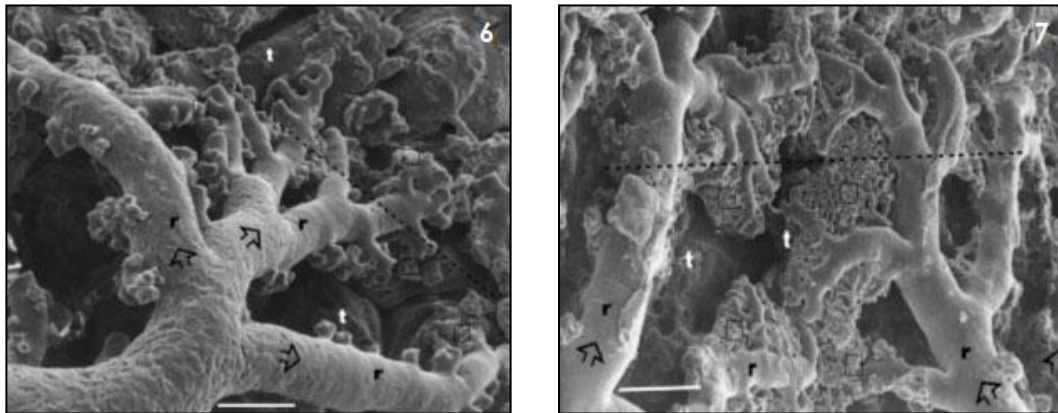


Fig. 6-7. Pulmón de la gallina doméstica, *Gallus gallus* variedad *domesticus*, se ve el contracorrienteo entre el flujo de sangre (flechas) y el flujo de aire en el lumen parabronquial (línea punteada): sangre venosa en las arterias intraprabronquiales (r) flujos en una dirección perpendicular en relación al del aire parabronquial.

También se ve el sistema de arterialización multicapilar, p. e., la disposición secuencial de los capilares sanguíneos (cuadrados) a lo largo del parabronquio. t, atrio que proviene del lumen parabronquial. **Fig. 6:**

escala 25 μm ; **Fig. 7:** escala, 50 μm (Maina, 2002a).

El diámetro de los capilares aéreos (Fig. 8) varía desde aproximadamente 4 μm , en los pulmones de aves más pequeñas, hasta 20 μm en el avestruz, *Struthio camelus* (Maina y Nathaniel, 2001); comparado con el diámetro del alvéolo más pequeño conocido (30 μm), encontrado en la musaraña (*Suncus ethruscus*).

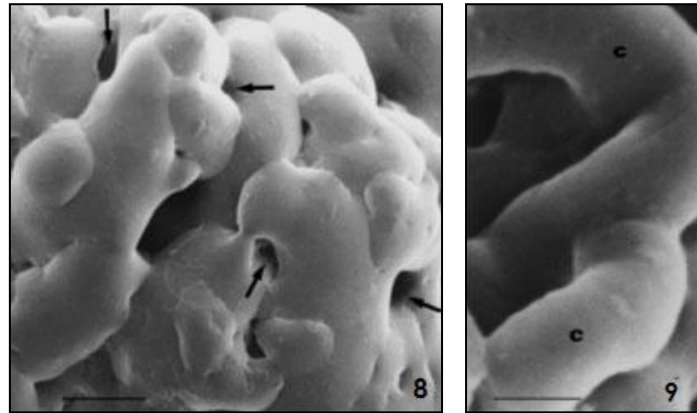


Figura 8-9. Capilares aéreos de la gallina doméstica, *Gallus gallus* variedad domesticus, ellos están estrechamente interdigitados con los capilares sanguíneos (flechas). Escala, 10 μm (Maina, 2002b).

La densidad de superficie de la barrera aire-sangre en aves, varía desde 82 mm^2/mm^3 en el Emu, *Dromaius novaehollandiae*, hasta 389 mm^2/mm^3 en el picaflor, *Colibrí coruscans*. En el pulmón mamífero, los valores son aproximadamente 1/10 de los de las aves (Gehr *et al.*, 1981). La barrera aire-sangre de las aves es del orden de 0.1 μm , comparada con 0.5 μm en los mamíferos.

En las aves se observa una muy alta tolerancia a la hipoxia en especies de baja y alta altitud, lo que radica fundamentalmente en la estructura de sus pulmones, que le permiten obtener mayor cantidad de oxígeno a presiones atmosféricas bajas (Novoa *et al.*, 2003).

El aire oxigenado se mueve a través de los pulmones durante la inhalación y la exhalación, ocurriendo intercambio durante ambas fases. Con una barrera de difusión aire-sangre menor que la de otros grupos, un área de intercambio gaseoso muy grande en proporción al volumen de los pulmones y la forma particular en que ocurre el intercambio (contracorriente), les confiere la mayor eficiencia en la obtención de oxígeno del medio en comparación con el resto de los vertebrados terrestres de respiración aérea (Smith-Nielsen, 1997; Maina, 2000a,b; Novoa *et al.*, 2003).

Su respuesta a la hipoxia varía desde la total insensibilidad a la disminución de la presión de oxígeno, hasta una evidente disminución del metabolismo, pero en alturas simuladas extremadamente altas. Así, es posible que la presión de oxígeno arterial de las aves, sea superior a la del resto de los vertebrados terrestres a una misma altura e iguales presiones de oxígeno inspiradas. Por ejemplo, en hipoxia moderada, la presión parcial de oxígeno arterial de gansos y hombres, es similar; sin embargo, en hipoxia pronunciada, la presión de oxígeno arterial de las aves es más alta que en el hombre, llegando incluso a valores similares a los de aire inspirado. Esto confirma que las aves poseen mecanismos muy eficientes de extracción de oxígeno del medio, superiores a los de mamíferos en hipoxia aguda (Novoa *et al.*, 2003).

Observaciones hechas durante años, muestran que los pulmones aviares tienen notables reservas funcionales. Por ejemplo, la exposición al frío no resulta en un distres respiratorio perceptible en un pichón de paloma, *Columba livia*. La extracción de aproximadamente un 70% de los sacos aéreos, no interfiere significativamente con la eficiencia del intercambio de gas. Tampoco se ve afectada mayormente la ventilación, ni la transferencia de gas pulmonar en aves que han sido sometidas experimentalmente a ejercicio en un ambiente hipóxico (7% oxígeno) (Maina, 2000a, 2002b).

2.5 Aparato respiratorio de los quirópteros.

Los quirópteros tienen un pulmón similar al resto de los mamíferos y, por tanto, su adecuación altamente refinada a las demandas energéticas se desarrolla dentro de este esquema de pulmón mamífero. Los factores más importantes que contribuyen a la especialización a las altas demandas en este grupo son:

- i) aumento del tamaño del corazón y del gasto cardíaco (Jurgens *et al.*, 1981),
- ii) altos hematocritos, elevadas concentración de hemoglobina y capacidad de transporte de oxígeno en la sangre,
- iii) alta optimización de los parámetros estructurales pulmonares (volumen pulmonar, área de superficie alveolar y grosor de barrera alvéolo- capilar)

(Jurgens *et al.*, 1981; Maina, 1998, 2000a,b; Maina y King, 1984; Maina *et al.*, 1982, 1991) y

iv) un adecuado flujo capilar a los músculos (Thomas, 1987).

Como ejemplos de estos refinamientos, el murciélago de nariz lanceolada, *Phyllostomus hastatus*, es capaz de llegar a una capacidad de extracción de oxígeno durante el vuelo del 20%, similar a las aves (20.8%). El murciélago pescador, *Noctilio albiventris*, en bajas temperaturas es capaz de aumentar este valor desde un 35% a un 40% (Maina, 1998; 2000a).

El hematocrito del murciélago coludo, *Tadarida brasiliensis* (13g), puede llegar a valores extremos de entre un 68 y 75%, uno de los valores más altos registrados entre los vertebrados, con recuentos de glóbulos rojos de alrededor de $26 \cdot 10^6$ GR/ μ L. A pesar de que hematocritos elevados aumentan las demandas energéticas debido a la alta viscosidad de la sangre, son capaces de mantener altos consumos de oxígeno (Thomas, 1987).

El área de superficie respiratoria por gramo de peso, es alta $138 \text{ cm}^2/\text{g}$ en el murciélago frugívoro chaparrero, *Epomophorus wahlbergi* (Maina *et al.*, 1982), comparado con $90 \text{ cm}^2/\text{g}$ en el picaflor y su barrera alvéolo-capilar es muy fina (Fig. 9), por ejemplo, $0.12 \mu\text{m}$ en el murciélago de nariz lanceolada, *P. hastatus*, el mínimo valor registrado en mamíferos (Maina 2000a; Maina *et al.*, 1991).

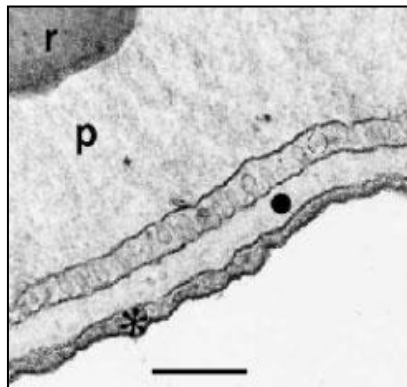


Figura 8. Barrera alvéolo-capilar del pulmón de murciélago frugívoro *Epomophorus wahlbergi*: * , célula epitelial; ● , membrana basal; ○ , célula endotelial; p , plasma sanguíneo; r , glóbulos rojos. Escala, $0.5 \mu\text{m}$ (Maina, 2000b).

Así los mamíferos pequeños, los quirópteros y las aves tendrían en sus sistemas respiratorios, refinamientos definidos para satisfacer las altas demandas de oxígeno y a pesar de las diferencias existentes entre ellos, el grado de optimización de su sistema respiratorio es similar (Maina, 1998a, 2000a, 2002b).

Como apoyo a la existencia de optimización del sistema respiratorio en los organismos que tienen un alto requerimiento metabólico, la media armónica de la barrera aire-sangre (τ_{ht}), se encuentra altamente optimizada en los animales pequeños, especialmente en los voladores (quirópteros y aves): 0.23 μm en la musaraña, *Suncus ethruscus* (2.2g), 0.1 μm en el picaflor, *Colibri coruscans* (7g), y 0.21 μm en el vespertiliónido, *Pipistrellus pipistrellus*, (5g). Como comparación, estos valores son 0.35, 0.56 y 0.3 μm en la ballena, el avestruz, *Struthio camelus* y el zorro volante, *Pteropus sp.* respectivamente (Maina 2000b, 2002b).

Sin embargo, sus estrategias de optimización son diferentes. En las aves se integran en la maquinaria respiratoria un gran número de factores y procesos pulmonares y extrapulmonares, especialmente estructurales, algunos de ellos operando a niveles no necesariamente óptimos, mientras que en los quirópteros el mismo proceso de optimización final, se logra a través de la optimización de unos pocos factores operando prácticamente a valores máximos. En los quirópteros estos factores son: los parámetros hematológicos, (hematocrito, concentración de hemoglobina y recuento de eritrocitos) y los parámetros morfométricos pulmonares (como la superficie respiratoria y la barrera aire-sangre), ambos altamente refinados. En las aves no es necesario mejorar ciertos parámetros, tales como la frecuencia respiratoria (en el cisne, se ha visto una frecuencia de 3 veces por minuto), el volumen del parénquima pulmonar (es cerca de un 45%, comparado con un 90 % en los mamíferos) (Maina, 2000a), el hematocrito ni la concentración de hemoglobina (se han reportado valores iguales o más bajos que los de mamíferos no voladores y generalmente más bajos que los de quirópteros) (Maina, 1998; Vitali y Richardson, 1998).

2.6 Características biológicas de las especies en estudio.

Lauchón orejudo de Darwin (*Phyllotis darwini*):

Roedor robusto con cola larga, con ojos y pabellones auriculares grandes (más de 20 mm). Molares bajos. El pelaje es largo y sedoso con un claro dominio de los pigmentos de color café. El dorso es de tonalidad bruna con importancia variable de las eumelaninas negras, según edad y subespecie. En general,



www.bio.puc.cl

los juveniles son grisáceos y los adultos café-ocres. El pecho y abdomen son muy claros, amarillentos u ocráceos.

En el matorral esclerófilo de Santiago los adultos pesan $61,5 \pm 3,1$ g. En Concepción su peso promedio disminuye en invierno y se incrementa en agosto, para estabilizarse en los meses de primavera. Su tracto intestinal está adaptado para una gran variedad de alimentos. Su segmento cólico-cecal aumenta de volumen contando, al mismo tiempo, con flexuras más desarrolladas en las formas, ajustadas a un régimen abundante en celulosa.

Existen unas ocho subespecies, cuatro de ellas en Chile: *Phyllotis darwini rupestris*, *Phyllotis darwini darwini*, *Phyllotis darwini boedeckeri* y *Phyllotis darwini fulvescens*. *P. d. rupestris*, que se distribuyen en el sur de Perú, suroeste de Bolivia, oeste de Argentina; en Chile entre la I Región y las provincias de El Loa y Antofagasta (II Región); *P. d. darwini*, desde la Provincia de Choapa (IV Región) hasta la Región Metropolitana. *P. d. boedeckeri* ha sido capturado en las provincias de Cauquenes (VII Región) y Ñuble (VIII Región); *P. d. fulvescens* en la provincia de Malleco (IX Región) (Mann, 1978a).

Por su extendida distribución, ocupa una gran variedad de hábitats. Con relación a su etología, es de hábitos nocturnos en Fray Jorge y Concepción, con actividad nocturna a crepuscular (81,9 % de su actividad) en Santiago. De gran actividad y extenso radio de acción. Es un animal de gran vivacidad y velocidad de reacción. Busca la protección de piedras y rocas. Está adaptado para correr y trepar. De la asociación de micromamíferos del

matorral, esta especie manifiesta un mayor comportamiento de agregación. Posee estrategias termorreguladoras conductuales, condicionadas por su pequeño tamaño (alto gasto de energía / peso-específico), hábitat climáticamente variable, condición de especie no migratoria, buena oferta alimentaria que permite la coexistencia intraespecífica. Estas estrategias conductuales le impulsan a agruparse y construir nidos en condiciones de baja temperatura. Por el contrario, no se agrega ni ocupa nidos a temperaturas altas. Construye un nido esférico de fibras vegetales en una rendija rocosa, que le sirve además de refugio para los adultos. Suele ocupar galerías abandonadas de cururo, *Spalacopus cyanus*, y degu, *Octodon degus*.

El período reproductivo se presenta entre agosto y febrero en Fray Jorge y entre septiembre y marzo en Concepción. El tamaño de camada fluctúa entre cuatro y ocho crías. En el matorral esclerófilo se establece una densidad promedio de 20,7 ind/há, donde es el micromamífero más abundante. Es una especie esencialmente herbívora, pero en primavera consume una pequeña porción de insectos, la que incrementa en verano. Fuertemente depredado, aparecen sus restos en forma muy frecuente en regurgitados de aves rapaces nocturnas (lechuza común, *Tyto alba* y pequén, *Athene cunicularia*) y en fecas de zorros (*Pseudolapex spp*). También es consumido por el quique (*Galictis cuja*). Es parasitado por el oxiurido *Syphacia phyllotios*. Su éxito en hábitat xéricos pareciera explicarse, no sólo por adaptaciones etológicas y ecológicas, sino que también por especializaciones fisiológicas eficientes en la conservación de agua corporal (evaporación pulmocutánea: 2,34 mg H₂O/g·h). Posee una capacidad de concentración renal que implica un alto grado de especialización fisiológica de la vía renal (concentración urinaria mínima 850 mOsm/kg). Su estado de conservación es sin problemas (Muñoz-Pedrerros, 2000).

Murciélago oreja de ratón (*Myotis chiloensis*):

Chile posee dos subespecies: *M. ch. atacamensis*, actualmente reconocida como especie plena y *M. ch. chiloensis*.

Entre las características craneanas cobran especial importancia diagnóstica los 38 dientes, cuyo número es el máximo que aparece en los murciélagos.

Otras características son:

Longitud total	:	94-97 mm
Cola	:	42-44 mm
Antebrazo	:	36-40 mm
Longitud total del cráneo	:	14,8-16 mm
Longitud basal del cráneo	:	13,7-15 mm
Ancho cigomático	:	9,2-10,1 mm



Género Myotis. www.christian.kerihuel.free.fr

En el sedoso pelaje de este pequeño murciélago chileno, predominan pigmentos brunos y ocre, del grupo de las feomelaninas. El color de los especímenes varía entre límites muy amplios de acuerdo con las condiciones ambientales de su área de vida. Su cola larga se encuentra incluida totalmente en el uropatagio.

Myotis chiloensis se distribuye a lo largo de todo Chile continental, desde la frontera con el Perú (Mann, 1978b), hasta el estrecho de Magallanes. Endémico de nuestro país, *M. ch. atacamensis* se distribuye desde el sur del Perú y norte de Chile, hasta la IV Región. *M. ch. chiloensis* desde la IV hasta la XII Región.

Se encuentra asociado a vegetación cercana a lagunas o esteros, en zonas áridas y semiáridas, en oasis. En el sur, en matorrales, sabanas y bosques húmedos, preferentemente en zonas costeras. Durante el día se refugia en las fisuras de la corteza de los árboles, techos de construcciones y cuevas rocosas en la zona costera del área septentrional de su distribución.

Debido a su reducido tamaño corporal y una tasa metabólica más baja que la línea de la endotermia caería en sopor diariamente. Por su baja carga alar (superficies alares cortas y anchas) este murciélago tiene un vuelo lento y de alta maniobrabilidad. Esto facilita la captura de sus presas en vuelo.

Junto al murciélago de Schnabel, *Amorphochilus schnablii*, *Myotis chiloensis* es el mamífero insectívoro más pequeño que habita en Chile (< 8g), sería uno de los murciélagos más abundantes del país y el quiróptero más austral registrado. La dieta es exclusivamente insectívora, depredando en el sur de Chile preferentemente sobre dípteros del grupo Nematocera. Ponen una sola cría (característica propia del género).

Su actividad diaria se traduce en un período de alimentación y vuelo de tres horas, y otro de permanencia en su refugio de aproximadamente 21 horas (Bozinovic, 1985).

Sus agregaciones muy numerosas resultan en una acción ecológica trascendente sobre los artrópodos de los cuales se alimenta. Sin embargo, esta aseveración especulativa no se ha demostrado empíricamente. *M. ch. chiloensis* es clasificada como de Menor Riesgo casi amenazado, es decir se aproxima a ser Vulnerable. *M. ch. atacamensis* es clasificada como Vulnerable (Gantz y Martínez, 2000).

Perdiz (*Notoprocta perdicaria*):

Ave de tamaño mediano (30 cm de largo, 410 g), corpulenta, de color café grisáceo, con alas cortas y casi sin cola. La perdiz (su nombre común), prefiere caminar a volar, pasa gran parte del tiempo entre los matorrales y pastizales. Vuela sólo cuando se siente amenazada, lo hace a distancias cortas y a baja altura, mientras lanza gritos fuertes y repetidos.

Se alimenta de semillas, frutos secos e insectos. Se reproduce en primavera, construyendo un nido en el suelo, bajo arbustos espesos en los que pone ocho a diez huevos de



www.avesdechile.cl

color café oscuro brillante. El macho los incuba. Los polluelos son autófalos, a poco de nacer ya pueden salir del nido, seguir a los padres y alimentarse solos. Su distribución va desde el río Huasco a Llanquihue, su estado de conservación es sin problemas. Esta ave es endémica de Chile (Hoffmann y Lazo, 2002).

Tórtola (*Zenaida auriculata*):

Paloma de tamaño mediano (26 cm de largo, 150g), de color gris con manchas negras; frecuente en jardines y calles arboladas. La tórtola (su nombre común), es muy abundante en Chile central, desde la costa hasta la cordillera. Forma bandadas de hasta 200 pájaros, que caminan buscando semillas.

Al comenzar la primavera se aparean y se reproducen hasta mediados de verano. Anidan en arbustos y árboles bajos; construyen un nido plano de ramas desordenadas y ponen uno o dos huevos, los que abandonan a la menor señal de intervención humana. Ponen hasta tres veces en la temporada. Es un ave apetecida por los cazadores, pero vuela muy rápido por lo que es difícil de cazar. Su distribución es desde Arica a Tierra del Fuego. Su estado de conservación es sin problemas (Hoffmann y Lazo, 2002).



www.avesdechile.cl

3. HIPOTESIS

Las aves y mamíferos voladores tienen un alto grado de optimización en sus parámetros estructurales, mayor que en sus pares no voladores. Esto se expresaría en un menor grosor de barrera alvéolo-capilar y una mayor densidad de superficie alveolar.

4. OBJETIVOS

4.1 OBJETIVO GENERAL

Describir y comparar los componentes estructurales de la barrera alveolo-capilar y superficie alveolar, en aves y mamíferos, voladores y no voladores.

4.2 OBJETIVOS ESPECIFICOS

- Reconocer los componentes de la barrera alvéolo-capilar y la superficie alveolar.
- Medir el grosor de la barrera alveolo-capilar y la superficie alveolar.
- Comparar los componentes estructurales de la barrera alveolo-capilar y superficie alveolar de aves y mamíferos, voladores y no voladores y estimar el grado de optimización.

5. MATERIAL Y METODOS

5.1 Modelos animales:

Se trabajó con las especies de mamíferos:

- a) Lauchón orejudo de Darwin, *Phyllotis darwini* (no volador)
- b) Murciélago oreja de ratón, *Myotis chiloensis* (volador)

Y las especies de aves:

- a) Perdiz, *Nothoprocta perdicaria* (no voladora)
- b) Tórtola, *Zenaida auriculata* (voladora)

5.2 Diseño experimental:

Se capturó en la misma época 3 animales adultos de las especies mencionadas anteriormente, número suficiente para estabilizar la varianza de las medidas morfométricas y se encuentra dentro del rango estimado por otros autores (Maina, 2002). Se pesaron y fueron sacrificados mediante una inyección intraperitoneal de sobredosis de anestésico. La tráquea cervical se canuló y se hizo una incisión caudal al xifoesternón, se puncionó cuidadosamente el diafragma a cada lado de la línea media, produciendo un neumotórax y por ende un colapso pulmonar. Los pulmones fueron fijados *in situ* mediante una perfusión intratraqueal por gravedad, con glutaraldehído al 2.3%, en buffer fosfato pH 7.4 (Maina, 2002a). Cuando la solución fijadora rebasó el nivel de la tráquea, se ligó craneal a la cánula, e inmediatamente después los pulmones fueron removidos y sumergidos en fijador (glutaraldehído 2.3%) a 4° C, por un mínimo de dos horas.

Para el estudio de microscopía electrónica de transmisión (MET), se realizaron cortes tanto del pulmón derecho como del izquierdo, de cada lóbulo, obteniéndose pequeñas piezas de 1 a 2 mm de grosor (en promedio 4 piezas por ejemplar), las que fueron lavadas por un mínimo de dos horas en una solución buffer a 4°C, para posteriormente ser postfijados en tetróxido de osmio al 1%, por 1 hora a 4°C. Luego el tejido fue deshidratado

en alcohol de graduación creciente (comenzando al 30%), previo a la infiltración y embebimiento en epon, construyendo cubos de 2 a 3 mm³, se obtuvieron cortes semifinos de chequeo de 1µm, teñidos con azul de toluidina al 1% y luego cortes finos de 60-90 nm de grosor, montados en grillas de 200 Mesh, contrastados con citrato de plomo y examinados microscópicamente.

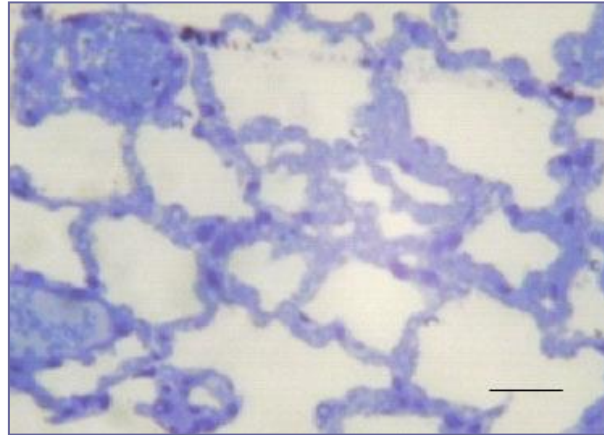


Figura 9. Corte semifino de *Phyllotis darwini*. Aumento 10X.

Se fotografiaron los cortes semifinos a través de microscopio óptico en aumentos de 10X y 40X (Fig. 9) y los cortes finos a través de MET a distintas magnificaciones de análisis desde 8000 a 20000X (Fig. 10). Posteriormente, las medidas estructurales se obtuvieron según la metodología de conteo de puntos o líneas sobre las imágenes estandarizadas (Maina, 2002), mediante un software morfométrico (Scion Image™).

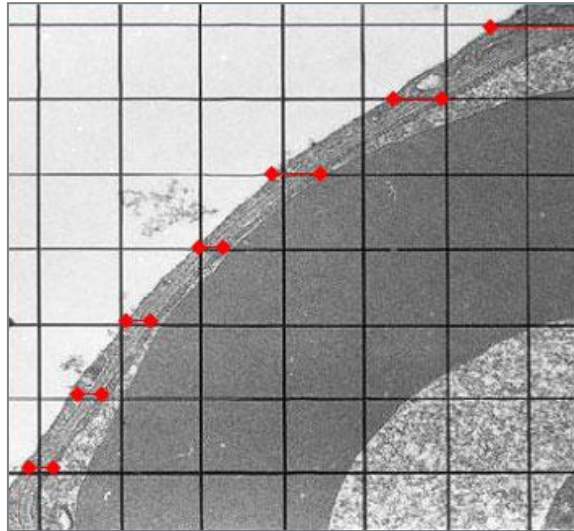


Figura 10. Fotografía MET de barrera alvéolo-capilar de *Phyllotis darwini* a una magnificación de 12000X.

Los parámetros estructurales medidos fueron la densidad de superficie alveolar (dsa), donde se utilizó el cociente perímetro/área ($\text{mm}/\text{mm}^2 = \text{mm}^{-1}$) que es un buen estimador de área/volumen ($\text{mm}^2/\text{mm}^3 = \text{mm}^{-1}$) y la media armónica del grosor de la barrera aire-sangre, que se designó como τ_{ht} , a través de la fórmula:

$1 / \tau_{ht} = 1/n \sum 1/\tau$ (Weibel y Knight, 1964; Weibel, 1970/71), siendo $\tau = \blacklozenge$, las medidas de las líneas horizontales de la grilla superpuesta, que interceptan a la membrana.

A través de los diseños estereológicos se estimó el área alveolar total ($AA = dsa * Vp$) a partir de la densidad y el volumen pulmonar (Vp) (Schmidt-Nielsen, 1984), siendo este último obtenido a través de las siguientes ecuaciones alométricas, siendo W , el peso corporal del individuo,

para aves: $Vp=0.02 * W^{1.0587}$, $r= 0.9970$ (Maina y King, 1984; Maina et al., 1991) para quirópteros: $Vp=0.16 * W^{0.7731}$, $r=0.8793$ (Maina et al., 1991) y para mamíferos no voladores: $Vp=0.03 * W^{1.0724}$, $r=0.9975$. (Gehr *et al.*, 1981)

También se calculó un factor de difusión anatómica $ADF = dsa/\tau_{ht}$ por considerarlos estimadores apropiados del grado de optimización de la difusión pulmonar.

El objetivo del estudio era determinar la capacidad de difusión morfométrica de la barrera aire-sangre para el oxígeno, D_{tO_2} , y así estimar el grado de optimización estructural del pulmón de cada especie, esto se logró mediante la ecuación de Weibel (1970/1971):

$D_{tO_2} = AA * K_{tO_2} / \tau_{ht}$, siendo K_{tO_2} el coeficiente de permeación de Krogh de la barrera de tejido para el oxígeno ($4.1 * 10^{-8} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1} \text{ Pa}^{-1}$) y AA el área alveolar.

Luego se compararon con un Análisis de Varianza para medidas repetidas y se vio el efecto del vuelo y del taxa (ave o mamífero) sobre los parámetros estructurales.

Para el modelo de Análisis de Varianza las variables respuestas fueron separadamente el grosor de la barrera (τ_{ht}) y la densidad de superficie alveolar (dsa) y las fuentes de variación serán el taxa (ave o mamífero: T) y la condición de vuelo (Volador o no volador: V):

$$\tau_{ht} \text{ (o dsa)}_{ijk} = \mu + T_i + V_j + T_x V_{ij} + \varepsilon_k.$$

Las posibles diferencias entre las dos especies de mamíferos y las dos especies de aves reflejaron diferencias taxonómicas en la estructura del sistema respiratorio. En cambio, las diferencias entre mamífero y ave no voladora versus mamífero y ave voladora, reflejaron el efecto del vuelo sobre los parámetros morfométricos.

6. RESULTADOS

En la Figura 6.1 se observa un corte de pulmón de tórtola, *Z. auriculata*, donde se ven los capilares aéreos y sanguíneos (conteniendo los eritrocitos nucleados), la delgada barrera aire-sangre que posee, y el tejido que no participa en el intercambio (uniones entre capilares sanguíneos o capilares aéreos adyacentes). En las cuatro especies podemos apreciar los tres componentes principales de la barrera aire-sangre: epitelio respiratorio (*), membrana basal (●) y endotelio capilar (○). Figuras 6.2, 6.3 y 6.4.



Fig. 6.1. Fotografía en Microscopía Electrónica de Transmisión (MET) del tejido de intercambio gaseoso de *Zenaida auriculata*. 3000X.

A : Capilares aéreos

B : Capilares sanguíneos

C : Eritrocitos

D : Barrera aire-sangre

E : Tejido no involucrado en el intercambio.

Escala, 0,5 μm

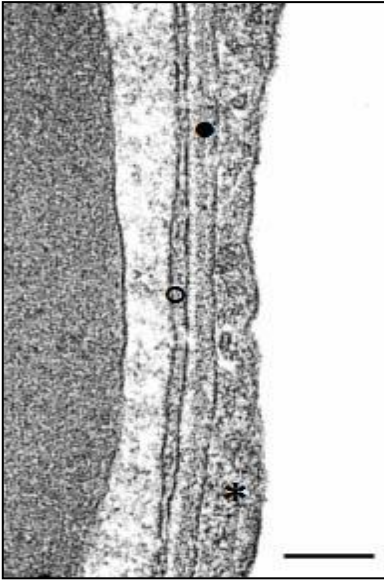


Fig. 6.2. Barrera aire-sangre del pulmón del lanchón orejado de Darwin, *Phyllotis darwini*. * : Epitelio, ○ : Membrana basal, ● : Endotelio. 20000X. Escala, 0.23 μm

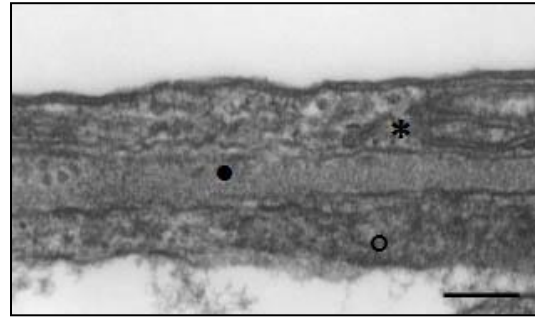


Fig. 6.3. Barrera aire-sangre del pulmón de la perdiz, *Nothoprocta perdicaria*. * : Epitelio, ○ : Membrana basal, ● : Endotelio. 50000X. Escala, 0.25 μm

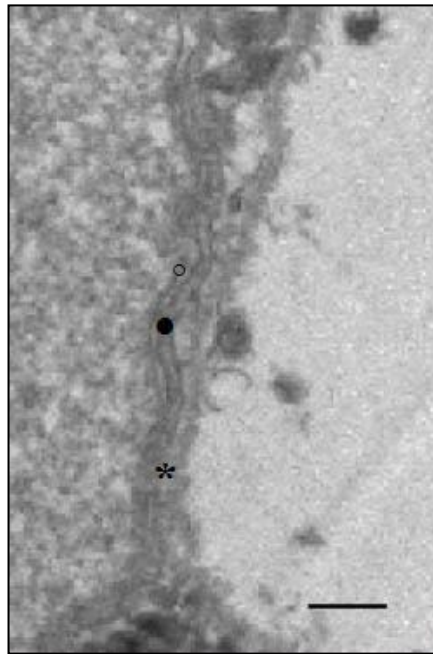
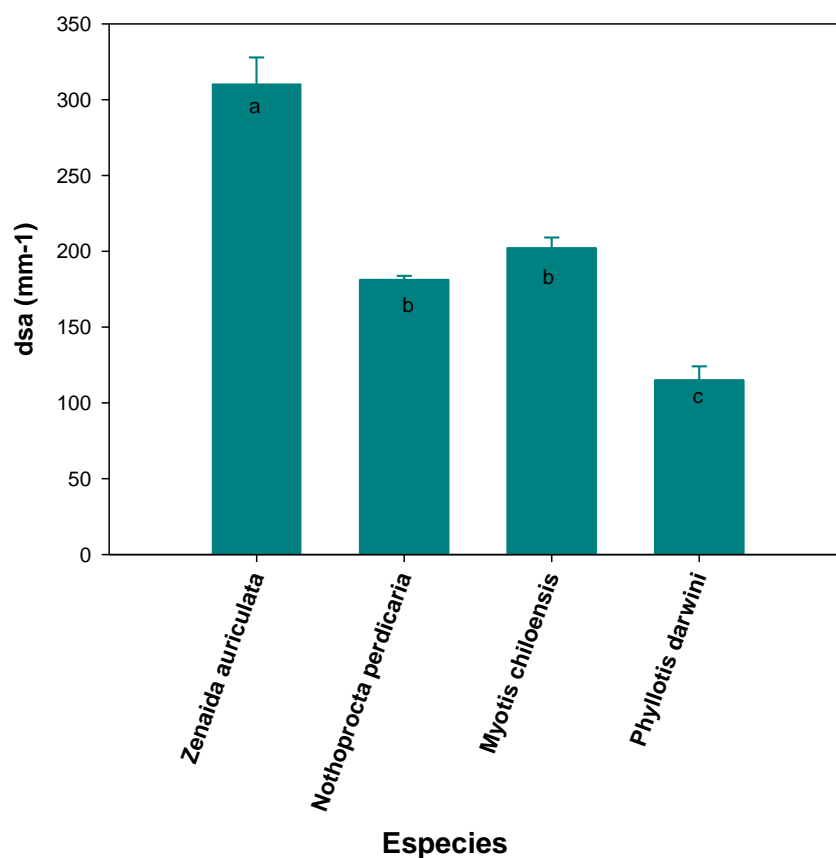


Fig. 6.4. Barrera aire-sangre del pulmón del murciélago oreja de ratón, *Myotis chiloensis* * : Epitelio, ○ : Membrana basal, ● : Endotelio. 8000X. Escala, 0.3 μm

Los parámetros morfométricos pulmonares de las cuatro especies están resumidos en la Tabla 1. Los pesos corporales (**W**) fluctuaron entre $6 \pm 0,01\text{g}$ y $398 \pm 11,7\text{g}$ (*Myotis chiloensis* y *Nothoprocta perdicaria*, respectivamente).

En la densidad de superficie alveolar (**dsa**) se encontró diferencias entre taxa (ave y mamífero) ($F_{1,8} = 171.4$, $p < 0.01$), diferencias en la forma de locomoción (vuelo o no vuelo) ($F_{1,8} = 260.11$, $p < 0.01$) y en la interacción entre taxa y forma de locomoción ($F_{1,8} = 7.34$, $p = 0.026$). Análisis de Tukey *a posteriori* muestran que las diferencias entre aves y mamíferos se sostiene por la alta dsa de *Z. auriculata* (ave voladora) y la baja densidad de *P. darwini* (mamífero corredor). Las diferencias entre voladores y no voladores se sostienen por las diferencias entre los dos taxa. Se puede observar en este gráfico (Nº1), que los valores mayores están en *Z. auriculata* y *M. chiloensis*.

Gráfico N° 1. Densidad de superficie alveolar promedio de las especies estudiadas.



(letras \neq corresponden a diferencias entre especies. Tukey ($p < 0.05$)).

Tabla 1. Parámetros estructurales pulmonares medidos en cada individuo.

Indiv	dsa (mm ⁻¹)	τ_{ht} (μ m)	W (gr)	Vp (cm ³)	Vpx (cm ³)	AA (cm ²)	ADF * 10 ⁷ (cm ⁻²)	D _{tO2} (mlO ₂ /smbar)	D _{tO2} /W (mlO ₂ /smbargr)
T1	290,44	0,176	140	3,74	1,72	4999,7	16,5	0,1165	0,000832
T2	333,04	0,195	143,3	3,84	1,76	5876,3	17,1	0,1236	0,000862
T3	307,39	0,142	140	3,74	1,72	5291,6	21,6	0,1528	0,00109
Per1	183,09	0,45	415	11,82	5,44	9958,2	4,07	0,0907	0,000219
Per2	181,25	0,468	390	11,07	5,09	9230,5	3,87	0,0809	0,000207
Per3	179,05	0,488	390	11,07	5,09	9118,5	3,67	0,0766	0,000196
M1	206,91	0,227	6	0,36	0,32	666,7	9,12	0,0120	0,00201
M2	191,89	0,201	6	0,36	0,32	618,3	9,55	0,0126	0,00210
M3	207,29	0,228	6	0,36	0,32	667,9	9,09	0,0120	0,00200
Ph1	127,04	0,186	81,8	2,09	1,88	2392,9	5,49	0,0425	0,000519
Ph2	109,08	0,252	74,6	1,89	1,71	1861,3	3,49	0,0245	0,000328
Ph3	106,05	0,231	69,7	1,76	1,59	1682,5	3,71	0,0241	0,000346

dsa = Densidad de superficie alveolar.

τ_{ht} = Media armónica del grosor de la barrera aire - sangre.

W = Peso corporal.

ADF = Factor de Difusión Anatómica (dsa / τ_{ht}).

Vp = Volumen Pulmonar estimado por alometría.

Vpx = Volumen del parénquima pulmonar estimado como 90% de Vp en mamíferos y 46% de Vp en aves (Maina, 2002a).

AA = Área de alveolar (dsa * Vpx).

D_{tO2} = Capacidad de Difusión Pulmonar morfométrica de la barrera aire - sangre (AA * K_{tO2} / τ_{ht}).

T1-2-3 = Tórtola, *Zenaida auriculata*.

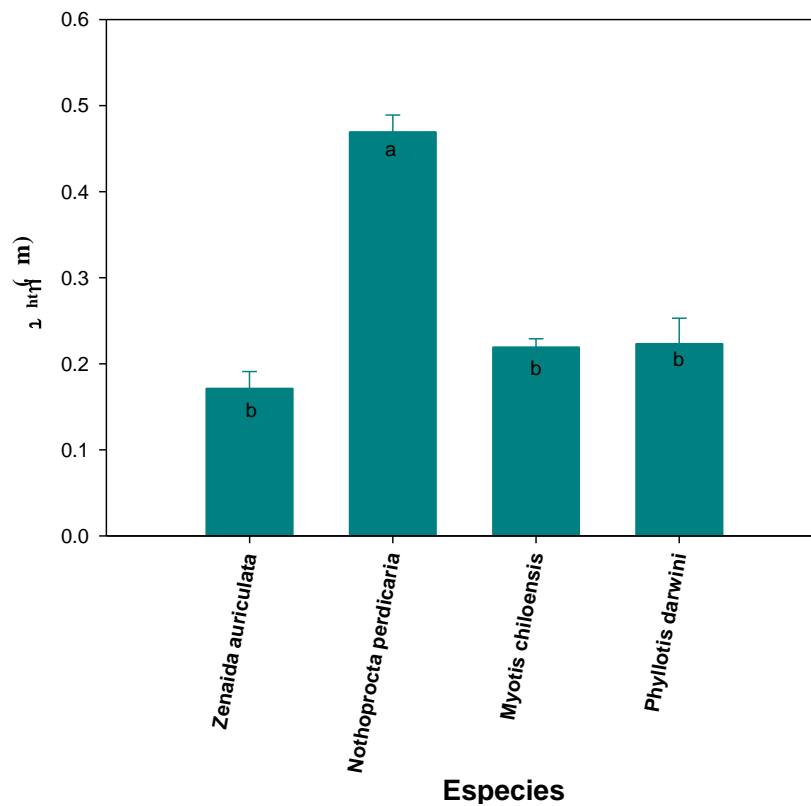
Per1-2-3 = Perdiz, *Nothoprocta perdicaria*

M1-2-3 = Murciélago oreja de ratón, *Myotis chiloensis*

Ph1-2-3 = Lauchón orejudo de Darwin, *Phyllotis darwini*

Con respecto a la media armónica del grosor de la barrera aire-sangre (τ_{ht}), en el análisis de varianza se encontraron diferencias en taxa (ave y mamífero) ($F_{1,8} = 19.15$, $p = 0.002$), en tipo de locomoción ($F_{1,8} = 26.89$, $p < 0.01$) y en el efecto de la interacción entre ambos ($F_{1,8} = 29.52$, $p < 0.01$). Las comparaciones *a posteriori* de Tukey revelan que la diferencia entre taxas se sostiene sólo por el alto grosor de la membrana en *N. perdicaria* el resto no tiene diferencias, lo que se evidencia en el gráfico N°2:

Gráfico N° 2. Media armónica del grosor de la barrera aire-sangre de las especies estudiadas.



(letras \neq corresponden a diferencias entre especies. Tukey ($p < 0.05$)).

En la **Tabla 2.** se muestran comparaciones entre las distintas especies. El área alveolar y el volumen del pulmón por gramo de peso corporal, (AA/W y Vp/W, respectivamente), fueron bastante superiores en el quiróptero.

Tabla 2. Parámetros estructurales pulmonares promedio por especie.

	dsa (mm⁻¹)	τ_{ht} (μm)	W (gr)	AA (cm²)	AA / W	Vp / W	Vpx / W	ADF*10⁷ (cm⁻²)	D_{tO2}/W (mlO₂/seg mbargr)
T	310,29 ± 17,5	0,171 ± 0,02	141 ± 1,55	5389,19	38,22	0,027	0,012	18,4 ± 2,79	0,000928 ± 0,000141
Per	181,13 ± 2,7	0,469 ± 0,02	398 ± 11,7	9435,72	23,71	0,028	0,013	3,87 ± 0,18	0,000207 ± 0,000012
M	202,03 ± 7,1	0,219 ± 0,01	6 ± 0,01	650,95	108,5	0,060	0,054	9,25 ± 0,26	0,00204 ± 0,000055
Ph	114,05 ± 9,2	0,223 ± 0,03	75 ± 4,96	1978,92	26,39	0,026	0,023	4,23 ± 1,09	0,000398 ± 0,000105

T = Tórtola, *Zenaida auriculata*.

Per = Perdiz, *Nothoprocta perdicaria*

M = Murciélago oreja de ratón, *Myotis chiloensis*

Ph = Lauchón orejudo de Darwin, *Phyllotis darwini*

dsa = Densidad de superficie alveolar.

τ_{ht} = Media armónica del grosor de la barrera aire - sangre.

W = Peso corporal.

Vp = Volumen Pulmonar estimado por alometría.

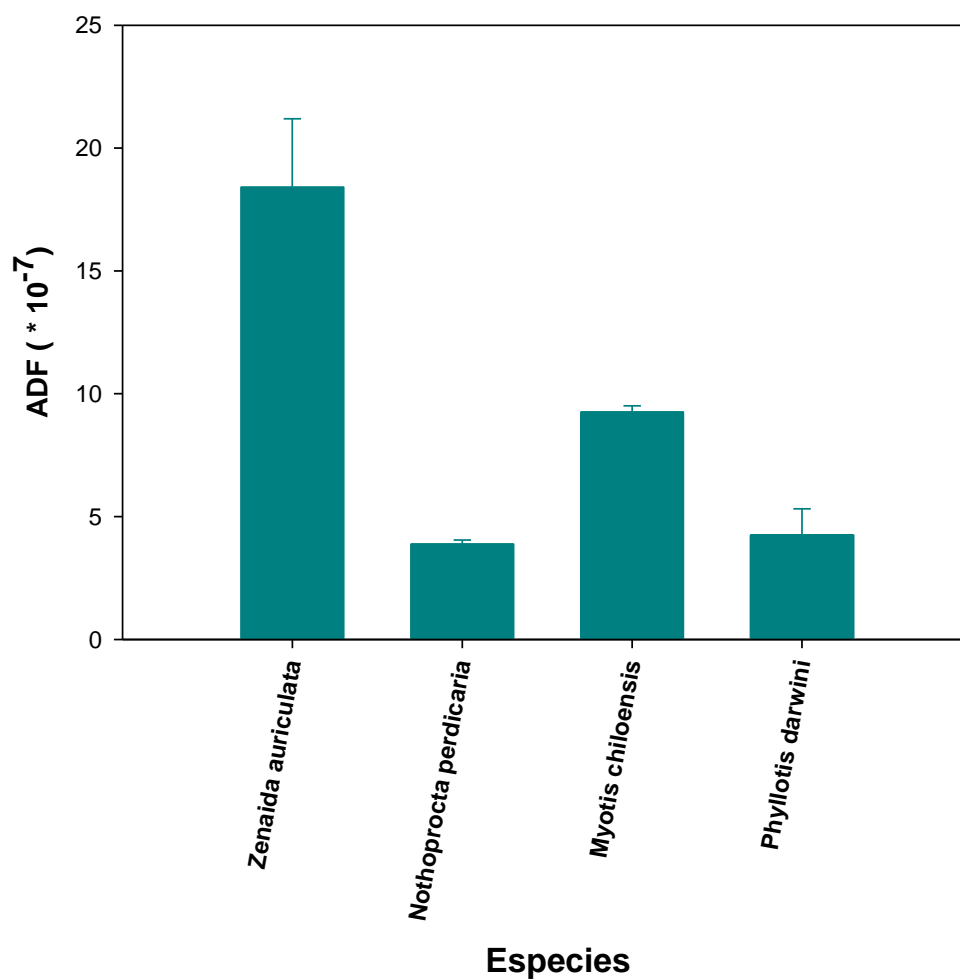
Vpx = Volumen del parénquima pulmonar estimado como 90% de Vp en mamíferos y 46% de Vp en aves (Maina, 2002a).

AA = Área de alveolar (dsa * Vpx).

D_{tO2} = Capacidad de Difusión Pulmonar morfométrica de la barrera aire - sangre (AA * K_{tO2} / τ_{ht}).

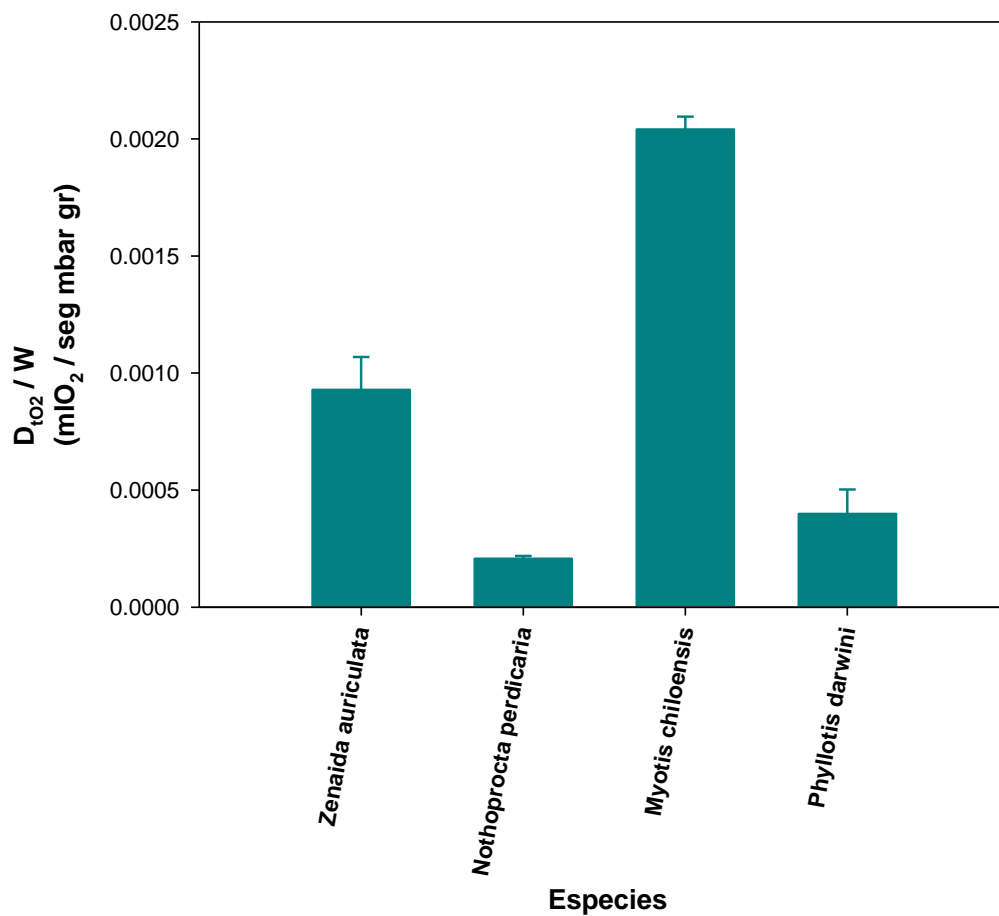
El Factor de Difusión Anatómica (**ADF**) que es el cuociente entre la densidad de superficie alveolar y la media armónica del grosor de la barrera gas-sangre fue en orden decreciente: *Z. auriculata*, *M. chiloensis*, *P. darwini* y *N. perdicaria*.

Gráfico N° 3. Factor de difusión anatómica promedio de las especies estudiadas.



Como consecuencia, la capacidad de difusión pulmonar morfométrica de la barrera aire-sangre por gramo de peso corporal (D_{tO_2} / W) más alta, fue la de *M. chilensis*, en segundo lugar, *Z. auriculata*, luego *P. darwini* y por último *N. perdicaria*.

Gráfico N°4. Capacidad de difusión morfométrica por gramo de peso corporal de las especies estudiadas.



7. DISCUSIÓN

El pulmón está caracterizado por su capacidad de difusión de oxígeno, D_{LO_2} , que es estimada desde la información morfométrica como una capacidad teórica, la que está determinada por la superficie de intercambio, la barrera de tejido, y la cantidad de sangre capilar (Weibel *et al.*, 1991).

La media armónica del grosor de la barrera de tejido (τ_{ht}), es el estimador más apropiado de la conductancia de la barrera aire-sangre para el oxígeno. La barrera más delgada tendrá la mayor conductancia para el oxígeno (Weibel y Knight, 1964; Weibel, 1970/71)

Los pulmones de la especies de aves pequeñas y metabólicamente más activas, muestran distintos refinamientos morfométricos (Maina, 2000a). Por ejemplo, los passeriformes constituyen un grupo de aves que representa el 60% del total de especies existentes, tienen una tasa metabólica muy alta, lo que está relacionado con su tamaño corporal y operan a una alta temperatura (Novoa, 2003), tienen pulmones superiores (más eficientes respecto del intercambio gaseoso), comparados con otras especies (Maina, 2000a, 2002a; Vitali y Richardson, 1998).

Las aves planeadoras y remontadoras, como las gaviotas, necesitan menos energía en el vuelo y deberían tener pulmones relativamente inferiores, puesto que tienen una menor área y densidad de superficie alveolar (Maina, 2000a, 2002a).

El menor grosor de barrera aire-sangre encontrado fue en la tórtola, *Z. auriculata*, considerada como una especie voladora ($0.171 \pm 0.02 \mu\text{m}$), con una densidad de superficie alveolar (d_{sa}) de $310.29 \pm 17.5 \text{ mm}^{-1}$; siendo casi igual a la paloma, *Columba livia*, que presenta $0.172 \mu\text{m}$ de grosor de barrera aire-sangre y una densidad de superficie alveolar (d_{sa}) levemente superior a las otras columbinas estudiadas por Maina (2002a), que estaban alrededor de 276 mm^{-1} en promedio. Su densidad de superficie alveolar es más parecida a la del zorzal alirrojo, *Turdus iliacus* (Passeriformes: Turdidae), 313 mm^{-1} .

Comparando los valores de un amplio rango de mamíferos terrestres (incluyendo el ser humano; (Gehr *et al.*, 1981), quirópteros (Maina *et al.*, 1991), y aves, entre los vertebrados que respiran aire, la más intensa subdivisión del tejido de intercambio de gas y la barrera gas-sangre más delgada está en los pulmones aviares (Maina, 2000a). Las

especies pequeñas y con un gran gasto energético, muestran mayores especializaciones morfológicas pulmonares (Maina, 2002a; Vitali y Richardson, 1998).

La media armónica del grosor de la barrera aire-sangre (τ_{ht}) más alta encontrada fue en la perdiz, *N. perdicaria* ($0.469 \pm 0.02 \mu\text{m}$), considerada como ave no voladora, valor que se acerca al encontrado en el pavo, *Meleagris gallopavo*, ($0.385 \mu\text{m}$) y en el pingüino de Humboldt, *Spheniscus humboldti* ($0.530 \mu\text{m}$). Este último es un excelente buzo, tiene una barrera aire-sangre relativamente gruesa; lo que previene que el pulmón colapse por las altas presiones hidrostáticas bajo el agua (Maina, 2000a, 2002a; Maina y Nathaniel, 2001).

La perdiz, *N. perdicaria*, es semejante entonces en grosor de barrera y en dsa ($181,13 \pm 2.7 \text{ mm}^{-1}$), al género galliformes, con quienes presenta similitud en el estilo de vida.

Las especies galliformes no voladoras, por ejemplo la gallina doméstica, *Gallus gallus* variedad *domesticus*, un ave que ha sido domesticada aproximadamente por 8000 años, y la gallina doméstica de guinea, *Numida meleagris*, tienen una barrera aire-sangre relativamente gruesa, una baja superficie alveolar y bajos volúmenes de sangre capilar pulmonar, características que la llevan a una baja capacidad de difusión pulmonar, comparadas con las especies de mayor requerimiento energético (Maina, 2002a,b). Además, el grosor de la barrera aire-sangre de las galliformes se asemejaría al de la musaraña, que es $0.334 \mu\text{m}$ (Gehr *et al.*, 1981), aproximadamente 3.5 veces más gruesa que la de aves pequeñas y altamente energéticas (Maina, 2002a).

En las aves, los componentes terminales del intercambio de gas, los capilares aéreos, son túbulos continuos anastomosados y no unidades terminales esféricas como es el caso de los alvéolos del pulmón mamífero. La densidad de superficie de la barrera (tejido aire-sangre (variable que denota el grado relativo de división del tejido de intercambio y, de esta manera, los tamaños relativos de los componentes terminales del intercambio de gas), es sustancialmente mayor en el pulmón aviar que en los pulmones de quirópteros y mamíferos no voladores) (Maina, 2002b).

En mamíferos, la densidad de superficie alveolar (dsa) es un indicador aproximado del diámetro alveolar, una razón relativamente alta refleja la subdivisión del parénquima en alvéolos relativamente pequeños (Maina *et al.*, 1982).

En ocho especies de musarañas examinadas por Gehr *et al.* (1981), con un peso corporal promedio de 24 g, el valor promedio de dsa fue $121 \text{ mm}^2/\text{mm}^3$, el mismo valor que tuvieron los quirópteros estudiados por Maina *et al.* (1982). En este estudio, el murciélago oreja de ratón, *M. chiloensis*, fue bastante superior, 202.03 mm^{-1} , asemejándose mucho más a las aves, especialmente a las anseriformes (Maina, 2002a).

La rata japonesa, *Mus wagneri*, de peso corporal promedio de 12.6 g y dsa de $112 \text{ mm}^2/\text{mm}^3$, es similar a la de *P. darwini* ($114.05 \pm 9.2 \text{ mm}^{-1}$). La dsa es menor en mamíferos más grandes, disminuyendo, por ejemplo, a $70 \text{ mm}^2/\text{mm}^3$ en el cobayo, *Cavia porcellus*, de un peso corporal promedio de 429 g (Gehr *et al.*, 1981).

En general, murciélagos pequeños tienen pulmones mejor adaptados que los de aves y mamíferos no voladores de equivalente masa corporal, pero llegando a alrededor de 1 Kg. de masa corporal, los valores morfométricos pulmonares de los murciélagos se asemejan a los de mamíferos no voladores o son menores. Este aparente deterioro de los parámetros pulmonares del quiróptero con el incremento de la masa corporal, puede ayudar a explicar el pobre rendimiento en el vuelo de las especies grandes de murciélagos (Maina, 1998).

El grosor de la barrera aire-sangre de *P. darwini* fue de $0.223 \pm 0.03 \mu\text{m}$, pero el fijador y buffer que se utilizó, produce un grosor de barrera entre un 6 y 24% más delgada que la combinación empleada por Gehr *et al.* (1981), para mamíferos pequeños. La τ_{ht} corregida es entonces entre 0.236 y $0.277 \mu\text{m}$ y es semejante al menor valor conocido en los mamíferos, encontrado en un espécimen de la musaraña, *Suncus etruscus* ($0.23 \mu\text{m}$) y es un poco menor al del ratón doméstico, *Mus musculus* ($0.29 \mu\text{m}$) (Gehr *et al.*, 1981).

El murciélago *Myotis chiloensis* presentó una barrera ($0.219 \pm 0.01 \mu\text{m}$), parecida al vespertiliónido, *Miniopterus minor* ($0.216 \mu\text{m}$) ubicándose en el rango de los quirópteros estudiados por Maina *et al.* (1982, 1984), los cuales tienen grosores que están entre $0.202 \mu\text{m}$ y $0.282 \mu\text{m}$.

La energía que los quirópteros utilizan en el vuelo es comparable con la de las aves (Jürgens *et al.*, 1981). El vuelo sostenido es una forma de ejercicio muy demandante, y los quirópteros son los únicos mamíferos capaces de lograrlo. Son excelentes voladores y pueden sostenerse volando largas distancias. El vuelo batido continuo es un trabajo pesado; por ejemplo el papagayo australiano coloreado (*Melopsittacus undulatus*) vuela a través del océano usando niveles de oxígeno de al menos dos veces la tasa de un ratón de peso similar

corriendo fuertemente en una rueda. Algunas especies de murciélagos son capaces incluso de realizar el vuelo estacionario (Winter *et al.*, 1998), lo que corresponde a la mayor demanda energética de todas las formas de vuelo (Norberg, 1987; Thomas, 1987)

Como los quirópteros alcanzan un alto consumo de oxígeno para el vuelo sin la presencia de un sistema contra-corriente de intercambio como el de las aves, sus pulmones muestran otras adaptaciones estructurales. Esta aseveración fue justificada en murciélagos investigados por Maina *et al.* (1982), a través de las características morfológicas siguientes:

- (1) Ellos tienen pulmones excepcionalmente grandes.
- (2) El área de superficie de la barrera de tejido por gramo de peso corporal (AA / W) es relativamente extensa.
- (3) La media armónica del grosor de la barrera aire-sangre reportada por Gehr *et al.* (1981) para las musarañas fue 1.3 veces (27%) más gruesas que las que encontró Maina *et al.* (1991) en quirópteros, siendo los valores más pequeños encontrados en mamíferos, por ejemplo, $0.120 \mu\text{m}$ en el murciélago de nariz lanceolada, *Phyllostomus hastatus*.
- (4) El valor de la capacidad de difusión morfométrica pulmonar de la barrera de tejido por gramo de peso corporal promedio (DtO_2 / W) de los quirópteros es alta.

Los resultados obtenidos en este trabajo fueron consistentes con lo anterior, dado que:

- (1) El volumen pulmonar por gramo de peso corporal (V_p / W) de *M. chiloensis* fue 2.1, 2.2 y 2.3 veces, el de *N. perdicaria*, *Z. auriculata* y *P. darwini*, respectivamente.

Jürgens *et al.* (1981), sobre la base de medidas de peso pulmonar, concluyó que los quirópteros tienen pulmones proporcionalmente más grandes que los de mamíferos terrestres pequeños. Las observaciones morfométricas encontradas confirman que los quirópteros tienen pulmones más grandes comparados con aves y mamíferos no voladores. El volumen pulmonar por gramo de peso corporal de *M. chiloensis* fue $0.060 \text{ cm}^3/\text{g}$. En contraste, el promedio V_p/W para ocho especies de musarañas examinadas por Gehr *et al.* (1981) fue solo $0.030 \text{ cm}^3/\text{g}$; el V_p/W del picaflor de orejas violetas, *Colibrí coruscans* fue

0.043 cm³/g (Maina, 1998). Así, el Vp/W del quiróptero en estudio fue casi dos veces mayor que el de las musarañas y 1.4 veces el del picaflor (la musaraña y el picaflor son generalmente reconocidos como los ejemplos metabólicamente activos mayores en sus respectivas clases vertebradas) y 4.7 veces el de la gallina doméstica.

En el quiróptero frugívoro chaparrero, *Epomophorus wahlbergi*, se ha reportado un Vp/W de 0.13 cm³/g (Maina *et al.*, 1982), cerca de 4.3 veces más que el de las musarañas (Maina y King, 1984). La relación entre el volumen pulmonar y el peso corporal en el murciélago esta lejos por encima de la línea de regresión (alométrica) ideada por Gehr *et al.* (1981) para un amplio rango de mamíferos terrestres (Maina *et al.*, 1982).

Las proporciones básicas del pulmón mamífero han sido probablemente optimizadas uniformemente en el curso de la evolución, mientras que el pulmón aviar ha sido suficientemente adaptable para que permanezcan iguales (estas proporciones básicas).

Ambos órdenes, poseen suficiente flexibilidad para refinamientos detallados de la superficie de intercambio. Pero para los murciélagos, confrontados con la inmensa demanda energética impuesta por el vuelo, solamente lo anterior, debió haber sido insuficiente: su único recurso permanente fue incrementar enormemente el tamaño del pulmón como un todo (Maina y King, 1984).

(2) El área de superficie de la barrera de tejido por gramo de peso corporal (AA/W) de *M. chiloensis* fue 4.6 veces la de *N. perdicaria*, 2.8 veces la de *Z. auriculata* y 4.1 veces la de *P. darwini*. Al compararlo con las aves, una de las mayores áreas de superficie respiratoria masa-específica de 87 cm²g⁻¹, ha sido reportada en el pequeño y muy energético picaflor *Colibrí coruscans* (Maina, 2002a). Sin embargo, las aves tienen pulmones relativamente más pequeños por unidad de masa que los mamíferos no voladores (Maina *et al.*, 1982), su rigidez (los pulmones de las aves son inexansibles) permite una alta área de superficie respiratoria siendo generada por la intensa división del parénquima (Powell, 2000), pero no alcanza la de los quirópteros.

El área de superficie alveolar por gramo de peso corporal para el quiróptero del presente estudio fue 108.5 cm²/g, un poco menor que el del murciélago frugívoro, *Epomophorus wahlbergi*, 138 cm²/g, el más alto valor reportado dentro de los mamíferos, pero mayor que el del murciélago enano, *Pipistrellus pipistrellus*, 63.2 cm²/g (Maina *et al.*,

1991). Nuevamente, el área de superficie alveolar del murciélago está muy por encima de la relación alométrica creada por Gehr *et al.* (1981) para los mamíferos terrestres (Maina *et al.*, 1982).

La densidad de superficie de la barrera aire-sangre en murciélagos comparada con la de aves y mamíferos no voladores sugiere que los alvéolos en los pulmones de quirópteros son más amplios. El área de superficie respiratoria más extensa en ciertas especies de quirópteros ha sido generada por los pulmones notablemente grandes y no por la intensa subdivisión interna, como ha sido evidentemente el caso en el pulmón parabronquial del ave, en que los capilares aéreos son relativamente mucho más pequeños en diámetro (Maina *et al.*, 1982).

(3) Podemos decir que *M. chiloensis* tiene una barrera más delgada que los mamíferos pequeños no voladores estudiados por Gehr *et al.* (1981) y confirmar que los quirópteros son los que tienen la barrera más delgada dentro de la amplia variedad de mamíferos. Éstos tienen una media armónica del grosor de barrera aire-sangre (τ_{ht}) más gruesa que la de aves activas y generalmente más delgada que la de aves no voladoras (Maina y King, 1984).

(4) Nuestro Factor de Difusión Anatómica (ADF) resultó ser mayor en el *Z. auriculata* y en segundo lugar el quiróptero, quien tuvo la capacidad de difusión pulmonar morfométrica específica de la barrera de tejido (D_{tO_2}/W) más alta, siendo 5.1 veces mayor que *P. darwini*, 2.2 veces la de *Z. auriculata* y casi 10 veces la de *N. perdicaria*, confirmando la gran optimización que tiene esta especie, al igual que resultados de Maina (1991) respecto de mamíferos no voladores: comparaciones alométricas de los parámetros morfométricos pulmonares de murciélagos, aves y mamíferos no voladores revelan la superioridad del pulmón quiróptero sobre el de mamífero no volador (Maina *et al.*, 1991).

La D_{tO_2} en *M. chiloensis* fue 0.00204 mlO₂/ seg mbar gr, siendo mayor que la de *Pipistrellus pipistrellus*, 0.00128 mlO₂/ seg mbar gr, y más cercano a *Epomophorus wahlbergi* de 0.00235 mlO₂/ seg mbar gr (Maina, 1982, 1984).

Le sigue *Z. auriculata* con una D_{tO_2} de 0.000928 mlO₂/ seg mbar gr que está dentro del rango de las columbiformes, que tienen un promedio de 0.000913 mlO₂/ seg mbar gr,

por ejemplo, *Columba livia* tiene una D_{tO_2} levemente superior de 0.0010 mlO₂/ seg mbar gr (Maina, 2002).

En tercer lugar está el lanchón orejado de Darwin, *P. darwin*, con 0.000398 mlO₂/ seg mbar gr siendo su valor menor que el de *Mus musculus* (0.00042 mlO₂/ seg mbar gr) y parecido al de la musaraña *Crocidura poensis* (0.000384 mlO₂/ seg mbar gr) (Gehr *et al.*, 1981).

Por último está la perdiz, *N. perdicaria* con un valor de 0.000207 mlO₂/ seg mbar gr, relativamente igual a la gallina roja salvaje, *Gallus gallus* (0.00021 mlO₂/ seg mbar gr) y cercano al de la avestruz, *Struthio camelus* (0.000195 mlO₂/ seg mbar gr) (Maina, 2002), fieles representantes de la categoría de aves no voladoras.

Dotados de diferentes recursos genéticos adquiridos a través de sus distintas historias filogenéticas, aves y quirópteros han utilizado estrategias respiratorias notablemente distintas (Maina, 1998), independiente del desarrollo de capacidades similares para lograr la gran cantidad de oxígeno necesaria para poder volar. La sinergia de múltiples variables funcionales y estructurales ha creado sistemas respiratorios altamente eficientes en los dos taxa (Maina, 2000a).

El estudio de los parámetros morfométricos pulmonares de aves, quirópteros y mamíferos no voladores indica que los sistemas respiratorios de estos grupos tienen estructuralmente distintas respuestas a las demandas funcionales (Maina, 2000a,b), pero pueden llegar a tener los mismos resultados de optimización.

8. CONCLUSIONES

A lo largo de su evolución, dependiendo del metabolismo, hábitat y estilo de vida, los animales han desarrollado distintas estrategias para construir sus componentes estructurales respiratorios. Por ejemplo, una barrera muy delgada en el caso de las aves voladoras y un gran tamaño pulmonar en los quirópteros, logrando una mejor oferta de oxígeno para sus demandas, a diferencia de las especies no voladoras que tienen requerimientos energéticos menores.

Los mejores estimadores de la optimización respiratoria no son los parámetros individuales (d_{sa} y τ_{ht}), sino la integración de estos, representado en $ADF = d_{sa} / \tau_{ht}$ y especialmente D_{tO_2} que estima directamente la conductibilidad del oxígeno a través del tejido.

Los diferentes esquemas que las aves y los quirópteros adoptaron, terminaron en grados comparables de optimización estructural respiratoria, muy eficiente en ambos, y que proveen las cantidades de oxígeno necesarias para volar.

Así, las especies voladoras tienen una mejor optimización de sus parámetros estructurales, que las especies no voladoras, principalmente su densidad de superficie alveolar, no tanto así el grosor de la barrera aire-sangre, lo que se vio reflejado en sus Factores de Difusión Anatómica (ADF) y Capacidad de Difusión Morfométrica Pulmonar de la barrera aire-sangre (D_{tO_2}).

9. BIBLIOGRAFÍA

1. **Bozinovic, F.; Contreras, L.C.; Rosenmann, M.; Torres-Mur, J.C. 1985.** Bioenergética de *Myotis chiloensis* (Quiróptera: Vespertilionidae). Revista Chilena de Historia Natural 58: 39-45.
2. **Canals, M.; Novoa, F.F.; Rosenmann, M. 2004.** A simple geometrical pattern for the branching distribution of the branchial tree, useful to estimate optimality departures. Acta Biotheoretica 52: 1-16.
3. **Carey, C.; Morton, M.L. 1976.** Aspects of circulatory physiology of montane and lowland birds. Comp. Biochem. Physiol. 54A: 61-74.
4. **Gantz, A.; Martínez, D.R. 2000.** Orden Chiróptera. **In:** Muñoz-Pedreros A. y Yañez J. (Eds). Mamíferos de Chile. CEA Ediciones. Valdivia, Chile. pp: 53-65.
5. **Gehr, P.; Mwangi, D.K.; Amman, A.; Maloiy, G.M.O.; Taylor, C.R.; Weibel, E.R. 1981.** Design of the mammalian respiratory system.V. Scaling morphometric diffusing capacity to body mass: wild and domestic animals. Respir. Physiol. 44: 61-86.
6. **Guyton, A.C.; Hall, J.E. 1996.** Respiración. **In:** Tratado de fisiología médica. 9º ed. Mc. Graw-Hill-Interamericana. Madrid, España. pp: 519-588.
7. **Hoffmann, A.; Lazo, I. 2002.** Bosques y campos de cultivo. **In:** Hoffman A. y Lazo I. (Eds). Aves de Chile. 2ª edición. Ril editores. Santiago, Chile. pp: 63-93.
8. **Hsia, C.C, 1998.** Limits of adaptation in pulmonary gas exchange. **In:** Weibel E.R.; Taylor C.R. y Bolis L. (Eds). Principles of animal design: The optimization and symmorphosis debate. Cambridge University Press. New York, EEUU. pp: 168-176.
9. **Jones, J.H. 1998.** Symmorphosis and the mammalian respiratory system: what is optimal design and does it exist?. **In:** Weibel E.R.; Taylor C.R. y Bolis L. (Eds). Principles of animal design: The optimization and symmorphosis debate. Cambridge University Press. New York, EEUU. pp: 241-248.
10. **Jurgens, J.D.; Bartels, H.; Bartels, R. 1981.** Blood oxygen transport and organ weight of small bats and small non-flying mammals. Resp. Physiol. 45:243-260.

11. **Maina, J. N. 1998.** The lungs of the flying vertebrates – birds and bats: is their structure optimized for this elite mode of locomotion? **In:** Weibel E.R; Taylor C.R. y Bolis L. (Eds). Principles of animal design: The optimization and symmorphosis debate. Cambridge University Press. New York, EEUU. pp: 177-185.
12. **Maina, J.N. 2000a.** What it takes to fly: The structural and functional respiratory refinements in birds and bats. *J. Exp. Biol.* 203: 3045-3064.
13. **Maina, J. N. 2000b.** Comparative respiratory morphology: themes and principles in the design and construction of the gas exchangers. *Anat. Rec.* 261: 25-44.
14. **Maina J.N. 2002a.** Some recent advances on the study and understanding of the functional design of the avian lung: morphological and morphometric perspectives. *Biol. Rev.* 77: 97-152.
15. **Maina J.N. 2002b.** Structure, function and evolution of the gas exchangers: comparative perspectives. *J. Anat.* 201: 281-304.
16. **Maina, J.N.; King, A.S. y King, D.Z. 1982.** A morphometric analysis of the lung of a species of bat. *Respir. Physiol.* 50: 1-11.
17. **Maina, J.N. y King, A.S. 1984.** Correlations between structure and design of the bat lung: a morphometric study. *J.Exp. Biol.* 111: 43-61.
18. **Maina, J.N.; Thomas, S.P. y Hyde, D.M. 1991.** A morphometric study of the lungs of different sized bats: correlations between structure and function of the chiropteran lung. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 333: 31-50.
19. **Maina J.N.; Nathaniel C. 2001.** A qualitative and quantitative study of the lung of an ostrich, *Struthio camelus*. *J. Exp. Biol.* 204: 2313-2330.
20. **Mann, G. 1978a.** Orden quirópteros. **In:** Los pequeños mamíferos de Chile (marsupiales, quirópteros, edentados y roedores). Gayana-Zoología. Editorial de la Universidad de Concepción. Concepción, Chile. pp:40-105.
21. **Mann, G. 1978b.** Orden roedores. **In:** Los pequeños mamíferos de Chile (marsupiales, quirópteros, edentados y roedores). Gayana-Zoología. Editorial de la Universidad de Concepción. Concepción, Chile. pp: 121-322.
22. **Muñoz-Pedrerros, A. 2000.** Orden Rodentia. **In:** Muñoz-Pedrerros A y Yañez J. (Eds). Mamíferos de Chile. CEA Ediciones. Valdivia, Chile. pp: 73-126.
23. **Norberg, U.M. 1987.** Wing form and flight mode in bats. **In:** Fenton, M.B.;

- Racey, P. y Rayner, M.V. (Eds). Recent advances in the study of bats. Cambridge University Press. Cambridge, Inglaterra. pp: 43-56.
24. **Novoa, F. F.; Ruiz, G.; Rosenmann, M. 2003.** El oxígeno y la vida en alta altitud: Adaptaciones en vertebrados terrestres. **In:** Bozinovic, F. (Ed). Fisiología ecológica y evolutiva. Ediciones Universidad Católica de Chile. Santiago, Chile. pp: 227-246.
 25. **Powell, F. L. 2000.** Respiration. **In:** Whittow, G. (Ed). Sturkie's Avian Physiology. 5° ed. Academic Press. California, EEUU. pp: 233-264.
 26. **Schmidt-Nielsen, K. 1984.** How the lung supply enough oxygen. **In:** Scaling, Why is animal size so important?. Cambridge University Press. Nueva York, EEUU. pp: 99-111.
 27. **Schmidt-Nielsen, K. 1997.** Respiration. **In:** Animal physiology, Adaptation and environment. 5° ed. Cambridge University Press. Nueva York, EEUU. pp: 5-64.
 28. **Thomas, S.P. 1987.** The physiology of bat flight. **In:** Fenton, M.B.; Racey, P. y Rayner, M.V. (Eds). Recent advances in the study of bats. Cambridge University Press. Cambridge, Inglaterra. pp: 75-99.
 29. **Vitali, S. D.; Richardson, K.C. 1998.** Evaluation of pulmonary volumetric morphometry at the light and electron microscopy level in several species of passerine birds. J. Anat. 193: 573-580.
 30. **Weibel, E.R. 1970/71.** Morphometric estimation of pulmonary diffusion capacity. I. Model and method. Respir. Physiol. 11: 54-75.
 31. **Weibel, E.R. y Knight, B.W. 1964.** A morphometric study on the thickness of the pulmonary air-blood barrier. J. Cell Biol. 21: 367-384.
 32. **Weibel, E.R.; Taylor, C.R.; Hoppeler, H. 1991.** The concept of symmorphosis: a testable hypothesis of structure-function relationship. Proc. Natl. Acad. Sci. 88: 10357-10361.
 33. **Winter, Y.; Voigt, C.; Von Helversen, O. 1998.** Gas exchange during hovering flight in nectar-feeding bat *Glossophaga soricina*. J. Exp. Biol. 201: 237-244.