

**E**n la historia evolutiva de los vertebrados se destacan tres características que han sido decisivas en el éxito que ciertas clases de este grupo de animales han alcanzado. En orden de importancia, estas características son: las mandíbulas, el huevo amniota y la endotermia. Las primeras permitieron cambiar el modo de alimentación de los organismos, pasando de la filtración a la ingestión, lo que permitió diversificar así su dieta. La segunda característica facilitó la independencia de los vertebrados del ambiente acuático, lo que favoreció la ampliación de su distribución geográfica.

En cuanto a la endotermia, podemos comenzar diciendo que es la característica fisiológica que tienen los organismos de generar calor corporal a partir de su propio metabolismo y con ello mantener su temperatura en rangos muy estrechos, evitando fluctuaciones drásticas en la temperatura corporal a pesar de que haya cambios importantes en la temperatura ambiental. Los vertebrados que poseen este atributo son las aves y los mamíferos. Los peces, los anfibios y los reptiles, por carecer de esta característica, se denominan ectotermos.

# El origen de la endotermia

Héctor R. Eliosa León y Adriana Berenice Silva Gómez



Las ventajas que la endotermia ofrece son las siguientes: 1) una amplia distribución geográfica, pues la distribución latitudinal de los endotermos respecto de los ectodermos es mayor. Los endotermos pueden vivir exitosamente, por ejemplo, en los círculos polares ártico y antártico, donde la temperatura ambiental es extremadamente fría y muy inferior a la temperatura corporal de ellos; 2) una mayor actividad física, ya que debido a que los endotermos poseen tasas metabólicas altas y una temperatura elevada, pueden resistir largos periodos de intensa actividad, sobre todo en climas

fríos, lo que les permite explotar recursos alimenticios o evitar posibles depredadores; 3) una gestación térmicamente estable, pues aun cuando hasta el momento no se ha subrayado la relación de la endotermia con el desarrollo embrionario en aves y mamíferos, el empollamiento en las primeras y el viviparismo en los segundos aseguran un ambiente térmicamente estable para el desarrollo de los embriones; 4) una actividad nocturna que no depende de la radiación solar; y 5) una catálisis enzimática constante que promueve una eficiente digestión y asimilación de los alimentos.



en los vertebrados



No obstante, los costos metabólicos de la endotermia son muy grandes debido a que: 1) para mantener la temperatura corporal estable a partir del metabolismo es necesario un alto gasto de energía, por tal razón los animales endotermos están obligados a consumir grandes cantidades de alimento; 2) la elevada actividad respiratoria de los endotermos produce una importante pérdida de agua; en climas cálidos y secos, estos animales pueden agotar sus reservas hídricas; 3) los endotermos, en general, tienen tamaños corporales mayores a los ectotermos para evitar problemas con la relación superficie/volumen, debido a que un animal pequeño pierde calor más rápidamente que uno grande; y 4) el mantenimiento de la endotermia obliga a aves y mamíferos a destinar una cantidad baja de energía para actividades reproductivas, y por tanto generan pocas crías por temporada reproductora.

Sin embargo, el balance entre los costos y beneficios muestra que la endotermia ofrece mayores ventajas y por ello desde que surgió se ha mantenido como una característica importante de los vertebrados. La pregunta que surge es: ¿cómo se originó la endotermia?

Abordar el origen de un grupo biológico o una característica distintiva de éste no es fácil. A menudo hay una gran probabilidad de cometer errores y caer en la especulación. Por ser una característica fisiológica, la endotermia no es

susceptible a la fosilización. Sin embargo, hay evidencias indirectas que nos pueden ayudar a entender la aparición de la endotermia, ya que produjo cambios mayores en la anatomía, fisiología, conducta y ecología de los organismos; es en estos aspectos donde se debe buscar la evidencia que nos brinde la respuesta a la pregunta planteada. Por otra parte, comprender los procesos selectivos que actuaron en el surgimiento de esta característica a partir de ancestros ectotermos es arriesgado y controvertido; los investigadores han cambiado su perspectiva en cuanto al origen de la endotermia tomando como base los nuevos hallazgos del registro fósil y los avances de la tecnología.

La evolución de los vertebrados nos indica que las aves y los mamíferos tienen distinto origen filogenético, las primeras surgen a partir de los Maniraptora, grupo perteneciente a los dinosaurios saurisquios, mientras los segundos tienen como ancestros a los cinodontos del orden Therapsida. No obstante, la endotermia asociada con estos grupos tiene los mismos principios fisiológicos, por lo que resulta un carácter claramente convergente (homoplásico). Ante tal situación es importante considerar que la endotermia tuvo que evolucionar a partir de un mecanismo similar en los dos grupos, como una respuesta a presiones selectivas.

Una prueba contundente de esta convergencia se observa en la similitud de la evolución respiratoria, particular-

mente en la existencia de huesos turbinales que son distintivos de los endotermos, y que son considerados como la mejor evidencia anatómica de endotermia en terápsidos. Estas estructuras permiten una reducción en la pérdida de agua y la regulación de la temperatura del aire en las fosas nasales. También se ha reconocido como evidencia de endotermia en el registro fósil la presencia de estructuras “fibrolamelares” en los huesos, ya que en los ectotermos se desarrollan huesos con una “zona lamelar” por estar pobremente vascularizados, por lo cual se considera válida esta extrapolación. Otra característica común que se presenta en los endotermos es el corazón con cuatro cámaras que, junto con el sistema pulmonar, permitió incrementar la eficiencia del intercambio gaseoso en mamíferos y aves.

### Tres hipótesis

Hasta el momento se han propuesto varias hipótesis para explicar el surgimiento de la endotermia, las cuales hacen referencia a diferentes presiones selectivas. Aquí sólo se revisarán tres de ellas: a) la expansión térmica del nicho; b) la capacidad de mantener un ejercicio vigoroso; y c) el ser consecuencia del desarrollo de cuidado parental.

#### *La expansión térmica del nicho*

La producción de calor a partir de las membranas de los órganos viscerales durante la digestión de los alimentos hace que se eleve ligeramente la temperatura corporal, más allá de la correspondiente al estado de reposo. Esta condición pudo favorecer las actividades de los ancestros de las aves y los mamíferos, al mantenerse la producción de calor por encima de la del estado de reposo.

#### *El mantenimiento vigoroso de ejercicio*

El calor producido por los organismos a partir de las contracciones musculares en diversas partes del cuerpo como consecuencia de mantener un ejercicio sostenido durante actividades de búsqueda de alimento y la huida de sus depredadores se halla al origen de la endotermia según esta hipótesis. Una mayor actividad desarrollada por aquellos vertebrados pertenecientes a las líneas filéticas ancestrales de las aves y los mamíferos provocó un incremento en la tasa de aerobiosis, por lo que los sistemas cardiovascular y respiratorio se hicieron más complejos. Quizá los mayores ajustes en el desarrollo de la endotermia ocurrieron a nivel subcelular, ya que los endotermos tienen una mayor superficie mitocondrial que los ectotermos, incluso en





tejidos que participan en la regulación de la temperatura corporal.

Ruben señala que los terápsidos (ancestros de los mamíferos, y muchos de ellos depredadores activos) incrementaron su capacidad aeróbica, por lo que tuvieron beneficios importantes en la persecución de presas, la evasión de sus depredadores, la realización de un buen cortejo y la conservación y el incremento de su territorio. Así, la selección natural favoreció un incremento en la capacidad aeróbica que eventualmente resultó en una termogénesis suficiente para mantener una termorregulación endógena aun en estado de reposo. Probablemente la expansión de los niveles de actividad sostenidos aeróbicamente, combinados con las tasas metabólicas de actividad y descanso, condujeron a una elevada tasa de consumo de oxígeno en descanso, hasta alcanzar una endotermia y una homeotermia. Tal vez el último paso a la endotermia fue el desarrollo de plumas y pelos, respectivamente. Bennett y Ruben señalan que, por un proceso similar al de los mamíferos, se originó la endotermia en aves y quizá en los mismos dinosaurios.

#### *El desarrollo de cuidados paternos*

Esta hipótesis plantea que para asegurar la supervivencia de la descendencia en ciertos grupos de vertebrados se generaron mecanismos similares que conducen a mejores condiciones para el desarrollo de las crías, iniciándose los cuidados de la prole desde la gestación y propiciando el medio más favorable para su desarrollo. Una de esas condiciones es la de brindar a los huevos o los embriones en desarrollo una temperatura constante y superior a la del ambiente, pero que no exceda los límites tolerables de la especie. Asimismo, las estrategias para la construcción y el mantenimiento de un ambiente con temperatura agradable que favorezca

el desarrollo embrionario y postnatal de un organismo incluyen la creación de nidos y conductas tales como el agrupamiento, lo que evita la pérdida de calor. De tal modo que el cuidado parental aparece no solamente como la forma de preservar la especie, sino como la de crear organismos más eficientes en su relación con los diferentes ambientes; es así como surge la endotermia.

Tomando en cuenta que el cuidado parental y la conducta reproductiva son básicamente regulados por el eje hipotálamo-hipófisis, al evolucionar estas estructuras se tiene como consecuencia la aparición de caracteres reforzadores de la endotermia.

#### **Fisiología de la endotermia**

La temperatura es una de las variables que afectan de manera importante a los procesos biológicos de un individuo, por lo que existen mecanismos conductuales y autonómicos que, inmediatamente después de que haya variaciones en la temperatura ambiental o corporal —las cuales son detectadas por los receptores especializados, denominados termorreceptores—, se ponen en marcha para generar una termorregulación; son cambios fisiológicos y conductuales que le permitan al organismo sobrevivir. Dichos termorreceptores con actividad ionotrópica son denominados TRP (por sus siglas en inglés *Transient Receptor Potential*) y son clasificados en los que detectan frío y calor.



Aunque falta mucho por conocer sobre los núcleos y las estructuras neuronales que participan en el flujo de información que hace posible tener una adecuada respuesta de termorregulación, se ha propuesto la existencia de un circuito neuronal (figura 1). Éste parte de los termorreceptores que detectan una disminución o un incremento en la temperatura, reconocida como una sensación de frío o de calor respectivamente, la cual provoca su activación y el flujo de información hacia la médula espinal. De allí va al hipotálamo, considerado como la estructura que posee neuronas termosensibles al frío y el calor —aunque hasta el momento sólo se reconoce su área preóptica (POA) como la única región con neuronas de este tipo—, de donde fluye hacia el tálamo, y de ahí a la corteza somatosensorial. El hipotálamo recibe nuevamente la información, pero por la vía descendente de la corteza somatosensorial, y a través de la médula oblongata y la espinal, la información se distribuye hacia los diferentes órganos efectores para que se produzca la termorregulación necesaria, esto es, para que se activen los mecanismos de vasodilatación, jadeo y ventilación que generan la pérdida o disipación de calor, así como los de vasoconstricción, piloerección y escalofríos que conservan el calor en el organismo.

Además de estos mecanismos, existe una serie de medidas conductuales que se adoptan para termorregular. En un ambiente frío, por ejemplo, se presenta: 1) un amontonamiento o enroscamiento de los organismos para exponer sólo una pequeña superficie de piel a la temperatura ambiental; y 2) un incremento en la actividad física para mantener la temperatura corporal óptima.

Asimismo se presentan procesos autonómicos para la termogénesis y la conservación de calor, como el metabolismo mitocondrial, en el cual: 1) a partir de escalofríos, reflejos de alta frecuencia que consisten en contracciones oscilatorias del músculo esquelético, se produce ATP, el cual provee la energía necesaria para la contracción con un escaso trabajo físico pero eficiente ganancia de calor; 2) sin escalofríos, lo que hace que la oxidación del tejido graso pardo, que contiene un elevado número de mitocondrias, genere una gran cantidad de calor; 3) por vasoconstricción, con lo cual se limita la cantidad de sangre que fluye por los vasos sanguíneos y que se expone a la pérdida de calor por conducción; y 4) por medio de la liberación de hormonas en la hipófisis se controla la conductancia térmica.

Otros son los mecanismos para promover la pérdida de calor o termorregulación autonómica en un ambiente cálido: 1) la evaporación, cuya importancia es muy grande en-

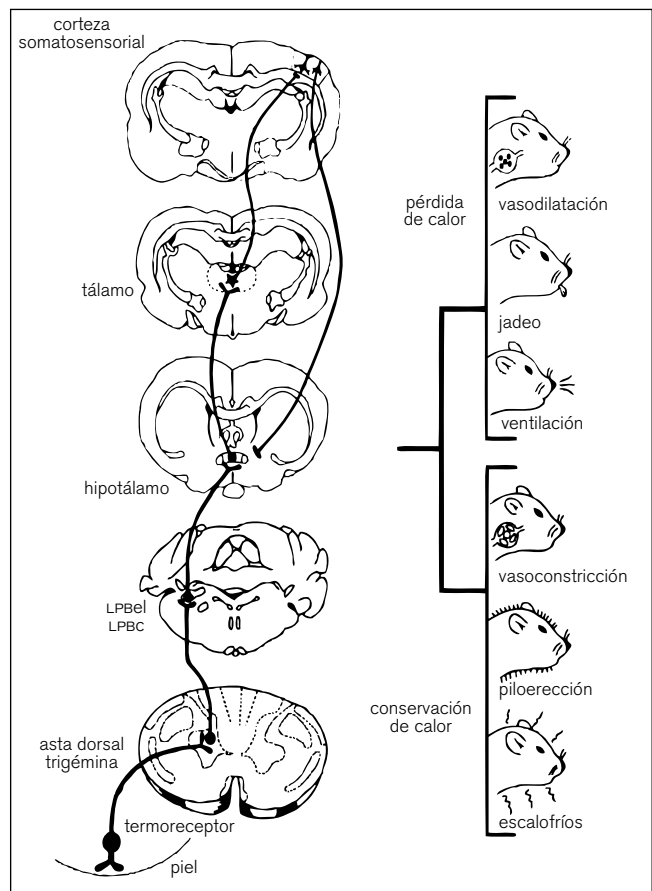


Figura 1. El circuito neuronal va de los termorreceptores que detectan una disminución o un incremento en la temperatura reconocida como una sensación de frío o de calor respectivamente, lo que provoca la activación de estas células y el flujo de información hacia la médula espinal. Allí, las neuronas de la lámina I del asta dorsal trigémina o espinal, al ser informadas, envían la información al subnúcleo lateral externo (LPBel) y el subnúcleo central (LPBC) del núcleo parabraquial lateral (LPB). Posteriormente, estos núcleos la proyectan al núcleo preóptico medio (MPO) del área preóptica del hipotálamo (POA) —se considera, de manera general, al hipotálamo completo como la estructura que expresa neuronas termosensibles al frío y al calor, sin embargo hasta el momento sólo se reconoce al POA del hipotálamo como la única región que expresa neuronas de este tipo. Del POA, se envían proyecciones al tálamo y, finalmente, esta estructura se encarga de enviar la información a la corteza somatosensorial.

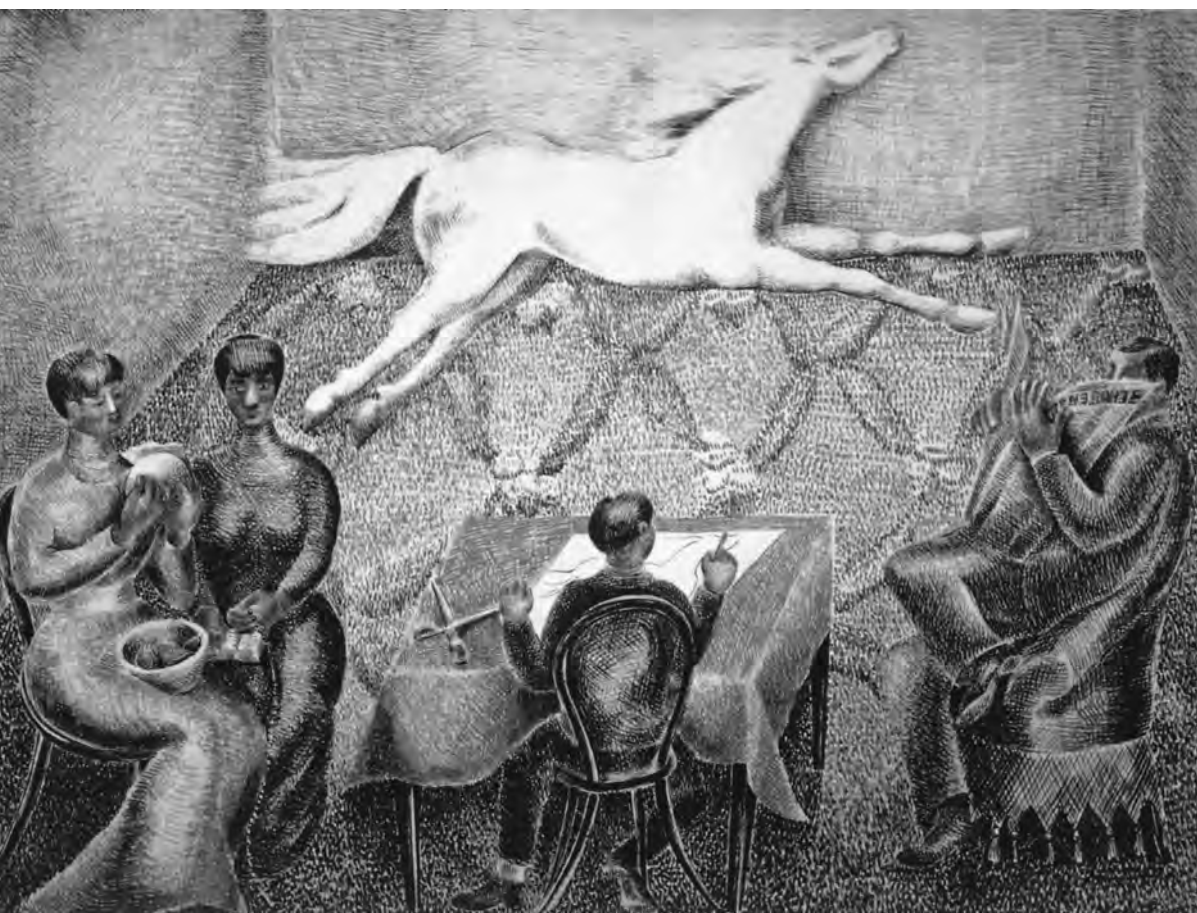
A esta vía termosensorial ascendente se le denomina vía espino-talámico-cortical, y se divide en dos: 1) la vía espino-talámico-cortical propia, relacionada con la percepción y discriminación de la sensación cutánea; y 2) la vía espino-parabraquio-preóptica que transmite información sobre la temperatura cutánea al POA. El hipotálamo recibe la información descendente de la corteza somatosensorial, y a través de la médula oblongata y la médula espinal, ésta se distribuye hacia los diferentes órganos efectores para que se produzca la termorregulación necesaria. En el esquema se simplifica la vía descendente para realzar la importancia del hipotálamo, principalmente en los eventos de termorregulación que activan los mecanismos de vasodilatación, jadeo y ventilación para generar la pérdida o disipación de calor y vasoconstricción, así como la piloerección y los escalofríos para la conservación de calor en el organismo. No obstante, es necesario señalar que, en estos procesos, es importante la participación de las prostaglandinas y los sistemas glutamatérgicos y gabaérgicos de neurotransmisión.

tre los humanos, ya que, por carecer de pelo o plumas, la cantidad de agua que absorbe el calor del cuerpo es elevada y por tanto el mecanismo se torna muy eficiente; 2) el jadeo y la secreción salival, que producen un incremento en la temperatura y el animal pierde entonces calor por ventilación; 3) la piloerección, que promueve el aislamiento de la piel para evitar la pérdida de calor por convección principalmente; y 4) la vasodilatación de las arterias, que permite el intercambio de calor a través de la superficie cutánea.

### Una posible ruta evolutiva

En la naturaleza, los organismos presentan un gradiente de heterogeneidad térmica entre dos extremos: aquellos que, a pesar de los cambios en la temperatura ambiental, mantienen su temperatura corporal casi constante (rangos estrechos), denominados estenotermos, y los que toleran rangos más amplios de variación térmica, denominados euritermos. Esta situación probablemente ha prevalecido desde el Triásico, es decir, entre los cinodontos ectotermos ya había organismos con claras tendencias a la estenotermia y otros a la euritermia; los primeros muy sensibles a cambios de temperatura y los segundos insensibles. De igual forma, entre los saurisquios ectotermos se habría desarrollado el mismo gradiente térmico.

Por otra parte, se sabe que muchos ectotermos modifican su sensibilidad térmica a lo largo de su vida, por lo que no sería raro que los ancestros de aves y mamíferos tuvieran el mismo comportamiento. En estos organismos, la elección de un estado sobre el otro habría sido determinada por el balance entre costo y beneficio de acuerdo con el gradiente ambiental. Por tal razón, en esos vertebrados mesozoicos la temperatura de su cuerpo se mantenía por encima de la ambiental cuando realizaban sus actividades, como actualmente ocurre en muchas lagartijas diurnas. El mecanismo responsable de controlar esta función fue favorecido por la selección natural debido a que, en sincronía con otras actividades, se incrementó la adecuación de los linajes que lo desarrollaron. De este modo, el incipiente aumento en la producción de calor corporal coincidió con el desarrollo de los cuidados parentales, el cual involucra atención desde el periodo prenatal hasta el postnatal, cuando se debe brindar protección y alimento a las crías. Durante el periodo prenatal, además de proporcionar protección a los huevos, también se les daba calor para asegurar condiciones óptimas para la gestación de los embriones. Quizá existían mecanismos similares a los que se observan en algunos ectotermos actuales, como las serpientes pitón durante la época reproductiva, en la que elevan su temperatura corporal para calentar los huevos y proporcionar un ambiente térmico sin variación.





De esta manera seguramente se inició la termogénesis en los vertebrados. Ese primer paso hacia el desarrollo de la endotermia se complementó con diversos cambios fisiológicos interrelacionados, lo cual sugiere una mayor complejidad del hipotálamo, el sistema hormonal y la conducta. El cuidado de los progenitores a su descendencia no se limitaba únicamente a la etapa prenatal, sino que una vez que la prole nacía, los padres les proporcionaban alimento, para lo cual mantenían una actividad sostenida en busca de comida. Una mayor actividad estuvo asociada a un incremento de aerobiosis, lo cual quedó evidenciado en la presencia de huesos turbinales en los cinodontos y manirraptores, ancestros de los mamíferos y de las aves, respectivamente.

Para alcanzar una mejora considerable, el siguiente cambio inmediato fue tal vez una mayor eficiencia en el funcionamiento de los pulmones, el corazón y el sistema circulatorio para incrementar la cantidad de oxígeno y su distribución a los tejidos. De manera complementaria habría ocurrido un cambio en la posición de las extremidades y, particularmente en algunos terápsidos con posición erecta o semi-erecta —que requiere un mayor tono muscular y como consecuencia mayores tasas metabólicas—, esta característica recién adquirida fue favorecida por la selección natural debido a la competencia por recursos y forrajeo, o la huida de sus depredadores. Aunado a esto, se pudo haber producido un incremento en la densidad de las mitocondrias en las células viscerales, con lo que se habría reforzado la incipiente endotermia, lográndose así un incremento en la catálisis enzimática y el incremento en el calor corporal. Todas esas funciones quedaron bajo el control del siste-

ma nervioso central y periférico que coordina la actividad locomotora.

Es posible que la disminución en el potencial reproductivo provocara la expresión del cuidado parental y que los cambios fisiológicos provocados por el hipotálamo, las hormonas que regula y la encefalización promovieran el establecimiento de la endotermia como condición fisiológica favorable. De esta manera los progenitores estarían en condiciones de incrementar la probabilidad de supervivencia de las crías, ya que tal estrategia es favorable desde el punto de vista de la selección natural. Los cuidados parentales resultaron por lo tanto en innovaciones clave en el desarrollo de la endotermia.

Otras características estrechamente relacionadas con la endotermia son las estructuras que permiten el aislamiento térmico. En el caso de las plumas se ha realizado un replanteamiento sobre su origen y función inicial, el vuelo, ya que el material fósil encontrado en la provincia de Liaoning en China septentrional ha revelado la existencia de dinosaurios terópodos cusoriales emplumados como *Sinosauropteryx*, *Caudipteryx*, *Protarchaeopteryx*, *Beipiosaurus* y *Sinorthosaurus*, que preceden a *Archaeopteryx* (el ave más antigua que se conoce), y que no vuelan. Actualmente se ha propuesto el aislamiento térmico como la función inicial de las plumas; adicionalmente se plantea que, por su forma, tamaño y color, éstas pudieron desempeñar un importante papel en el cortejo, la actividad reproductiva de los dinosaurios y, posteriormente, en el incubamiento de los huevos por una conducta de anidación parecida a la de las aves modernas. Con relación al origen del pelo, se ha indicado que los terápsidos del Triásico temprano ya poseían pelaje,




pues en cráneos fósiles de este grupo se observan depresiones infraorbitales, lo cual se ha interpretado como la presencia de vibrisas (cuya función es sensitiva) y de pelaje en el cuerpo. Sin embargo, Ruben y Jones sugieren que la aparición del pelaje no ocurrió antes de alcanzar la condición mamaliana en el Triásico superior.

### Consideraciones finales

La propuesta aquí expuesta acerca del origen de la endotermia conjunta diversas hipótesis previas que se consideraban excluyentes y que, en nuestra opinión, se trata de diferentes etapas que se pueden relacionar entre sí, ya que están correlacionadas funcionalmente de manera estrecha y además se complementan.

Esto coincide con la propuesta de Kemp y su modelo de correlación progresiva, en el que plantea que pequeños cambios de estructura y función pueden desencadenar otros cambios en cascada que permiten ajustarse de manera rápida al efecto de la modificación inicial; es decir, caracteres complejos como la endotermia han surgido a partir de un pequeño cambio inicial y posteriormente se desarrollarían otros independientemente pero con un mismo fin, ajustándose de tal modo que permitieron hacer más eficiente la endotermia.

Una ventaja de este modelo es que cualquiera de los cambios mencionados en los párrafos anteriores pudo haber desencadenado el surgimiento de la endotermia y, por lo tanto, queda claro que no existió una causa selectiva única o prioritaria. 



**Héctor R. Eliosa León**  
**Adriana Berenice Silva Gómez**  
Escuela de Biología,  
Benemérita Universidad Autónoma de Puebla.

#### REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Angilletta, M. J., A. F. Bennett, H. Guderley, C. A. Navas, F. Seebacher y R. S. Wilson. 2006. "Coadaptation: A unifying principle in evolutionary thermal biology", en *Physiol. Biochem. Zool.*, núm. 79, pp. 282-294.

Bennett, A. F. y J. A. Ruben. 1979. "Endothermy and activity in vertebrates", en *Science*, núm. 206, pp. 649-654.

Bennett, A. F. y J. A. Ruben. 1986. "The metabolic and thermoregulatory status of the Therapsids", en *The ecology and biology of mammal-like reptiles*, N. Hutton III, P. D. Mac Lean, J. J. Roth y E. C. Roth (eds.), Smithsonian Inst. Washington, D.C.

Farmer, C. G. 2000. "Parental care: The key to understanding endothermy and other convergent features in birds and mammals", en *Amer. Natur.*, núm. 155, pp. 326-334.

Kemp, T. S. 2006. "The origin of mammalian endothermy: a paradigm for the evolution of complex biological structure", en *Zool. J. Linn. Soc.*, núm. 147, pp. 473-488.

Morrison, S. F., K. Nakamura y C. J. Madden. 2008. "Central control of thermogenesis in mammals", en *Exp. Physiol.*, núm. 93, pp. 773-797.

Ruben, J. 1996. "Evolution of endothermy in mammals, birds and their ancestors", en *Animals and temperature*, I. Johnston y A. F. Bennett (eds.), Cambridge University Press, Londres.

Sumida, S. S. y C. A. Brochu. 2000. "Phylogenetic context for the origin of feathers", en *Amer. Zool.*, núm. 40, pp. 486-503.

#### IMÁGENES

Pp. 26-27: Federico Cantú, *Caballos*, 1947. P. 28: Julia López, *Caballos en el sendero*, 1989. P. 29: Lucio López Rey, *El rapto*, 1942. P. 30: Julio Castellanos, *Juego de niños*, 1933; Agustín Lazo, *Caballitos*, 1925. P. 32: Agustín Lazo, *El hijo pródigo (El dibujante)*, ca. 1930-1932. P. 33: María Izquierdo, *Zapote*, 1945. P. 36: Francisco Eppens, *Cabezas de caballos*, 1988.

#### THE ORIGIN OF ENDOTHERMIA IN VERTEBRATES

**Palabras clave:** endotermia, vertebrado, metabolismo, temperatura.

**Key words:** Endothermia, Vertebrate, Metabolism, Temperature.

**Resumen:** Las aves y los mamíferos poseen una característica fisiológica que les permite generar calor corporal a partir de su metabolismo y con ello evitar fluctuaciones drásticas de temperatura.

**Abstract:** Birds and mammals have a physiological characteristic that allows them to produce body heat from their metabolism and thereby avoid drastic fluctuations in temperature.

Héctor R. Eliosa León obtuvo la licenciatura en biología y la maestría en la Facultad de Ciencias de la UNAM. Desde 1991 es profesor de la Escuela de Biología de la BUAP.

Adriana Berenice Silva Gómez es egresada de la Escuela de Biología de la BUAP, maestra en Ciencias Fisiológicas por el Instituto de Fisiología de la BUAP y doctora en Investigación en Medicina por la Escuela Superior de Medicina del IPN. Desde 1999 es profesora de la Escuela de Biología de la BUAP.

Recibido el 10 de diciembre de 2010, aceptado el 23 de febrero de 2011.