

Azulino

**METABOLISMO ENERGETICO DE CUATRO ESPECIES DE AVES PASERIFORMES
EN ALTITUDES SIMULADAS: COMPARACIONES INTRA E INTERESPECIFICAS**

Tesis
entregada a la
Universidad de Chile
en cumplimiento parcial de los requisitos
para optar al grado de
Magister en Ciencias Biológicas
con mención en Zoología

Facultad de Ciencias

por

FRANCISCO FERNANDO NOVOA CORTEZ

Director de Tesis: Dr. Mario Rosenmann Abramovich

1989



FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACION
TESIS DE MAGISTER

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la tesis de Magister presentada por el candidato:

FRANCISCO FERNANDO NOVOA CORTEZ

ha sido aprobada por la Comisión Informante de Tesis como parte de los requisitos para optar al grado de Magister en Ciencias Biológicas con mención en Zoología.

Tutor:

Dr. Mario Rosenmann

Mario Rosenmann

Comisión Informante de Tesis:

Dr. Juan M. Cancino

J. Cancino

Dr. Luis C. Contreras

Luis Contreras

Dr. José Valencia

J. Valencia



AGRADECIMIENTOS

Deseo agradecer en primer lugar a mi Madre, Abuela y Hermanos por brindarme las oportunidades de concretar esta etapa de mi formación.

A todas las personas que componen el Laboratorio de Ecofisiología Animal por hacer un agrado el trabajar junto a ellos. En forma especial quisiera mencionar a Claudio Veloso y Manuel Contreras por la valioso ayuda que me entregaron durante la captura de los animales y a Mauricio Canals a quien debo la asesoría estadística en esta tesis.

A los profesores que han influido en forma significativa en mi formación y que casualmente constituyeron la comisión evaluadora de esta tesis: Dr. Juan Cancino, Dr. Luis Contreras y Dr. José Valencia.

A mi profesor y amigo, Dr. Francisco Bozinovic a quien debo mucho de lo que he logrado durante mis estudios de pre y posgrado.

A mi tutor, Dr. Mario Rosenmann por la confianza y apoyo que me ha entregado durante estos años. Por enseñarme a disfrutar haciendo ciencia y especialmente porque ha sabido ser maestro, amigo y padre a la vez.

Esta tesis fué financiada por el proyecto FONDECYT 0846/89 a FFNC.



INDICE DE MATERIAS

	Página
Lista de Tablas.....	vi
Lista de Figuras.....	vii
Lista de Abreviaturas.....	xii
Resumen	xiii
Abstract.....	xv
INTRODUCCION.....	1
Objetivos Generales.....	7
Objetivos Específicos.....	8
Hipótesis.....	8
MATERIALES Y METODOS.....	9
RESULTADOS.....	14
Metabolismo en Hipoxia.....	14
Metabolismo Máximo en Hipoxia.....	28
Temperatura Corporal y Frecuencia Respiratoria en Hipoxia en <u>Zonotrichia capensis</u>	40
Evaporación en Hipoxia.....	54
DISCUSION.....	58
Comparación Intraespecífica: <u>Zonotrichia capensis</u> como Modelo.....	58

Comparación Interespecífica: Aves de Baja y Alta Altitud.....	60
Metabolismo Energético, Frecuencia Respiratoria, Evaporación y Temperatura Corporal: Probable Mecanismo.....	63
Comentarios Finales.....	66
REFERENCIAS.....	70
APENDICE I.....	77
El Sistema Respiratorio de las Aves.....	77

LISTA DE TABLAS

	Página
Tabla 1.- Número de animales, localidad, latitud, longitud y altitud de captura de cuatro especies de passeriformes estudiados.....	10

LISTA DE FIGURAS

	Página
Figura 1.- Metabolismo versus presión parcial de oxígeno en <u>Zonotrichia capensis</u> de Santiago (600 m.s.n.m.). Valores mínimos a 25 °C.....	15
Figura 2.- Metabolismo versus presión parcial de oxígeno en <u>Zonotrichia capensis</u> de Santiago (600 m.s.n.m.). Valores Promedio a 25 °C.....	16
Figura 3.- Metabolismo versus presión parcial de oxígeno en <u>Zonotrichia capensis</u> de Santiago (600 m.s.n.m.). Valores mínimos a 10 °C.....	17
Figura 4.- Metabolismo versus presión parcial de oxígeno en <u>Zonotrichia capensis</u> de Santiago (600 m.s.n.m.). Valores promedios a 10 °C.....	18
Figura 5.- Metabolismo versus presión parcial de oxígeno en <u>Zonotrichia capensis</u> de Santiago (600 m.s.n.m.). Valores mínimos a 0 °C.....	19
Figura 6.- Metabolismo versus presión parcial de oxígeno en <u>Zonotrichia capensis</u> de Santiago (600 m.s.n.m.). Valores promedios a 0 °C.....	20
Figura 7.- Metabolismo versus presión parcial de oxígeno en <u>Zonotrichia capensis</u> de Santiago (600 m.s.n.m.). Valores mínimos a -5 °C.....	21
Figura 8.- Metabolismo versus presión parcial de oxígeno en <u>Zonotrichia capensis</u> de Santiago (600 m.s.n.m.). Valores promedios a -5 °C.....	22
Figura 9.- Metabolismo versus presión parcial de oxígeno en <u>Zonotrichia capensis</u> de la Laguna del Maule (2100 m.s.n.m.). Valores mínimos a -5 °C.....	24

Figura 10.- Metabolismo versus presión parcial de oxígeno en <u>Zonotrichia capensis</u> de la Laguna del Maule (2100 m.s.n.m.). Valores promedios a -5 °C.....	25
Figura 11.- Metabolismo versus presión parcial de oxígeno en <u>Zonotrichia capensis</u> de Portillo (3000 m.s.n.m.). Valores mínimos a -5 °C.....	26
Figura 12.- Metabolismo versus presión parcial de oxígeno en <u>Zonotrichia capensis</u> de Portillo (3000 m.s.n.m.). Valores promedios a -5 °C.....	27
Figura 13.- Metabolismo versus presión parcial de oxígeno en <u>Carduelis barbatus</u> de Santiago (600 m.s.n.m.). Valores mínimos a -5 °C.....	29
Figura 14.- Metabolismo versus presión parcial de oxígeno en <u>Carduelis barbatus</u> de Santiago (600 m.s.n.m.). Valores promedios a -5 °C.....	30
Figura 15.- Metabolismo versus presión parcial de oxígeno en <u>Sicalis auriventris</u> de la Laguna del Maule (2100 m.s.n.m.). Valores mínimos a -5 °C.....	31
Figura 16.- Metabolismo versus presión parcial de oxígeno en <u>Sicalis auriventris</u> de la Laguna del Maule (2100 m.s.n.m.). Valores promedios a -5 °C.....	32
Figura 17.- Metabolismo versus presión parcial de oxígeno en <u>Phrygillus</u> sp. de Portillo (3000 m.s.n.m.). Valores mínimos a -5 °C.....	33
Figura 18.- Metabolismo versus presión parcial de oxígeno en <u>Phrygillus</u> sp. de Portillo (3000 m.s.n.m.). Valores promedios a -5 °C.....	34
Figura 19.- Metabolismo versus presión parcial de oxígeno en tres especies de baja altitud. Valores mínimos a -5 °C.....	35

Figura 20.- Metabolismo versus presión parcial de oxígeno en tres especies de baja altitud. Valores promedios a -5 °C.....	36
Figura 21.- Metabolismo versus presión parcial de oxígeno en tres especies de Portillo (3000 m.s.n.m.). Valores mínimos a -5 °C.....	37
Figura 22.- Metabolismo versus presión parcial de oxígeno en tres especies de Portillo (3000 m.s.n.m.). Valores promedios a -5 °C.....	38
Figura 23.- Metabolismo máximo en normoxia de <u>Zonotrichia capensis</u> de Santiago (600 m.s.n.m.).....	39
Figura 24.- Metabolismo máximo versus presión parcial de oxígeno en <u>Zonotrichia capensis</u> de Santiago (600 m.s.n.m.).....	41
Figura 25.- Metabolismo máximo versus presión parcial de oxígeno en <u>Zonotrichia capensis</u> de Portillo (3000 m.s.n.m.).....	42
Figura 26.- Metabolismo máximo versus presión parcial de oxígeno en <u>Carduelis barbatus</u> de Santiago (600 m.s.n.m.).....	43
Figura 27.- Metabolismo máximo versus presión parcial de oxígeno en <u>Sicalis auriventris</u> de la Laguna del Maule (2100 m.s.n.m.).....	44
Figura 28.- Metabolismo máximo versus presión parcial de oxígeno en <u>Phrygylus</u> sp. de Portillo (3000 m.s.n.m.).....	45
Figura 29.- Temperatura corporal versus presión parcial de oxígeno en <u>Zonotrichia capensis</u> de Santiago (600 m.s.n.m.) y Portillo (3000 m.s.n.m.) bajo condiciones de metabolismo máximo e hipoxia.....	46

Figura 30.- Temperatura corporal versus presión parcial de oxígeno en <u>Sicalis auriventris</u> de la Laguna del Maule (2100 m.s.n.m.) y <u>Carduelis barbatus</u> de Santiago (600 m.s.n.m.) bajo condiciones de metabolismo máximo e hipoxia.....	47
Figura 31.- Metabolismo y temperatura corporal versus presión parcial de oxígeno de <u>Zonotrichia capensis</u> de Santiago (600 m.s.n.m.), a 0 °C.....	49
Figura 32.- Metabolismo y temperatura corporal versus tiempo de medición, a diferentes presiones parciales de oxígeno en un individuo de <u>Zonotrichia capensis</u> de Santiago (600 m.s.n.m.), a 0 °C.....	50
Figura 33.- Metabolismo y temperatura corporal versus tiempo de medición, a diferentes presiones parciales de oxígeno en un individuo de <u>Zonotrichia capensis</u> de Santiago (600 m.s.n.m.), a -5 °C.....	51
Figura 34.- Frecuencia respiratoria y temperatura corporal versus presión parcial de oxígeno en un individuo de <u>Zonotrichia capensis</u> de Santiago (600 m.s.n.m.), a 0 °C.....	52
Figura 35.- Metabolismo y frecuencia respiratoria versus tiempo de medición, a diferentes presiones parciales de oxígeno en un individuo de <u>Zonotrichia capensis</u> de Santiago (600 m.s.n.m.), a 5 °C.....	53
Figura 36.- Metabolismo, temperatura corporal y frecuencia respiratoria versus tiempo de medición, a diferentes presiones parciales de oxígeno de un individuo de <u>Zonotrichia capensis</u> de Santiago (600 m.s.n.m.), a 5 °C.....	55

Figura 37.- Evaporación versus presión parcial de oxígeno a 10 °C en <u>Zonotrichia capensis</u> de Santiago (600 m.s.n.m.).....	56
Figura 38.- Evaporación versus presión parcial de oxígeno a 35 °C en <u>Zonotrichia capensis</u> de Santiago (600 m.s.n.m.).....	57
Figura 39.- Modelo de intercambio gaseoso comparado del sistema respiratorio de aves y mamíferos. Modificado de Piiper & Scheid (1973).....	78
Figura 40.- Modelo "Cross-Current" de intercambio gaseoso parabronquial en aves. Modificado de Scheid (1982).....	79

LISTA DE ABREVIATURAS

Alt	Altura
I	Inicial
F	Final
Fr	Frecuencia respiratoria
Lat	Latitud
Long	Longitud
M	Metabolismo
m.s.n.m.	Metros sobre el nivel del mar
n	Número de individuos
Pe	Presión crítica
pO ₂	Presión parcial de oxígeno
T _a	Temperatura ambiente
T _b	Temperatura corporal
Torr	Torrichelli, mm de Hg
R	Respiraciones

RESUMEN

Los animales se pueden clasificar en dos categorías de acuerdo a su respuesta metabólica frente a una disminución de la presión parcial de oxígeno: los O₂-conformadores y los O₂-reguladores. En esta última se incluyen la mayoría de los vertebrados. Sin embargo, la respuesta de las aves paserinas sometidas a condiciones de baja concentración de O₂ aún no ha sido estudiada en detalle.

Considerando las características del sistema respiratorio de las aves que les confieren alta eficiencia en la obtención del O₂ del aire, es posible que en las aves, exista una presión crítica significativamente menor que la encontrada en otros grupos de vertebrados terrestres. Así también, es esperable que no existan diferencias en el tipo de respuesta metabólica en ninguna de las poblaciones estudiadas, sin importar la altitud de su hábitat de origen.

En esta tesis se midió la sensibilidad individual de cuatro especies de aves paseriformes con diferente distribución altitudinal a la hipoxia y a un alto gasto energético usando el parámetro presión crítica. Esta está generalmente relacionada con el rango de distribución altitudinal y el hábitat de los animales. También, se

compararon tres poblaciones de Zonotrichia capensis nativas de diferentes altitudes.

Los resultados encontrados en todas las especies y poblaciones sometidas a un gradiente altitudinal simulado no difirieron cualitativamente, ya sea en condiciones de altas o bajas temperaturas. En todos los casos el consumo de oxígeno se mantuvo hasta altitudes simuladas de 10000 metros. Sólo los individuos sometidos a un gasto energético máximo muestran un pequeño descenso del metabolismo en hipoxia.

La falta de diferencias entre las especies y poblaciones de diferente altitud apoya la hipótesis que esta alta tolerancia a la hipoxia es independiente de la distribución altitudinal de las aves. Así, es posible que la alta tolerancia a la hipoxia sea común y general a todas las aves.

ABSTRACT

Based on the metabolic responses under different partial pressures of oxygen, animals can be clasifed as: O₂-regulators and O₂-conformers. The latter include the majority of vertebrates. However, the responses of passerine birds under low ambient oxygen concentration has not been studied in detail.

Considering the high efficiency of bird's respiratory system to draw O₂ from air, birds should have a lower partial pressure of O₂ to mantain metabolism than the one found in other terrestrial vertebrates. Also, birds native of different elevations should not differ in their response.

To evaluate the sensitivity of individual birds form different elevations, to hypoxia we used the critical pressure in experiments of high and low energy requeriments.

Results show that under a simulated altitudinal gradient, all species showed qualitative similar metabolic responses, even under high and low ambient temperatures. In all cases birds maintained their oxygen consumption until simulated altitudes of 10000 meters. Only those individuals

under maximum energy requirements showed a small metabolic reduction under hypoxic conditions.

The metabolic independence of birds of high and low altitude from hypoxia, allow the acceptance of the hypothesis that high tolerance of birds to hypoxia is independent of their altitudinal distribution. If this is so, the high tolerance to hypoxia could be general to all birds.

INTRODUCCION

Los factores abióticos asociados con la altura que afectan la conducta, estructura y función de los seres vivos son muchos, pero el más importante y general que puede limitar la vida en alta altitud, es la disminución de la presión barométrica con la consecuente disminución de la presión parcial de oxígeno (pO_2) (Dill et al. 1964). Los demás factores difieren en intensidad e importancia relativa, pues varían con la latitud, estación, ritmo diario, condiciones meteorológicas, etc. (Bouverot 1985, Bozinovic et al. 1987).

Existen dos tipos básicos de respuestas conocidas en los animales frente a una disminución del pO_2 , de acuerdo a las cuales se les clasifica como: oxígeno-conformadores que se muestran totalmente dependientes del O_2 ambiental disminuyendo o aumentando su metabolismo en relación directa con el O_2 del medio, y los oxígeno-reguladores, capaces de mantener su metabolismo independiente del pO_2 hasta un cierto valor denominado presión crítica (P_c). Bajo este valor el metabolismo generalmente disminuye directa y linealmente con

(* El término "alta altitud" no tiene una definición precisa. Sin embargo, para efectos de esta tesis y por convención, se considerará como alta altitud desde los 3000 metros (Bouverot 1985).

el pO_2 ambiental, es decir, bajo P_c no existen diferencias cualitativas entre el comportamiento metabólico de O_2 -conformadores y O_2 -reguladores (Prosser & Brown 1961).

La presión crítica de oxígeno puede ser modificada por varios factores abióticos, así como por factores internos. Además del pO_2 ambiental pueden influir en ella la temperatura ambiente, el efecto de ésta sobre la temperatura corporal y el consumo de O_2 , a tal punto de conferirle a P_c el carácter de variable específica, independiente del tamaño corporal pero dependiente de la carga metabólica (Rosenmann 1987).

Frecuentemente, P_c guarda relación con el hábitat de los animales (Prosser & Brown 1961, Rosenmann & Morrison 1975, Ruiz et al. 1983). Así, animales que viven en ambientes (terrestres o acuáticos) con alta presiones parciales de O_2 tienen un mayor metabolismo en condiciones "normales" (aproximadamente 160 Torr) y también presiones críticas mayores que la de animales que habitan ambientes con menores pO_2 (e.g. Rosenmann & Morrison 1975). En esta forma, P_c puede ser utilizada como una medida de la sensibilidad a la hipoxia de las especies (Rosenmann & Morrison 1974a).

Entre los O_2 -reguladores conocidos se incluyen organismos de distintos grupos taxonómicos tales como: algunos protozoos, celenterados, anélidos, moluscos, crustáceos, insectos y la mayoría de los vertebrados (Prosser y Brown

1961). Sin embargo, aunque existen evidencias que las aves paseriformes presentan gran tolerancia a la hipoxia, superior a la de los mamíferos (Tucker 1968), la respuesta específica de las aves a la disminución del pO_2 ambiental no ha sido hasta ahora estudiada en detalle.

La peculiar estructura de los pulmones de las aves les permite utilizar mejor el O_2 a presiones atmosféricas bajas, lo que resulta especialmente importante en el vuelo a grandes alturas (Schmidt-Nielsen 1972, 1979). El sistema respiratorio de las aves de flujo unidireccional (Bretz & Schmidt-Nielsen 1972), con una barrera sangre/aire menor que la de otros grupos, con área de intercambio gaseoso muy grande en proporción al volumen de los pulmones y la forma en que ocurre el intercambio gaseoso (Piiper & Scheid 1973, 1975, Scheid 1982, 1985) (ver Apéndice I) les confiere mayor eficiencia en la obtención de oxígeno del medio en comparación con el resto de los vertebrados terrestres con respiración aérea (Piiper & Scheid 1973).

Basado en lo anterior, es perfectamente posible que el pO_2 arterial de las aves sea superior a la del resto de los vertebrados terrestres a una misma elevación y por lo tanto a idénticos pO_2 inspirados (Bourverot 1985). Por ejemplo, al comparar la presión parcial de oxígeno arterial de gansos y hombres a diferentes pO_2 ambientales, se puede observar que no existen mayores diferencias en hipoxia

moderada. Sin embargo, en hipoxia pronunciada, el pO_2 arterial de las aves es más alto que en el hombre, llegando incluso a valores similares a los del aire inspirado. Esto confirma que las aves poseen mecanismos eficientes de extracción de oxígeno del medio, superiores a los de los mamíferos en hipoxia aguda (Dejours 1982).

Por otro lado, existen evidencias que demuestran que las aves son capaces de volar y vivir a gran altura (Laybourne 1974). Por ejemplo, Rahn (1977) en Bourverot (1985), menciona 21 especies representando 10 órdenes de aves que nidifican entre los 4000 y 6500 metros de altura, así también algunas aves carroñeras son visitantes frecuentes de los campamentos más altos de las expediciones al Himalaya (Bourverot 1985). Estos casos indicarían que las aves son relativamente indiferentes o tienen un rango más amplio de tolerancia a la hipoxia.

Los antecedentes expuestos hacen de las aves un grupo interesante para estudiar la respuesta metabólica a la hipoxia. Jones & Holeton (1972) describieron en patos domésticos la disminución metabólica a altitudes simuladas de 11000 metros. Weathers & Snyder (1974) demostraron que el metabolismo de las codornices aclimatadas a diferentes altitudes disminuía considerablemente a presiones parciales menores que 80 Torr, que corresponde a 5500 metros de altitud. Bouverot et al. (1976) no encontraron cambios en el

metabolismo de palomas sometidas a presiones parciales de oxígeno equivalentes al de 4000 metros de altura. Colacino et al. (1977) también en patos domésticos, describieron la disminución relativa del metabolismo a 9000 metros de altura.

La mayoría de estos trabajos citados se han realizado en animales domésticos como patos, palomas y pollos, que no poseen la capacidad de volar (o capacidad muy reducida) y que no presentan una amplia distribución altitudinal. Esto dificulta extrapolar estos datos a aves silvestres que son capaces de permanecer por largo tiempo en altura y manteniendo niveles normales de actividad.

Por otro lado, los trabajos que relacionan la resistencia metabólica a la hipoxia con la distribución altitudinal en aves silvestres son escasos. El énfasis más bien se ha centrado en estudiar a nivel hematológico los mecanismos que pueden explicar la alta tolerancia a la hipoxia (Carpenter 1975, Jaeger & McGranth 1974, Carey & Morton 1976, Keys et al. 1986). Una excepción es el trabajo de Black & Tenney (1980), quienes además de comparar parámetros hematológicos, demostraron que el consumo de oxígeno de gansos silvestres (capaces de volar a grandes alturas) y el de patos domésticos se mantenía constante hasta altitudes simuladas superiores a 10000 metros.

Con excepción de los trabajos de Tucker (1968), de

Castro (1983) y de Castro et al. (1985) no hay registros de respuestas metabólicas de aves paserinas sometidas a altitudes simuladas. Este es un grupo especialmente importante dentro de las aves, dado que constituyen el 60% del total de especies existentes y tienen tasas metabólicas altas que están relacionadas con su pequeño tamaño corporal. Esto último introduce un nuevo aspecto que debe ser considerado en la respuesta metabólica a la alta altitud.

Castro (1983) y Castro et al. (1985) señalan que Zonotrichia capensis (20.3 g) posee una P_c de 80 Torr (pO_2 equivalente al encontrado a 5500 m.s.n.m.) la que no difiere significativamente entre poblaciones del nivel del mar y poblaciones de altura (capturadas a 4500 m.s.n.m.). En estos trabajos desgraciadamente se incluye sólo una determinación por debajo de 80 Torr, lo que hace que sea imposible determinar con exactitud una P_c . Por el contrario, Tucker (1968) encontró que Passer domesticus (22.5 g) no disminuye su metabolismo en pO_2 ambientales de 72 Torr (lo que corresponde a 6300 m.s.n.m.), sino que es mayor que el medido en condiciones normales ($pO_2 = 160$ Torr).

Considerando estas evidencias contradictorias, no es posible definir en forma unívoca la respuesta de las aves paseriformes en un gradiente altitudinal simulado.

La mayoría de los trabajos citados contienen

mediciones de animales en reposo, y en algunos casos a temperaturas ambientales relativamente altas. Pero, como no existe un estudio sistemático del efecto del frío sobre las respuestas de las aves a la hipoxia, se dificulta la extrapolación a la naturaleza, pues las aves que no son residentes de ambientes de altura estarán bajo condiciones de hipoxia durante el vuelo (hipoxia aguda), y sometidas además a bajas temperaturas, las que disminuyen aproximadamente 6.4 °C por Km de altura (Strahler 1972). Paralelamente, las aves residentes de alta altitud tienen que soportar las condiciones de frío e hipoxia de su habitat tanto en vuelo como en reposo (hipoxia crónica). Luego, se requiere relacionar experimentalmente un bajo pO_2 ambiental con un alto consumo de oxígeno resultado del gasto energético de volar (Tucker 1966) y de las bajas temperaturas ambientales características de la alta altitud.

Objetivos Generales

El objetivo central de esta tesis es definir la naturaleza de la respuesta metabólica de algunas aves passeriformes bajo condiciones de disminución del pO_2 ambiental y con distintas demandas energéticas. También, se buscarán los mecanismos que pueden explicar las respuestas obtenidas con la medición simultánea de varios parámetros fisiológicos.

Objetivos Específicos

Se comparará la respuesta metabólica intra e interespecífica en poblaciones de algunas aves paseriformes con diferente distribución altitudinal sometidas a condiciones de hipoxia y frío, para probar si esta aparente alta tolerancia de las aves a la hipoxia es atributo exclusivo de especies de altura o también de otras especies.

También se medirá simultáneamente la tolerancia a la hipoxia con una alta demanda energética, para simular las condiciones del alto requerimiento de oxígeno que implica el vuelo y el frío en la altura.

Hipótesis

H₀: Las poblaciones de aves de diferente distribución altitudinal, no presentarán una tolerancia diferencial a la hipoxia y frío.

H₁: Las poblaciones de aves de diferente altitud presentarán una respuesta diferencial a la hipoxia y frío, dependiente de su distribución altitudinal.

MATERIALES Y METODOS

Las especies elegidas para la comparación inter-específica fueron: Carduelis barbatus ("Jilguero") de Santiago (600 m.s.n.m.); Sicalis auriventris ("Chirihue") de la Laguna del Maule (2100 m.s.n.m.); Phrygilus sp. ("Cometocino") y Sicalis sp. de la Laguna del Inca, Portillo (3000 m.n.s.m.) (ver Tabla 1). Para las comparaciones intra-específicas en las respuestas metabólicas en altitudes simuladas se tomó como modelo a Zonotrichia capensis ("Chincol") por dos razones: i) su amplia distribución tanto latitudinal como altitudinal: desde el estado de Chiapas (México) hasta Cabo de Hornos (Chile), abarca 73 grados de latitud (Davis 1971, Araya & Millie 1986), y desde el nivel del mar, hasta la Puna (sobre los 4000 m.s.n.m.) (Plenge & Pearson 1974, Pearson & Ralph 1978); ii) es de fácil captura y mantención en el laboratorio. Esta especie fue capturada en tres localidades de diferente altitud: Santiago, Laguna del Maule y Laguna del Inca (Portillo). Todas las aves fueron capturadas con redes de niebla y mantenidas en jaulas individuales con agua y alimento ad libitum. La Tabla 1 muestra la lista de las especies estudiadas, el número de individuos usados y la localidad de origen.

Las mediciones metabólicas (M) en normoxia e hipoxia se realizaron en cámaras de bronce oscuras conectadas a un

TABLA 1

Número de animales, localidad, latitud, longitud y altitud de captura de las cuatro especies de passeriformes estudiadas.

Familia/especie	n	Localidad	Lat.	Long.	Alt.*
Emberezidae					
<u>Zonotrichia capensis</u>	25	Santiago	33°27'	70°38'	600 m
<u>Zonotrichia capensis</u>	3	L. del Maule	36°04'	70°30'	2100 m
<u>Zonotrichia capensis</u>	4	Portillo	32°49'	70°09'	3000 m
<u>Sicalis auriventris</u>	7	L. del Maule	36°04'	70°30'	2100 m
<u>Sicalis</u> sp.	1	Portillo	32°49'	70°09'	3000 m
Fringillidae					
<u>Carduelis barbatus</u>	16	Santiago	33°27'	70°38'	600 m
<u>Phrygilus</u> sp.	2	Portillo	32°49'	70°09'	3000 m

* Información obtenida de: "Listados de Nombres Geográficos" (Editado por: Instituto Geográfico Militar de Chile).

respirómetro de circuito cerrado computarizado, basado en el diseño de Morrison (1951), y sumergidas en un baño termorregulado (± 0.05 °C). Todas las mediciones se realizaron durante el período de actividad de las aves (desde las 0900 hasta las 1800 h, F.F. Novoa datos no publicados), con una duración mínima de dos horas y una máxima de cuatro horas. El metabolismo se midió a temperaturas ambientales (T_a) entre -5 y 25 °C ($-5, 0, 10$ y 25 °C).

Los diferentes valores de pO_2 ambiental se obtuvieron por medio de mezclas gaseosas de volúmenes controlados de N_2 y aire. El porcentaje de O_2 se midió en un analizador paramagnético de O_2 Beckman C2 ($\pm 0.25\%$). Las aves permanecieron en condiciones hipóxicas durante 40 minutos como mínimo. Los resultados se expresan como el promedio de los dos valores mínimos bajo cada condición y además el promedio de los valores obtenidos en los últimos 30 minutos de medición.

El peso corporal (± 0.01 g) se registró antes de cada medición en una balanza Shimadzu EB-2800.

En las mediciones de la temperatura corporal (T_b) (± 0.1 °C) se utilizaron termocuplas de Cu-constantan conectadas a un termómetro digital Sensortek, modelo BAT-12. Estas mediciones se realizaron al término de cada experimento. Así también se midió la temperatura corporal durante el transcurso de la experimentación bajo condiciones de normoxia e hipoxia.

Las frecuencias respiratorias (Fr) en distintos grados de hipoxia se obtuvieron por medio de un transductor de presión Statham conectado a las cámaras metabólicas y a un registrador potenciométrico (DC).

Los experimentos en los cuales se midió simultáneamente T_b , Fr y M a distintos pO_2 , se realizaron en cinco individuos de Z. capensis y a cuatro diferentes temperaturas ambientes (0, 5, 10 y 35 °C).

La evaporación, tanto en normoxia como en hipoxia, se midió a través de mediciones gravimétricas en cinco individuos en un sistema termorregulado con flujo abierto de aire seco y mezclas de diferentes concentraciones de O_2 , según el método descrito por Heinsworth (1968), usando una balanza analítica AND ER-120 A (± 0.0001 g). Las mediciones de evaporación en normoxia e hipoxia se realizaron en los mismos individuos, pero en diferentes días, dando a los animales tiempo de recuperación entre cada medición (24 a 48 horas). Estos experimentos se realizaron a 10 y 35 °C, no considerándose temperaturas más bajas por limitaciones metodológicas.

Finalmente, para inducir el aumento del gasto energético en aves sometidas a hipoxia, se realizaron mediciones en atmósferas de He- O_2 y con diferentes presiones parciales de oxígeno: 160 Torr (nivel del mar), 105.6 Torr

(3300 m.s.n.m.) y 85.1 Torr (5000 m.s.n.m.), de acuerdo al método descrito por Rosenmann y Morrison (1974b). Previamente se determinó la temperatura ambiental a la cual es posible obtener el máximo gasto de energía en cada especie (ver Rosenmann & Morrison 1974b). Las temperaturas fueron: i) 0 °C para las tres poblaciones de Z. capensis y C. barbatus, ii) -5 °C para S. auriventris y Phrygilus sp. En estas condiciones los individuos están sometidos a hipoxia junto con una mayor demanda de O₂ lo que simula lo ocurrido durante el vuelo. En cada caso sólo se consideró el máximo valor de metabolismo obtenido.

Las pruebas estadísticas utilizadas para el análisis de los datos fueron las siguientes: a) bondad de ajuste "Chi-cuadrado" para normalidad, b) análisis de regresión lineal, c) prueba t de Student, d) prueba t de Student con corrección de covarianza, e) ANOVA de una vía y f) prueba de Tukey (a posteriori) (Steel & Torrie 1985).

Todos los valores se muestran como promedio \pm desviación estándar (DE), el límite de rechazo de las hipótesis de nulidad fue de 5%.

RESULTADOS

Metabolismo en Hipoxia

Las Figuras 1 a 8 muestran la respuesta metabólica de Z. capensis en un gradiente altitudinal simulado a diferentes temperaturas ambientes (25 a -5 °C). En ninguno de los casos se observa disminución significativa de los valores metabólicos con la disminución del pO₂, ya sea considerando los valores mínimos o el promedio de la última media hora de medición. Las ecuaciones de regresión y las características estadísticas de ellas se indican en las leyendas de cada Figura. Las pendientes de la mayoría de las regresiones no son estadísticamente distintas de cero, y los coeficientes de regresión no significativos. Los valores mínimos de pO₂ medidos alcanzan los 40 Torr que corresponde a una altitud simulada de 11000 metros. El gasto energético de esta especie, bajo la zona de termoneutralidad (entre 25 y -5 °C) se relaciona con la temperatura ambiente siguiendo la ecuación: $M = 6.0 - 0.12 T_a$ (ml O₂ / g·h) (r = 0.96, P < 0.05).

El único caso en que simultáneamente disminuye significativamente el metabolismo con el pO₂, fue en los experimentos a 25 °C. Esto se puede observar cuando se consideran los promedios de los valores de la última media hora de medición (Figura 2). Sin embargo, esto no ocurre

METABOLISMO MINIMO EN HIPOXIA

Z. capensis-Santiago (n=5) Ta = 25°C

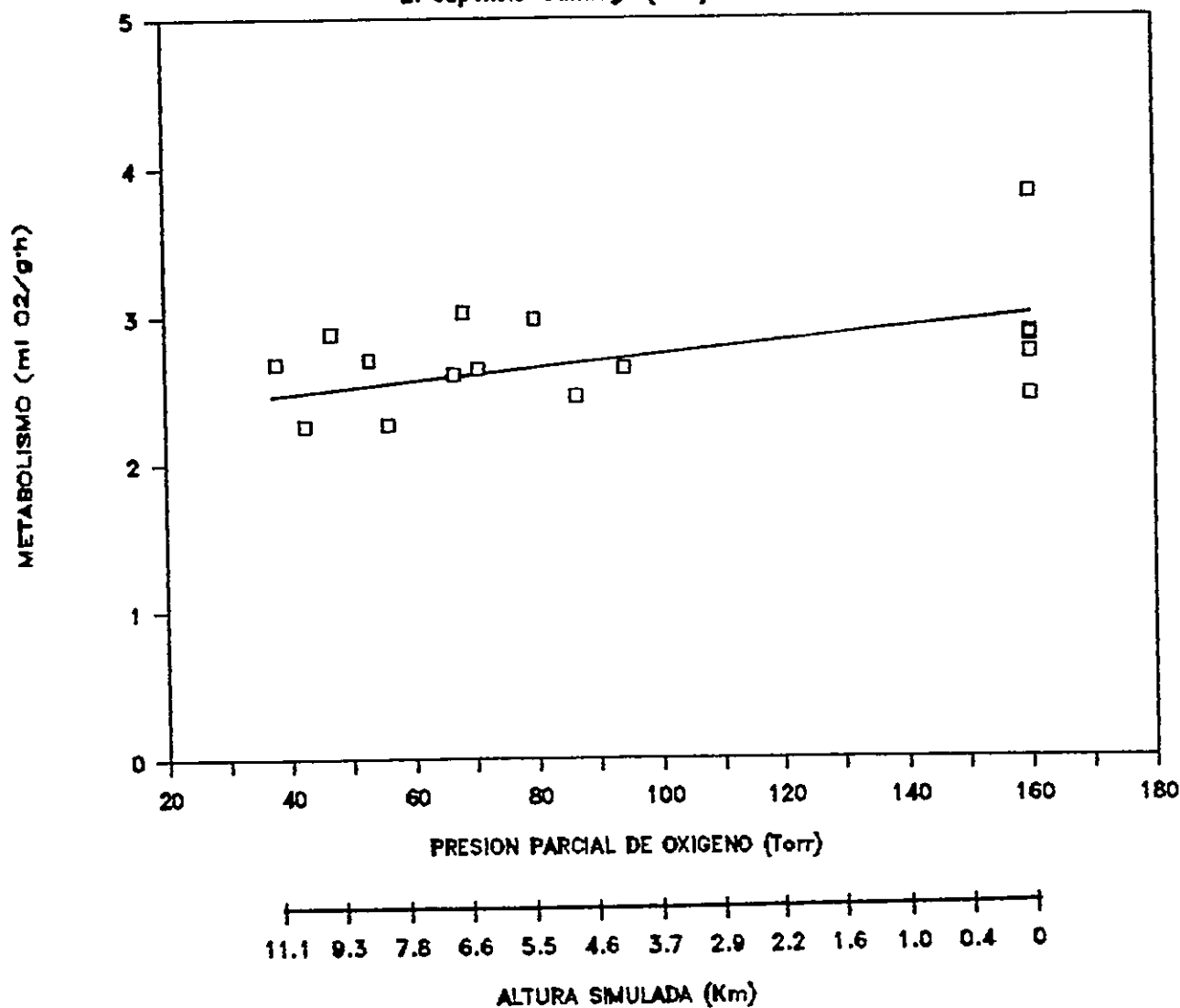


Figura 1.- Metabolismo versus presión parcial de oxígeno en *Zonotrichia capensis* de Santiago (600 m.s.n.m.). Cada punto corresponde al promedio de los dos valores mínimos. La línea continua representa la regresión $Y = 2.45 + 0.0031 X$ ($r = 0.403$, $P > 0.1$). Se muestra la altura simulada equivalente a cada presión parcial de oxígeno.

METABOLISMO PROMEDIO EN HIPOXIA

Z. capensis-Santiago (n=5) Ta = 25°C

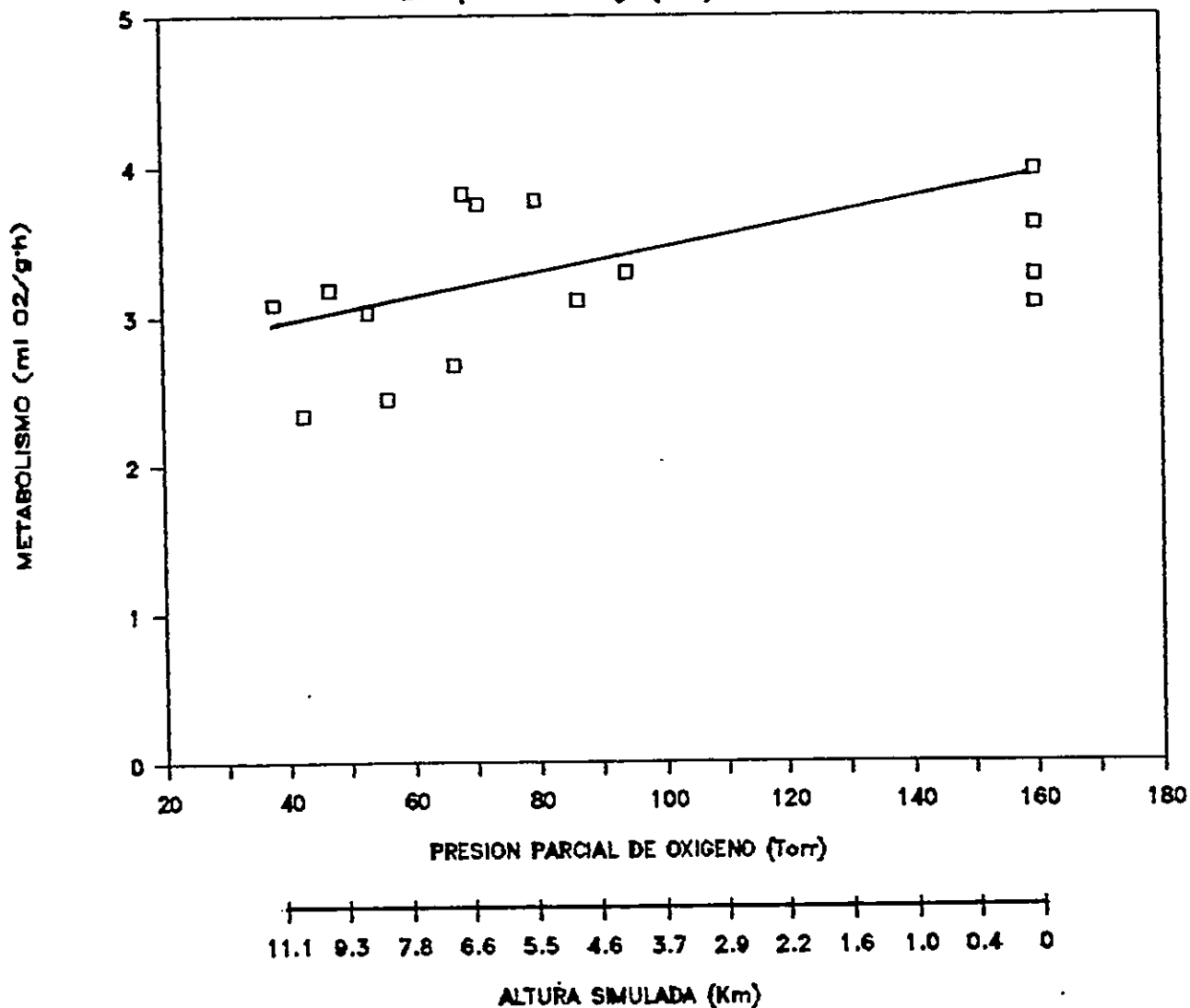


Figura 2.- Metabolismo versus presión parcial de oxígeno en Zonotrichia capensis de Santiago (600 m.s.n.m.). Cada punto corresponde al promedio de todos los valores obtenidos en la última media hora de medición. La línea continua representa la regresión $Y = 2.58 + 0.0084 X$ ($r = 0.545$, $P < 0.05$). Se muestra la altura simulada equivalente a cada presión parcial de oxígeno.

METABOLISMO MINIMO EN HIPOXIA

Z. capensis-Santiago (n=14) Ta = 10°C

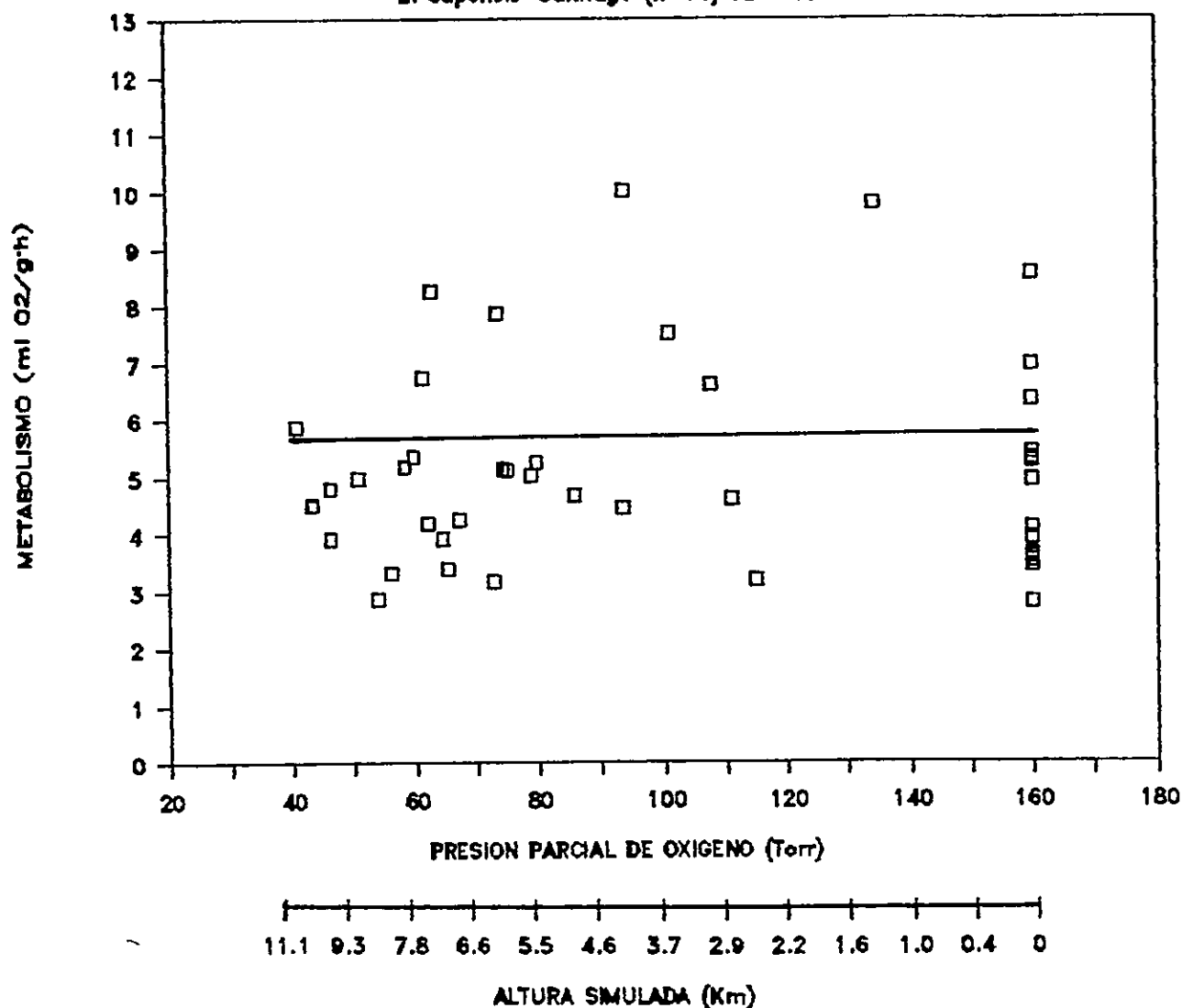


Figura 3.- Metabolismo versus presión parcial de oxígeno en *Zonotrichia capensis* de Santiago (600 m.s.n.m.). Cada punto corresponde al promedio de los dos valores mínimos. La línea continua representa la regresión $Y = 5.11 + 0.0002 X$ ($r = 0.004$, $P > 0.5$). Se muestra la altura simulada equivalente a cada presión parcial de oxígeno.

METABOLISMO PROMEDIO EN HIPOXIA

Z. capensis-Santiago (n=14) Ta = 10°C

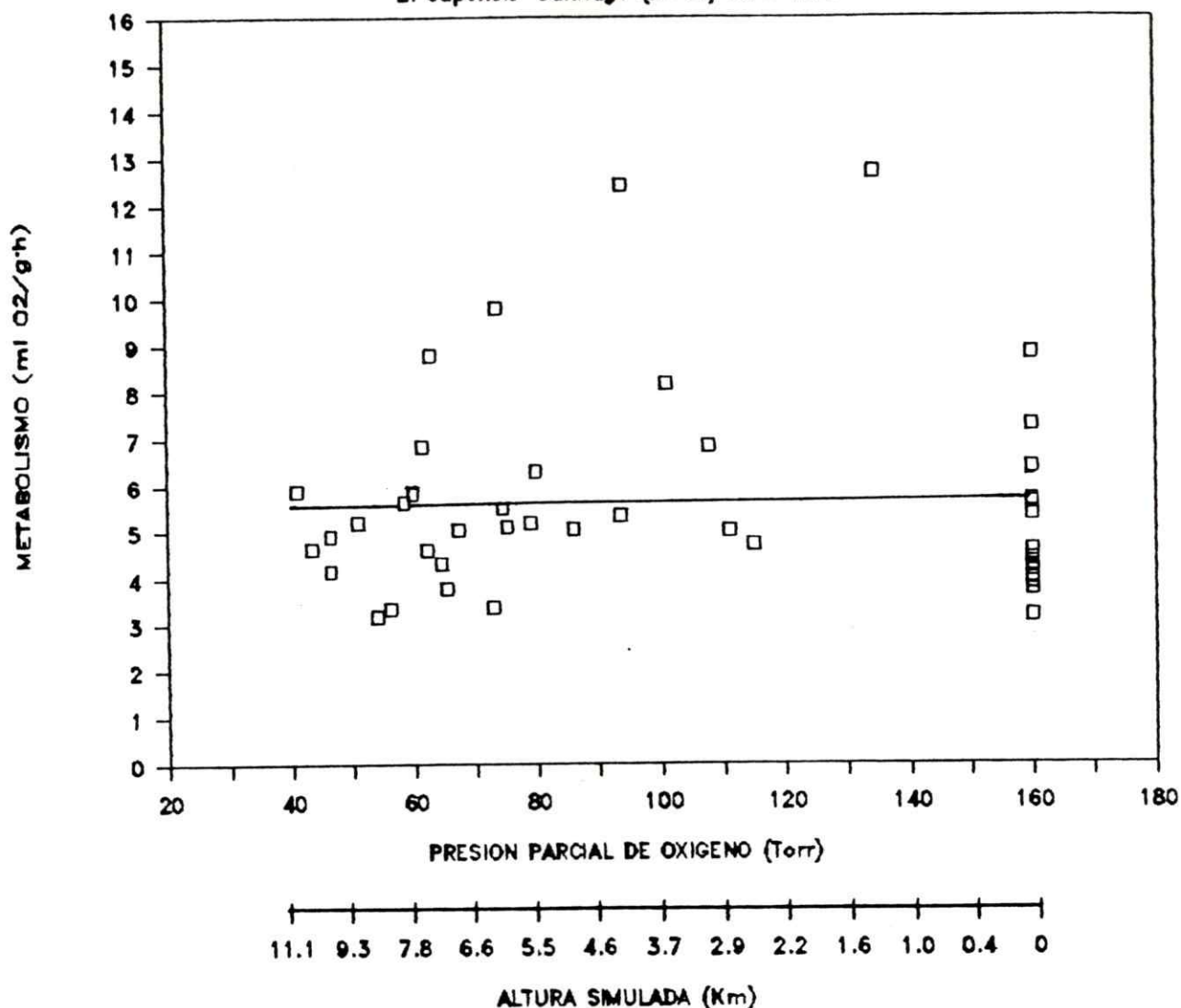


Figura 4.- Metabolismo versus presión parcial de oxígeno en Zonotrichia capensis de Santiago (600 m.s.n.m.). Cada punto corresponde al promedio de todos los valores obtenidos en la última media hora de medición. La línea continua representa la regresión $Y = 5.52 + 0.0012 X$ ($r = 0.025$, $P > 0.5$). Se muestra la altura simulada equivalente a cada presión parcial de oxígeno.

METABOLISMO MINIMO EN HIPOXIA

Z. capensis-Santiago (n=7) Ta = 0°C

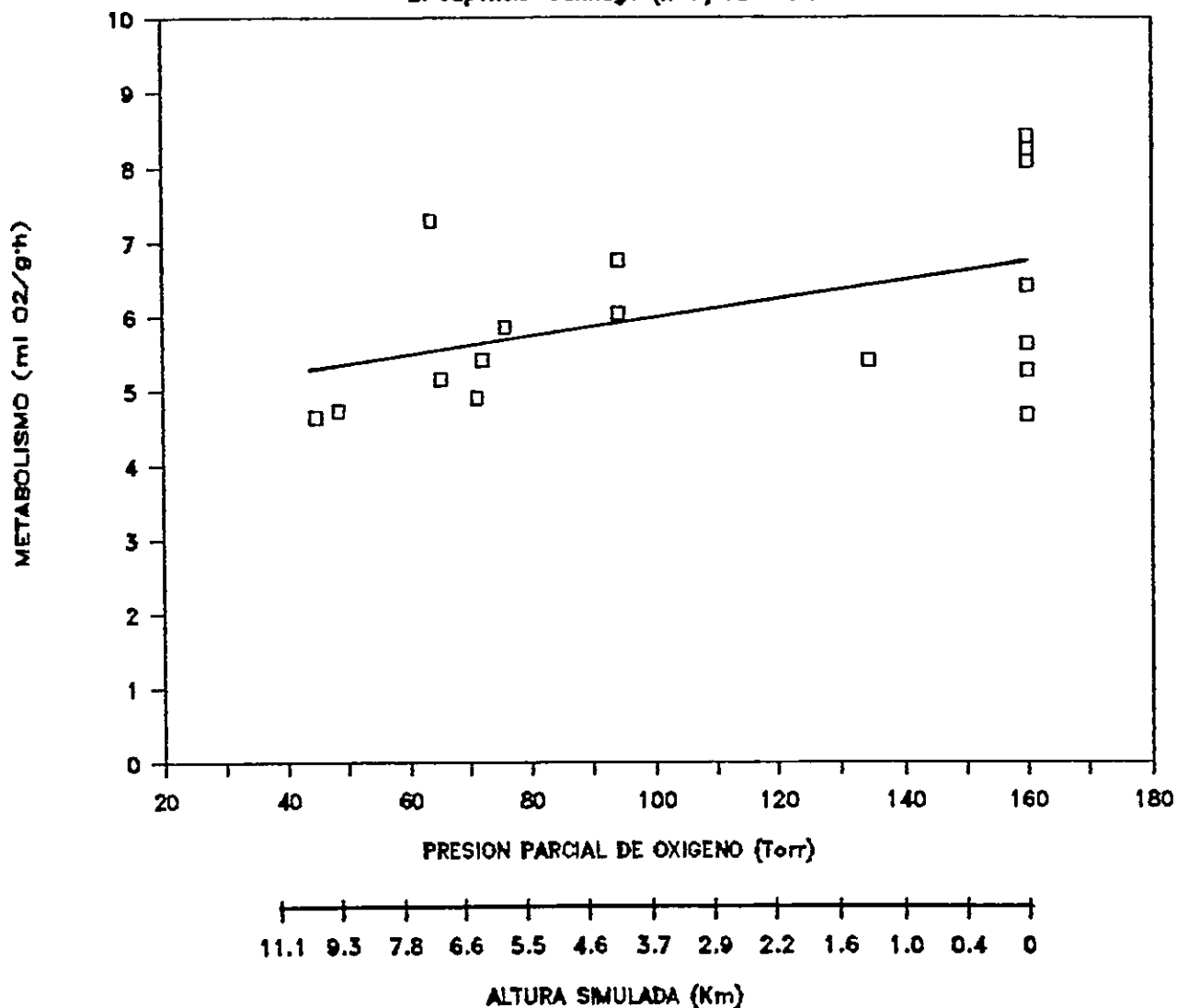


Figura 5.- Metabolismo versus presión parcial de oxígeno en Zonotrichia capensis de Santiago (600 m.s.n.m.). Cada punto corresponde al promedio de los dos valores mínimos. La línea continua representa la regresión $Y = 4.71 + 0.0120 X$ ($r = 0.439$, $P > 0.05$). Se muestra la altura simulada equivalente a cada presión parcial de oxígeno.

METABOLISMO PROMEDIO EN HIPOXIA

Z. capensis-Santiago (n=7) Ta = 0°C

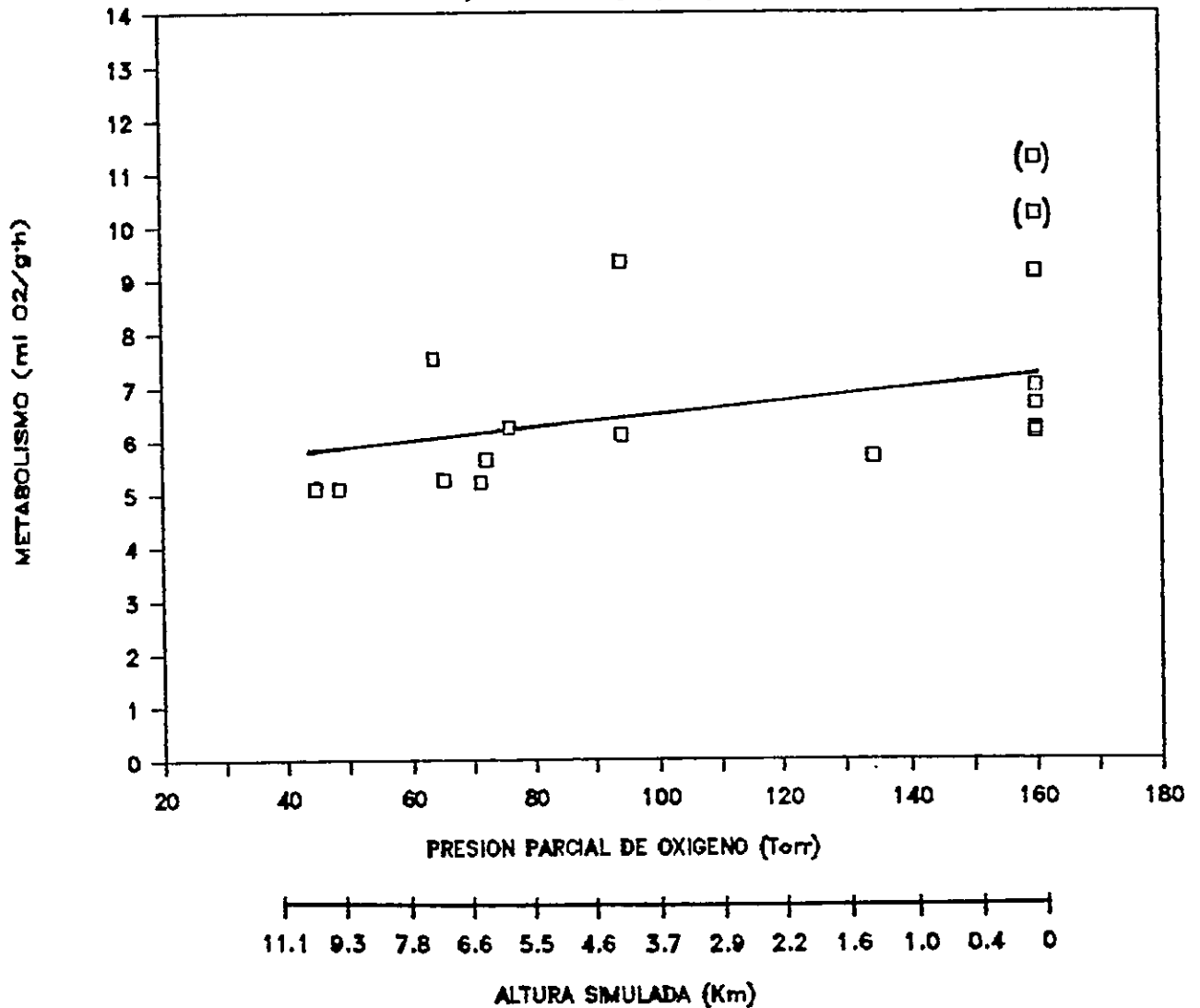


Figura 6.- Metabolismo versus presión parcial de oxígeno en Zonotrichia capensis de Santiago (800 m.s.n.m.). Cada punto corresponde al promedio de todos los valores obtenidos en la última media hora de medición. La línea continua representa la regresión $Y = 5.21 + 0.0118 X$ ($r = 0.401$, $P > 0.1$). Valores en paréntesis no incluidos en la regresión. Se muestra la altura simulada equivalente a cada presión parcial de oxígeno.

METABOLISMO MINIMO EN HIPOXIA

Z. capensis-Santiago (n=10) $T_a = -5^\circ\text{C}$

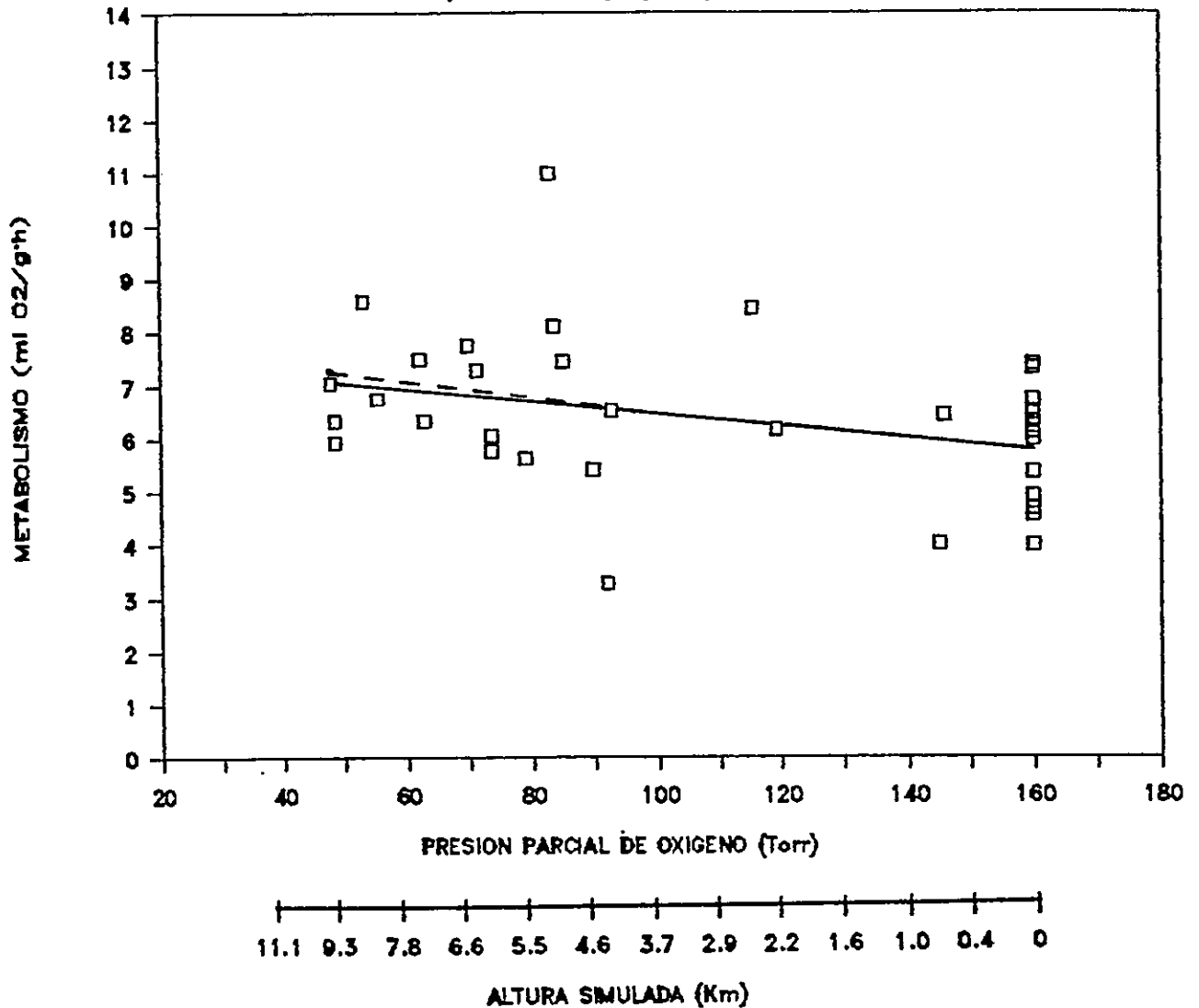


Figura 7.- Metabolismo versus presión parcial de oxígeno en *Zonotrichia capensis* de Santiago (600 m.s.n.m.). Cada punto corresponde al promedio de los dos valores mínimos. La línea continua representa la regresión $Y = 7.70 - 0.0119 X$ ($r = -0.353$, $P < 0.05$). La línea de trazos representa la regresión incluidos sólo los datos de metabolismo obtenidos en altitudes simuladas superiores a 3000 metros, $Y = 7.77 - 0.0136 X$ ($r = -0.132$, $P > 0.5$). Se muestra la altura simulada equivalente a cada presión parcial de oxígeno.

METABOLISMO PROMEDIO EN HIPOXIA

Z. capensis-Santiago (n=10) Ta = -5°C

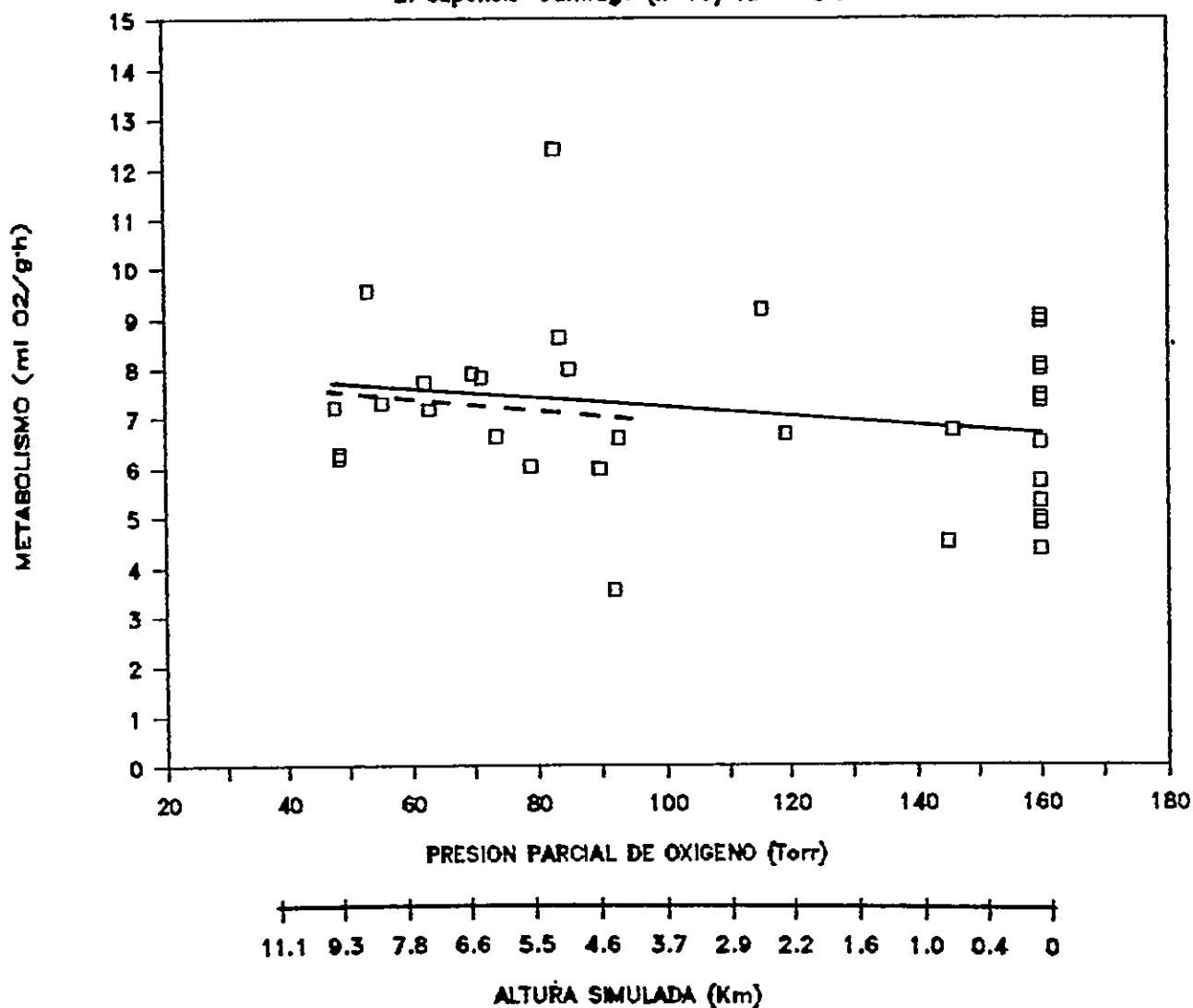


Figura 8.- Metabolismo versus presión parcial de oxígeno en Zonotrichia capensis de Santiago (600 m.s.n.m.). Cada punto corresponde al promedio de todos los valores obtenidos en la última media hora de medición. La línea continua representa la regresión $Y = 7.92 - 0.0081 X$ ($r = -0.207$, $P > 0.2$). La línea de trazos representa la regresión incluidos sólo los datos de metabolismo obtenidos en altitudes simuladas superiores a 3000 metros, $Y = 8.02 - 0.010 X$ ($r = -0.086$, $P > 0.5$). Se muestra la altura simulada equivalente a cada presión parcial de oxígeno.

cuando se consideran los valores mínimos en cada nivel de hipoxia (Figura 1). Esto indica que la disminución del consumo de oxígeno no está relacionada con el pO_2 ambiental, sino más bien con la alta expansividad metabólica de las aves en esta temperatura, que les permite aumentar mucho el metabolismo por sobre el de reposo. La frecuencia con que ocurre esto disminuye en el transcurso del experimento cuando los animales se aclimatan a las condiciones de estudio, lo que coincide con la disminución experimental del pO_2 .

Las otras poblaciones y especies, sólo fueron sometidas a temperaturas ambientes bajo cero dado que la probabilidad de encontrar una P_c es mayor en condiciones de alto gasto energético. Las Figuras 9 y 10 muestran los resultados en individuos de Z, capensis capturados en la Laguna del Maule. Básicamente el patrón encontrado es similar al de la población de Santiago. Así también el metabolismo en hipoxia de los individuos capturados en Portillo sigue el mismo comportamiento de las otras poblaciones (Figs. 11 y 12). Los consumos de O_2 en normoxia de las tres poblaciones de Z. capensis estudiadas son estadísticamente iguales considerando tanto los valores mínimos como los promedios (ANOVA de una vía, $P > 0.05$ en ambos casos).

METABOLISMO MINIMO EN HIPOXIA

Z. capensis-L. del Maule (n=3) Ta = -5°C

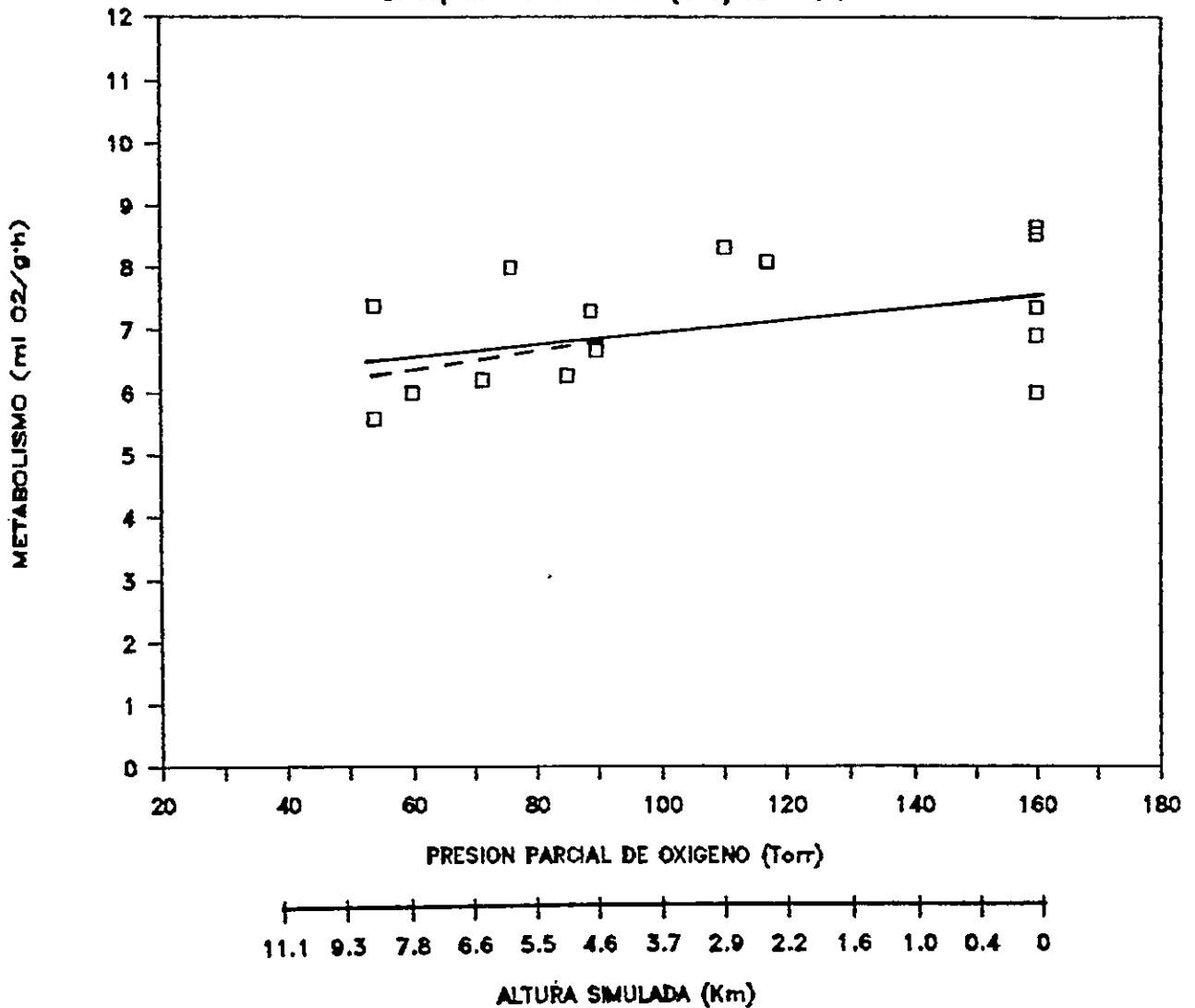


Figura 9.- Metabolismo versus presión parcial de oxígeno en Zonotrichia capensis de la Laguna del Maule (2100 m.s.n.m.). Cada punto corresponde al promedio de los dos valores mínimos. La línea continua representa la regresión $Y = 6.04 + 0.0103 X$ ($r = 0.434$, $P > 0.1$). La línea de trazos representa la regresión incluidos sólo los datos de metabolismo obtenidos en altitudes simuladas superiores a 3000 metros, $Y = 5.48 + 0.0164 X$ ($r = 0.304$, $P > 0.4$). Se muestra la altura simulada equivalente a cada presión parcial de oxígeno.

METABOLISMO PROMEDIO EN HIPOXIA

Z. capensis-L. del Maule (n=3) Ta = -5°C

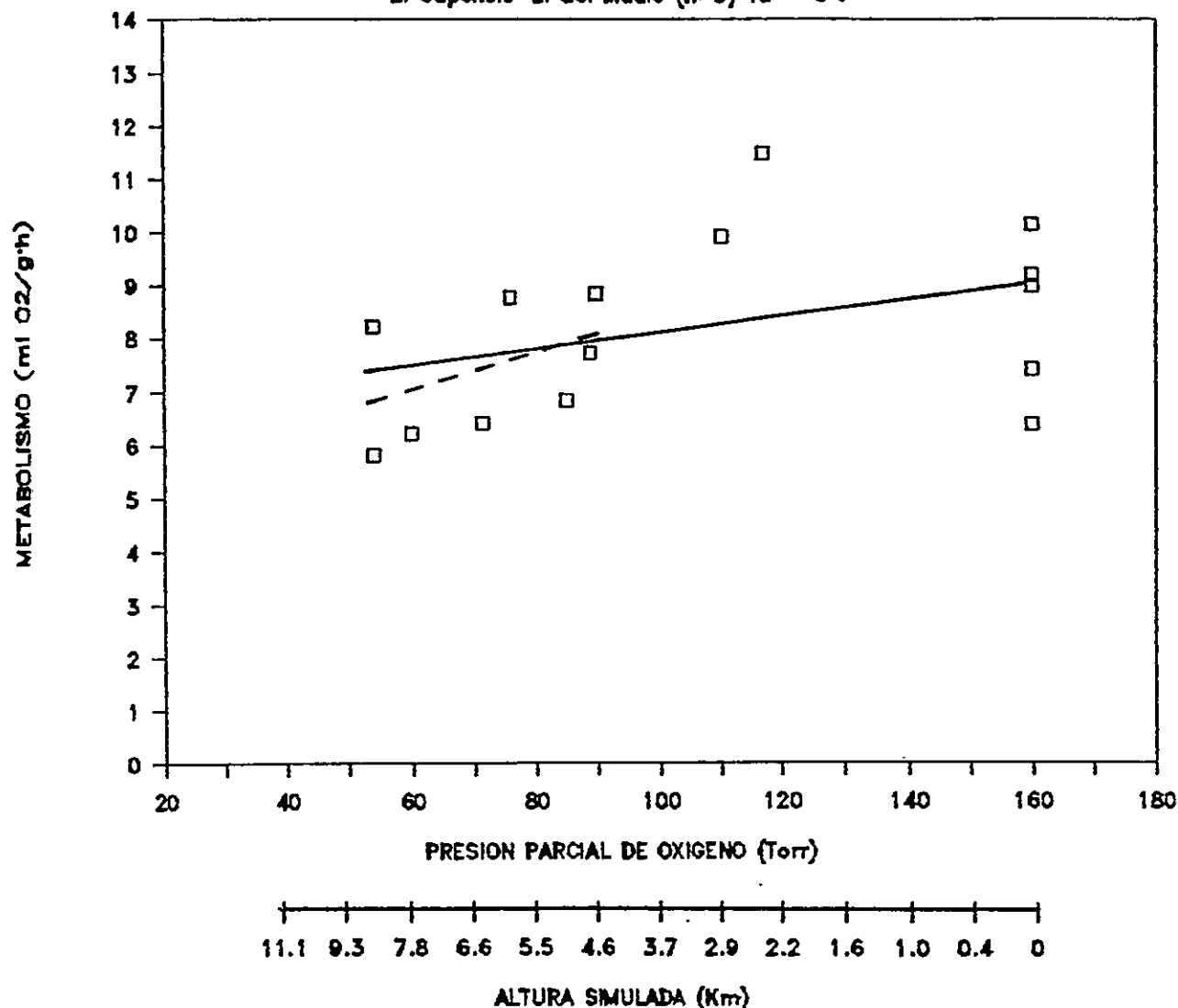


Figura 10.- Metabolismo versus presión parcial de oxígeno en Zonotrichia capensis de la Laguna del Maule (2100 m.s.n.m.). Cada punto corresponde al promedio de todos los valores obtenidos en la última media hora de medición. La línea continua representa la regresión $Y = 6.51 + 0.0154 X$ ($r = 0.393$, $P > 0.1$). La línea de trazos representa la regresión incluidos sólo los datos de metabolismo obtenidos en altitudes simuladas superiores a 3000 metros, $Y = 4.69 + 0.037 X$ ($r = 0.462$, $P > 0.2$). Se muestra la altura simulada equivalente a cada presión parcial de oxígeno.

METABOLISMO MINIMO EN HIPOXIA

Z. capensis-Portillo (n=4) Ta = -5°C

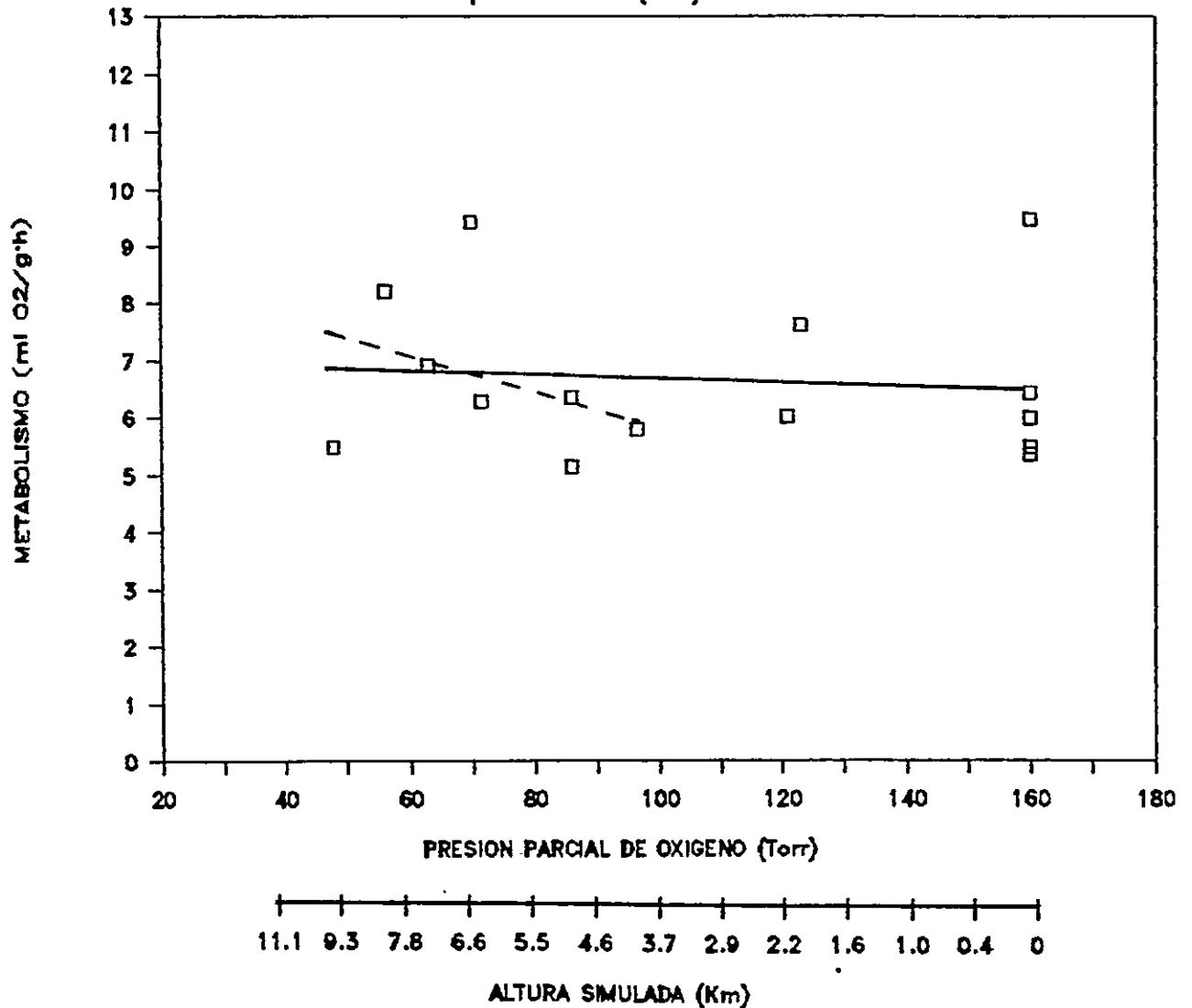


Figura 11.- Metabolismo versus presión parcial de oxígeno en *Zonotrichia capensis* de Portillo (3000 m.s.n.m.). Cada punto corresponde al promedio de los dos valores mínimos. La línea continua representa la regresión $Y = 7.02 - 0.0033 X$ ($r = -0.101$, $P > 0.5$). La línea de trazos representa la regresión incluidos sólo los datos de metabolismo obtenidos en altitudes simuladas superiores a 3000 metros, $Y = 9.15 - 0.0339 X$ ($r = -0.349$, $P > 0.3$). Se muestra la altura simulada equivalente a cada presión parcial de oxígeno.

METABOLISMO PROMEDIO EN HIPOXIA

Z. capensis-Portillo (n=4) Ta = -5°C

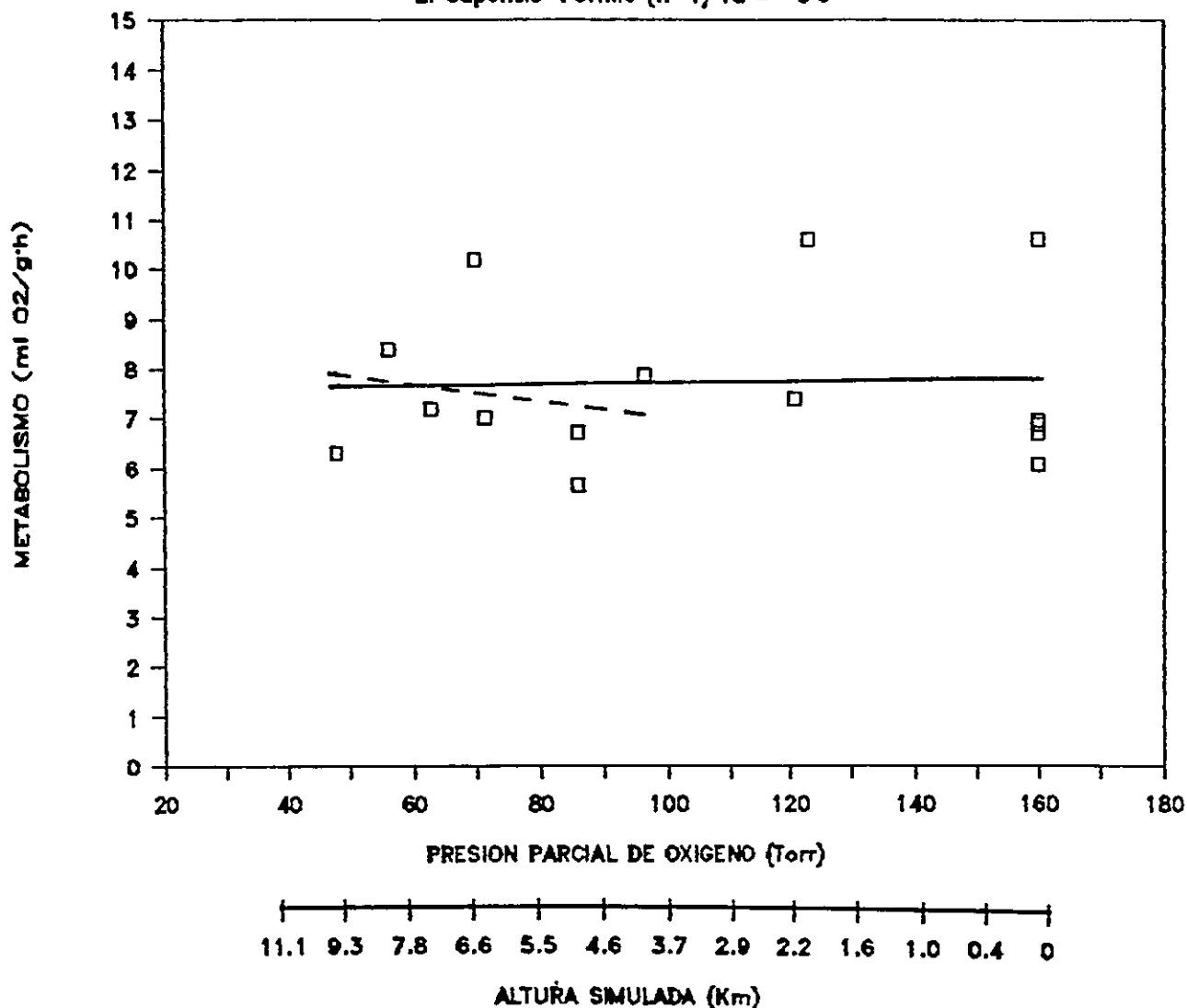


Figura 12.- Metabolismo versus presión parcial de oxígeno en Zonotrichia capensis de Portillo (3000 m.s.n.m.). Cada punto corresponde al promedio de todos los valores obtenidos en la última media hora de medición. La línea continua representa la regresión $Y = 7.47 + 0.0015 X$ ($r = 0.042$, $P > 0.5$). La línea de trazos representa la regresión incluidos sólo los datos de metabolismo obtenidos en altitudes simuladas superiores a 3000 metros, $Y = 8.57 - 0.016 X$ ($r = -0.169$, $P > 0.5$). Se muestra la altura simulada equivalente a cada presión parcial de oxígeno.

Los resultados obtenidos en C. barbatus, S. auriventris y Phrygilus sp. se muestran en las Figuras 13 a la 18. Tampoco se puede observar la presencia de una P_c en estas especies hasta altitudes simuladas de 10000 metros. Siguiendo el mismo patrón descrito anteriormente, ninguna de las pendientes son significativamente distintas de cero.

De acuerdo a la definición de alta y baja altitud utilizada en esta tesis, todos los datos de las tres especies de paserinos capturados por debajo de los 3000 metros de altura (Santiago 600 m.s.n.m. y Laguna del Maule 2100 m.s.n.m.) se han juntado y resumido en las Figuras 19 y 20. El metabolismo en hipoxia se expresó como porcentaje del obtenido en normoxia. En la misma forma, las Figuras 21 y 22 contienen los resultados de las tres especies capturadas en alta altitud (Portillo 3000 m.s.n.m.). En ninguno de los casos el consumo de O_2 es dependiente del pO_2 ambiental, tal como lo revelan las características estadísticas de las ecuaciones de regresión.

Metabolismo Máximo en Hipoxia

Los valores de metabolismo máximo en normoxia obtenidos antes y después de las mediciones en hipoxia no son significativamente distintos entre si (ver Fig. 23), indicando que las mediciones repetidas de metabolismo máximo no tuvieron efecto de entrenamiento o desgaste en los

METABOLISMO MINIMO EN HIPOXIA

C. barbatus-Santiago (n=4) Ta = -5°C

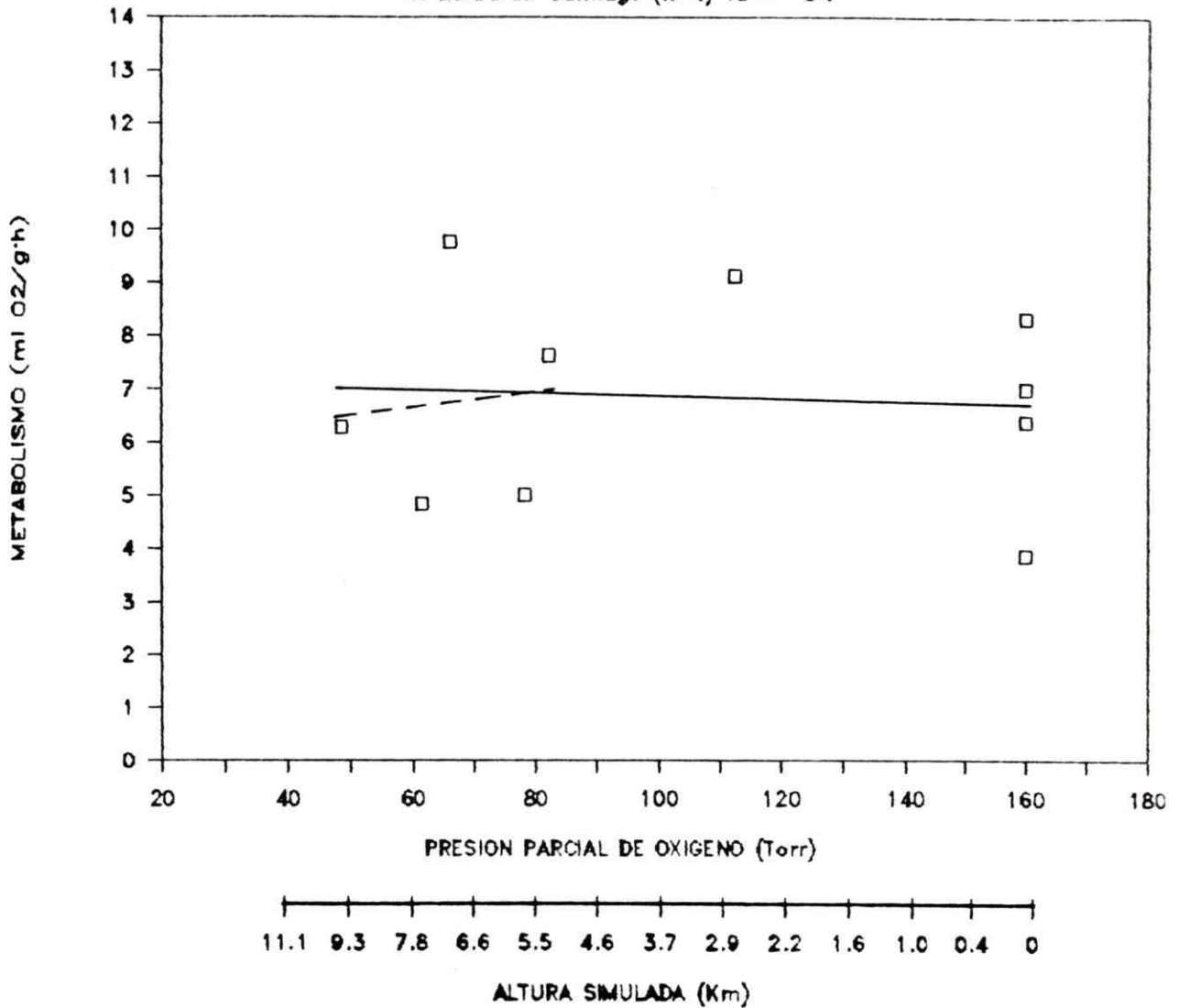


Figura 13.- Metabolismo versus presión parcial de oxígeno en *Carduelis barbatus* de Santiago (600 m.s.n.m.). Cada punto corresponde al promedio de los dos valores mínimos. La línea continua representa la regresión $Y = 7.08 - 0.0023 X$ ($r = -0.056$, $P > 0.5$). La línea de trazos representa la regresión incluidos sólo los datos de metabolismo obtenidos en altitudes simuladas superiores a 3000 metros, $Y = 5.78 + 0.014 X$ ($r = 0.091$, $P > 0.5$). Se muestra la altura simulada equivalente a cada presión parcial de oxígeno.

METABOLISMO PROMEDIO EN HIPOXIA

C. barbatus-Santiago (n=4) Ta = -5°C

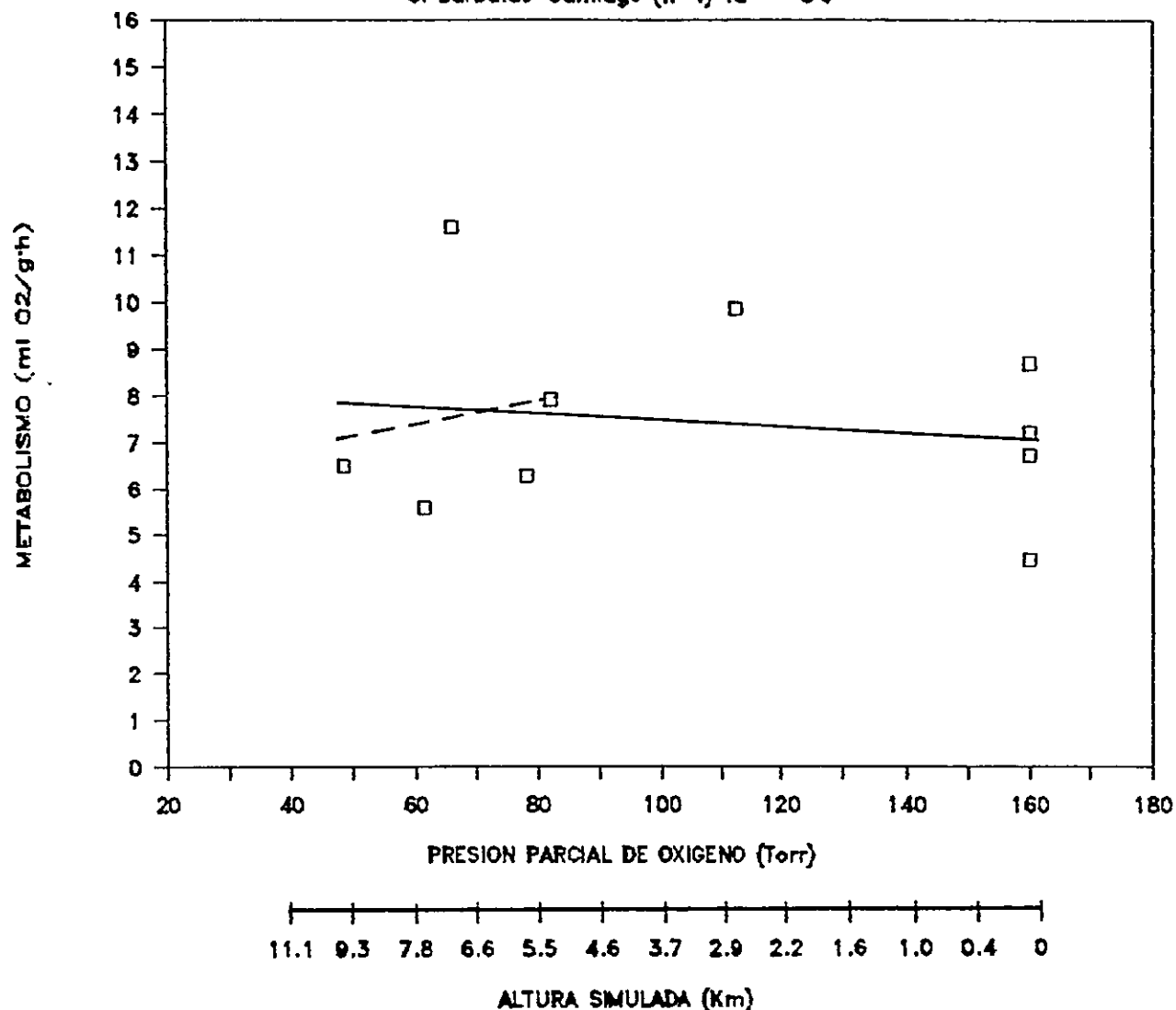


Figura 14.- Metabolismo versus presión parcial de oxígeno en Carduelis barbatus de Santiago (600 m.s.n.m.). Cada punto corresponde al promedio de todos los valores obtenidos en la última media hora de medición. La línea continua representa la regresión $Y = 8.25 - 0.0071 X$ ($r = -0.159$, $P > 0.5$). La línea de trazos representa la regresión incluídos sólo los datos de metabolismo obtenidos en altitudes simuladas superiores a 3000 metros, $Y = 5.91 + 0.025 X$ ($r = 0.138$, $P > 0.5$). Se muestra la altura simulada equivalente a cada presión parcial de oxígeno.

METABOLISMO MINIMO EN HIPOXIA

S. auriventris-L. Maule (n=7) $T_a = -5^\circ\text{C}$

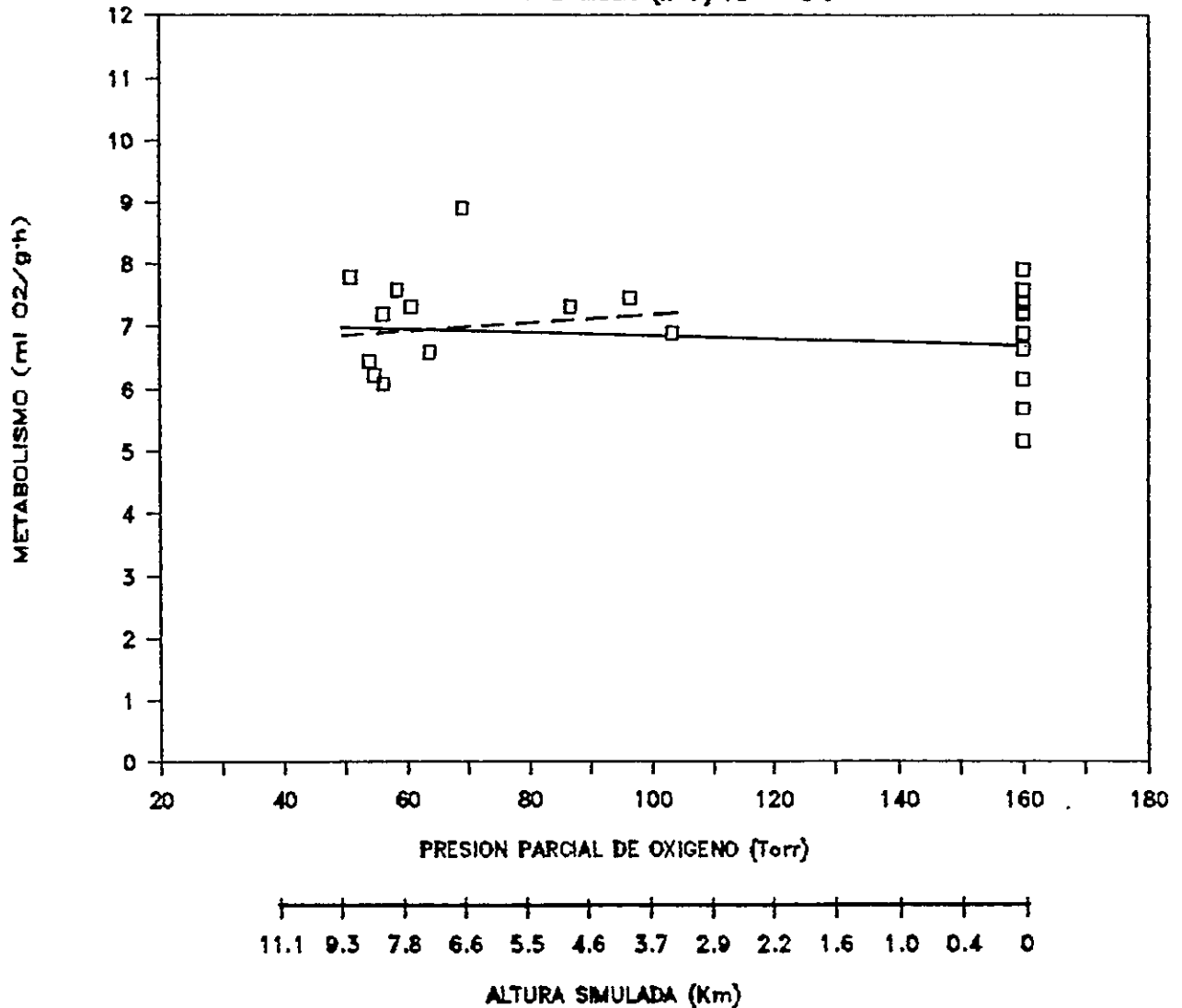


Figura 15.- Metabolismo versus presión parcial de oxígeno en *Sicalis auriventris* de la Laguna del Maule (2100 m.s.n.m.). Cada punto corresponde al promedio de los dos valores mínimos. La línea continua representa la regresión $Y = 7.33 - 0.0031 X$ ($r = -0.185$, $P > 0.4$). La línea de trazos representa la regresión incluidos sólo los datos de metabolismo obtenidos en altitudes simuladas superiores a 3000 metros, $Y = 6.66 + 0.0072 X$ ($r = 0.164$, $P > 0.5$). Se muestra la altura simulada equivalente a cada presión parcial de oxígeno.

METABOLISMO PROMEDIO EN HIPOXIA

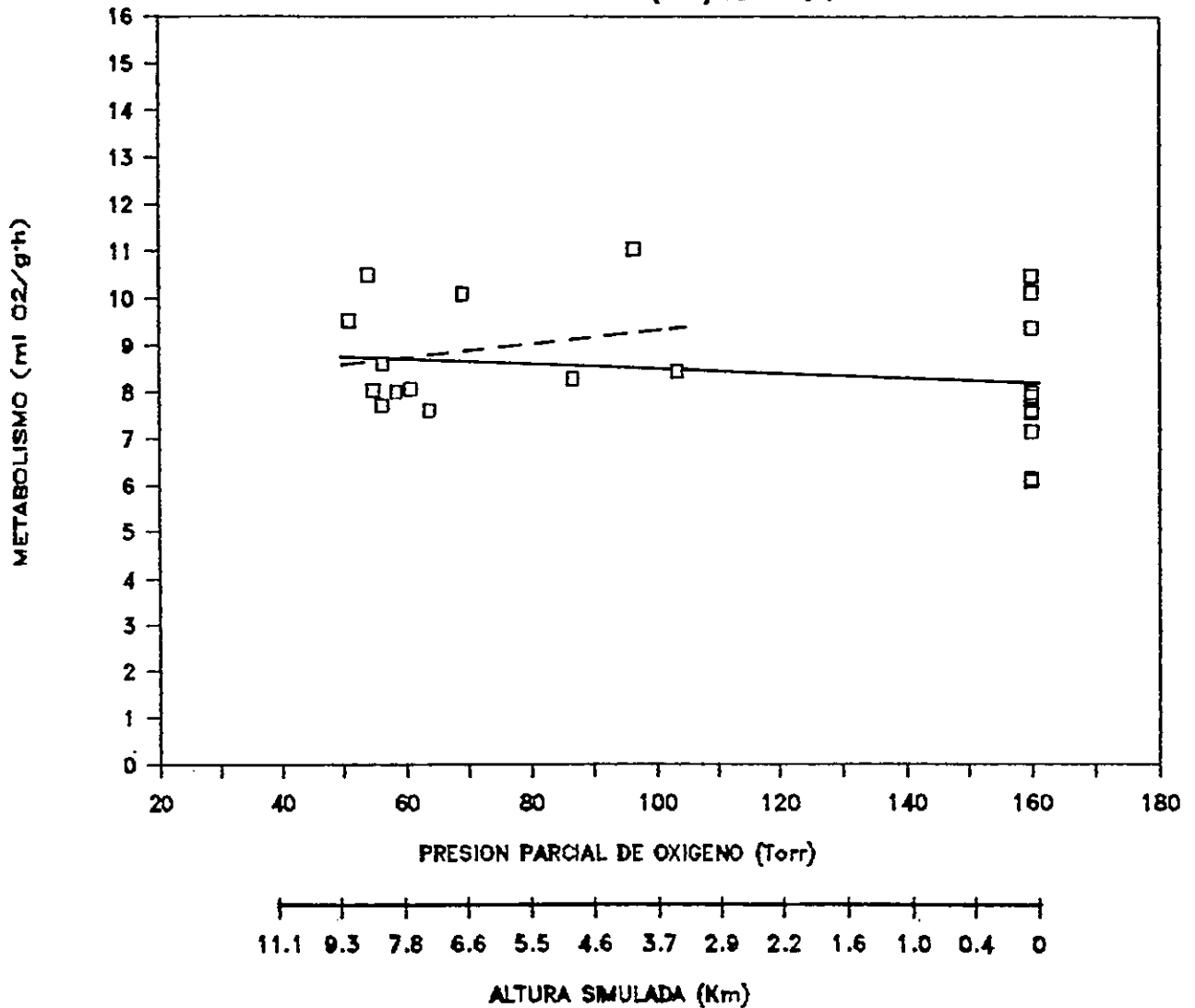
S. auriventris-L. Maule (n=7) $T_a = -5^\circ\text{C}$ 

Figura 16.- Metabolismo versus presión parcial de oxígeno en *Sicalis auriventris* de la Laguna del Maule (2100 m.s.n.m.). Cada punto corresponde al promedio de todos los valores obtenidos en la última media hora de medición. La línea continua representa la regresión $Y = 9.22 - 0.0070 X$ ($r = -0.251$, $P > 0.2$). La línea de trazos representa la regresión incluidos sólo los datos de metabolismo obtenidos en altitudes simuladas superiores a 3000 metros, $Y = 7.83 + 0.014 X$ ($r = 0.223$, $P > 0.4$). Se muestra la altura simulada equivalente a cada presión parcial de oxígeno.

METABOLISMO MINIMO EN HIPOXIA

Phrygillus sp.-Portillo (n=2) Ta = -5°C

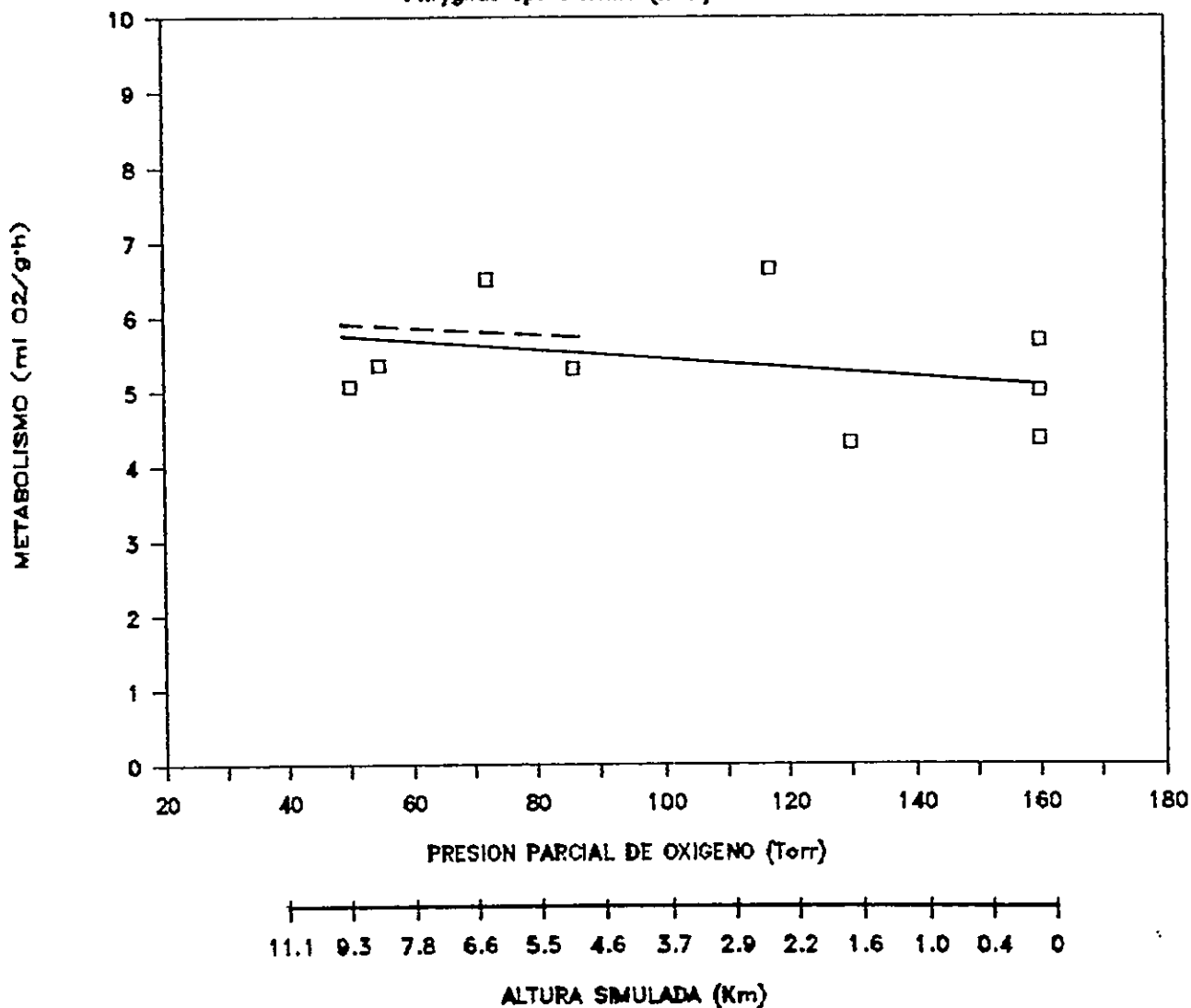


Figura 17.- Metabolismo versus presión parcial de oxígeno en Phrygillus sp. de Portillo (3000 m.s.n.m.). Cada punto corresponde al promedio de los dos valores mínimos. La línea continua representa la regresión $Y = 5.95 - 0.0054 X$ ($r = -0.298$, $P > 0.4$). La línea de trazos representa la regresión incluidos sólo los datos de metabolismo obtenidos en altitudes simuladas superiores a 3000 metros, $Y = 6.17 - 0.0055 X$ ($r = -0.157$, $P > 0.5$). Se muestra la altura simulada equivalente a cada presión parcial de oxígeno.

METABOLISMO PROMEDIO EN HIPOXIA

Phrygillus sp.-Portillo (n=2) Ta = -5°C

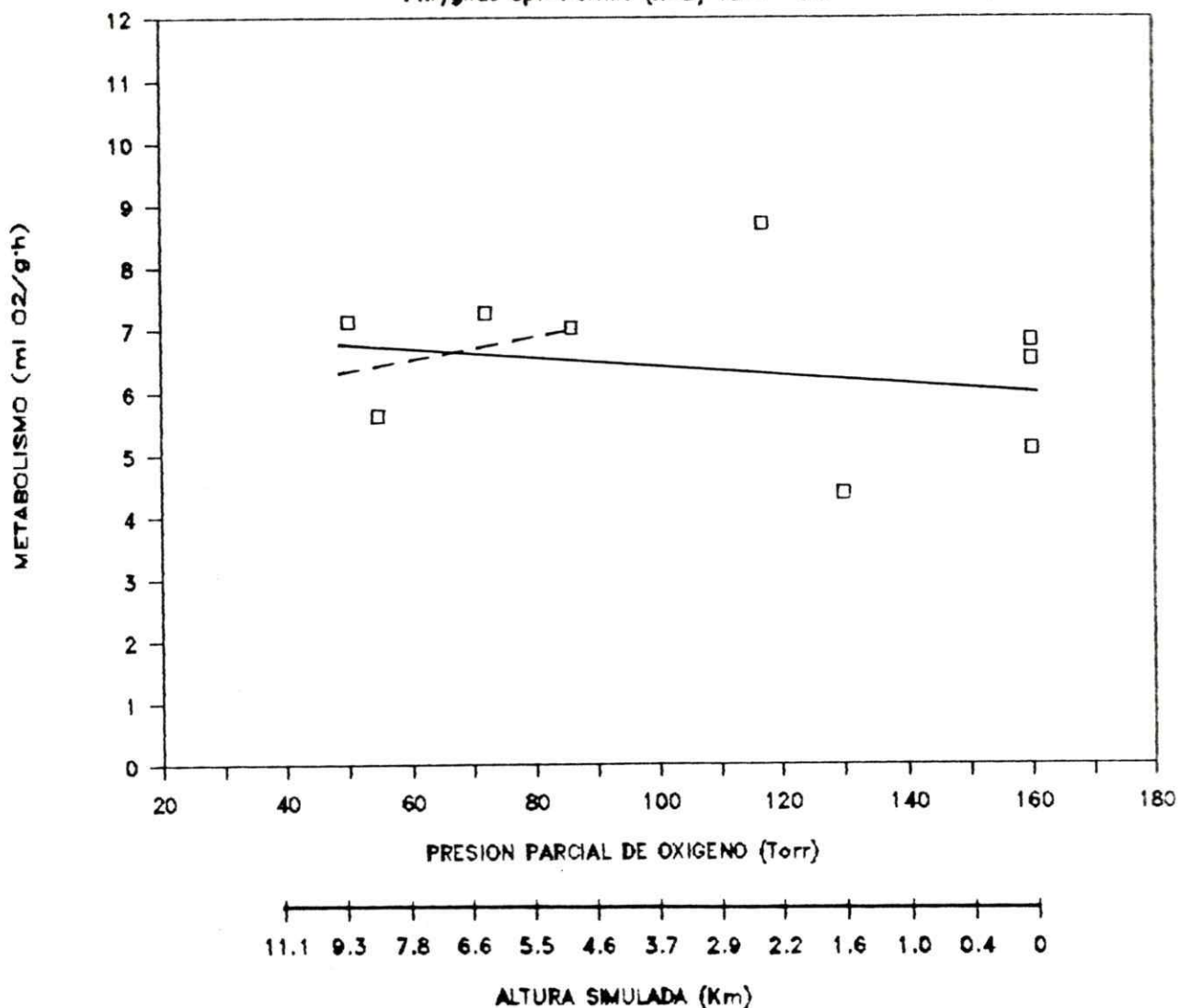


Figura 18.- Metabolismo versus presión parcial de oxígeno en *Phrygillus* sp. de Portillo (3000 m.s.n.m.). Cada punto corresponde al promedio de todos los valores obtenidos en la última media hora de medición. La línea continua representa la regresión $Y = 7.24 - 0.0067 X$ ($r = -0.235$, $P > 0.5$). La línea de trazos representa la regresión incluidos sólo los datos de metabolismo obtenidos en altitudes simuladas superiores a 3000 metros, $Y = 5.52 + 0.019 X$ ($r = 0.410$, $P > 0.5$). Se muestra la altura simulada equivalente a cada presión parcial de oxígeno.

METABOLISMO MINIMO (%) EN HIPOXIA

Tres esp. baja altitud (n=24) Ta = -5°C

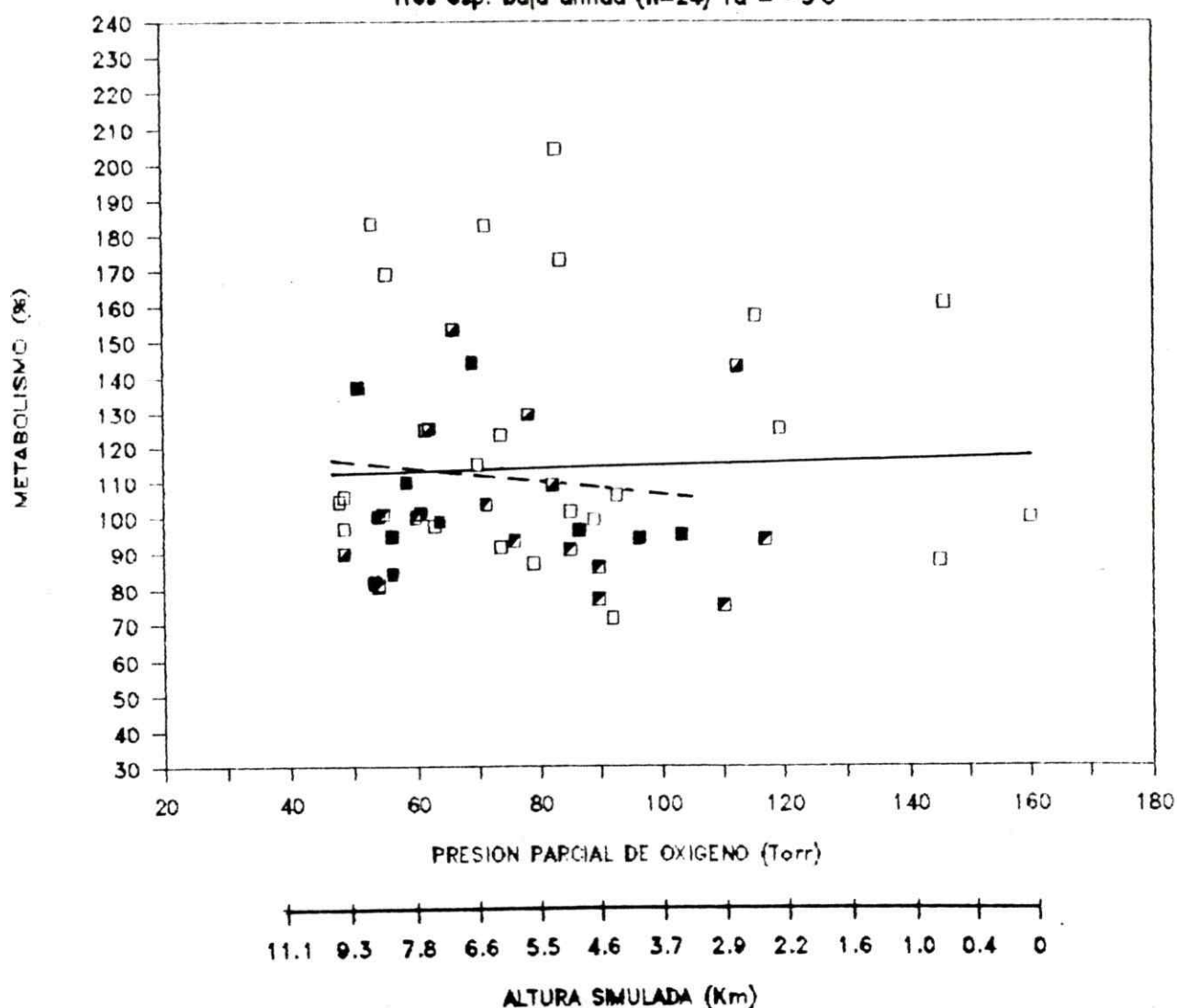


Figura 19.- Metabolismo versus presión parcial de oxígeno en tres especies de baja altitud. Cada punto en hipoxia corresponde al promedio de los dos valores mínimos expresados como porcentaje del metabolismo en normoxia. La línea continua representa la regresión $Y = 109.6 + 0.046 X$ ($r = 0.036$, $P > 0.5$). La línea de trazos representa la regresión incluidos sólo los datos de metabolismo obtenidos en altitudes simuladas superiores a 3000 metros, $Y = 124.6 - 0.181 X$ ($r = -0.089$, $P > 0.5$). Se muestra la altura simulada equivalente a cada presión parcial de oxígeno. □: Zonotrichia capensis Santiago; ◻: Zonotrichia capensis Laguna del Maule; ◻: Carduelis barbatus Santiago; ◻: Sicalis auriventris Laguna del Maule.

METABOLISMO PROMEDIO (%) EN HIPOXIA

Tres esp. baja altitud (n=24) Ta = -5°C

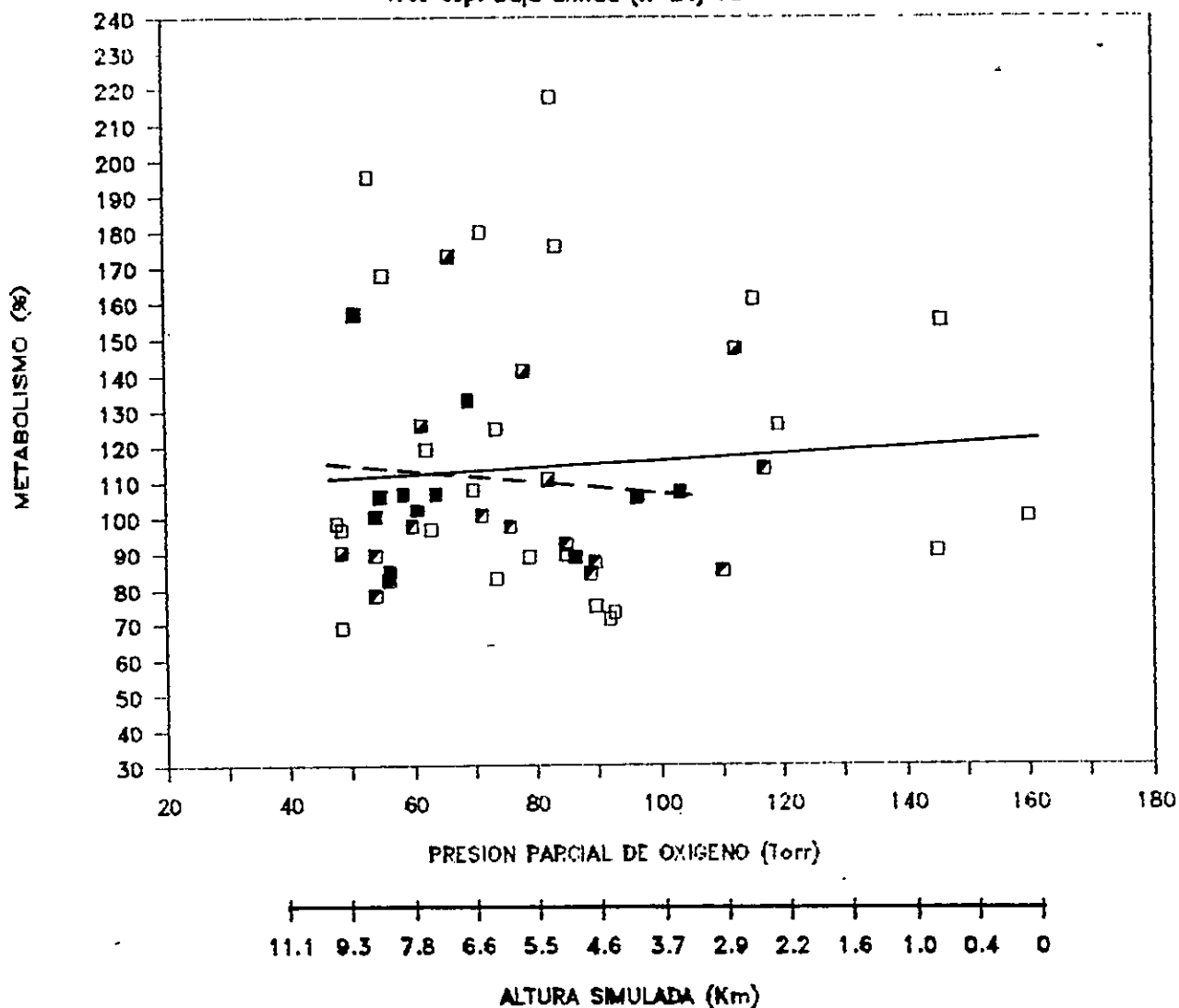


Figura 20.- Metabolismo versus presión parcial de oxígeno en tres especies de baja altitud. Cada punto en hipoxia corresponde al promedio de todos los valores obtenidos en la última media hora de medición, expresados como porcentaje del metabolismo en normoxia. La línea continua representa la regresión $Y = 105.5 + 0.097 X$ ($r = 0.067$, $P > 0.5$). La línea de trazos representa la regresión incluidos sólo los datos de metabolismo obtenidos en altitudes simuladas superiores a 3000 metros, $Y = 123.5 - 0.179 X$ ($r = -0.078$, $P > 0.5$). Se muestra la altura simulada equivalente a cada presión parcial de oxígeno. □: Zonotrichia capensis Santiago; ▤: Zonotrichia capensis Laguna del Maule; ▥: Carduelis barbatus Santiago; ■: Sicalis auriventris Laguna del Maule.

METABOLISMO MINIMO (%) EN HIPOXIA

Tres especies Portillo (n=7) Ta = -5°C

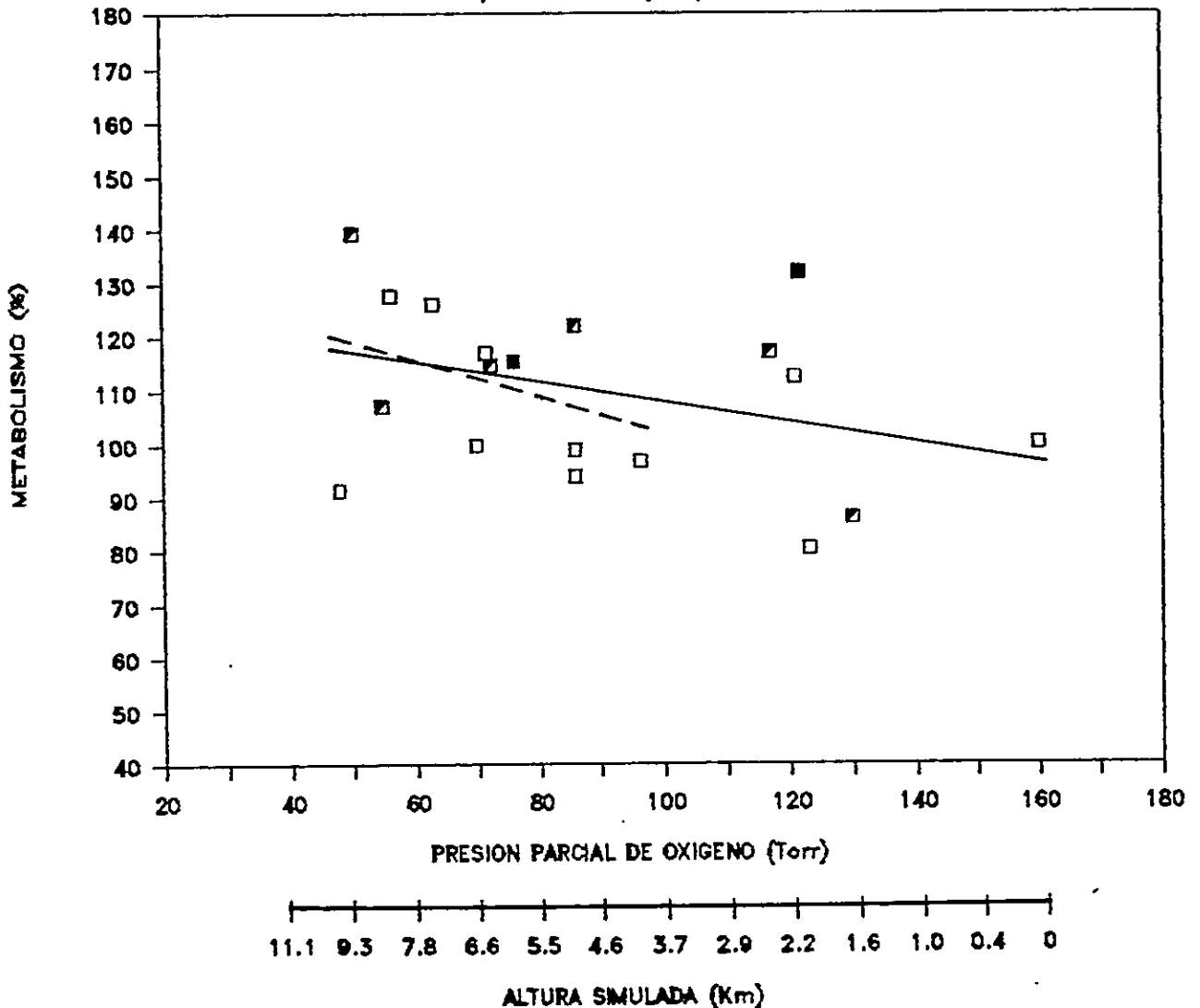


Figura 21.- Metabolismo versus presión parcial de oxígeno en tres especies de Portillo (3000 m.s.n.m.). Cada punto en hipoxia corresponde al promedio de los dos valores mínimos expresados como porcentaje del metabolismo en normoxia. La línea continua representa la regresión $Y = 126.0 - 0.189 X$ ($r = -0.312$, $P > 0.2$). La línea de trazos representa la regresión incluidos sólo los datos de metabolismo obtenidos en altitudes simuladas superiores a 3000 metros, $Y = 137.1 - 0.362 X$ ($r = -0.375$, $P > 0.2$). Se muestra la altura simulada equivalente a cada presión parcial de oxígeno. □: *Zonotrichia capensis*; ◐: *Phrygylus* sp.; ■: *Sicalis* sp.

METABOLISMO PROMEDIO (%) EN HIPOXIA

Tres especies Portillo (n=7) Ta = -5°C

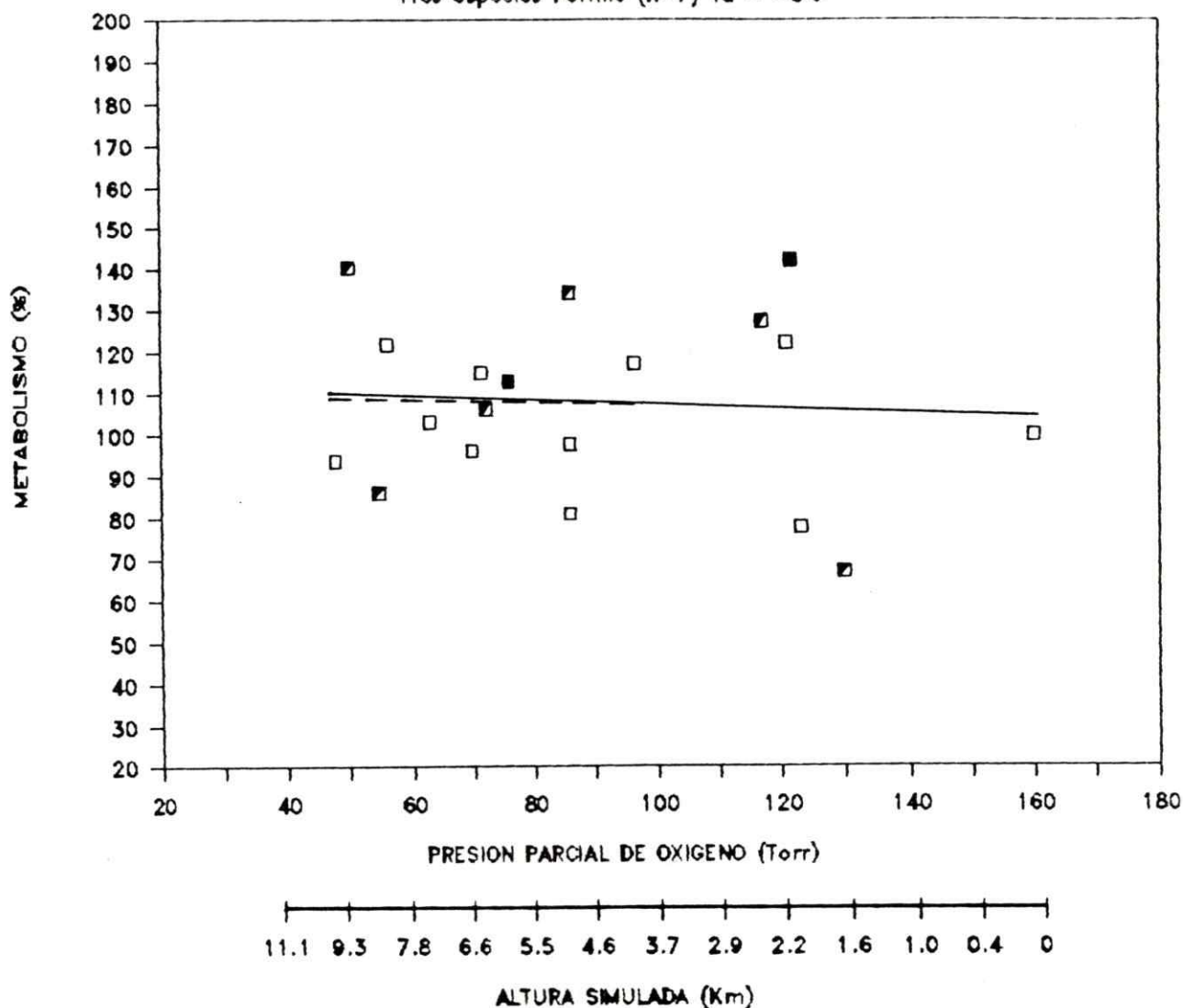


Figura 22.- Metabolismo versus presión parcial de oxígeno en tres especies de Portillo (3000 m.s.n.m.). Cada punto en hipoxia corresponde al promedio de todos los valores obtenidos en la última media hora de medición, expresados como porcentaje del metabolismo en normoxia. La línea continua representa la regresión $Y = 112.7 - 0.056 X$ ($r = -0.070$, $P > 0.5$). La línea de trazos representa la regresión incluidos sólo los datos de metabolismo obtenidos en altitudes simuladas superiores a 3000 metros, $Y = 109.3 - 0.016 X$ ($r = -0.014$, $P > 0.5$). Se muestra la altura simulada equivalente a cada presión parcial de oxígeno. □: *Zonotrichia capensis*; ■: *Phrygylus* sp.; ■: *Sicalis* sp.

METABOLISMO MAXIMO

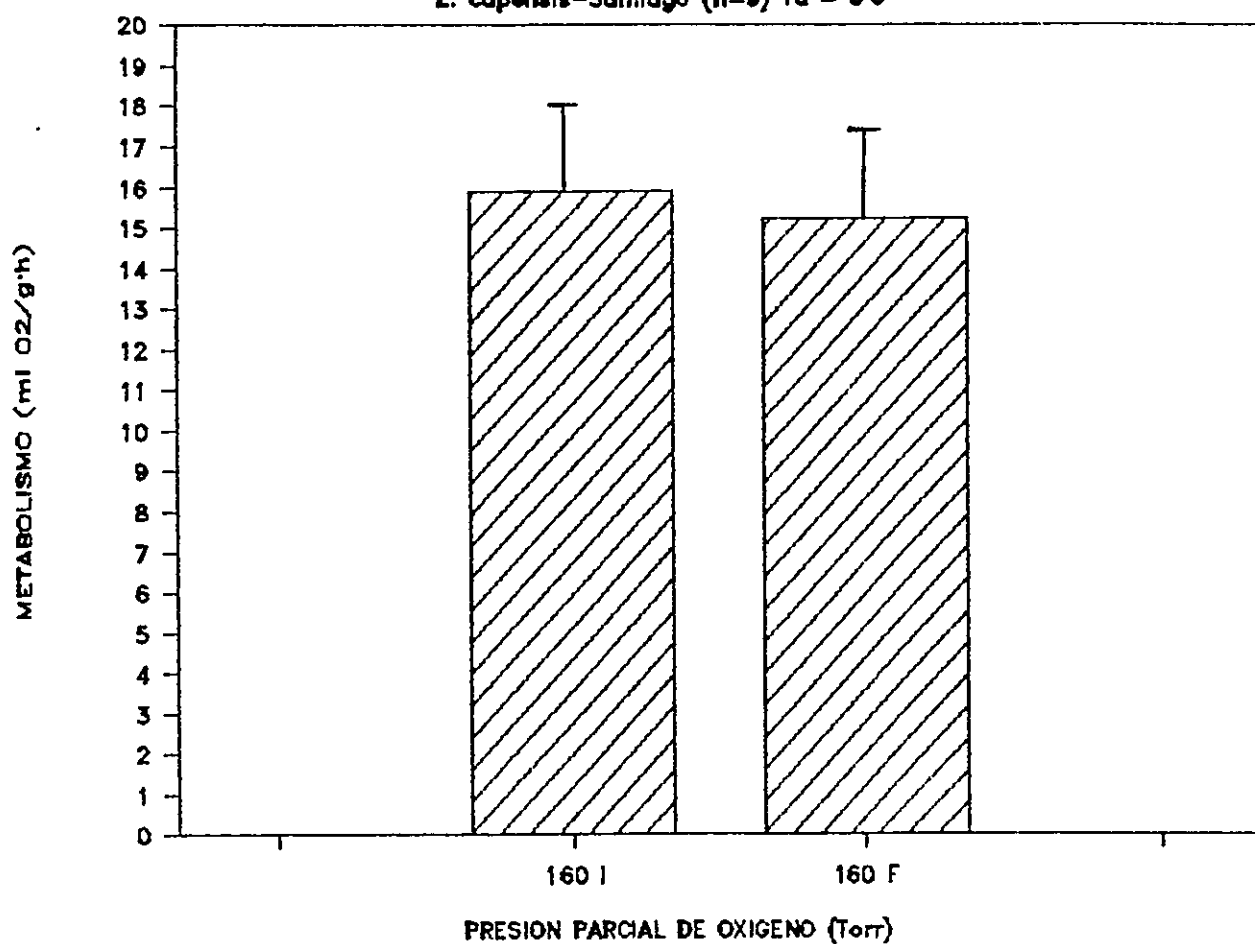
Z. capensis-Santiago (n=9) Ta = 0°C

Figura 23.- Metabolismo máximo en normoxia de Zonotrichia capensis de Santiago (600 m.s.n.m.). Se muestra que no existe efecto de entrenamiento debido a mediciones de metabolismo máximo en hipoxia (Prueba de t, $P > 0.2$). Los valores iniciales (I) y finales (F) se obtuvieron antes y después de las mediciones en hipoxia.

individuos estudiados.

Las Figuras 24 y 25 relacionan el metabolismo máximo de Z. capensis de Santiago y Portillo con diferentes pO₂. En ambos casos existe disminución metabólica significativa de 20 % bajo 85.1 Torr, que corresponde a 5000 metros de altitud simulada. En ninguna de las dos poblaciones estudiadas el metabolismo máximo medido bajo 105.6 Torr es significativamente distinto del medido en 160 Torr. La comparación estadística de los valores metabólicos de ambas poblaciones muestra que no existen diferencias significativas entre ellas en ninguna de las tres condiciones de hipoxia (Prueba de t, P > 0.2, en todos los casos).

Los individuos de C. barbatus, S. auriventris y Phrygilus sp. no mostraron disminución significativa del metabolismo máximo en ninguna de las condiciones experimentales (Figs. 26, 27 y 28). Sin embargo y a pesar de la mantención del consumo de oxígeno, la temperatura corporal en todas las especies, incluida Z. capensis, mostró una disminución significativa en condiciones de metabolismo máximo en hipoxia (Figs. 29 y 30).

Temperatura Corporal y Frecuencia Respiratoria en Hipoxia en Zonotrichia capensis.

La mantención del metabolismo (entre 4.7 y 5.2 ml O₂ / g·h) en hipoxia (71.4, 65.4, 48.6, 45.0 y 44.1 Torr) de

METABOLISMO MAXIMO EN HIPOXIA

Z. capensis-Santiago (n=11) Ta = 0°C

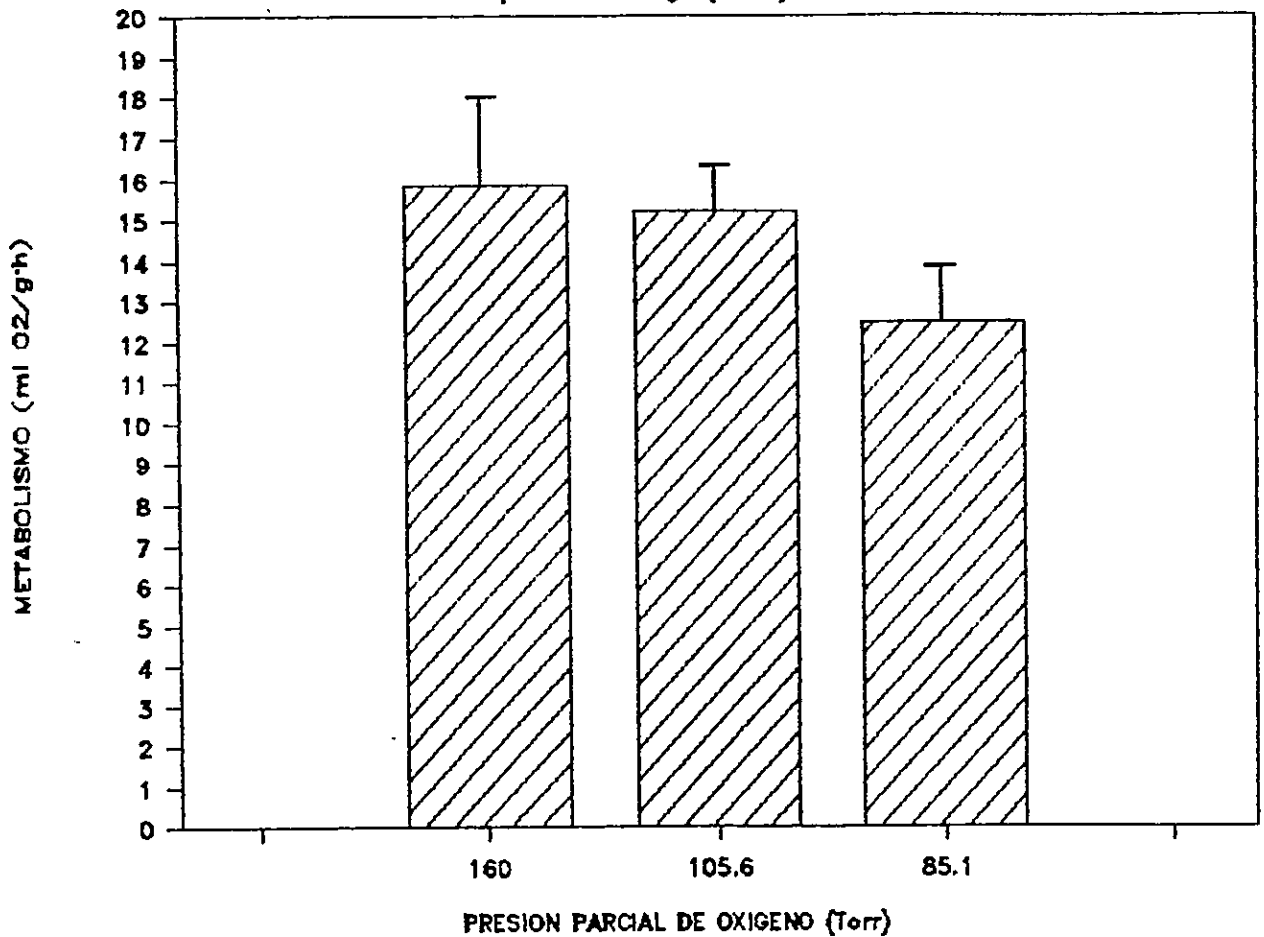


Figura 24.- Metabolismo máximo versus presión parcial de oxígeno en *Zonotrichia capensis* de Santiago (600 m.s.n.m.). Existe efecto global de los tratamientos (ANOVA de una vía, $P < 0.01$). Las comparaciones múltiples *a posteriori* muestran diferencias significativas entre los tratamientos 160 y 85.1 Torr (Prueba de Tukey, $P < 0.01$); y entre 105.6 y 85.1 Torr (Prueba de Tukey, $P < 0.01$).

METABOLISMO MAXIMO EN HIPOXIA

Z. capensis-Portillo (n=4) Ta = 0°C

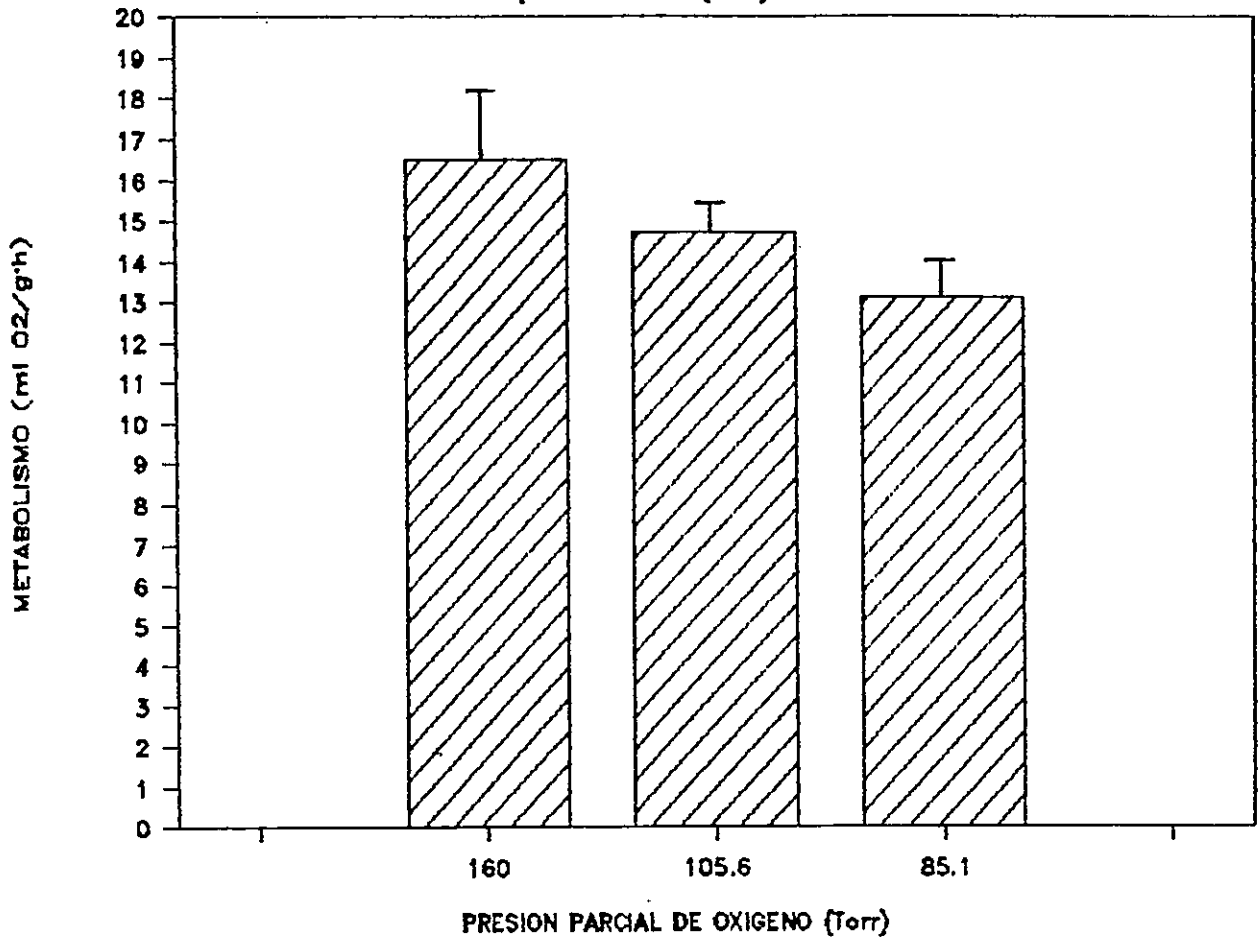


Figura 25.- Metabolismo máximo versus presión parcial de oxígeno en Zonotrichia capensis de Portillo (3000 m.s.n.m.). Existe efecto global de los tratamientos (ANOVA de una vía, $P < 0.01$). Las comparaciones múltiples a posteriori muestran diferencias significativas entre los tratamientos 160 y 85.1 Torr (Prueba de Tukey, $P < 0.01$).

METABOLISMO MAXIMO EN HIPOXIA

C. barbatus-Santiago (n=12) Ta = 0°C

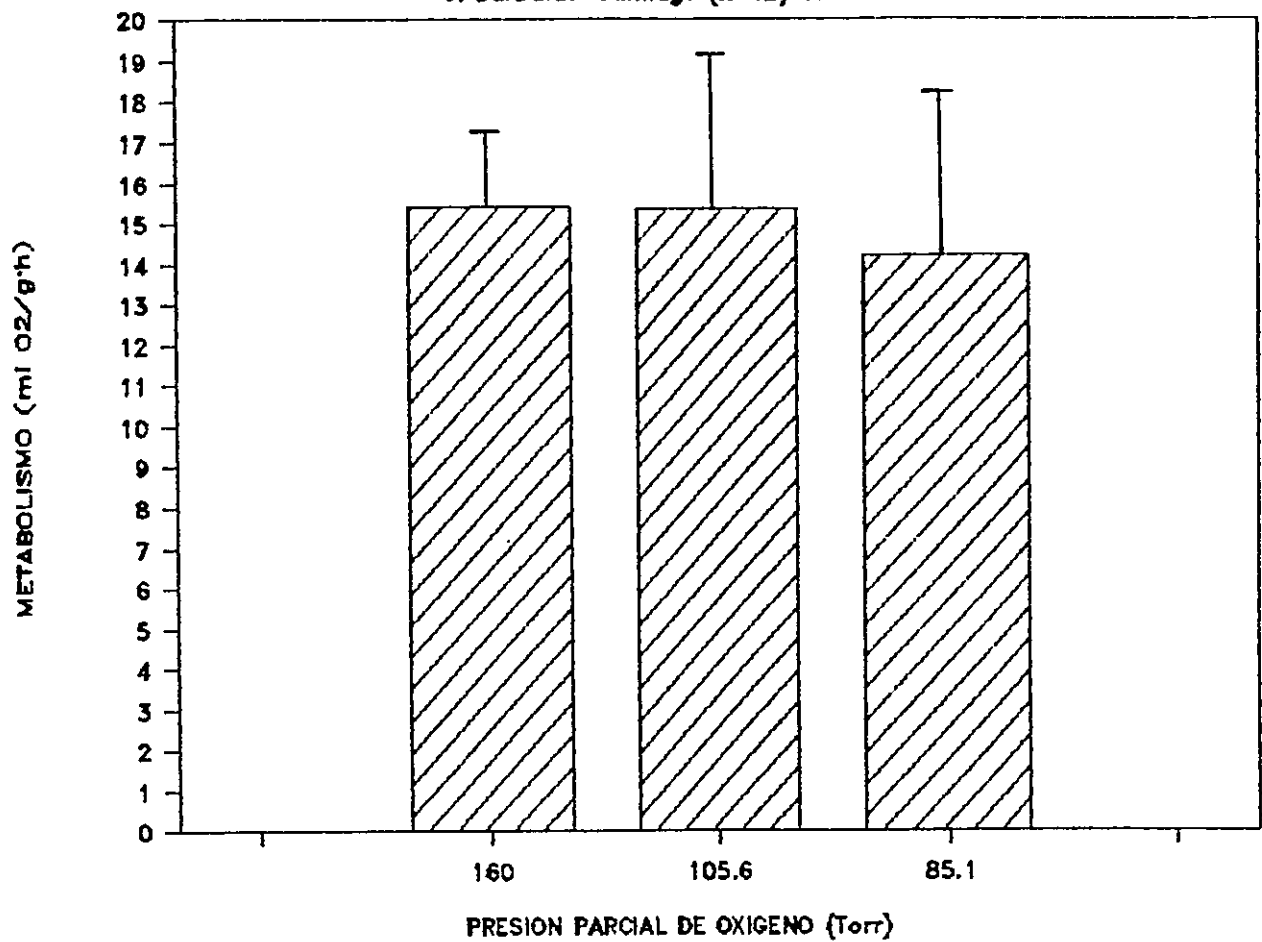


Figura 26.- Metabolismo máximo versus presión parcial de oxígeno en Carduelis barbatus de Santiago (600 m.s.n.m.). No existe efecto significativo de los tratamientos (ANOVA de una vía, $P > 0.7$).

METABOLISMO MAXIMO EN HIPOXIA

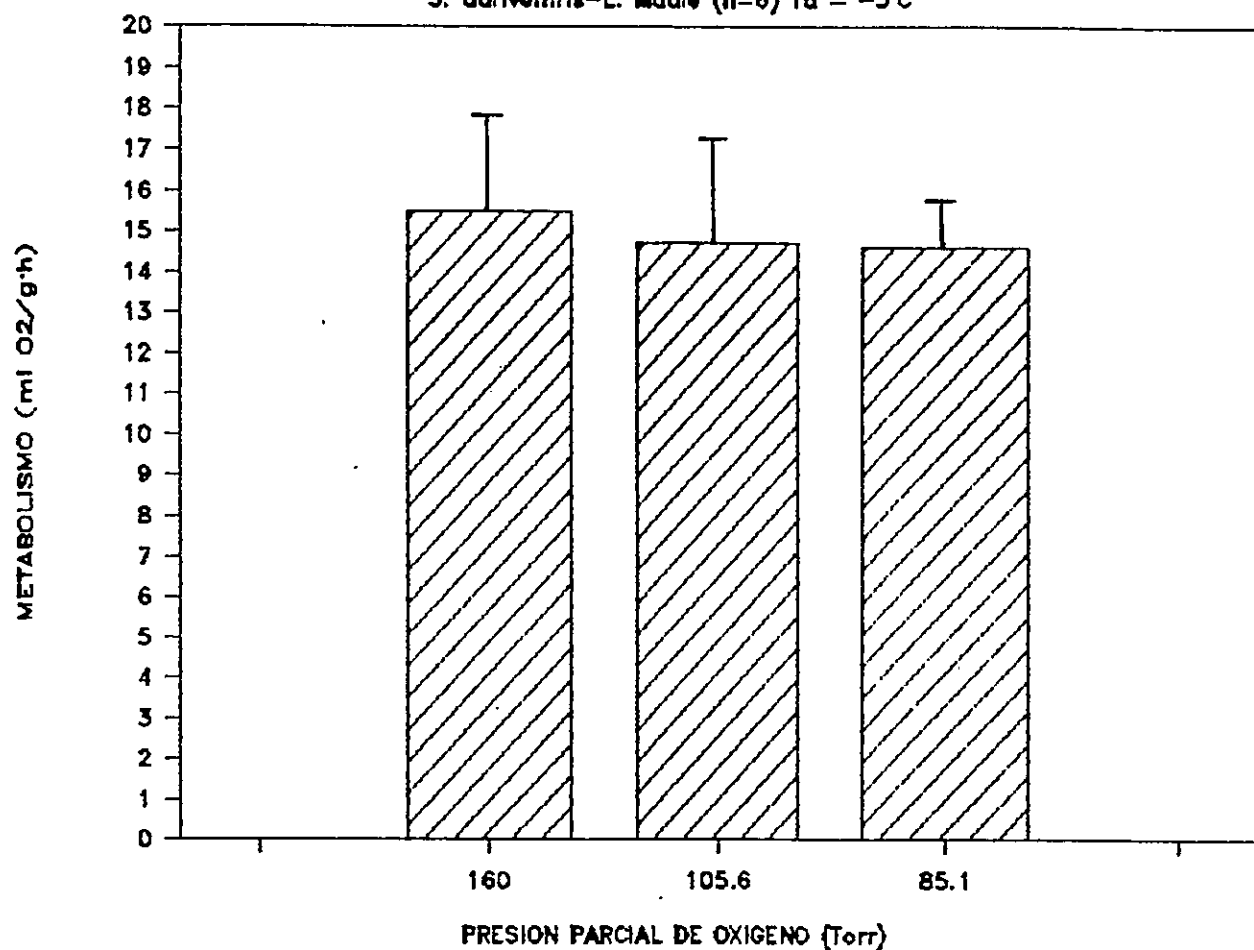
S. auriventris-L. Maule (n=6) Ta = -5°C

Figura 27.- Metabolismo máximo versus presión parcial de oxígeno en *Sicalis auriventris* de la Laguna del Maule (2100 m.s.n.m.). No existe efecto significativo de los tratamientos (ANOVA de una vía, $P > 0.7$).

METABOLISMO MAXIMO EN HIPOXIA

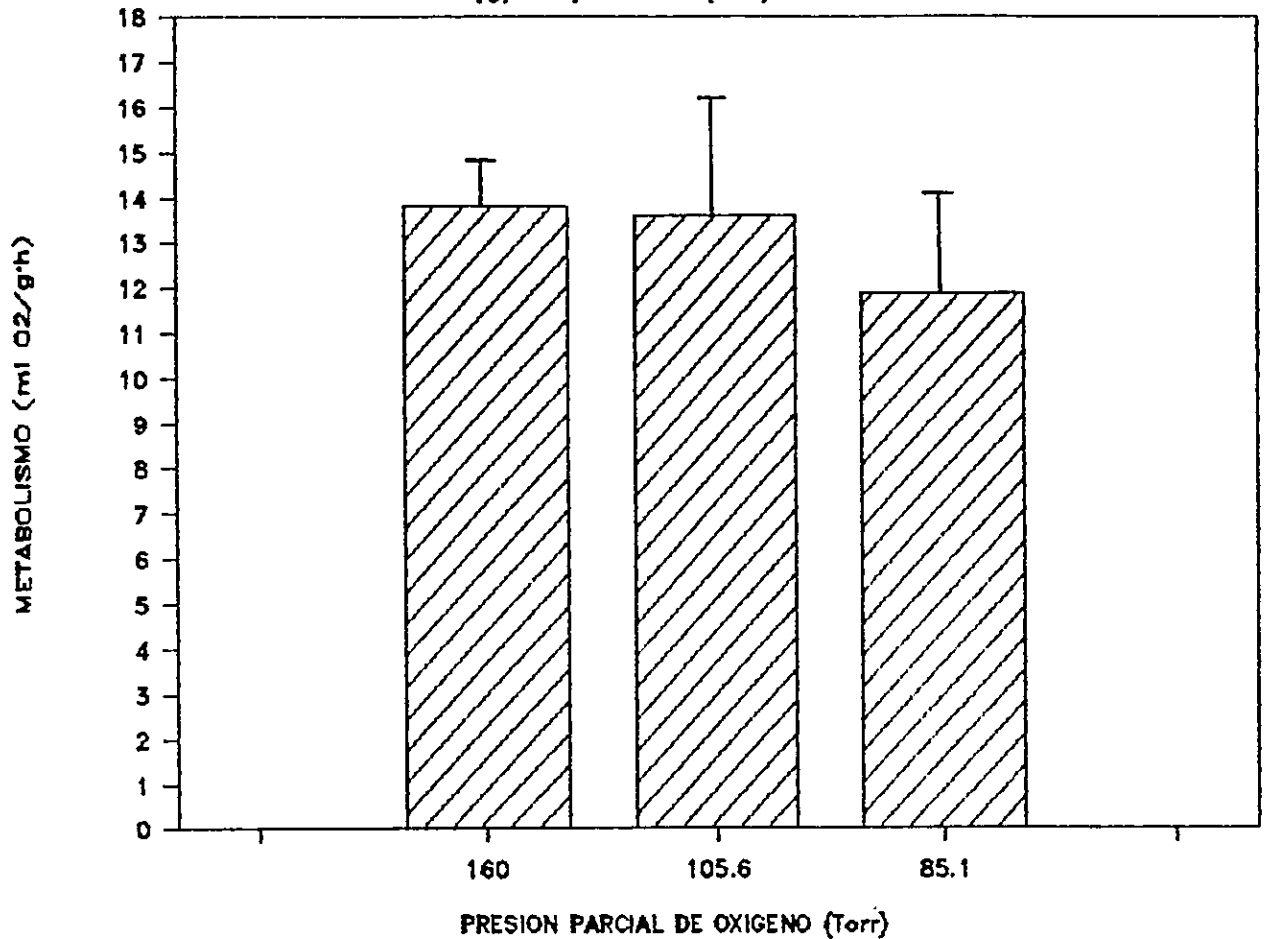
Phrygylus sp.-Portillo (n=2) Ta = -5°C

Figura 28.- Metabolismo máximo versus presión parcial de oxígeno en *Phrygylus* sp. de Portillo (3000 m.s.n.m.). No existe efecto significativo de los tratamientos (ANOVA de una vía, $P > 0.6$).

TEMPERATURA CORPORAL

T_b en metabolismo máximo e hipoxia

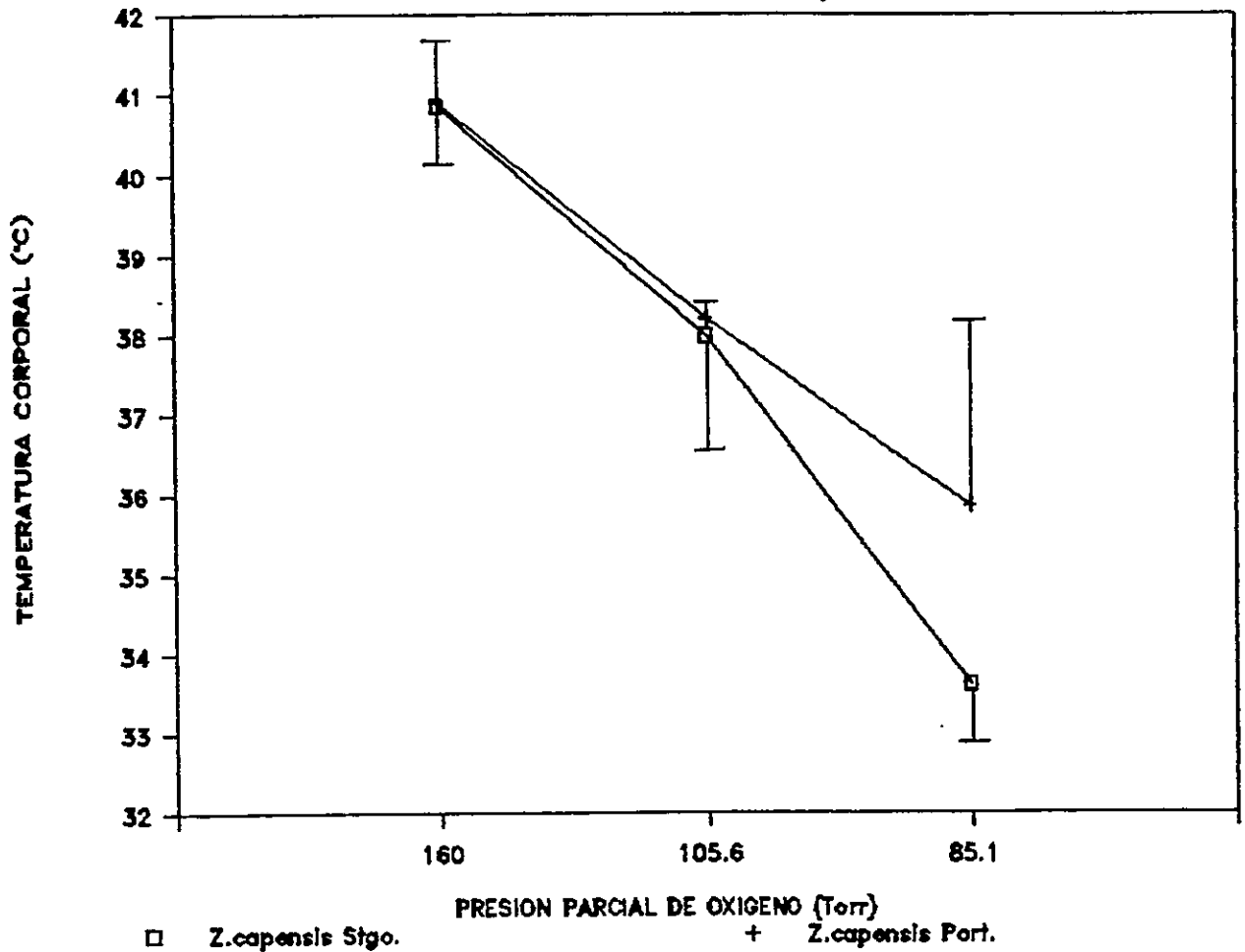


Figura 29.- Temperatura corporal versus presión parcial de oxígeno en Zonotrichia capensis de Santiago y Portillo bajo condiciones de metabolismo máximo e hipoxia, a 0 °C.

TEMPERATURA CORPORAL

Tb en metabolismo máximo e hipoxia

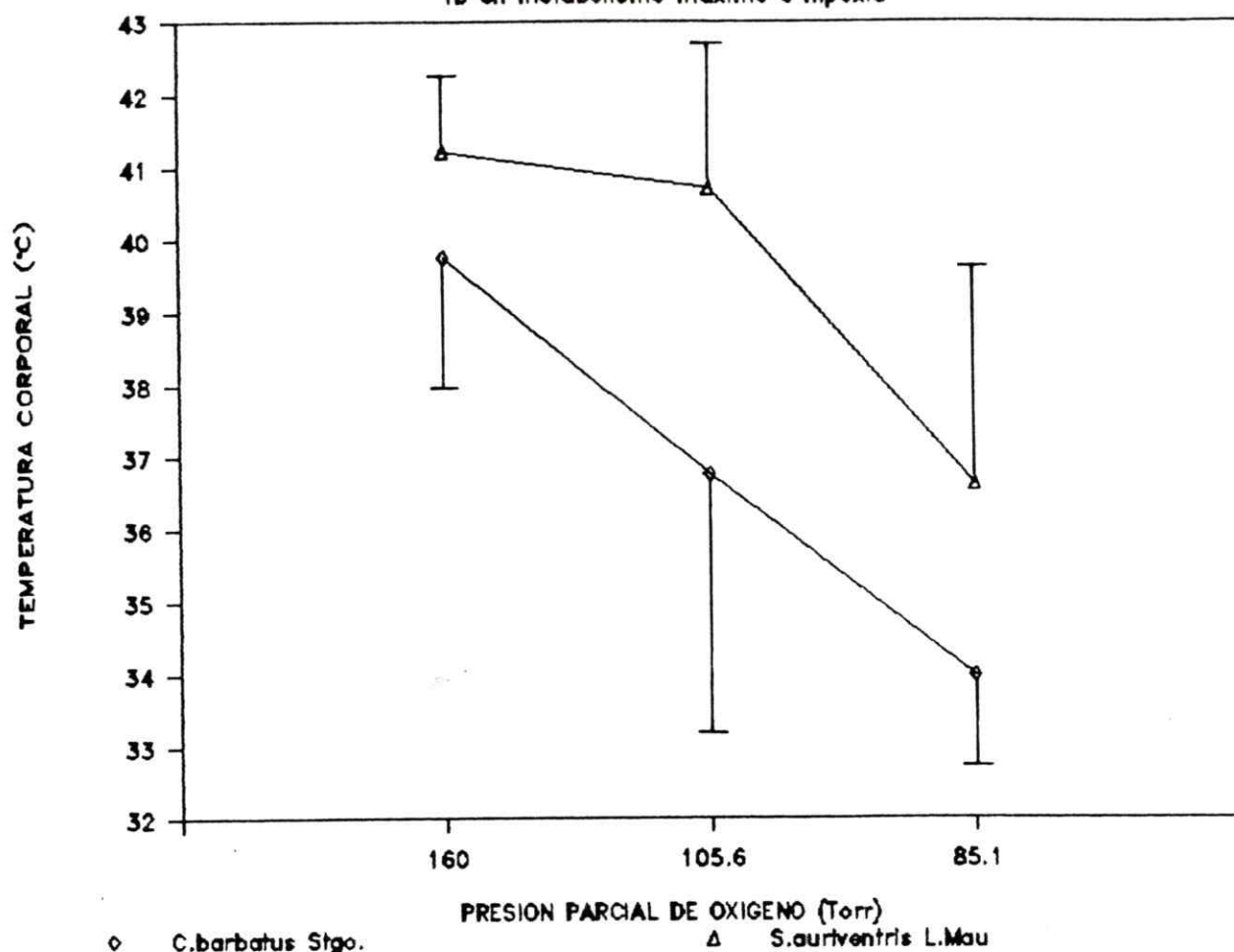


Figura 30.- Temperatura corporal versus presión parcial de oxígeno en Sicalis auriventris de la Laguna del Maule y Carduelis barbatus de Santiago bajo condiciones de metabolismo máximo e hipoxia, a -5 y 0 °C respectivamente.

Z. capensis (cinco individuos) va acompañada de disminución de la temperatura corporal de alrededor de 8 °C en los experimentos a temperatura ambiente de 0 °C (Fig. 31). Resultados similares muestran las Figuras 32 y 33, que son gráficos representativos de varios experimentos realizados en cinco individuos de Z. capensis, donde se relacionan el metabolismo y la temperatura corporal en diferentes pO₂ en función del tiempo experimental a 0 y -5 °C respectivamente. En ambos casos, el metabolismo presenta variaciones temporales cercanas al promedio que no se correlacionan con la disminución del pO₂ ambiental, sino más bien con ciclos metabólicos endógenos y alteraciones inducidas por la experimentación. Sin embargo, los valores mínimos de consumo de oxígeno se mantienen constantes en todas las situaciones experimentales.

Otros experimentos representativos donde se pueden apreciar los cambios de la temperatura corporal y de la frecuencia respiratoria con la disminución del pO₂ ambiental, se muestran en las Figuras 34 y 35. La disminución en T_b (de 41.3 a 39.3 °C en este caso) va acompañada con un aumento de Fr de 70.0 a 131.8 respiraciones (R) por minuto (Fig. 34). Este aumento de Fr en hipoxia no altera el metabolismo que tiende a permanecer constante considerando los valores mínimos en cada experimento (Fig. 35).

La frecuencia respiratoria aumenta en hipoxia,

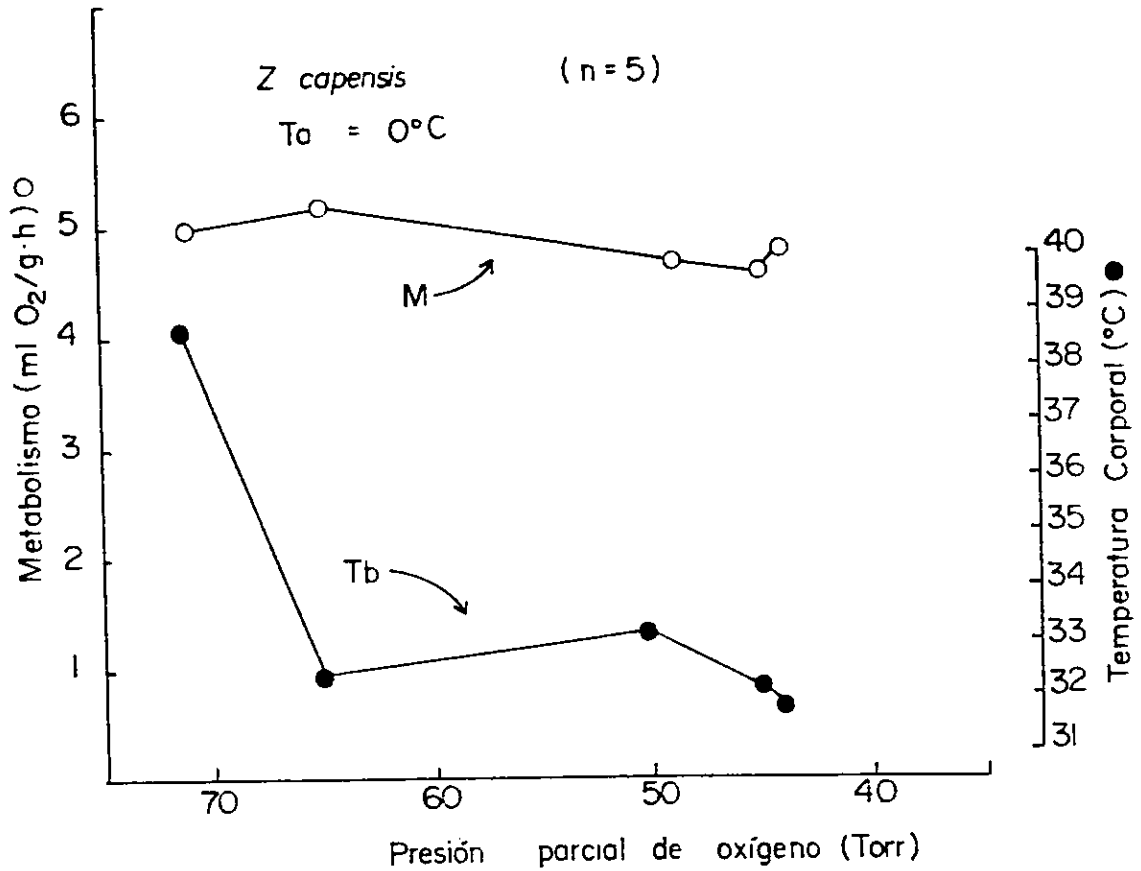


Figura 31.- Metabolismo (M) (o) y temperatura corporal (Tb) (●) versus presión parcial de oxígeno de Zonotrichia capensis, a 0 °C. Cada punto representa un individuo mantenido en condición de hypoxia durante 40 minutos como mínimo.

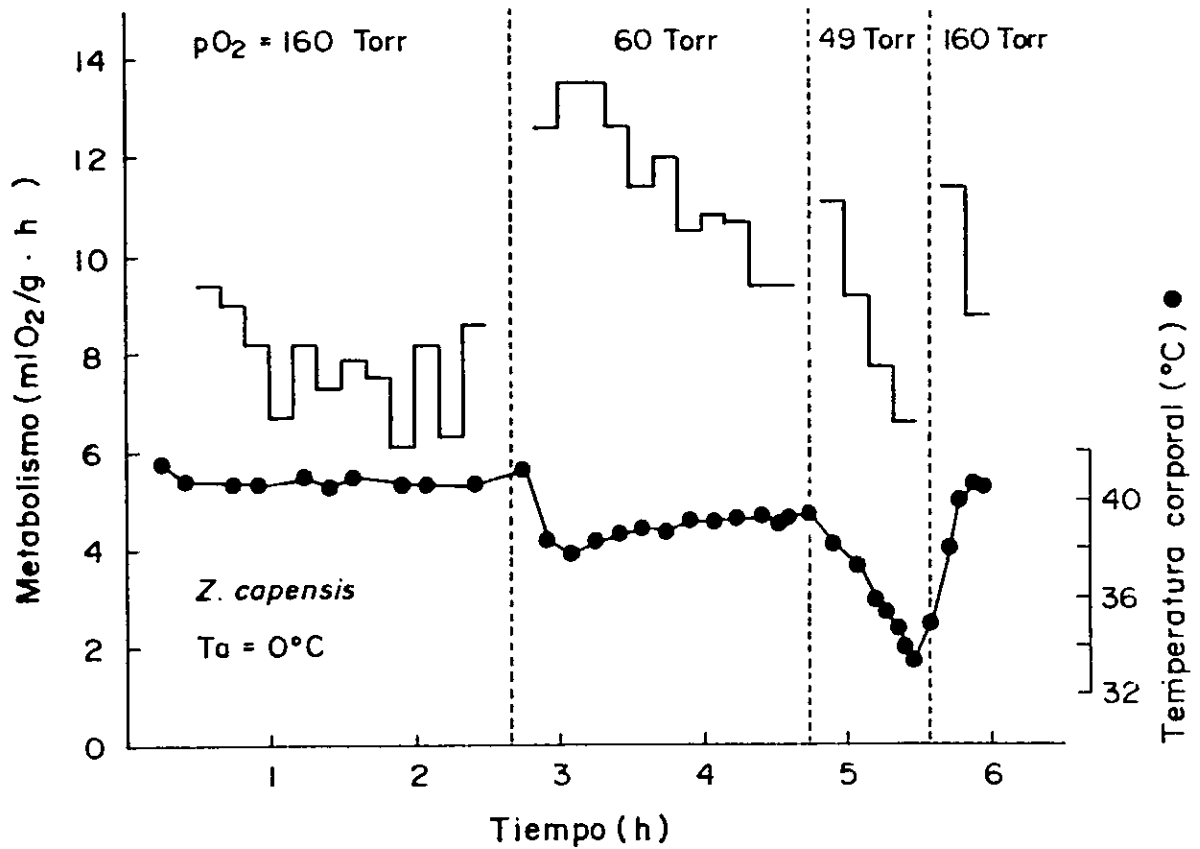


Figura 32.- Metabolismo (-) y temperatura corporal (●) versus tiempo de medición, a diferentes presiones parciales de oxígeno en un individuo de Zonotrichia capensis, a 0 °C.

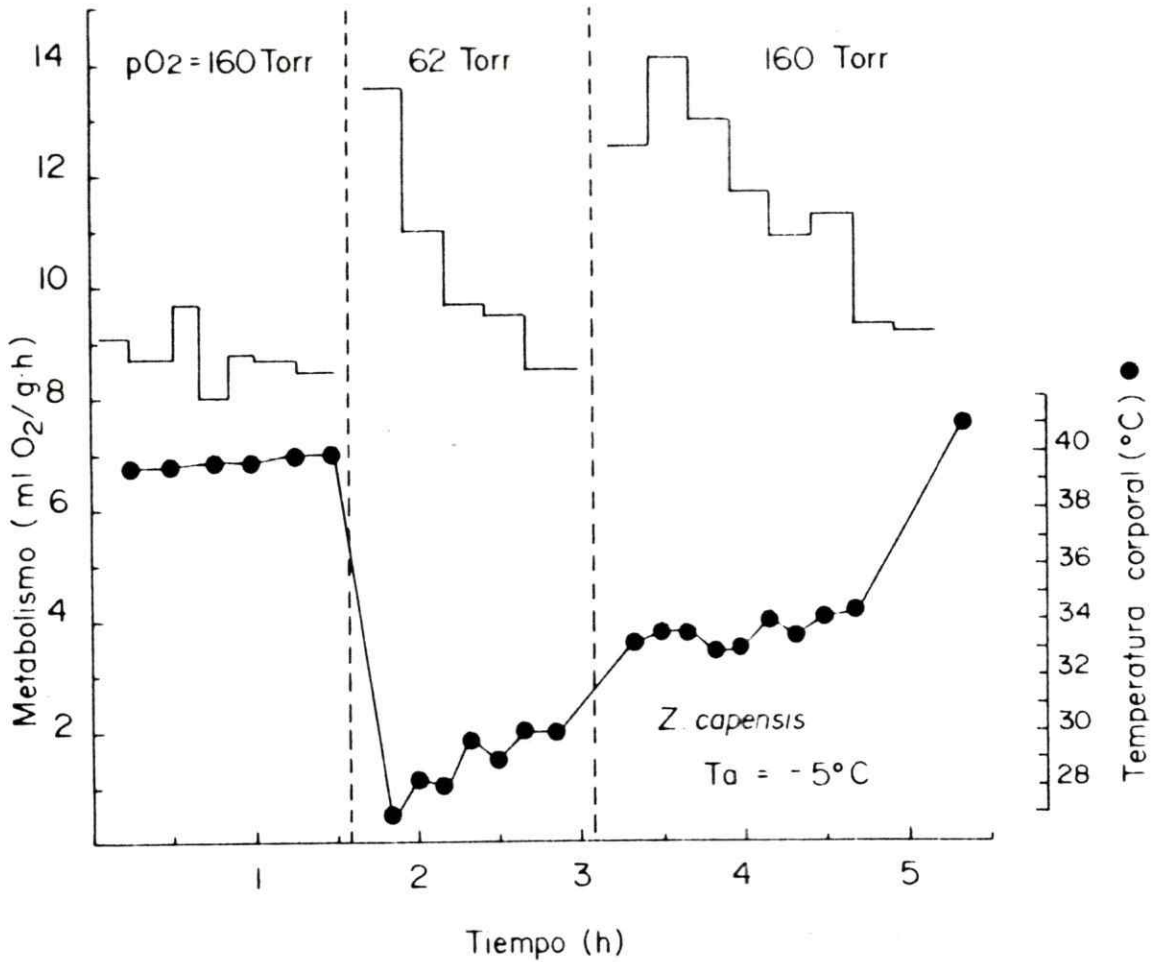


Figura 33.- Metabolismo (-) y temperatura corporal (●) versus tiempo de medición, a diferentes presiones parciales de oxígeno en un individuo de Zonotrichia capensis, a -5 °C.

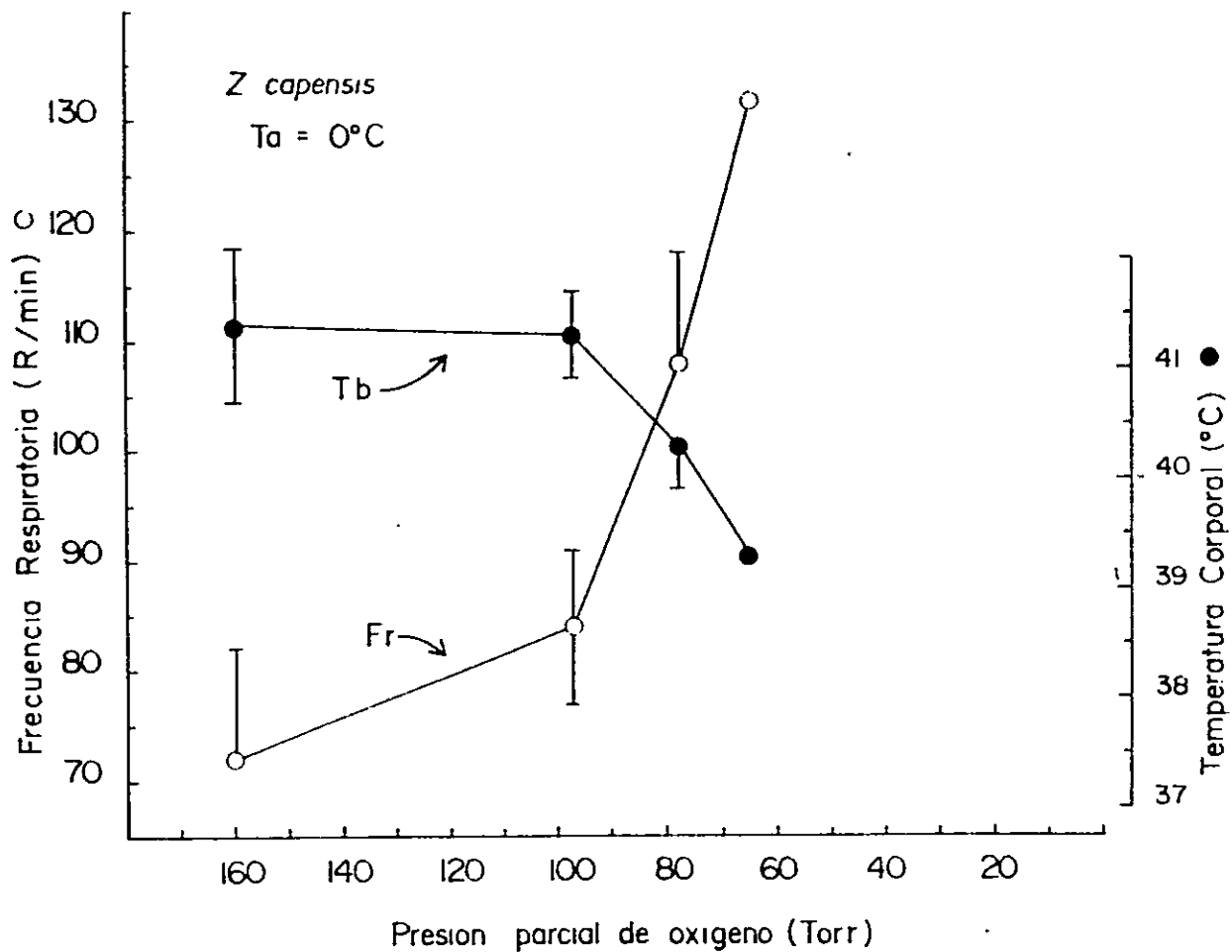


Figura 34.- Frecuencia respiratoria (Fr) (o) y temperatura corporal (Tb) (●) versus presión parcial de oxígeno en un individuo de Zonotrichia capensis, a 0 °C.

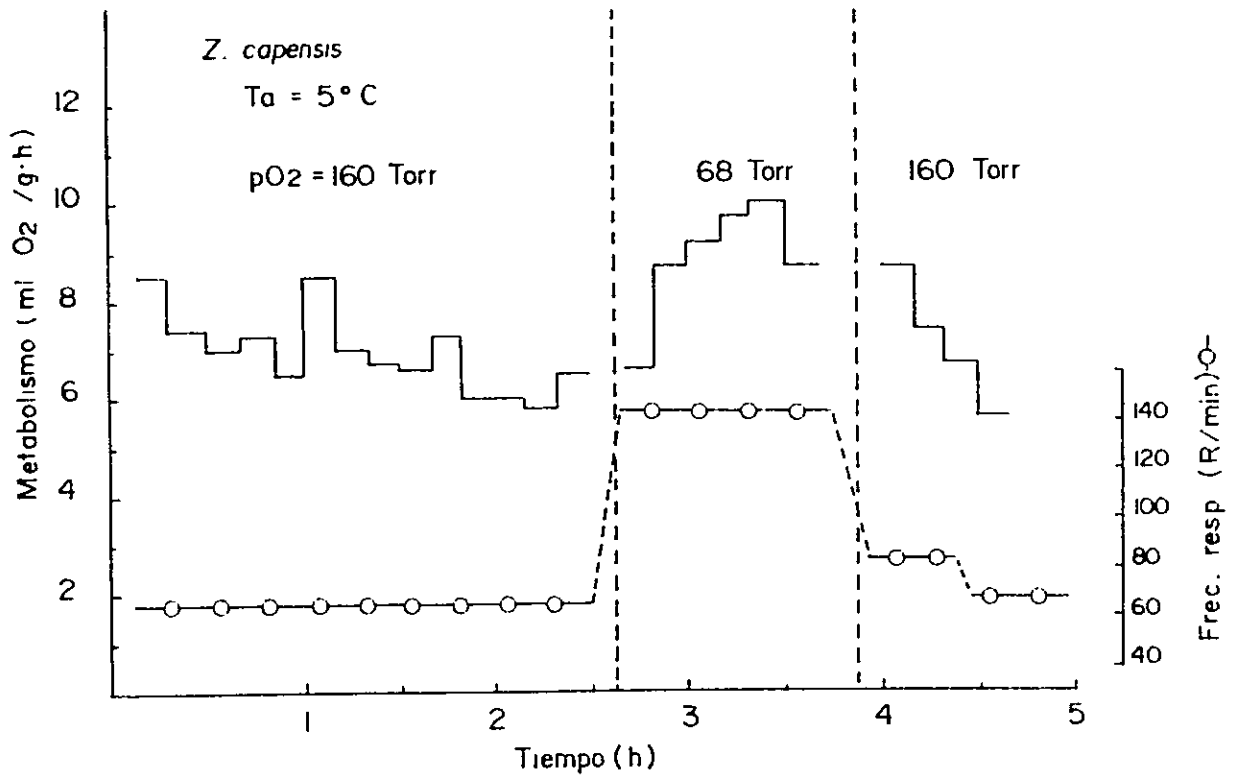


Figura 35.- Metabolismo (-) y frecuencia respiratoria (-○-) versus tiempo de medición, a diferentes presiones parciales de oxígeno en un individuo de Zonotrichia capensis, a 5 °C.

también a temperaturas ambientales más altas que las mencionadas hasta ahora. Por ejemplo, a 10 °C y 63.8 Torr Fr es casi el doble que la medida en normoxia. A 35 °C y 76 Torr Fr es 76 % mayor que el medido a 160 Torr.

Finalmente, la Figura 36 muestra los resultados de un experimento representativo de varios realizados en Z. capensis donde se midió simultáneamente el consumo de oxígeno, la temperatura corporal y la frecuencia respiratoria a 0 °C. En estos experimentos el metabolismo se mantiene con las pequeñas variaciones antes explicadas, acompañado de la disminución de la temperatura corporal (de 40.2 a 36.2 °C) y de aumento de la frecuencia respiratoria (de 93.0 a 124 R/min).

Evaporación en Hipoxia

La evaporación o pérdida de agua pulmo-cutánea en hipoxia (75 Torr) no es significativamente diferente a la obtenida a 160 Torr. Esto ocurre en los experimentos a temperatura ambiente de 10 °C (Fig. 37). Sin embargo, cuando las mediciones se realizaron a 35 °C. la evaporación aumenta en hipoxia en comparación con los valores obtenidos en normoxia (Fig. 38).

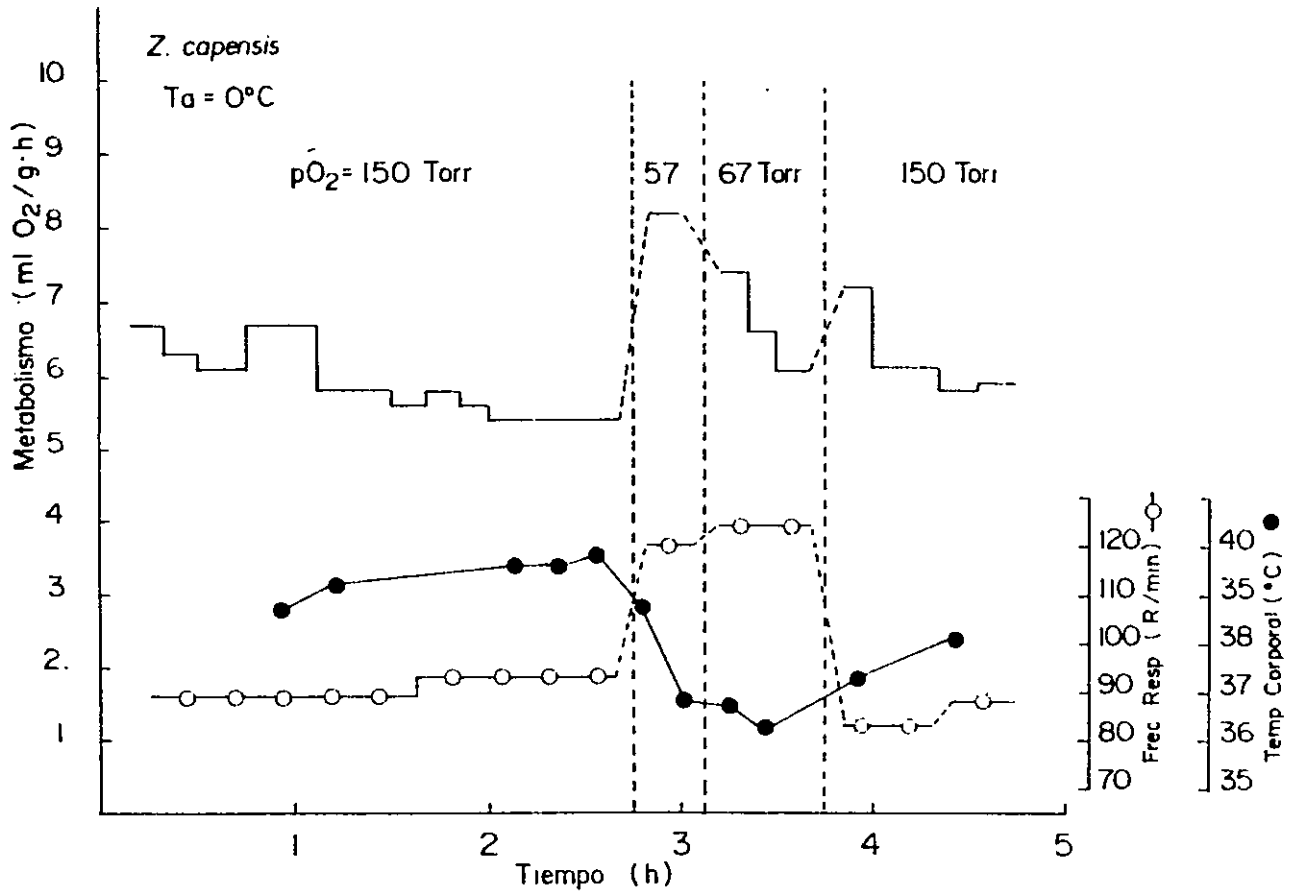


Figura 36.- Metabolismo (-), temperatura corporal (●) y frecuencia respiratoria (-○-) versus tiempo de medición, a diferentes presiones parciales de oxígeno de un individuo de *Zonotrichia capensis*, a 5°C .

EVAPORACION EN HIPOXIA

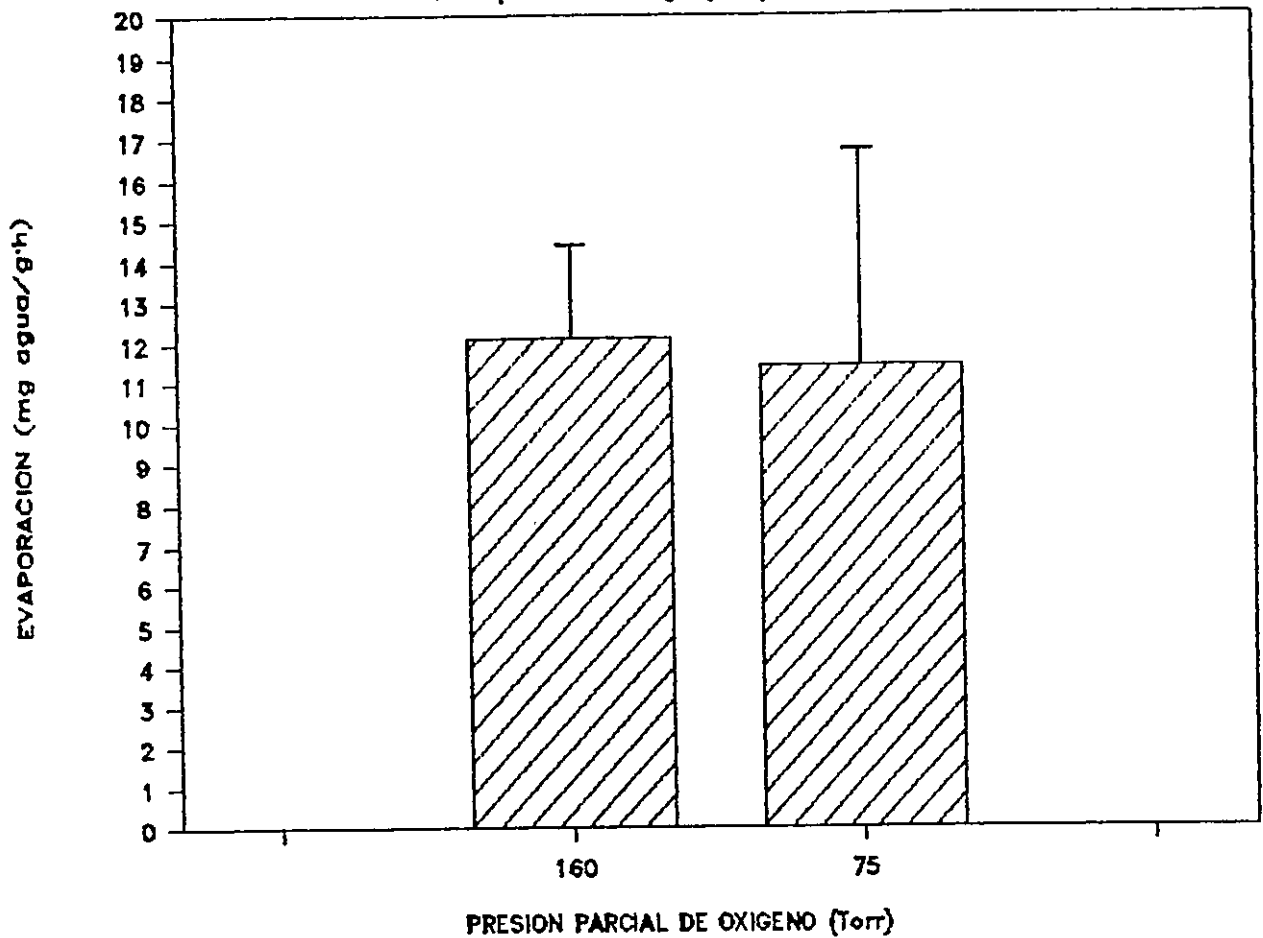
Z. capensis-Santiago (n=4) Ta = 10°C

Figura 37.- Evaporación versus presión parcial de oxígeno a 10 °C en *Zonothichia capensis* de Santiago (600 m.s.n.m.). No existen diferencias significativas entre los tratamientos (Prueba de t con corrección de covarianza, $P > 0.5$).

EVAPORACION EN HIPOXIA

Z. capensis-Santiago (n=5) Ta = 35°C

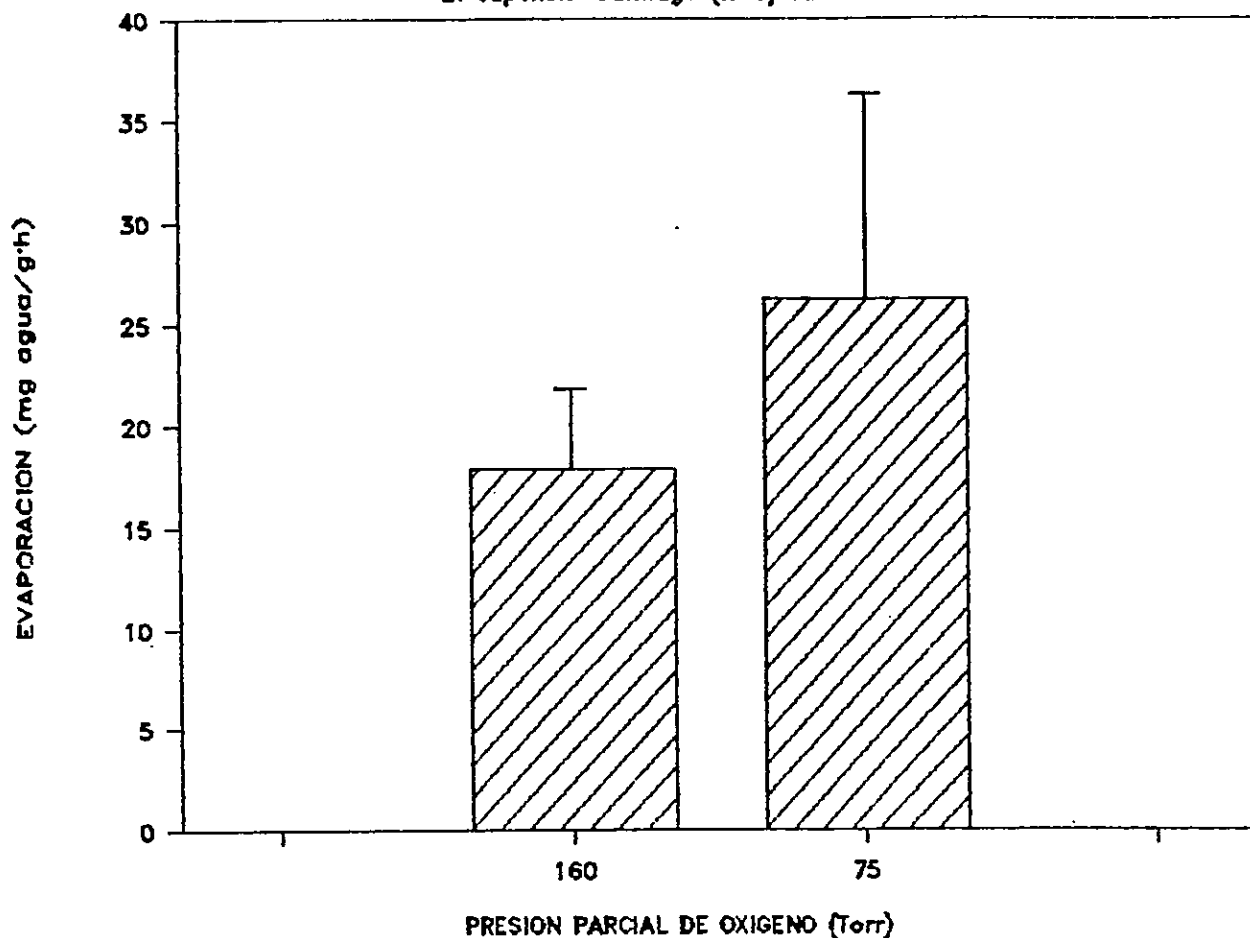


Figura 38.- Evaporación versus presión parcial de oxígeno a 35 °C en Zonothichia capensis de Santiago (600 m.s.n.m.). Existen diferencias significativas entre los tratamientos (Prueba de t con corrección de covarianza, $P < 0.02$).

DISCUSION

En los rangos de pO₂ utilizados en esta tesis ninguna de las especies de aves estudiadas mostró la presencia de P_c, incluso a temperaturas tan bajas como -5 °C y altitudes simuladas superiores a 10000 metros. Esto refleja tolerancia a la hipoxia, nunca antes descrita en otros grupos de vertebrados terrestres, así como tampoco en aves passeriformes.

Comparación Intraespecífica: Zonotrichia capensis como Modelo

No es extraño que Z. capensis muestre, a alta temperatura (25 °C), indiferencia metabólica a gradientes altitudinales simulados. Tales respuestas fueron descritas en roedores sometidos a hipoxia experimental a temperaturas cercanas a termoneutralidad (Morrison & Rosenmann 1975, Arieli et al. 1977)

Sin embargo, que las aves muestren la misma respuesta metabólica a bajas temperaturas ambientales, implicando alta demanda de oxígeno es una característica particular de las aves. Así, Z. capensis mantiene el consumo de oxígeno hasta presiones parciales de 48 Torr, equivalente a una altura aproximada de 10000 metros, aunque las mediciones se realicen a temperaturas extremadamente bajas (-5 °C).

Cuando se comparan las tres poblaciones de Z.

capensis estudiadas, es decir Santiago, Laguna del Maule y Portillo, la respuesta metabólica es la misma. Esto indicaría que la distribución altitudinal de las aves no influye en la respuesta a la hipoxia.

Sin embargo, las mediciones de metabolismo máximo demuestran disminución significativa en hipoxia, que en las poblaciones de Santiago y Portillo es del 20 %. Esto significa que la carga metabólica a la cual está sometida Z. capensis a $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ no es suficiente para que la hipoxia experimental influya en su metabolismo. En condiciones de metabolismo máximo, Z. capensis está sometida a temperaturas ambientales simuladas de $-37\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Novoa et al. 1989). Esto implica que la P_c de esta especie a $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ debería encontrarse a pO_2 más bajos que los medidos en esta tesis (< 48 Torr), que corresponde a altitudes simuladas muy superiores a las existentes en el planeta. Así, cuando esta especie se encuentra en condiciones de máximo gasto energético ($T_a = -37\text{ }^{\circ}\text{C}$), su P_c se encuentra entre 105.6 y 85.1 Torr, dado que el metabolismo máximo en esta última condición es menor que el medido en 105.6 Torr. Para una determinación exacta de P_c es necesario contar a lo menos con dos determinaciones de M a pO_2 inferiores a esta, lo que no se realizó en esta tesis por limitaciones metodológicas.

Las respuestas metabólicas a la disminución del pO_2 ambiental son cualitativamente idénticas en las tres

poblaciones nativas de distintas altitudes. Esto apoya la hipótesis que la tolerancia a la hipoxia es independiente de su distribución altitudinal, y sugiere que la respuesta descrita es probablemente típica de la mayoría de las aves.

Comparación Interespecífica: Aves de Baja y Alta Altitud

Al igual que en Z. capensis, el resto de las poblaciones estudiadas no presentan cambios metabólicos en altitudes simuladas. La distribución altitudinal de estas especies permite llegar a conclusiones similares a las anteriores. Así, C. barbatus fué capturado en Santiago a 600 m.s.n.m., sin embargo su respuesta frente a la hipoxia es similar a la encontrada en S. auriventris capturado a 2100 m de altura y a la de Phrygilus sp. capturado en Portillo a 3000 m.s.n.m.. Todas las aves estudiadas fueron capaces de mantener el consumo de oxígeno constante a altitudes simuladas superiores a los 9000 metros. Esto parece confirmar la hipótesis de la generalidad de esta respuesta.

Por otro lado, el metabolismo máximo de estas especies medido en condiciones de hipoxia, no mostró disminución significativa. Teóricamente, es esperable que la presión crítica de estas especies se encuentre por debajo de los valores de pO_2 medidos en esta tesis, es decir, bajo los 50 Torr (9300 m.s.n.m.) a $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ y bajo los 85.1 Torr (5000 m.s.n.m.) en condiciones de metabolismo máximo.

La comparación de todos los datos de aves de baja altitud (Figs. 19 y 20) y de alta altitud (Figs. 21 y 22) obtenidos en esta tesis, demuestran con mayor claridad y precisión que las especies de distinta altitud no muestran diferencias en el tipo de respuesta frente a la hipoxia. Al expresar el metabolismo en hipoxia como porcentaje del valor en normoxia, se estandarizan posibles diferencias cualitativas en el consumo de oxígeno, producto de diferencias en el tamaño corporal de las aves o como respuestas a diferentes ambientes térmicos.

Las aves de distinta altitud tienen alta tolerancia a la hipoxia, que indica que la disminución de la presión parcial de oxígeno no es un factor limitante per se de la distribución altitudinal de las aves. Para el caso particular de Z. capensis y probablemente para el resto de las especies aquí estudiadas, las bajas temperaturas ambientales características del clima de altura tampoco parecieran ser una barrera limitante para la vida permanente en alta altitud (Novoa et al. 1989). Sin embargo, no todas las aves poseen una amplia distribución altitudinal y algunas de ellas son residentes exclusivas de baja altitud, lo que sugiere la existencia de otros factores bióticos y abióticos que pueden ser causa directa de una determinada distribución diferencial.

Consecuente con esta proposición, Pearson & Ralph (1978) en un estudio realizado en un gradiente altitudinal en

la Cordillera de Los Andes del Perú (0 a 4500 metros), demostraron una correlación positiva y altamente significativa entre el número de aves paserinas y la altitud. Sin embargo este aumento en el número de aves fué atribuído al incremento de la vegetación sobre los 3700 metros, la que a su vez depende del aumento de las precipitaciones en estos ambientes de altura. Así, la diversidad, densidad y biomasa de aves en el gradiente altitudinal pueden ser explicadas por la asociación directa de las aves con la complejidad de la vegetación (diversidad de altura y perfil del follaje, y diversidad de especies de plantas), más que por la altitud. Por lo tanto, la disponibilidad y abundancia de alimento y de refugios serían los factores determinantes de la distribución altitudinal de las aves. Para el caso particular de los Andes de Chile, debería existir una correlación negativa entre altura y número de aves, dado que en esta zona de los Andes la vegetación tiende a disminuir con la altitud (Hajek et al. 1985, Arroyo et al. 1988). Así también, es esperable que la mayoría de las aves paserinas no permanezcan en los habitats de alta altitud durante el invierno dado que regularmente estos ambientes quedan cubiertos por nieve, impidiendo el acceso al alimento (Dawson & Carey 1976). Por lo tanto, las aves podrían permanecer en la altura si existe disponibilidad de alimentos suficientes para compensar los altos requerimientos energéticos termorregulatorios impuestos por las bajas temperaturas ambientales características de la alta

altitud, en caso contrario ellas podrían responder como animales migratorios estacionales.

Metabolismo Energético, Frecuencia Respiratoria, Evaporación y Temperatura Corporal: Probable Mecanismo

A primera vista, la disminución de la temperatura corporal en hipoxia, parece contradictoria, porque la producción de calor se mantiene constante al disminuir el pO_2 ambiental. Esta disminución ocurre tanto en condiciones de metabolismo máximo como de submáximo. Es esperable entonces que exista aumento de la pérdida de calor durante la hipoxia que pueda explicar la hipotermia, dado que la condición de equilibrio homeotérmico (Termogénesis = Termolisis) se rompe, sin ser afectada la producción de calor.

A pesar que la baja de la temperatura corporal es común en los animales en hipoxia experimental (ver Rosenmann & Morrison 1974b), no se le ha reconocido su importancia en las aves. Es necesario puntualizar que la hipotermia puede ser un factor relevante en la resistencia de las aves a la hipoxia, por ejemplo provocando una desviación a la izquierda de la curva de disociación de la oxihemoglobina, lo que causaría un aumento de la afinidad por oxígeno en bajas presiones parciales de O_2 .

Junto a la disminución de la temperatura corporal, se observa un aumento de la frecuencia respiratoria de las

aves sometidas a hipoxia. Esta respuesta también es común en mamíferos (e.g. Rosenmann & Morrison 1974a, Nice et al. 1980) como también en otras especies de aves (Tucker 1968, Jones & Holetton 1972, Bourverot et al. 1976, Colacino et al. 1977, Escobedo et al. 1978). Este aumento en la frecuencia respiratoria, en la mayoría de los casos va acompañado de un aumento en el volumen de aire corriente ("Tidal volume") lo que se traduce en un aumento de la ventilación pulmonar (ver Faraci 1986 para una revisión). Este mecanismo de ajuste fisiológico puede explicar en parte la capacidad de las aves de mantener constante el metabolismo en hipoxia. Pero además podría explicar la disminución de la temperatura corporal de las aves sometidas a hipoxia experimental, si existe un aumento de la termólisis evaporativa bajo esta condición debido al aumento de la frecuencia respiratoria.

Sin embargo, al comparar las mediciones de evaporación realizadas a 10 °C en normoxia e hipoxia no se encontraron diferencias significativas. Por otro lado, cuando las determinaciones se realizaron a 35 °C la evaporación es significativamente mayor en condiciones de hipoxia. Estas diferencias en experimentos realizados a distintas temperaturas ambientales sugiere que existe algún mecanismo de recuperación que evita que el agua se pierda en bajas temperaturas ambientales. Teóricamente, el siguiente mecanismo podría explicar estas diferencias. A 10 °C la disminución del

pO₂ causa un aumento de la frecuencia respiratoria, al mismo tiempo existiría disminución del flujo sanguíneo a la región basal del pico de las aves, provocando descenso local de la temperatura que puede ser tan baja como la temperatura ambiental. Esto aumentaría el diferencial térmico entre el cuerpo y el pico de las aves. Así, el vapor de agua pulmonar se condensaría al llegar al pico donde sería reabsorbida o tragada, explicando que la evaporación no aumente en hipoxia, evitándose de esta forma una deshidratación en alta altitud. Por otro lado, a 35 °C la temperatura del pico de las aves no puede ser menor que la ambiental. Esto causaría que el diferencial térmico a esta temperatura ambiente sea mucho menor, por lo que la condensación a este nivel debería ser poco probable. Esto disminuiría la reabsorción de agua y aumentaría la evaporación en condiciones de hipoxia. Si esta proposición es válida, es probable que este mecanismo ocurra en la naturaleza, pues las aves estarán fundamentalmente sometidas a hipoxia en condiciones de bajas temperaturas ambientales. Esta hipótesis no excluye la posibilidad que el efecto de "economía hídrica" pudiese ser sobrepasado a temperaturas bajas, si la evaporación respiratoria excede a la reabsorción por un esfuerzo metabólico intenso, como podría ocurrir durante el vuelo muy activo y en alta altitud: efecto adicional de evaporación de termorregulación más la producida por ejercicio intenso, más la producida como respuesta a la hipoxia. Los experimentos señalados fueron realizados en

condiciones de reposo y se desconoce la magnitud de la evaporación durante la actividad física. La hipotermia observada en las mediciones de metabolismo en hipoxia aguda y frío extremo en reposo, sería producto de la ruptura del equilibrio térmico porque la condensación bajo estas condiciones sería también sobrepasada por la evaporación.

Comentarios Finales

Como ya se ha mencionado, los resultados de esta tesis permiten aceptar la hipótesis, que la respuesta metabólica de las aves sometidas a hipoxia es independiente de su distribución altitudinal. La estructura y función del sistema respiratorio de las aves sería el factor principal que explicaría la alta tolerancia de este grupo a la hipoxia (ver Apéndice I), por lo cual se puede postular que esta respuesta sería general en todas las aves.

Sin embargo, no se puede desconocer la existencia de otros factores en el sistema cardiovascular que pueden estar influyendo en una respuesta metabólica diferencial correlacionada con la distribución altitudinal, como los que se mencionan a continuación.

El cuadro hematológico de las aves, aún no está claro y los datos permiten interpretaciones controvertidas. Por un lado, Carey & Morton (1976) demostraron que las aves

nativas de alta altitud poseen mayor concentración de hemoglobina en la sangre, mayor recuento globular y porcentaje de hematocritos superiores a los encontrados en aves de baja altitud. Así también, Keys et al. (1986) describen una correlación positiva entre la altura de captura y el hematocrito de aves silvestres. Por el contrario, Carpenter (1975) demostró que el hematocrito de las aves no se relaciona con su distribución altitudinal, sino con la forma o estilo de vuelo de éstas. Black & Tenney (1980) muestran similares valores hematológicos (hemoglobina, hematocrito, recuento globular y concentración de hemoglobina corpuscular media) en gansos salvajes y en patos domésticos, sin embargo, la sangre de los gansos posee una mayor afinidad por oxígeno que la de los patos.

Luego, aún no está clara la importancia que pueden tener las adaptaciones hematológicas en la resistencia de las aves a la altura, dado que existen otros factores que también pueden estar correlacionados con posibles cambios hematológicos, como por ejemplo, el nivel de actividad durante el vuelo (e.g. Viscor et al. 1985) y las bajas temperaturas ambientales que pueden aumentar los requerimientos energéticos de las aves.

Por otro lado, el tamaño del corazón esta correlacionado con la distribución altitudinal (Carey & Morton 1976). Sin embargo, esta característica también está

correlacionada con el tipo de vuelo y el tamaño corporal de las aves (Viscor et al. 1985, Viscor & Fuster 1987). Así también, el tamaño de los pulmones es mayor en las especies de aves nativas de alta altitud en comparación con las de baja altitud, lo que podría traducirse en una mayor área de intercambio gaseoso (Carey & Morton 1976).

Aunque es posible que no todas las aves respondan en la misma forma frente a una disminución del pO_2 ambiental, estas diferencias parecen estar mejor correlacionadas con el estilo de vuelo más que con su distribución altitudinal. En esta forma, debería encontrarse mayor tolerancia a la hipoxia en aves voladoras en comparación con las no voladoras. Las evidencias que los cambios hematológicos y el tamaño del corazón y de los pulmones parecieran estar mejor correlacionados con la actividad durante el vuelo más que con la distribución altitudinal, y que los trabajos que describen disminución metabólica de aves en altitudes simuladas, se han realizado en aves domésticas, que poseen capacidad de vuelo muy reducida (Jones & Holetton 1972, Colacino et al. 1977) apoyan esta proposición.

Como ya se mencionó, Black & Tenney (1980) demostraron que los patos domésticos eran capaces de soportar hipoxia aguda (equivalente a 10000 m.s.n.m.), aunque hasta niveles menores que los gansos silvestres (hasta alturas simuladas superiores a los 11000 m.s.n.m.). La única

diferencia encontrada en estas especies, fué la mayor afinidad por oxígeno de la hemoglobina. Así, pareciera ser que el factor más importante en la capacidad de las aves de soportar niveles agudos de hipoxia, es el sistema respiratorio, aunque esto podría ir acompañado en la aves voladoras de otras características en el sistema cardiovascular que le proporcionan aún más tolerancia frente a la hipoxia. Esta proposición sería interesante de evaluar realizando un estudio comparativo de la resistencia metabólica a condiciones de hipoxia extrema entre aves voladoras y no voladoras de alta y baja altitud.

REFERENCIAS

- ARAYA, B. & G. MILLIE (1986). Guía de campo de las aves de Chile. Editorial Universitaria, Chile.
- ARIELI, R., A. AR & A. SHKOLNIK (1977). Metabolic responses of a fossorial rodent (*Spalax ehrenbergi*) to simulated burrow conditions. *Physiol. Zool.* 50: 61-75.
- ARROYO, M.T.K., F.A. SQUEO & C. VILLAGRAN (1988). Effects of aridity on plant diversity in the northern Chilean Andes: results of a natural experiment. *Ann Missouri Bot. Gard.* 75: 55-78.
- BLACK, C.P. & S.M. TENNEY (1980). Oxygen transport during progressive hypoxia in high-altitude and sea-level waterfowl. *Respir. Physiol.* 39: 217-239.
- BOUVEROT, P. (1985). Adaptation to Altitude-Hypoxia in Vertebrates. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, Germany.
- BOUVEROT, P., G. HILDWEIN & P.H. OULHEN (1976). Ventilatory and circulatory O₂ convection at 4000 m in pigeon at neutral or cold temperature. *Respir. Physiol.* 28: 371-385.
- BOZINOVIC, F., M. ROSENMANN & G. RUIZ (1987). Transferencia de calor, convección y gradiente altitudinal. *Arch. Biol. Med. Exp.* 20: 85-88.
- BRETZ, W.L. & K. SCHMIDT-NIELSEN (1972). The movement of gas in the respiratory system of the duck. *J. Exp. Biol.*

- 56: 57-65.
- CAREY, C. & M.L. MORTON (1976). Aspects of circulatory physiology of montane lowland birds. *Comp. Biochem. Physiol.* 54(A): 61-74.
- CARPENTER, F.L. (1975). Bird hematocrits: effects of high altitude and strength of flight. *Comp. Biochem. Physiol.* 50(A): 415-417.
- CASTRO, G. (1983). Un estudio sobre las adaptaciones a la altitud en el gorrión andino (Zonotrichia capensis). I Symp. Ornith. Neotrop. 27-32.
- CASTRO, G., C. CAREY, J. WHITTEMBURY & C. MONGE (1985). Comparative responses of sea level and montane rufous-collared sparrows, Zonotrichia capensis, to hypoxia and cold. *Comp. Biochem. Physiol.* 82(A): 847-850.
- COLACINO, J.M., D.H. HECTOR & K. SCHMIDT-NIELSEN (1977). Respiratory response of ducks to simulated altitude. *Respir. Physiol.* 29: 265-281.
- DAVIS, J. (1971). Breeding and molt schedules of the rufous-collared sparrow in Coastal Peru. *Condor* 73: 127-146.
- DAWSON, W.R. & C. CAREY (1976). Seasonal acclimation to temperature in carduelis finches. *J. Comp. Physiol.* 112: 317-333.
- DEJOURS, P. (1982). Mount Everest and beyond: Breathing air. En: *A Companion to Animal Physiology* (Editado por:

- Taylor, C.R., K. Johansen & L. Bolis.) Cambridge University Press, London. Pags. 17-30.
- DILL, D.B., E.F. ADOLPH & C.G. WILBER (Eds.) (1964). Adaptation to the environment. American Physiological Society. Washington, D.C.
- ESCOBEDO, M.A., F.C. SAMANIEGO, D.V. GONZALES & M.H. BERNSTEIN (1978). Respiration in pigeons at simulated high altitudes. Fed. Proc. 37: 472.
- FARACI, M.F. (1986). Circulation during hypoxia in birds. Comp. Biochem. Physiol. 85(A): 613-620.
- HAJEK, E.R., E.R. FUENTES & G.A. ESPINOSA (1985). Bases para una geografía climática de Chile central. Revista de estudios geográficos 8(9): 325-336.
- HEINSWORTH, F.R. (1968). Evaporative water loss from rats in the heat. Am. J. Physiol. 214: 979-982.
- JAEGER, J.J. & J.J. McGRATH (1974). Hematologic and biochemical effects of simulated high altitude on the Japanese quail. J. Applied Physiol. 37(3): 357-361.
- JONES, D.R. & G.F. HOLETON (1972). Cardiovascular and respiratory response of ducks to progressive hypocapnic hipoxia. J. Exp. Biol. 56: 657-666.
- KEYS, G.C., R.C. FLEISCHER & S.I. ROTHSTEIN (1986). Relationships between elevation, reproduction and the hematocrit level of brown-hesded cowbirds. Comp. Biochem. Physiol. 83(A): 765-769.

- LAYBOURNE, R.D. (1974). Collision between a vulture and an aircraft at an altitude of 37000 feet. *Wilson Bull.* 86: 461-462.
- LISTADOS DE NOMBRES GEOGRAFICOS (1983). (Editado por: Instituto Geográfico Militar). TTGG Instituto Geográfico Militar, Chile.
- MORRISON, P. (1951). An automatic manometric respirometer. *Rev. Sci. Instruments.* 22: 264-267.
- MORISON, P. & M. ROSENMANN (1975). Metabolic level and limiting hipoxia in rodents. *Comp. Biochem. Physiol.* 51(A): 881-885.
- NICE, P., C.P. BLACK & M. TENNEY (1980). A comparative study of ventilatory response to hypoxia with reference to hemoglobin O₂-affinity in llama, cat, rat, duck, and goose. *Comp. Biochem. Physiol.* 66(A): 347-350.
- NOVOA, F.F., F. BOZINOVIC & M. ROSENMANN (1989). Maximum metabolic rate and temperature regulation in the rufous-collared sparrow *Zonotrichia capensis* from central Chile. *Comp. Biochem. Physiol.* 00(A): 000-000.
- PEARSON, O.P. & C.P. RALPH (1978). The diversity and abundance of vertebrates along an altitudinal gradient in Perú. *Mem. Mus. Hist. Nat. Javier Prado.* 19: 1-97.
- PIIPER, J. & P. SCHEID (1973). Gas exchange in avian lungs: models and experimental evidences. En: *Comparative Physiology: locomotion, respiration, transport and*

- blood (Editado por: L. Bolis, K. Schmidt-Nielsen & S. Maddrell). North-Holland Publishing Company, Amsterdam. Pags. 161-185.
- PIIPER, J. & P. SCHEID (1975). Gas transport efficacy of gills, lungs and skin: theory and experimental data. *Respir. Physiol.* 23: 209-221.
- PLENGE, M. & D.L. PEARSON (1974). Puna birds species on the coast of Perú. *AUK* 91(3): 626-631.
- PROSSER, C.L. & F. BROWN (1961). *Comparative Animal Physiology*. Second Edition. W.B. Saunders, Philadelphia, USA.
- ROSENMANN, M. & P.R. MORRISON (1974a). Physiological responses to hypoxia in the tundra vole. *Am. J. Physiol.* 227: 734-739.
- ROSENMANN, M. & P.R. MORRISON (1974b). Maximum oxygen consumption and heat loss facilitation in small homeotherms by He-O₂. *Am. J. Physiol.* 226: 490-495.
- ROSENMANN, M. & P.R. MORRISON (1975). Metabolic response of highland and lowland rodents to simulated high altitudes and cold. *Comp. Biochem. Physiol.* 51 A: 523-530.
- ROSENMANN, M. (1987). La presión crítica de oxígeno. *Arch. Biol. Med. Exp.* 20(1): 75-78.
- RUIZ, G., M. ROSENMANN & A. VELOSO (1983). Respiratory and hematological adaptations to high altitude in Telmatobius frogs from the Chilean Andes. *Comp.*

- Biochem. Physiol. 76 A(1): 109-113.
- SCHEID, P. (1982). A model for comparing gas-exchange systems in vertebrates. En: A companion to animal physiology (Editado por: Taylor, C.R., K. Johansen & L. Bolis.) Cambridge University Press, London. Pags. 3-16.
- SCHEID, P. (1985). The use of models in physiological studies. En: New directions in ecological physiology (Editado por: M.E. Feder). Pags. 275-288.
- SCHMIDT-NIELSEN, K. (1972). How Animals Work. Cambridge University Press, London.
- SCHMIDT-NIELSEN, K. (1979). Animal Physiology: Adaptation and environment. Second Edition. Cambridge University Press, London.
- STEEL, R.G.D. & J.H. TORRIE (1985). Bioestadística: principios y aplicaciones. McGraw-Hill, Bogotá, Colombia.
- STRAHLER, A.N. (1972). Planet earth: its physical systems through geologic time. Harper y Row, New York.
- TUCKER, V.A. (1966). Oxygen consumption of a flying bird. Science, N.Y. 154: 150-151.
- TUCKER, V.A. (1968). Respiratory physiology of house sparrows in relation to high-altitude flight. J. Exp. Biol. 48: 55-66.
- VISCOR, G., M.S. MARQUES & J. PALOMEQUE (1985). Cardiovascular and organ weight adaptations as related to flight activity in birds. Comp. Biochem. Physiol. 82(A):

597-599.

VISCOR, G. & J.F. FUSTER (1987). Relationships between morfological parameters in birds with differnt flying habits. *Comp. Biochem. Physiol.* 87(A): 231-249.

WEATHERS, W.W. & G.K. SNYDER (1974). Functional acclimation of Japanese quail to simulated high-altitude. *J. Comp. Physiol.* 93: 127-137.

APENDICE I

El Sistema Respiratorio de las Aves

El sistema respiratorio de las aves es fundamentalmente distinto al de los mamíferos (Fig. 39). En las aves no existen alvéolos y el intercambio gaseoso ocurre en las paredes de los parabronquios (más precisamente entre los capilares aéreos ubicados en las paredes de los parabronquios y los capilares sanguíneos). Ellos son la base de su sistema respiratorio, constituyendo tubos de varios centímetros de largo abiertos en los extremos (Fig. 40). Otro aspecto funcionalmente relevante del sistema respiratorio de las aves, es que el período de ausencia de intercambio gaseoso durante la expiración de los mamíferos, está virtualmente ausente en ellas, dado que el flujo de aire pulmonar es unidireccional (Bretz & Schmidt-Nielsen 1972, Piiper & Scheid 1973, Bouverot 1980, Scheid 1985). Además, la barrera sangre/aire es menor que en otros grupos de vertebrados, siendo el área de intercambio gaseoso muy grande en proporción al volumen de los pulmones. Estas características y la forma en que ocurre el intercambio gaseoso (Piiper & Scheid 1973, 1975, Scheid 1982, 1985) les confieren a las aves una mayor eficiencia en la obtención de oxígeno del aire en comparación con el resto de los vertebrados terrestres con respiración aérea, incluso en condiciones de bajo pO_2 ambiental, lo que resulta especialmente importante en el vuelo a grandes alturas

Pulmón de Ave Pulmón de Mamífero

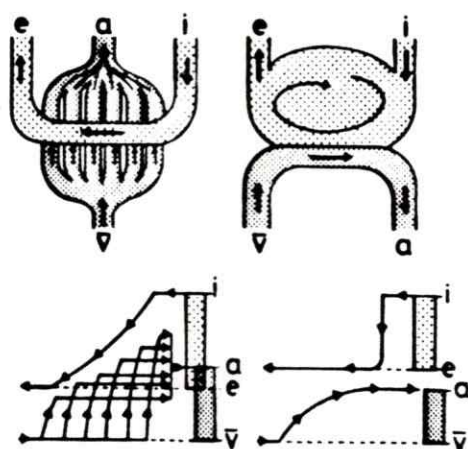


Figura 39.- Modelo de intercambio gaseoso comparado del sistema respiratorio de aves y mamíferos. La simbología corresponde a: i: aire inspirado, e: aire expirado, a: sangre arterial, v: sangre venosa. La parte inferior de la Figura indica los cambios de las presiones parciales de oxígeno en el aire y la sangre. El pO_2 aumenta hacia arriba. Modificado de Piiper & Scheid (1973).

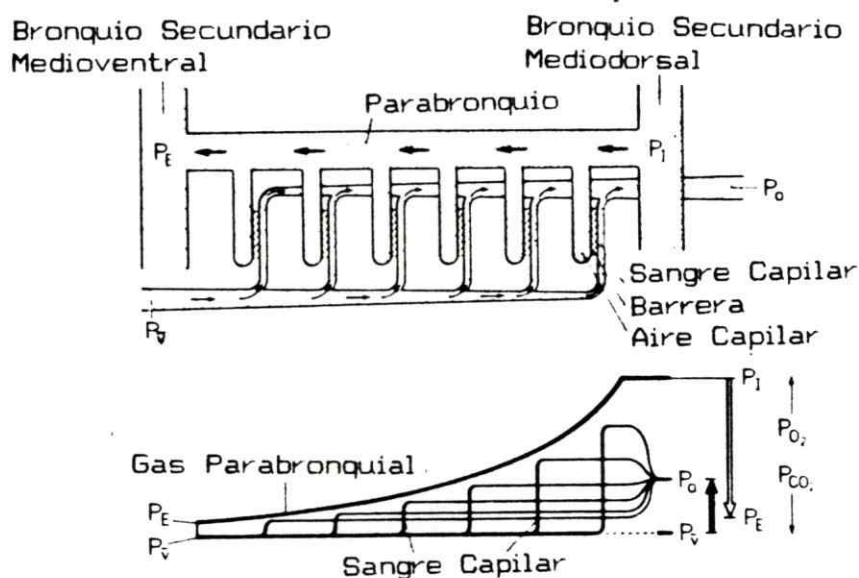


Figura 40.- Modelo "Cross-Current" de intercambio gaseoso parabronquial en aves. Los tubos parabronquiales se extienden entre los bronquios mediodorsal y medio ventral. Los capilares sanguíneos originados de una rama de la vena pulmonar y toman contacto con los capilares aéreos, efectuándose allí el intercambio gaseoso. La simbología corresponde a: P_i : pO_2 aire inspirado, P_e : pO_2 aire expirado, P_v : pO_2 sangre venosa, P_a : pO_2 sangre arterial. Modificado de Scheid (1982).

(Schmidt-Nielsen 1972, 1979).

Piiper & Scheid (1973) desarrollaron un modelo llamado "Cross-Current", postulando un mecanismo explicativo de intercambio gaseoso en los pulmones de las aves. Este modelo propone que durante la respiración (inspiración y expiración) el flujo del aire pulmonar es siempre en dirección caudal-cefálica. Los capilares sanguíneos originados de una rama de la vena pulmonar toman contacto con los capilares aéreos de los tubos parabronquiales los que se extienden entre los bronquios secundarios mediodorsal y medio ventral, siendo ésta el área de intercambio gaseoso (Fig. 40). Estos autores postulan que el O_2 del aire disminuye lentamente a medida que pasa a través de los parabronquios. Por esta razón, la sangre en los capilares sanguíneos será oxigenada en varios grados, dependiendo de su ubicación a lo largo del parabronquio. Así, el nivel de oxigenación de la sangre en los primeros capilares será superior al de los últimos (lo que en la Figura 40 se esquematiza con una mayor densidad de puntos). Finalmente la sangre arterial sería una mezcla de la sangre en todos los capilares en contacto con la región de intercambio. Este modelo explica porqué el pO_2 arterial de las aves puede ser superior al pO_2 del aire expirado. Esta evidencia empírica también puede ser explicada con la aplicación de otros modelos, sin embargo, el modelo "Cross-Current" es el único apoyado por la observación experimental de la

unidireccionalidad del flujo de aire pulmonar.

Basado en este modelo (con evidencias empíricas que lo sustentan), es posible explicar porque el pO_2 de la sangre arterial de las aves es superior al de los mamíferos a idénticos pO_2 inspirados, indicado en la Figura 39. Esto podría explicar la mayor tolerancia de las aves a la hipoxia que la encontrada en mamíferos. Así también, y como esta alta tolerancia a la hipoxia es resultado de las características de su sistema respiratorio, es esperable que esta respuesta sea general para todos los grupos de aves.