

Una parte del alimento ingerido abandona el tracto digestivo sin digerirse, o sea que ese alimento no fue totalmente digerido. Por ello, a la relación entre la energía ingerida y la digerida —considerada como “digestibilidad” del alimento o sus distintos componentes— se la expresa en porcentaje de la ingestión. El término “digestibilidad” no es estricto puesto que, además de las sustancias indigeribles, involucra las que no fueron digeridas por alguna otra causa. Sin embargo, no entraremos aquí en más detalles.

Por otra parte, la energía del alimento digerido y resorbido no está totalmente a disposición del cuerpo animal, pues éste excreta con la orina sustancias energéticas que, en los mamíferos, es principalmente la urea y, en las aves, el ácido úrico. Sus respectivas energías deben agregarse a las pérdidas y no son transformables en sustancia corporal, productos de secreción o trabajo. Por ello, la energía resultante, restadas estas pérdidas, se denomina energía metabólica. Los detalles, en los ruminantes, son algo más complicados pues, las bacterias del rumen producen grandes cantidades de metano que se pierden por el eructo del aire espirado. Estos gases poseen un contenido energético, que, al igual que la urea, se debe restar de la energía digestible, puesto que no participa en el cuerpo como energía metabolizable. En forma menos amplia, este concepto también es válido para otros herbívoros.

Pero tampoco la energía metabólica es la energía neta productiva, pues se ha demostrado que el metabolismo energético sufre un gran incremento por la ingestión y absorción de alimentos. Rubner (fisiólogo e higienista) habla de un misterioso efecto específico-dinámico; otros, de un efecto calórico de la ingestión. Es decir que es variable según los distintos componentes alimenticios y la especie animal. Este aumento de la producción de calor por el proceso de ingestión, absorción y transformación, debe considerarse como un aumento del requerimiento de mantenimiento, el que reduce la energía metabolizable. Es decir que sólo se obtiene energía neta cuando se resta a la energía metabolizable la pérdida energética en forma de calor por la ingestión de alimento (véase la fig. 18).

- 1) La energía física del alimento se conoce como “energía bruta”.
- 2) Luego de restar la energía contenida en los restos no digeridos se obtiene la “energía digestible”.
- 3) “Energía metabolizable” es la energía digerible menos el contenido energético de la urea y el metano excretados.
- 4) Si se resta a la energía metabolizable el valor de la pérdida por calor, por ingestión del alimento (efecto específico-dinámico), se obtiene la “energía neta”.
- 5) La energía neta del alimento es aquella parte de su energía bruta que se utiliza para mantenimiento, trabajo y producción en el cuerpo del animal.

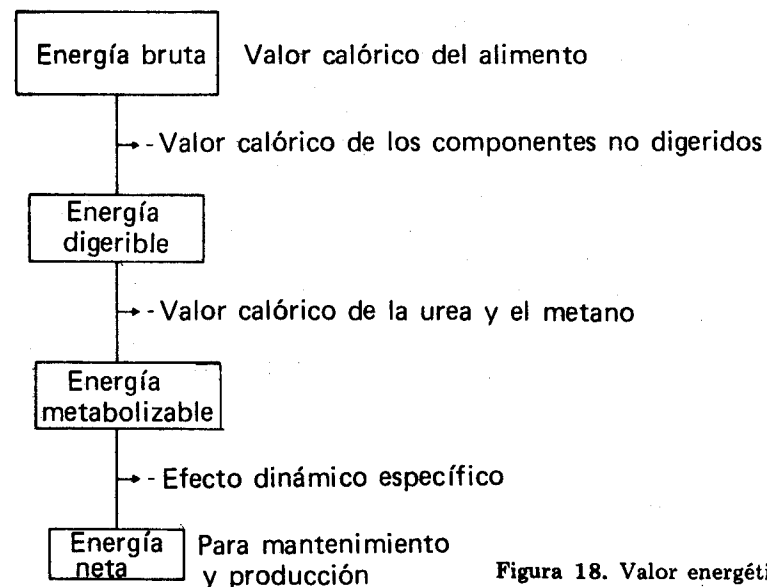


Figura 18. Valor energético del alimento.

3. Funciones respiratorias y circulatorias

a. Aireación de los pulmones y función respiratoria de la sangre

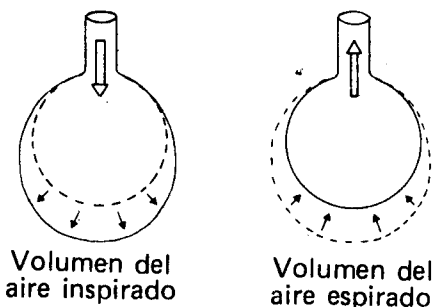
Para los procesos oxidativos del metabolismo energético, el cuerpo necesita oxígeno molecular (O_2), del cual el aire atmosférico contiene 1/5. Por otra parte, como elemento terminal del metabolismo tisular, se produce anhídrido carbónico en forma gaseosa (CO_2) que el organismo entrega al aire atmosférico, en el que está presente en un 0,03%. Ambos procesos, la captación de oxígeno y la entrega de dióxido de carbono, están relacionados entre sí mediante una función que conocemos como respiración.

En principio, el intercambio gaseoso entre el cuerpo y la atmósfera no es otra cosa que el movimiento de O_2 o CO_2 de sitios de alta presión a otros de presión menor. Como en las células se consume constantemente oxígeno, hay un gradiente de presión entre el medio y el interior del cuerpo. Como allí se produce con frecuencia dióxido de carbono, existe un gradiente contrario para el CO_2 . Pero debido a las grandes masas corporales y a la estructura superficial, la difusión directa no es posible. Esta debe ocurrir rápidamente, a la velocidad dictada por el metabolismo. En los homeo-

termos es tan grande que, incluso bajo condiciones de metabolismo basal, se requiere un sistema eficiente de intercambio y transporte para satisfacer el requerimiento de oxígeno y eliminar el CO_2 . Esto es lo que hacen el pulmón y la circulación.

El pulmón es, en principio, un saco lleno de gas, ubicado en la cavidad torácica, el cual se comunica con la atmósfera a través de la tráquea. Cuando se dilata, el tórax aumenta el volumen pulmonar y el contenido gaseoso dispone de un espacio mayor. Esto produce un descenso de la presión interior, lo que provoca la entrada de aire del exterior. Cuando el tórax vuelve a su tamaño inicial y con él también el pulmón, el contenido se comprime y fluye hacia afuera hasta equilibrarse. Esto se repite constantemente y produce la aeración alternada de los pulmones (fig. 19).

Figura 19. *Aeración pendular del pulmón del mamífero.* El órgano compuesto por un enorme número de pequeños sacos (alvéolos) se ha reducido esquemáticamente a una sola bolsa. Se dilata a partir de su fase de reposo (contorno interno), con un volumen determinado, para luego retraerse nuevamente. Se ve que sólo se recambia una parte del volumen total.



Para dar una idea simplificada de este proceso, digamos que el tórax está provisto de un esqueleto (columna vertebral, costillas, cartílagos costales) que por la acción de numerosos músculos, puede dilatarse en sentido transversal. Pero este movimiento no es tan importante como el del diafragma que separa el tórax del abdomen formando una cúpula dentro del primero. Este, por contracción de sus partes musculares, se aplana y agranda la cavidad torácica. El pulmón, que es elástico, puede seguir muy bien estos movimientos no sólo porque su cubierta, la pleura pulmonar, está en contacto con la pleura parietal por medio de una pequeña lámina líquida (adhesión), sino porque ambas se desplazan entre sí. Por ello, la contracción del diafragma provoca una expansión del pulmón.

Este mecanismo predomina en la respiración de reposo del bovino. El movimiento del diafragma hacia caudal es del orden de 1 cm, pero esto es suficiente debido a su gran superficie, de aproximadamente 3000 cm^2 , que provoca un aumento de 3000 cm^3 ó 3 litros en el volumen pulmonar. Este es el volumen respiratorio de un bovino en reposo. Cuando el diafragma se relaja vuelve a su posición inicial, pues el tejido pulmonar posee muchas fibras elásti-

cas que se extienden al dilatarse el pulmón y después se retraen. La energía que utiliza el músculo diafragmático para su contracción provoca simultáneamente las fuerzas que luego producen la espiración. Al final de ésta, el pulmón no está vacío, sino que contiene un volumen de aire varias veces mayor que el respiratorio. Esto significa que en cada movimiento respiratorio, sólo se renueva una parte del aire contenido en el pulmón.

En las aves, el aparato respiratorio está constituido de otra manera que en los mamíferos. Una de las características principales es que los pulmones son muy pequeños y no están encerrados en una cavidad torácica propia y las ramificaciones finales del árbol bronquial no terminan en alvéolos. Tiene numerosas comunicaciones entre sí y forman una red de capilares aéreos que a su vez están rodeados de capilares sanguíneos. Los pulmones no son sacos ciegos, pues tienen comunicación, a través de los bronquios mayores, con sacos aéreos, voluminosos, sobre todo por el movimiento hacia ventral del esternón. La espiración no se produce por fuerzas elásticas, sino también por fuerzas musculares. El movimiento respiratorio provoca un flujo de aire, a través del sistema bronquial, hacia los sacos aéreos y viceversa. Una gran parte del aire pasa entonces dos veces sobre las superficies de intercambio de los capilares aéreos (fig. 20).

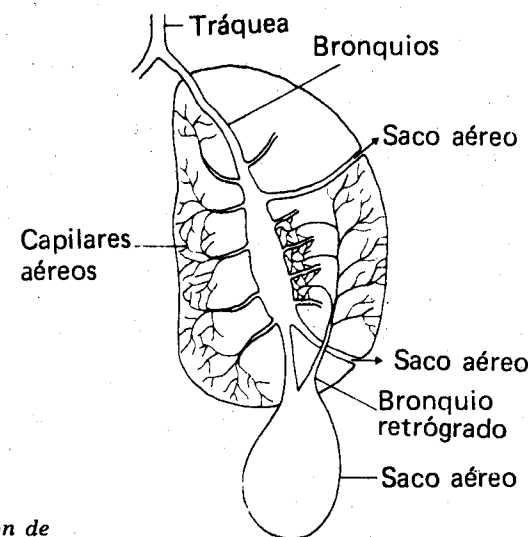


Figura 20. *Esquema del pulmón de las aves.* Los capilares aéreos están rodeados por una red de capilares sanguíneos. La gallina tiene 9 sacos aéreos.

Como volumen respiratorio por unidad de tiempo (\dot{V}) se designa a la cantidad de aire recambiada por unidad de tiempo (por ejemplo, 1 minuto). Es el producto del volumen respiratorio por movimiento (V_T) y la frecuencia respiratoria (f):

$$\dot{V} = V_T \cdot f \quad (1)$$

En el cuadro 4 se observan algunos ejemplos referentes al volumen de ventilación en el bovino, el cerdo y las aves.

Cuadro 4. Ejemplos para volúmenes de ventilación (l/min).

Bovino (500 kg)	75	Perro (15 kg)	4
Cerdo (225 kg)	37	Gallina	0,5
Ovino (60 kg)	6		

La tráquea, en los mamíferos, se ramifica paulatinamente en ramas más delgadas que terminan en alvéolos arracimados. En ellos, a través de las células epiteliales planas que forman su pared, rodeada de capilares sanguíneos, se realiza el intercambio gaseoso. La cavidad nasofaríngea, la tráquea y el sistema bronquial no sólo tienen la función de conductores, pues el aire que entra se calienta y satura con vapor de agua. Además, se precipitan las partículas suspendidas sobre el epitelio ciliado de la mucosa, para ser nuevamente expulsadas. Sin embargo, no se modifica la composición del aire inspirado; es decir que, con respecto al intercambio gaseoso, el aire se encuentra en un espacio muerto. En los mamíferos, este espacio representa aproximadamente un tercio del volumen respiratorio normal de reposo. Cuanto más plana (menos profunda) es la respiración, más se ventila este espacio muerto. Un ejemplo notable de ello es la respiración muy superficial del perro, que indica que este comportamiento es "refrescante". Ya dijimos que el aire inspirado se satura en el espacio muerto con vapor de agua, el que abandona el cuerpo con la espiración. Cuanto mayor es el volumen/tiempo de ventilación del espacio muerto, más vapor de agua se cede por esta vía. Pero la transformación del agua del estado líquido en gaseoso requiere energía. Dado que el vapor proviene del agua corporal, esta energía se le quita en forma de calor, con lo cual el proceso causa un enfriamiento que muchas especies utilizan al estar sometidas a temperaturas excesivas. Entre ellas no está únicamente el perro, sino también el bovino, el cerdo y la gallina. Sobre esto volveremos en el capítulo de termorregulación, pero por ahora baste saber que la respiración tiene también otras funciones secundarias, de modo que nos dedicaremos a su función principal, que es la del intercambio gaseoso. Este tiene lugar casi exclusiva-

mente en el alvéolo que continúa al espacio muerto. El aire que se utiliza no es todo el inspirado, sino que a éste hay que restarle el volumen muerto (V_D). El volumen efectivo es la ventilación alveolar (\dot{V}_A). La fórmula (1) debe tomar la siguiente forma

$$(V_T - V_D) \cdot f = \dot{V}_A$$

El mismo volumen respiratorio/tiempo global puede lograrse con distintas profundidades y frecuencias respiratorias. Pero, entonces, también se modifica la ventilación alveolar. En la figura 21 se presentan tres situaciones.

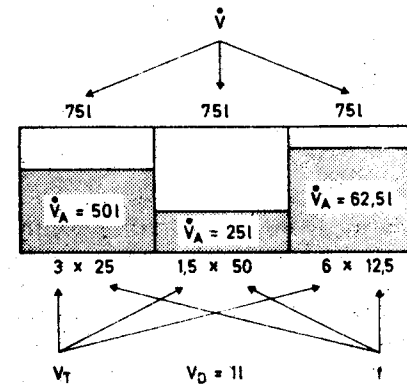


Figura 21. Ventilación alveolar. A iguales volúmenes respiratorios/minuto, pero a intensidad respiratoria y frecuencias distintas, se produce una ventilación diferente. Las cifras se refieren a un bovino adulto. Como volumen muerto se supone 1 litro. *Izquierda*: normoventilación alveolar, *centro*: subventilación (hipoventilación) alveolar, y *derecha*: hiperventilación alveolar.

La mezcla gaseosa del espacio alveolar tiene una composición distinta de la del exterior. En la ventilación normal se encuentra aproximadamente el 12-14% de O_2 y el 6% de CO_2 , en tanto que el resto está formado por nitrógeno, vapor de agua y, en los ruminantes, por un porcentaje de algunos décimos de metano. En la misma forma están distribuidas las presiones. Esto significa que, en los alvéolos pulmonares, la presión de oxígeno es aproximadamente de

$$\frac{760 \cdot 13}{100} = 100 \text{ mm Hg}$$

La sangre que aprovecha el cuerpo y vuelve al pulmón no está totalmente libre de oxígeno. La parte disuelta en el plasma tiene una presión parcial promedio de 40 mm Hg. La diferencia con la presión alveolar de O_2 es la fuerza de este elemento en dirección de la sangre capilar. Es suficientemente grande para igualarse en el corto tiempo de contacto (aproximadamente 0,75 seg). La sangre

que abandona los pulmones, cargada de oxígeno ("arteriolizada"), tiene, al igual que el aire pulmonar, una presión parcial de O_2 de 100 mm Hg. Para el CO_2 , el gradiente de presiones es de sentido contrario. Todas las relaciones están expuestas en el esquema de la figura 22.

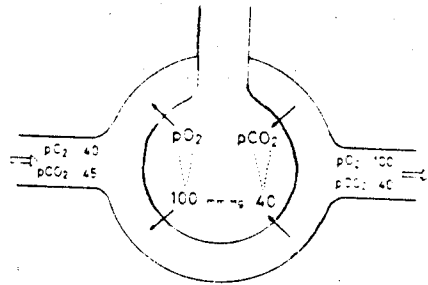


Figura 22. Esquema de las diferencias de presión gaseosa alvéolo-capilar. Desde la izquierda llega la sangre "usada" del cuerpo, pobre en oxígeno, rodea al alveolo, equilibra con éste las presiones gaseosas y abandona la zona de intercambio hacia la derecha, en dirección al corazón.

En toda modificación de la ventilación alveolar se modifica también la composición de la mezcla gaseosa, de modo que cuando existe una sobreventilación, ésta se vuelve más rica en oxígeno y más pobre en anhídrido carbónico, y al contrario cuando existe subventilación. En consecuencia, se producen otras presiones parciales y, con ello, otras velocidades de difusión. No ocurren cambios demasiado bruscos en la composición gaseosa alveolar, puesto que el volumen de cada respiración es notablemente más pequeño que el contenido gaseoso del pulmón. Por ello, nunca se intercambia todo el contenido, sino que cada vez se mezcla una pequeña cantidad de aire exterior a la cantidad relativamente grande de aire alveolar.

Como muchas otras sustancias, los gases respiratorios los toma y transporta la sangre, cuya función de vehículo especial del O_2 y el CO_2 se puede comprender sin que sea necesario conocer todos los componentes y las complejas propiedades de ella. Baste saber que está compuesta por un líquido, el plasma sanguíneo, en el que se hallan distribuidos elementos corpusculares (glóbulos). La porción líquida está compuesta por agua que contiene, entre otros iones, Na^+ , Cl^- , HCO_3^- y moléculas de proteínas. Los elementos corpusculares son, en su gran mayoría, glóbulos rojos (eritrocitos), cuyo nombre se debe al pigmento que constituye aproximadamente el 30% de su masa seca, y presentan gran afinidad con el oxígeno.

Los eritrocitos de la mayoría de los mamíferos son células redondas, planas, que no poseen núcleo. En el bovino y el porcino tienen un diámetro aproximado de 6μ y un grosor en los bordes

de aproximadamente 2μ , que hacia el centro es algo menor. En cambio, los glóbulos rojos de las aves son de forma oval y tienen un diámetro mayor de $11-13 \mu$ y uno menor de aproximadamente 7μ . Por lo demás, en todas las aves tienen núcleo (fig. 23).

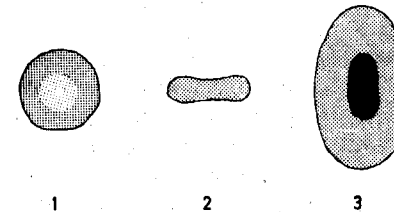


Figura 23. Relaciones de forma y tamaño de eritrocitos de mamífero y ave. 1 y 2, eritrocito de mamífero vista dorsal y transversal; 3, eritrocito de ave vista dorsal.

El colorante rojo de la sangre (hemoglobina) está formado por una parte proteica (globina) y el hem, un sistema porfírico con hierro como átomo central, en el que puede depositarse una molécula de O_2 (fig. 24).

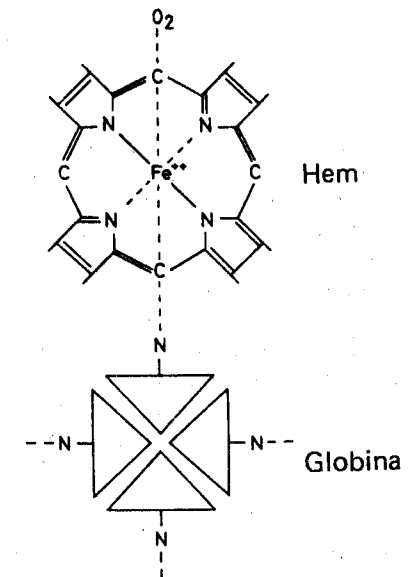


Figura 24. Esquema de la constitución de la hemoglobina. En el componente proteico (la globina) se agrupan cuatro polipéptidos cada uno de los cuales posee un grupo proteico hem. Sólo se muestra uno de ellos.

A causa del gradiente de presión parcial que existe entre el espacio alveolar y la sangre capilar, las moléculas de oxígeno difunden al plasma sanguíneo, donde se disuelven físicamente. Pero aquí disponen de un volumen para disolverse que nunca alcanzaría para cubrir las necesidades de O_2 de los tejidos. La función fisiológica de la hemoglobina, en los eritrocitos, es aumentar la capacidad de captación de oxígeno de la sangre y que su capacidad de transporte resulte suficiente para los tejidos; 100 ml de sangre entera de un bovino pueden tomar aproximadamente 60 veces más de oxígeno que la misma cantidad de plasma. Esto quiere decir que la mayoría de las moléculas de O_2 que satura rápidamente el plasma en los pulmones, pasan a los eritrocitos y se ligan químicamente. Es fácil comprender, pues, que la estructura plana de los eritrocitos facilita este proceso, toda vez que las distancias a difundir hasta las moléculas de hemoglobina más profundas son más cortas que si se tratara de esferas del mismo volumen (fig. 25).

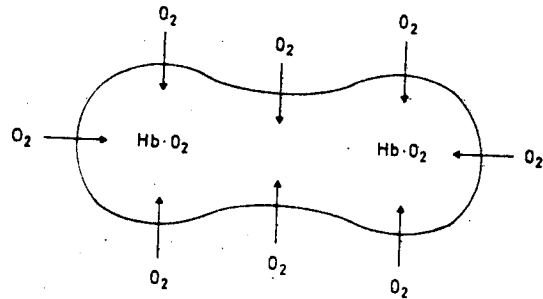


Figura 25. Depresión de las moléculas de O_2 del plasma sanguíneo hacia la hemoglobina dentro del eritrocito.

El oxígeno es transportado con el torrente sanguíneo hacia los tejidos, a donde debe actuar. Como allí se consume constantemente, difunde del plasma que se encuentra en los capilares hacia los tejidos. Pero esto sólo ocurre en forma suficiente si los eritrocitos, por su parte, suministran oxígeno al plasma. Entonces surge el interrogante con respecto a qué es lo que hace que la hemoglobina tome oxígeno en los capilares pulmonares y lo libere nuevamente en los capilares de los tejidos. La respuesta es que la ligadura del oxígeno a la hemoglobina es un proceso dependiente de la presión. Las afinidades son tales que la presión parcial alcanzada en los capilares pulmonares (alrededor de 100 mm Hg) es suficiente para saturar totalmente con oxígeno cierta cantidad de hemoglobina. Si la presión parcial disminuye, algunas de estas ligaduras ceden y los moléculas de O_2 se disocian en las inmediaciones. A cada presión parcial de oxígeno (pO_2) corresponde determinada saturación de la hemoglobina. Si se expresan estos valores en coordenadas se

obtiene una "curva de disociación del oxígeno", que tiene una trayectoria en forma de S (fig. 26).

Se ve que en las condiciones normales del pulmón se logra prácticamente una saturación del 100% de la hemoglobina, independientemente de las oscilaciones ventilatorias que pueden existir en él. Pero se ve también que en las áreas de presión intermedia, tal como ocurre en los tejidos, la curva es casi vertical. Esto significa que una leve caída de presión provoca una fuerte disociación de los moléculas de O_2 . Con ello, la hemoglobina posee esa cualidad que la hace tan valiosa como pigmento respiratorio, es decir la de tomar el oxígeno donde éste se halla a disposición del organismo y liberarlo donde el cuerpo lo necesita.

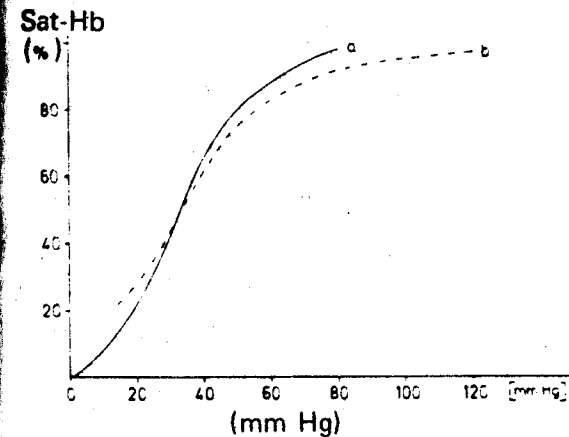
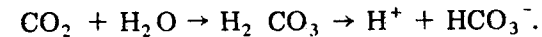


Figura 26. Curvas de disociación de oxígeno. a: bovino; b: ovino. A presiones parciales de oxígeno de 100 mm Hg, como están en los alvéolos pulmonares, la hemoglobina se satura prácticamente de oxígeno y lo libera de nuevo en los tejidos con una presión de 25 mm Hg.

El CO_2 originado en el metabolismo tisular toma el camino contrario, pues difunde hacia los capilares tisulares y una pequeña parte se diluye en el plasma. La mayor proporción no permanece en forma gaseosa, sino que constituye compuestos químicos, el más frecuente de los cuales es el ión bicarbonato (HCO_3^-). Para ello, la molécula de CO_2 debe ser hidratada:



Esta reacción sólo ocurre con suficiente rapidez si es catalizada. La enzima necesaria, la anhidrasa carbónica, no se encuentra en el plasma, sino exclusivamente en los eritrocitos. Por ello, también, la mayoría de las moléculas de CO_2 deben tomar su camino a través de éstos, para llegar a su forma "transportable". Pero los iones de HCO_3^- formados masivamente allí, pasan al plasma en intercambio con el Cl^- para ser transportados con el torrente circulatorio hacia

los pulmones. Allí se realiza el proceso contrario, de modo que finalmente pasa CO_2 al interior de los alvéolos pulmonares o a los capilares aéreos de las aves (fig. 27). Para terminar, cabe decir que una parte del ácido carbónico lo transportan las proteínas plasmáticas y la hemoglobina, ya que se produce ácido carbámico por reacción con los grupos amino.

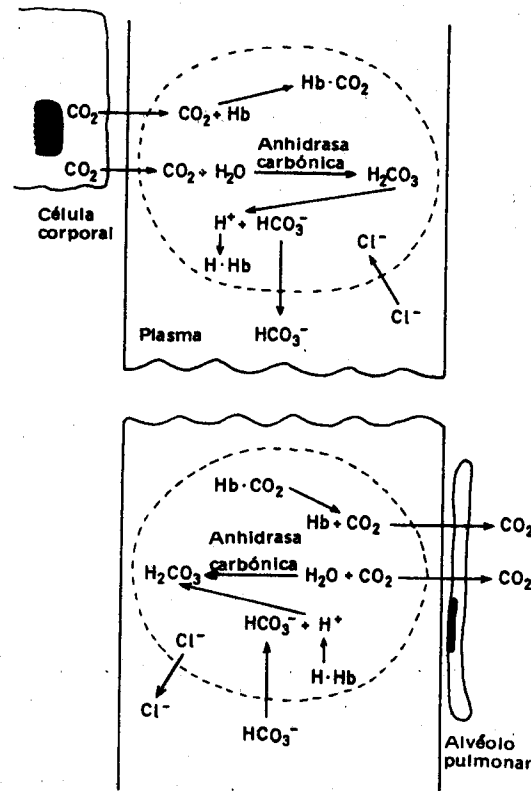


Figura 27. Vías de transporte del anhídrido carbónico. En la parte superior de la figura se representan la fuente de anhídrido carbónico en el tejido metabolizante y su transporte, mientras que en la parte inferior se simboliza su eliminación pulmonar. Los círculos de líneas entrecortadas representan eritrocitos.

El intercambio respiratorio del feto se realiza en el útero a través de la placenta, donde entran en íntimo contacto la circulación materna y la fetal. Para el feto es ventajoso que sus eritrocitos posean una hemoglobina cuya afinidad con el oxígeno es mucho mayor que en la madre, de manera que lo atrae con más fuerza. Esta característica se debe al componente proteico, que tiene otra estructura que la que se encuentra en la vida posterior. Pocos meses después del nacimiento ha desaparecido la hemoglobina fetal (HbF) de la circulación, la que se reemplaza por la hemoglobina

típica de los animales adultos (HbA). Al cortarse el cordón umbilical, el recién nacido debe pasar a respirar por sí mismo, para lo cual realiza movimientos inspiratorios bruscos que despliegan el pulmón y lo llenan de aire. Aun así, en la espiración, los pequeños alvéolos tienen tendencia a colapsarse nuevamente. Esto no sucede en gran medida porque, ya en la vida fetal, el interior de los alvéolos está cubierto por una sustancia que, al igual que los detergentes, disminuye la tensión superficial. Si por un defecto del desarrollo falta esta sustancia tensioactiva al nacer, se producen síntomas de dificultad respiratoria.

- 1) Se conoce como respiración, en el sentido más amplio, el intercambio gaseoso entre el animal y el medio.
- 2) El órgano donde se realiza el intercambio gaseoso es el alvéolo pulmonar.
- 3) La ventilación alveolar es la determinante del volumen gaseoso intercambiado.
- 4) La ventilación del espacio muerto tiene gran importancia para la entrega de vapor de agua y con ello el refrescado del cuerpo animal.
- 5) La mayor parte del oxígeno lo transporta la sangre ligada a la hemoglobina.
- 6) Dos tercios del CO_2 los transporta el plasma en forma de ion bicarbonato.
- 7) La hemoglobina fetal tiene mayor afinidad con el oxígeno que la hemoglobina del adulto.

b. Circulación sanguínea

La sangre solamente puede cumplir su función de transporte cuando se mantiene en circulación constante. Este hecho es suficiente para incluir aquí un punto sobre la circulación sanguínea, no obstante lo cual más adelante hablaremos de otras funciones.

La sangre circula en un sistema cerrado de tubos entre los que se cuenta el corazón si bien éste en forma de bomba doble. Explicaremos las complicadas estructuras anatómicas con un esquema simple, para tener una visión más clara. Partimos del principio de que toda la sangre, luego de recorrer el cuerpo, pasa a través del pulmón donde se regenera por la mezcla alveolar relativamente rica en oxígeno. Además, nos permitimos dividir el corazón en dos bombas sincrónicas independientes, pese a su constitución indivisa. El corazón derecho está antes del pulmón y tiene la tarea de pasar a través del regenerador la sangre proveniente del cuerpo, sangre que recibe, del otro lado, el corazón izquierdo y la bombea con el mismo ritmo hacia el resto del cuerpo. Por qué hay dos bombas es algo que explicaremos en seguida; por ahora insistiremos en que toda la sangre debe pasar por cada una de ellas y, además, por los pulmones, que se hallan en el trayecto entre ambas. Por lo que se refiere al cuerpo en cambio, es decir a la porción entre el corazón

izquierdo y el derecho, según la circulación, hay una serie de redes capilares que proveen de sangre a los distintos órganos. Como se trata de sistemas canaliculares paralelos, por su diámetro total, pasa igualmente el volumen circulatorio total. Pero éste se distribuye en forma variable. Las áreas irrigadas más importantes y sus volúmenes proporcionales estimativos son los que aparecen en el esquema de la figura 28.

La sangre pasa a los distintos órganos por redes capilares, las que consisten en vasos muy delgados cuya longitud es de aproximadamente un milímetro y su grosor de sólo algunas milésimas de milímetro, de manera que no puede pasar más que un eritrocito. La pared de los capilares está formada por una sola capa de células muy delgadas, que también revisten interiormente los grandes vasos sanguíneos (endotelio). Esto es permeable para las moléculas no

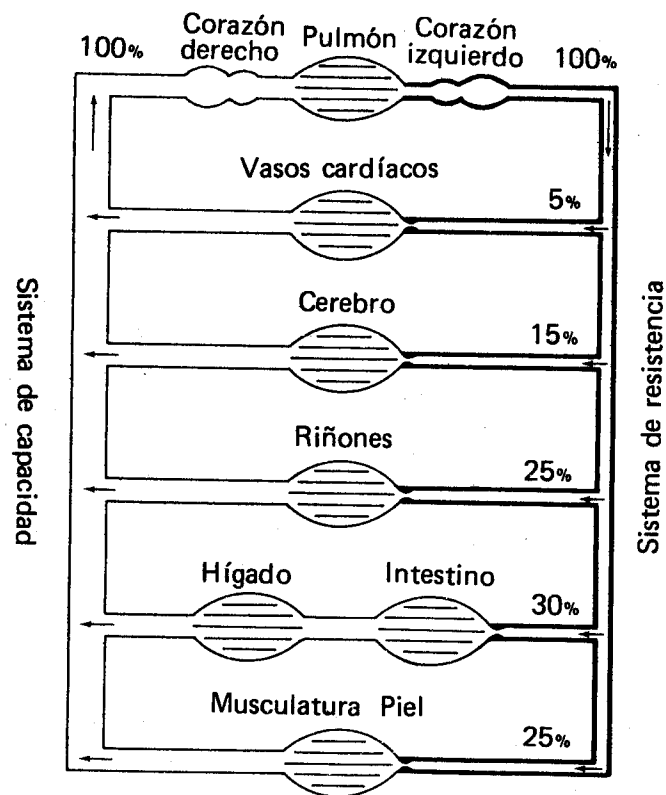


Figura 28. Esquema de la circulación sanguínea y sus flujos parciales. Los porcentajes se refieren a los flujos parciales/unidad de tiempo que pasan por el diámetro citado.

demasiado grandes, de manera que en ella se puede realizar el intercambio de gases respiratorios, agua, sustancias nutritivas y metabolitos intermedios. Desde el punto de vista del fin funcional, las redes capilares son los segmentos más importantes del sistema vascular. Del esquema de la figura 28 surge que el cuerpo puede cubrir, por ejemplo, un mayor requerimiento circulatorio de la musculatura, y disminuir el flujo en el sistema digestivo. Si bien el organismo debe conformarse con un volumen circulatorio fijo, puede satisfacer las necesidades de ciertas áreas más exigidas a costa de la disminución en otras.

Para tener una irrigación constante de las zonas capilares de intercambio, por parte del flujo aferente, debe haber suficiente presión, finalidad que cumple el corazón izquierdo respecto a la necesidad del área capilar que lo sucede. Esto se halla representado en nuestro esquema por trazos gruesos en los que, en el límite con los capilares, se observa un estrechamiento. Con ello se quiere indicar que la cámara izquierda del corazón es un músculo hueco fuerte, capaz de impulsar la sangre contra la resistencia relativamente grande que se registra en el sistema terminal. De esta forma es posible tener, del lado arterial de los capilares, una presión aproximada de 100 mm Hg, disponible para impulsar el flujo a través de los capilares y venas. Como esta presión resulta de la resistencia del corazón izquierdo en contra de la resistencia de las arteriolas, esta área se denomina área de resistencia. Su tarea primaria consiste en mantener esta resistencia, de modo que no puede llamar la atención que sólo contenga el 15% del volumen sanguíneo total. La mayor parte se encuentra en su porción venosa, en vasos más extensibles y de mayor amplitud. Es decir que el venoso es un sistema de almacenamiento del cual las bombas se pueden abastecer. Esto también es válido para los pulmones, cuya irrigación no requiere gran fuerza. Por eso, el corazón derecho es mucho más débil que el izquierdo y sólo hace una presión equivalente a 1/5 de la de éste.

Como ambas mitades del corazón trabajan en forma idéntica, para comprender mejor los procesos mecánicos vamos a limitarnos, por ahora, a estudiar el lado izquierdo. Este se halla formado por el atrio, en el cual desembocan las venas pulmonares, y el ventrículo, donde nace la arteria aorta. Las primeras comunican libremente con el atrio y no poseen válvulas. La musculatura de esta parte del corazón es delgada e incapaz de desarrollar mucha fuerza. En la abertura entre atrio y ventrículo hay una válvula con dos valvas que dirige el flujo y que sólo permite el paso hacia la porción ventricular. Al contrario de la del atrio, la musculatura del ventrículo es extraordinariamente fuerte. En la abertura que lo comunica con la aorta existe una válvula formada por tres porciones semilunares que permiten el paso de la sangre hacia el vaso, pero

impiden el reflujo. El movimiento de las válvulas es pasivo y sólo depende de las diferencias de presión a ambos lados de ellas.

Para poder seguir el curso de su actividad mecánica partimos de la fase en la que el corazón está relajado y lleno de sangre. La válvula del atrio ventricular está abierta y la aórtica cerrada. En ese momento, la musculatura del ventrículo recibe un impulso para contraerse. Al principio no se produce contracción con acortamiento de las fibras del músculo hueco, pues el contenido no se deja comprimir; no obstante está bajo presión, lo que hace que la válvula atrioventricular se cierre. Totalmente cerrada, la presión interior del ventrículo sobrepasa pronto la presión arterial de la aorta, con lo cual se abre la válvula aórtica, y sale gran parte de la sangre contenida en el ventrículo. Entonces, las fibras cardíacas pueden contraerse y el órgano se reduce de tamaño. Cuando comienza a relajarse nuevamente, la presión intraventricular disminuye y es menor que la presión aórtica, por lo que se cierra la válvula aórtica. La presión en el ventrículo, ahora totalmente cerrado, sigue mermando casi hasta cero y finalmente llega a ser más baja que la presión del atrio, con lo que se abre la válvula atrioventricular y la sangre pasa por allí y de las venas pulmonares otra vez al ventrículo. Al final de este proceso se produce una contracción del atrio que agrega muy poca sangre al ventrículo ya casi lleno y que no tiene mayor importancia funcional. Con la siguiente contracción ventricular el proceso comienza nuevamente. Del relato anterior surgen cuatro fases de acción cardíaca, que representamos en el siguiente esquema.

Sinopsis 1

	Fases de acción	Estado de las válvulas	
		Aurículo-ventriculares	Aórticas
Sístole	1. tensión	cerradas	cerradas
Diástole	2. vaciado	cerradas	abiertas
	3. relajación	cerradas	cerradas
	4. llenado	abiertas	cerradas

Los mismos procesos tienen lugar, simultáneamente, en el corazón derecho. Su trabajo es sincrónico debido a que ambas bombas forman parte del mismo órgano y porque están regidas por el mismo generador de impulsos. Este último está ubicado en el atrio derecho, entre la desembocadura de ambas venas cavas, y se denomina sinusal. Es un acúmulo de células cardíacas modificadas, las que tienen la particularidad de provocar estímulos rítmicos propios que se transmiten a través de las fibras del atrio y provocan la

contracción. Estos impulsos alcanzan otro nódulo en el límite atrioventricular. Este, en general, se limita a retrasar los impulsos y distribuirlos después en un sistema de fibras que tiene su comienzo en dos nódulos, cada uno de los cuales abarca un lado del corazón, llegando sus partes terminales a toda la musculatura ventricular. De esta forma se logra una rápida distribución del estímulo, de manera que todas las fibras se contraen casi simultáneamente. Debido al retraso sufrido por el estímulo en el nódulo atrioventricular (AV), el ventrículo se contrae luego del atrio. Así, la secuencia del latido cardíaco es determinada por un "marcapaso" automático en el nódulo sinusal. Si falla, la función es tomada por el nódulo AV, pero con un ritmo propio más lento.

Si bien el corazón, debido a su automatismo, puede trabajar independientemente del sistema nervioso, éste influye sobre él en forma constante. Los impulsos de las fibras parasimpáticas (véase la pág. 125) frenan el marcapaso, mientras que los de las fibras simpáticas lo aceleran. Las influencias nerviosas, además de la velocidad, afectan también la fuerza de las contracciones.

La estimulación en el corazón ocurre en las membranas nerviosas y musculares. En estado de reposo están polarizadas, es decir que entre sus dos lados hay una diferencia de potencial eléctrico. Esta polaridad se modifica en la excitación de manera que las variaciones de potencial pasan por todo el órgano sumándose allí en tiempo y espacio. Si se prescindiera de su constitución anatómica, el cuerpo está compuesto por agua con sales disueltas en ella, es decir que es un electrolito en el que pueden distribuirse los campos eléctricos. Con ello, el corazón se encuentra en el centro de un conductor voluminoso, de cuya superficie pueden derivarse y registrarse las diferencias de potencial. Si provienen del corazón, suministran el electrocardiograma (ECG), que es manifestación de las excitaciones cardíacas, según se puede observar en el ejemplo de la fig. 29. Como a cada excitación sigue una contracción, el electrocardiograma es la forma más cómoda de registrar continuamente la frecuencia cardíaca.



Figura 29. Ejemplo de un electrocardiograma. El ECG se tomó en la pared torácica de un caballo. Su frecuencia, en este caso es bastante mayor a la de reposo.

La cantidad de sangre que se impele en la fase de expulsión del corazón se denomina volumen sistólico, el que no es idéntico al volumen ventricular, puesto que siempre queda una cantidad de sangre residual en el ventrículo que, en caso necesario, se utiliza para incrementar el volumen sistólico.

La resistencia que oponen las arteriolas y la dilatación de las paredes vasculares evita que al presionar la sangre dentro de la aorta abandone los vasos igual cantidad de ésta en el otro extremo del sistema arterial.

Una parte se acumula en los vasos, lo que es posible debido a que éstos se dilatan un poco. Como los vasos cercanos al corazón poseen en sus paredes gran cantidad de fibras elásticas, ofrecen a esta dilatación una resistencia también elástica. En la medida que ésta se supera, se desarrollan fuerzas elásticas contrarias que se manifiestan cuando disminuye la fuerza cardíaca. En la pausa cardíaca (diástole), la presión en el ventrículo desciende a cero, lo cual no ocurre en el sistema arterial; esas presiones ejercen una gran fuerza elástica sobre el contenido, circunstancia que mantiene alta la presión arterial y permite que la sangre siga fluyendo. Debido también a esto, el corazón no necesita acelerar en cada latido el contenido arterial a partir de cero, sino que sólo debe realizar este trabajo en el volumen sistólico.

Pero, por otra parte, las fuerzas elásticas de las paredes vasculares no son tan grandes como las fuerzas de contracción del ventrículo. Por eso se producen variaciones (pulsaciones) de la presión y de la velocidad de flujo, las que se denominan pulso. Es decir que hay un pulso de presión y otro de velocidad. El pulso de presión actúa primero sobre el comienzo de la aorta y se transmite de allí por el sistema tubular elástico vascular con una velocidad aproximada de 10 m/seg. En los tubos blandos —los vasos musculares de la periferia— esta onda se hace más lenta, pero siempre posee una velocidad de algunos metros por segundo.

El pulso de presión se puede palpar en las arterias superficiales. Esta palpación posibilita al experto captar cualitativamente la frecuencia y el ritmo del latido cardíaco y otras características de la dinámica circulatoria. La presión máxima alcanzada en la fase de expulsión se denomina también presión sistólica, mientras que la que se produce en el momento de reposo cardíaco se denomina presión diastólica. La diferencia entre ambas es la amplitud de la presión, que oscila alrededor de los 100 mm Hg.

La velocidad de flujo de la sangre es notablemente menor que la velocidad de transmisión de la onda de presión, que en la aorta es de unos 50 cm/seg. En un determinado gradiente de presión fluye, a través de la superficie transversal de cierto sistema tubular, la misma cantidad de líquido por unidad de tiempo. De esto se deduce que, en los tubos gruesos, el flujo es más lento; en cambio, en

los delgados, es más rápido. En las ramificaciones de las arteriolas, los vasos "hijos" tienen una superficie transversal total mayor que la "arteria madre", de manera tal que la velocidad de flujo es cada vez menor. En la red capilar es del orden de 1 mm/seg, de modo que hay tiempo suficiente para los distintos intercambios necesarios. En los vasos venosos aumenta nuevamente, pero tampoco alcanza en las grandes venas cavas la velocidad inicial, puesto que ambos vasos son de más calibre que la aorta.

Durante los cambios de presión se producen en los vasos extensibles estados variables de llenado que se denominan pulsaciones de volumen. Estas pulsaciones se pueden observar incluso a simple vista en la vena yugular superficial. En el llenado de este vaso actúan variaciones de presión del atrio derecho que se producen por contracción de éste y por la del ventrículo.

Para el retrotransporte de la sangre venosa al corazón, no alcanza la presión existente más allá del lecho capilar. Esto es especialmente válido para las extremidades, donde hay que superar la presión hidrostática que hay entre ellas y el corazón, debido a la columna de sangre existente. Aquí actúan como apoyo las contracciones de los músculos esqueléticos entre los cuales se comprimen las venas blandas. En éstas existen válvulas que permiten que, bajo presión, la sangre fluya únicamente en dirección al corazón.

En forma semejante se apoya también el flujo de la linfa, cuyo origen y vías en el cuerpo trataremos brevemente aquí. El sistema de vasos linfáticos que atraviesa todo el organismo no es un sistema cerrado; además, no posee una bomba impelente semejante al corazón. Comienza con capilares linfáticos "ciegos" en los tejidos, los que tienen la función de tubos de drenaje. El líquido tisular que pasa a ellos (linfa) se mueve por tubos recolectores cada vez más gruesos y llega finalmente, por el conducto torácico, a la gran vena cava.

En distintas partes del cuerpo, se interponen en el sistema ganglios linfáticos. En ellos se forma una parte de los glóbulos blancos, los linfocitos, que se agregan a la linfa. Además, tienen la función de atrapar e inutilizar los agentes arrastrados por la linfa. Por ello, en la inspección de carnes se cortan (inciden) una serie de ganglios linfáticos de importancia, para reconocer las modificaciones que indican enfermedad en ciertos órganos o regiones del cuerpo.

El movimiento de la linfa por sus conductos se realiza, en algunas áreas, por contracción de la pared vascular y por la "bomba muscular" ya tratada. También aquí hay válvulas que impiden el reflujo. El agua que sale constantemente de los capilares sólo regresa en parte a ellos. El resto se acumularía con el tiempo en los tejidos si no existiera la posibilidad de volver a la circulación a través de los vasos linfáticos.

El producto del volumen sistólico y la frecuencia del corazón da

el volumen cardíaco por unidad de tiempo. En el cuadro 5 se dan datos sobre éste en el bovino, el ovino y las aves (gallinas).

Puede producirse un aumento del volumen cardíaco/tiempo, aumentando el volumen sistólico, o la frecuencia o ambos simultáneamente. Las posibilidades de aumentar el volumen sistólico son limitadas, de manera que los grandes incrementos se hacen en base a la frecuencia (por ejemplo, en el trabajo muscular intenso).

Para mantener la circulación en todas las situaciones posibles, la presión arterial debe conservarse aproximadamente en los 100 mm Hg. Este es un valor importante, bien regulado.

Cuadro 5. Ejemplos para frecuencia, volumen y volumen cardíaco/minuto.

Especie	Peso (kg)	Frecuencia (lat/min)	Volumen/latido (l)	Volumen/minuto (l/min)
Bovino	400	70	0,5	35,00
Ovino	50	75	0,05	3,75
Ave	2	350	0,001	0,35

Vamos a hablar ahora de esta regulación, pues con este ejemplo podemos conocer algo más de la regulación biológica, que se rige por los principios técnicos de los círculos reguladores. Se entiende, por ello, los sistemas cerrados (retroalimentados), en los cuales el valor que se debe regular lo controlan constantemente los aparatos sensibles. Los desvíos se transmiten al centro regulador, el que inmediatamente emite órdenes para corregir el desvío. Como el centro regulador recibe información de las correcciones puede hacer que éstas cesen a tiempo. Con ello no se logra que el elemento controlado se mantenga constante, pero sí que las variaciones sean de poca importancia. Transportemos este esquema a la realidad biológica de la regulación de la presión sanguínea.

En el bulbo raquídeo se encuentra el centro regulador de la circulación, al que llegan constantemente informaciones sobre los valores de la presión arterial, informaciones que envían los receptores de presión (presorreceptores) que se encuentran en distintas partes del sistema circulatorio. Uno de los más conocidos se encuentra en las cercanías del sitio donde la arteria carótida común se divide en dos ramas (la carótida externa que irriga la parte exterior de la cabeza, y la carótida interna, que irriga el cerebro). Esta última comienza con una dilatación en forma de ampolla, el seno de la carótida, en cuya pared se encuentran estructuras sensibles a la dilatación. Si aumenta la presión arterial se produce una dilatación de la pared del seno, con lo que en los receptores se producen estímulos que a través de las fibras nerviosas llegan al centro. La información sobre la altura o modificación de la presión sanguínea

llega al centro regulador mediante la secuencia de impulsos individuales y se compara aquí en forma codificada con la presión sanguínea. Si aumenta el número de impulsos por unidad de tiempo, esto señala un aumento de la presión sanguínea. El centro regulador reacciona con medidas destinadas a disminuir la presión sanguínea. Esto es posible a través de aquellas funciones que están actuando sobre él, es decir el trabajo cardíaco y la resistencia periférica de las arteriolas. Hacia ambos órganos se envían los impulsos correspondientes.

El resultado es notable en el ejemplo de las arteriolas. Su resistencia al flujo depende de su diámetro, el cual a su vez se halla en función del estado de contracción de la musculatura parietal. Esta es dirigida por la frecuencia de los impulsos nerviosos que llegan a ella. Si la frecuencia baja, disminuye también la tensión de la pared, el vaso se dilata y la resistencia disminuye. Si esto ocurre simultáneamente en un gran número de arteriolas, la presión sanguínea disminuye por este solo motivo, acercándose a su valor normal. La corrección es más rápida aún si disminuye, además, la frecuencia cardíaca y la fuerza de la contracción ventricular.

Lo que hemos descrito es un aspecto parcial de los hechos y sólo tiene valor como explicación de una parte del complejo proceso de la altamente complicada regulación circulatoria. Entre otras, ésta tiene la función de lograr una irrigación suficiente de los órganos muy activos, por ejemplo el útero gestante, la ubre que produce leche, el tracto gastrointestinal durante la digestión o la musculatura esquelética durante el trabajo. En estos sitios no sólo actúan los procesos reguladores dependientes del sistema nervioso central, sino que también existen otras reacciones locales que surgen de las propiedades de las paredes vasculares. En algunos segmentos, por ejemplo en las arterias renales y en las carótidas, la musculatura reacciona directamente a la tensión a la que es sometida por la presión interna. Su aumento recibe como respuesta una contracción y viceversa. Por este automatismo, las mismas oscilaciones de presión hacen que se evite su consecuencia obligada, es decir una irrigación insuficiente del riñón o del cerebro. En estos órganos, la insuficiente irrigación causa grandes trastornos. En la musculatura esquelética, el cuerpo aprovecha el hecho de que durante la actividad se producen masivamente productos metabólicos ácidos; éstos actúan dilatando los pequeños vasos, de suerte que son autorreguladores que favorecen una mayor irrigación.

Como toda función del organismo, la circulación no puede ser considerada en forma aislada, sino que, como es fácil comprender, está especialmente relacionada con la respiración. El aumento de la ventilación alveolar para suministrar más oxígeno al cuerpo no tiene sentido si no se acompaña de una mayor irrigación pulmonar. También aquí actúan simultáneamente reflejos locales y órdenes

superiores para lograr el fin deseado. Las redes reguladoras están conectadas entre sí a nivel del sistema nervioso central. Esto hace que las informaciones sobre la circulación no queden sin respuesta respiratoria y viceversa.

El fin de la respiración es lograr, mediante la ventilación necesaria para cada caso, que en el plasma de la sangre arterial la presión parcial de oxígeno se acerque a los 100 mm Hg. El control de este nivel lo realizan constantemente los receptores sensibles. Estos se encuentran en órganos diminutos, situados en el seno carotídeo y en el arco de la aorta (glomero carotídeo y aórtico). En ellos se controla una pequeña cantidad del plasma circulante respecto a los valores normales y las eventuales conexiones, tienen lugar según el principio que ya conocemos para la regulación de la presión sanguínea. El órgano efector es la musculatura respiratoria. De lo dicho surge que, frente a una modificación en la ventilación hay que adaptar la circulación, por lo que ambos sistemas deben actuar en conjunto.

- 1) La circulación sanguínea desempeña una función general de transporte. Esta se extiende a los gases respiratorios, las sustancias nutritivas, los minerales, las vitaminas, los productos terminales e intermedios del metabolismo, las hormonas, el agua, el calor, las inmunoproteínas, las sustancias coagulantes y las células sanguíneas.
- 2) El sitio de intercambio de sustancias son las áreas capilares. En ellas, la sangre circula con una velocidad de 1 mm/seg, de manera que hay tiempo suficiente para los procesos de intercambio.
- 3) El motor de la circulación es el corazón, el que provoca, en el lado arterial de la circulación corporal y pulmonar, los picos de presión necesarios para contener el flujo sanguíneo.
- 4) Los "golpes" discontinuos de presión sistólica se equilibran por el efecto elástico de las arterias, que hacen que el flujo sea continuo.
- 5) Los vasos linfáticos son, en conjunto, un sistema de drenaje que toma líquido tisular y lo lleva a la parte venosa de la circulación.
- 6) La presión sanguínea arterial es un valor minuciosamente regulado que se mantiene en un valor promedio de 100 mm Hg.
- 7) Debido a la función respiratoria de la sangre, la regulación circulatoria está estrechamente ligada a la función respiratoria.

c. Otras particularidades de la sangre

Hasta ahora nos hemos referido a la sangre en su circulación por el cuerpo, desde el punto de vista del transporte de los gases respiratorios. Con ello hemos caracterizado una función importante, pero existen otras que completan el cuadro.

Células sanguíneas

La sangre puede considerarse una suspensión de elementos corpusculares en plasma. Tiene la particularidad de que fuera de los

vasos se coagula, proceso que describiremos más adelante. Aquí nos conformamos con decir que esto se puede impedir. Si se coloca en un tubo de ensayo sangre incoagulable de bovino, se observa que la suspensión es muy estable. Si bien los glóbulos rojos tienen un peso específico mayor que el plasma, sólo se depositan lentamente en el fondo y la mezcla se mantiene sin cambios notables durante 24 horas. En la sangre de otros animales la precipitación es más rápida. En la de equino, incluso, es tan rápida que puede verse la sedimentación a simple vista. De todas maneras, en la centrifuga, se separan rápidamente ambas fases, con lo que se reconoce su proporción con respecto al volumen total. El porcentaje de glóbulos es el valor del hematócrito (cuadro 6).

Cuadro 6. Valores de hematócrito (%).

Bovino	40	Ovino	32
Cerdo	41,5	Ave (gallina)	40

La mayoría de los elementos corpusculares está dada por los glóbulos rojos, sobre cuya forma y función ya hemos hablado. Estos se forman en la médula ósea roja a partir de predecesores que aún poseen núcleo, el que es necesario para sintetizar hemoglobina y organoides celulares. Cuando este proceso está terminado, el núcleo de los eritrocitos de los mamíferos se disuelve, de manera que las células maduras entran en la circulación. En las aves, el núcleo se mantiene. La duración de la vida de los eritrocitos es limitada y, en el bovino, es de unos 150 días, en tanto que en las aves es de 30-40 días. Las células envejecidas son eliminadas por el bazo. El grupo hem se transforma en pigmentos biliares y a éstos los excreta el hígado. El hierro permanece en el cuerpo para poder utilizarlo en la síntesis de hemoglobina nueva. La constante destrucción de eritrocitos se equilibra por su correspondiente neoformación. Con ello se logra una concentración constante y un tenor determinado de hemoglobina en la sangre (cuadro 7). Cuando hay pérdidas de sangre se acelera la producción de eritrocitos en la médula ósea roja.

Los eritrocitos poseen características que permiten dividir a los individuos de una misma especie en distintos grupos sanguíneos. Para entender esto se parte del hecho de que la sangre de distintas especies no puede mezclarse, pues el plasma de una destruye los

Cuadro 7. Tenor de hemoglobina de la sangre (g %).

Bovino	11,5	Ovino	12,6
Cerdo	13,3	Gallina	11,2

eritrocitos de la otra. Por lo tanto, tiene que contener sustancias que reaccionan con las moléculas estructurales de la membrana eritrocítica extraña y la destruyen. Pero esto también se observa cuando se mezcla sangre de individuos de la misma especie. Existen sangres que se "toleran" entre sí y otras que no se adaptan. Desde otro punto de vista, los individuos de una especie pueden dividirse en grupos dentro de los cuales puede mezclarse la sangre, lo cual no ocurre entre los distintos grupos.

El proceso que disuelve los glóbulos rojos (hemólisis) o forma grumos con ellos (aglutinación), es una reacción de tipo inmunológico, como la que ocurre en el organismo al rechazar sustancias extrañas. Estas son las denominadas reacciones antígeno-anticuerpo, a las que nos referiremos en la página 69. Aquí los eritrocitos desempeñan el papel de antígenos y las proteínas plasmáticas específicas el de anticuerpos. Las moléculas estructurales de la membrana eritrocítica, con la que reaccionan las proteínas plasmáticas de la sangre de grupo extraño, son glucolípidos de variada composición. Se trata de diferencias en el componente de hidratos de carbono, cuya característica hace que los glóbulos rojos puedan diferenciarse.

En el bovino se conocen hasta ahora más de 10 sistemas de grupos sanguíneos que se denominan con las mayúsculas del alfabeto y entre las cuales el más importante es el sistema B. Este abarca más de 30 factores diferentes, es decir moléculas estructurales de la superficie eritrocítica de características antigénicas. Pueden aparecer solos o combinados. Pero esto no se debe a la casualidad, sino a la herencia. A causa de ello se ofrece aquí la posibilidad de seguir vías genéticas o de individualizar genéticamente a un animal. Para ello hay que disponer de una gran cantidad de sueros de prueba. En la economía agropecuaria, los grupos sanguíneos sólo desempeñan una función de importancia en la zootecnia científica. En la práctica no ocurren transfusiones sanguíneas en las cuales hay que utilizar grupos idénticos.

Debemos agregar que el sistema B del bovino nada tiene que ver con el grupo sanguíneo B del hombre, sino que formalmente es comparable con su sistema A-B-O, junto al cual también existen otros. Cada uno de los 30 factores, aproximadamente, del sistema B bovino tiene la importancia y las características A o B de los eritrocitos del hombre. Estos antígenos de superficie no son típicos de las células sanguíneas, sino que aparecen también en otros órganos, pero no se les reconoce importancia fisiológica.

Además de los eritrocitos, la sangre contiene glóbulos blancos (leucocitos) en una concentración mil veces menor, denominación que agrupa células de distinto origen y función. Estas son visibles mediante el microscopio, si se extiende la sangre sobre un portaobjetos, se deja secar y se colorea. Así pueden distinguirse, tal como

se observa en la figura 30, los distintos tipos de leucocitos, por su tamaño, la forma del núcleo y la coloración del protoplasma. En la sangre del bovino aparecen con mayor frecuencia los linfocitos, que se reconocen como células con núcleo redondo y un delgado citoplasma que lo rodea. Estos provienen no sólo de los ganglios linfáticos, sino también del tejido linfático de otros órganos, como el bazo o el timo, y participan en la producción de anticuerpos, los que a su vez tienen importancia en las inmunorreacciones del cuerpo. Entre ellas están el rechazo de órganos y tejidos trasplantados de un animal a otro.

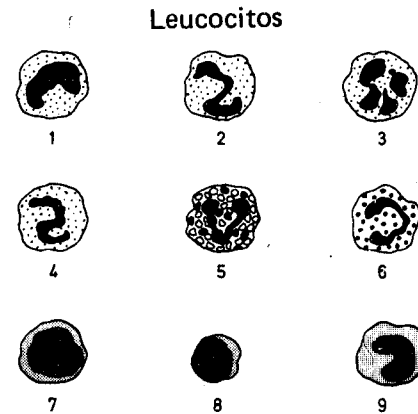


Figura 30. Formas nucleares y relación núcleo-citoplasma en los glóbulos blancos.

1-3: Granulocitos neutrófilos de edad creciente y con la modificación nuclear correspondiente (juvenil, en cayado, segmentado).

4: Granulocito neutrófilo semejante a 2, granulación fina.

5: Granulocito acidófilo (eosinófilo). Gránulos más grandes y teñidos de rojo por colorante ácido.

6: Granulocito basófilo, gránulos azules teñidos con colorante básico.

7 y 8: Linfocito grande y pequeño, respectivamente.

9: Monocito.

El otro grupo más frecuente son los granulocitos, cuya denominación obedece a que el citoplasma contiene gránulos que se tiñen de distinta manera. De acuerdo con su afinidad con los colorantes ácidos, básicos o neutros, se habla de granulocitos acidófilos, basófilos o neutrófilos. El último grupo es el más frecuentemente representado. Además, entre las células blancas se encuentran los monocitos, que poseen un núcleo compacto, en forma de riñón, pero no presentan granulación del citoplasma. Los granulocitos y monocitos provienen de la médula ósea roja y tienen capacidad para fagocitar, es decir de tomar y digerir restos celulares y bacterias para tornarlos inocuos para el organismo.

Los granulocitos neutrófilos están dotados de gran capacidad de movimiento propio, pues pueden abandonar el torrente circulatorio y pasar a través de la pared capilar para migrar hacia los tejidos. Incluso se comprueba que gran parte de ellos permanecen en los tejidos. Es decir que, al contrario de los eritrocitos, estas células no aparecen exclusivamente en la sangre. También en los tejidos ejercen su función de defensa. Si en éstos han penetrado agentes de

enfermedades, se llega incluso a la formación de pus. Este es un líquido en el que se encuentran masivamente bacterias y millones de fagocitos, la mayoría de los cuales son granulocitos neutrófilos.

Las células blancas de la sangre sólo poseen una vida de 14 días. En los granulocitos se reconoce el envejecimiento por grandes modificaciones de la forma del núcleo, el que pasa de presentar el aspecto de cayado en las células jóvenes al de multilobulado en las viejas.

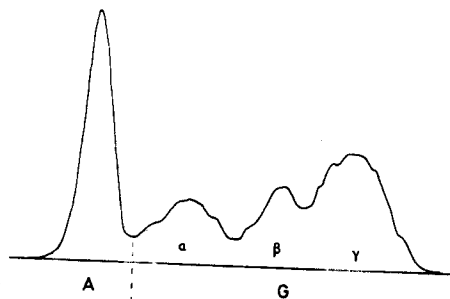
Como último grupo de células sanguíneas debemos citar los trombocitos, que aparecen en una concentración de algunos cientos de miles por milímetro cúbico y se destruyen muy fácilmente. Tienen importancia en el taponamiento de los vasos dañados y en la coagulación de la sangre. Más adelante volveremos a tratarlos con respecto a este tema.

Plasma sanguíneo

La fase líquida de la sangre —el plasma— tiene un contenido de proteínas del 7%, que en la gallina es del 5%. Esta fracción no es uniforme, sino que abarca moléculas proteicas de distinto tamaño y función. Por precipitación se pueden separar las albúminas de peso molecular hasta 70.000 y las globulinas más grandes. Otra separación más sensible se logra mediante la electroforesis, que consiste en la migración de partículas cargadas en un campo eléctrico. Todas las moléculas proteicas del plasma tienen carga negativa, por lo que se dirigen al polo positivo (ánodo). Pero como esta carga varía según la proteína y como las moléculas son de diferente tamaño, la migración se realiza a distinta velocidad. Con ello se producen "frentes" de migración en los cuales se trasladan con mayor rapidez las albúminas y las globulinas grandes. Dentro de estas fracciones hay, además, subfracciones, tal como se ve en la figura 31.

Una parte de las proteínas plasmáticas tiene funciones de transporte ("portadoras"), por lo que unidas a ellas se trasladan algunos

Figura 31. *Electroferograma*. Diagrama obtenido por extinción de las proteínas plasmáticas separadas por electroforesis: A, albúminas; B, globulina; α , β , γ , fracciones globulínicas. El factor fibrinógeno se encuentra en la fracción β (véase pág. 71). La fracción γ contiene inmunoproteínas.



lípidos de difícil solubilidad en agua (ácidos grasos, fosfolípidos, triglicéridos, colesterol). También las vitaminas liposolubles se transportan de esta manera, lo mismo que sucede con muchas hormonas. Entre las globulinas, algunas se especializan en el transporte de determinadas sustancias, como por ejemplo las hormonas de la glándula tiroidea (tiroxina), de la corteza adrenal (distintos esteroides), la hemoglobina libre y el hierro.

Dentro de la fracción proteica existe siempre una serie de enzimas, entre las cuales se cuenta también una serie de factores de coagulación. Ya hablamos de los anticuerpos que reaccionan con los eritrocitos de grupo extraño. Tienen gran importancia los inmunoproteínas (inmunoproteínas) que acompañan en el electroferograma a la fracción de las γ -globulinas. En el animal recién nacido son relativamente escasas, pero ya existen en él pues las recibe con la leche calostrada de la madre (véase la pág. 19). A medida que avanza la edad, el tenor de inmunoproteínas es cada vez mayor, para lo cual necesita tomar contacto con los antígenos del medio. Estas son sustancias extrañas que, al penetrar en el cuerpo, desencadenan la producción de anticuerpos. Si luego penetran nuevamente en el cuerpo, se encuentran con sustancias de defensa que actúan específicamente contra ellas. En este principio se basa también la inmunización contra los agentes de las enfermedades (bacterias, virus), la cual puede producirse en forma natural por mayor o menor contacto con los agentes o por "vacunación" artificial de antígenos. De este modo, los agentes de las enfermedades se introducen debilitados en el cuerpo (atenuados), con lo cual se estimula la formación de anticuerpos que no causan síntomas de enfermedad en el animal. La duración de esta inmunidad provocada es muy variable y, según la naturaleza del antígeno, puede abarcar desde algunas semanas hasta la vida íntegra del individuo.

Para la circulación y los movimientos del agua en el organismo, es de gran importancia el efecto osmótico de las proteínas plasmáticas. La presión osmótica de un líquido depende de la suma de las partículas disueltas en él, que en la sangre es de aproximadamente 7 atmósferas, es decir muy superior a los 5000 mm Hg. Esta cifra indica la fuerza con que la sangre atraería, a través de la membrana semipermeable, el agua pura. El efecto principal surge del alto número de iones Na^+ y Cl^- , mientras que las proteínas plasmáticas sólo lo logran en una proporción correspondiente a los 25 mm Hg, suficiente para evitar que la presión sanguínea expulse agua de los vasos capilares.

En éstos, la sangre tiene un contacto de intercambio con el líquido tisular. Su composición es muy parecida al plasma y tiene por ello una presión osmótica casi igual. Pero no alcanza a equilibrarse totalmente con la existente en los capilares, pues el plasma tiene un tenor proteico un poco más alto. Esta presión osmótica,

que atrae agua, es superada en su trayecto inicial por la presión hidrostática, de manera que el agua sale. Pero en el resto del trayecto capilar vuelve a descender la presión, de manera que la presión osmótica la supera y entonces se absorbe nuevamente agua. El resto regresa por la vía linfática.

Además de las proteínas de alto peso molecular, en el plasma se encuentran numerosas sustancias de bajo peso molecular, entre las que se encuentran los productos intermedios del metabolismo, que no tiene sentido enumerar. Nos limitaremos a citar la glucosa, cuya concentración en la sangre está minuciosamente regulada y sufre pocas variaciones. Mientras que la musculatura, sobre todo en reposo, se vale de ácidos grasos para la producción de energía, el sistema nervioso requiere casi exclusivamente glucosa para ello. El cerebro no puede tolerar mucho tiempo la carencia de glucosa y oxígeno.

La concentración de glucosa en la sangre varía mucho según las especies. En el ternero recién nacido es de aproximadamente 60 mg %, pero en el período de lactancia o alimentación con leche aumenta a 110-120 mg %. En el destete, los valores disminuyen nuevamente a la mitad y se mantienen en este nivel el resto de la vida. En el cerdo se encuentran valores de glucosa de 70, y en las aves de 200 mg %. Pero no sólo es importante ese nivel en la sangre, sino también el equilibrio entre el uso (gasto) y el suministro (reposición).

Para la evaluación de ciertas enfermedades es importante una fracción de sustancias nitrogenadas no proteicas. El nitrógeno proveniente de ellas puede analizarse a partir de la sangre desproteinizada y se designa como nitrógeno residual. Su fracción abarca urea, alantoína y creatinina, así como creatina y aminoácidos. En las aves, el producto metabólico final de las proteínas y los ácidos nucleicos es el ácido úrico, en vez de la urea, pero también tienen gran importancia los electrolitos inorgánicos disueltos en el plasma. Como éstos desempeñan el mismo papel en ella que en el resto de los líquidos corporales, los trataremos en este aspecto en la página 73.

Volumen sanguíneo total

Hoy se dispone de una serie de métodos que permiten determinar con bastante certeza el volumen sanguíneo total de un animal, de lo cual se puede tener una noción con los datos que se dan en el cuadro 8.

Cuadro 8. Volúmenes sanguíneos totales (l/kg de peso).

Bovino	70	Ovino	80
Cerdo	75	Gallina	70

El volumen sanguíneo está regulado y se mantiene constante dentro de ciertos límites, pero no es suficiente para irrigar al máximo todas las regiones del cuerpo al mismo tiempo. Por ello, las áreas menos activas, como el tejido pulmonar en la respiración de reposo o la musculatura esquelética en el reposo, reciben menos sangre para economizar. Por otra parte, especialmente en los animales entrenados, en el bazo y en el hígado hay reservas de sangre que se utilizan cuando es necesario. Esta acumulación es sobre todo de eritrocitos, los que al volcarse a la circulación aumentan el hematócrito y con ello la capacidad de oxigenación de la sangre.

Hemostasia

El cuerpo se protege contra las pérdidas de sangre causadas por heridas mediante una serie de mecanismos denominados de hemostasia. Si se daña un vaso no demasiado grande, en principio se impide el flujo de sangre por medio de la contracción de la musculatura de la pared vascular. El orificio, así reducido, es taponado luego por el cúmulo de plaquetas (trombocitos), los que forman un trombo aún blando. Estas medidas inmediatas se completan y aseguran por la coagulación en el área de la herida, con lo que se producen trombos firmes y, más tarde, costras que "tapan" definitivamente los defectos vasculares. Este es, en conjunto, un proceso complejo que el organismo tiene la obligación de llevar a cabo rápidamente en los casos de peligro, pero que *no debe* realizar en casos de vasos intactos. Lo difícil radica, en realidad, en que para la "impermeabilización" no se utiliza un material extraño, sino la propia sangre. Es algo así como querer tapar una cañería rota con el agua que circula por ella. Visto desde afuera es un proceso paradójico, pero visto internamente requiere un sistema muy complejo para llevarse a cabo, el que siempre debe estar disponible y actuar sólo en el momento preciso.

La sustancia que fortifica el trombo es la fibrina, la que se produce a partir de su antecesor soluble, el fibrinógeno. Su paso a fibrina es catalizado por una enzima, que sólo se torna activa durante la coagulación (fig. 32).

La trombina surge a su vez de su antecesor inactivo, la protrombina, que se sintetiza en el hígado con ayuda de la vitamina K y que circula constantemente en la sangre. Para la síntesis de trombina se necesita su sustancia madre, el calcio, y también tromboquinasa activada (fig. 33).

La enzima tromboquinasa probablemente también provenga de agregados de protrombina. Para activarla y acelerar su función básica requiere Ca^{++} , varias sustancias provenientes de las plaquetas y una serie de proteínas plasmáticas específicas. Se sabe que extrayendo los iones Ca^{++} libres se puede bloquear la coagulación, posibilidad que suele utilizarse al extraer muestras de sangre.

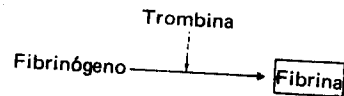


Figura 32. Esquema de la activación de la fibrina.

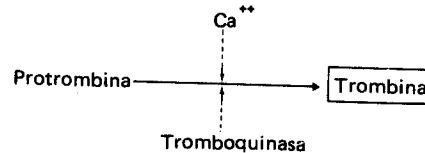


Figura 33. Esquema de la activación de la trombina.

La decisiva formación de trombina puede tener lugar en la sangre, pero para ello es necesaria toda una serie de procesos enzimáticos, la que puede desencadenarse por contacto con superficies ásperas dentro del vaso mismo o fuera del cuerpo, en los recipientes colectores. El agitar la sangre durante el degüello con sustancias rugosas, persigue el mismo fin de precipitar sobre ellas la fibrina y mantener la sangre líquida.

La trombina se forma especialmente rápido cuando la sangre entra en contacto con el líquido tisular, lo que siempre ocurre en las heridas. El principio es, en este caso, la tromboquinasa tisular, lipoproteína de alto peso molecular. Se forma así, una densa red de fibrina que atrapa los glóbulos rojos, los que se adhieren por lisis de trombocitos, y la coagulación logra el cierre hemático de los vasos lesionados.

Probablemente, en la circulación intacta haya un constante y lento proceso de coagulación, con lo cual se forma una fibrina que cubre e impermeabiliza los vasos sanguíneos por dentro. A este proceso se opone otro de fibrinólisis constante, que equilibra finalmente el sistema.

- 1) La sangre puede ser considerada una suspensión de glóbulos en el plasma sanguíneo, de estabilidad variable fuera del cuerpo.
- 2) Las membranas de la superficie de los glóbulos rojos (eritrocitos) tienen componentes estructurales de carácter antigénico, a los que se debe la diferencia de grupos sanguíneos entre individuos de la misma especie animal.
- 3) Los glóbulos blancos (leucocitos) abarcan células nucleadas de distinto origen y función, que sólo en parte permanecen en la sangre. Se los puede distinguir en un extenso coloreado de sangre.
- 4) Las plaquetas sanguíneas (trombocitos) tienen importancia en la reparación ("impermeabilización") de vasos sanguíneos intactos y dañados.
- 5) El plasma sanguíneo es un líquido corporal de alto contenido de proteínas.
- 6) Parte de las proteínas plasmáticas sirven como transportadoras de otras sustancias de difícil solubilidad.
- 7) Un componente importante de la fracción proteica del plasma son las inmunoproteínas (anticuerpos).

- 8) Las proteínas plasmáticas provocan, en las áreas capilares de intercambio, una presión coloidosmótica, de manera que la presión sanguínea sólo puede expulsar poca agua. El agua que resta en los tejidos la lleva el sistema linfático.
- 9) La sangre posee un sistema de coagulación que permite cerrar los vasos dañados.

4. Equilibrio de agua y electrolitos

a. Funciones del agua corporal y de las sales disueltas

El animal está compuesto en su mayoría por agua, en la cual se disuelven y mueven sustancias. Esta constituye un vehículo y es el sitio de las reacciones químicas de sustancias nutritivas, gases respiratorios y sustancias intermedias y finales del metabolismo. En cambio, los electrolitos inorgánicos que contiene el agua corporal son componentes con funciones fisiológicas especiales. En primer lugar, determinan la presión osmótica y provocan movimientos del agua cuando se modifican sus concentraciones locales. Son la causa de fenómenos bioeléctricos como la polarización de las membranas celulares, fundamento de todos los procesos de excitación (véase la pág. 100).

Si se aísla el corazón de una rana y se lo sumerge en agua pura, pronto deja de latir. Si se lo introduce en una solución de cloruro de sodio de la misma presión osmótica que el líquido tisular, late por un corto tiempo. Pero si se lo pone en una solución cuya composición química iónica corresponde a la del cuerpo, puede sobrevivir muchas horas. Esto no depende sólo de la presión osmótica y de la presencia de ciertos iones, sino también de las proporciones entre estos últimos. Una serie de enfermedades del ganado, por ejemplo las llamadas tetanias, son atribuibles a un desequilibrio iónico.

El contenido salino de los líquidos corporales indica que es probable que el desarrollo de los organismos vivos haya tenido lugar primero en el océano primitivo. Cuando posteriormente los organismos superiores se adaptaron a la vida terrestre y a las condiciones de la atmósfera, llevaron consigo una parte de su medio original que conservan hasta ahora. Los mismos elementos que se encuentran en el agua corporal son los de los océanos, aunque en distintas concentraciones. Pero al igual que en el agua de mar, en el plasma sanguíneo y en los líquidos tisulares predomina el cloruro de sodio. Dentro de las células, las proporciones son distintas solamente durante su actividad vital y bajo constante gasto de energía. Debido a la gran importancia del agua y de los electrolitos como componen-

tes y fundamentos del *medio interno*, éstos se encuentran estrictamente regulados.

La proporción de agua en la masa corporal total depende de la edad y de la composición de los tejidos. En los embriones jóvenes es mayor del 90%, en el recién nacido llega al 80%, y en el adulto al 70%. La proporción es menor en los animales que tienen grandes reservas de grasas, pues este tejido casi no contiene agua. Respecto a la masa no adiposa del cuerpo, la proporción del 70% es notablemente constante en todos los individuos adultos.

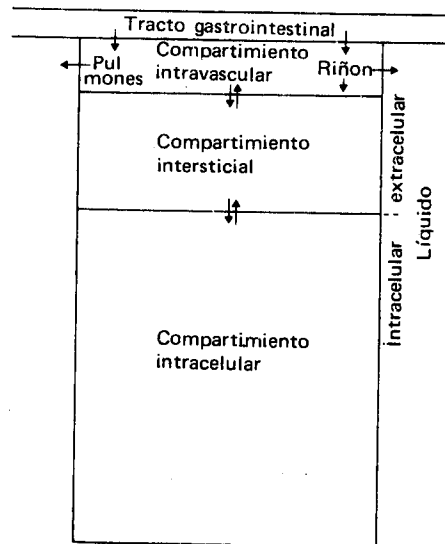


Figura 34. *Compartimientos líquidos del cuerpo*. Las flechas indican la dirección del movimiento de agua.

El agua corporal no se halla en un espacio cerrado como un tanque, sino distribuida en muchos tejidos y órganos huecos. Pero puede dividirse, desde el punto de vista funcional, en diferentes compartimientos, entre los cuales puede haber intercambios. El líquido que se encuentra dentro de las células se denomina intracelular para distinguirlo del extracelular. Este último se halla, en parte, entre las células (intersticios) y, en parte, en el sistema vascular. Por ello, el espacio líquido extracelular se considera compuesto de un compartimiento intersticial y uno intravascular. En la figura 34 se suministra un esquema de los compartimientos líquidos del cuerpo, cuyo tenor electrolítico se expresa en las columnas de la figura 35.

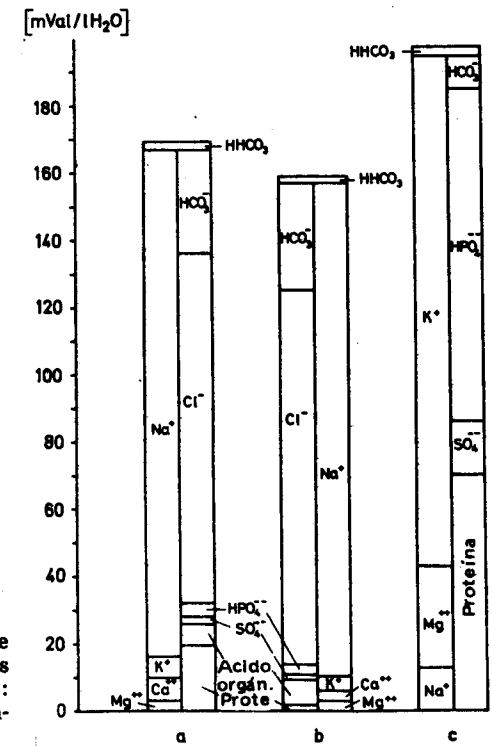


Figura 35. *Concentraciones de electrolitos en los compartimientos corporales*; a: plasma sanguíneo b: líquido intersticial, c: líquido intracelular.

El plasma sanguíneo y el líquido intersticial son de composición semejante, pero en el primero existen más proteínas. El principal catión del líquido extracelular es el Na⁺, mientras que el K⁺, Ca⁺⁺ y Mg⁺⁺ están en menor concentración. Entre los aniones, el principal es el Cl⁻, seguido por el HCO₃⁻. El tenor de HPO₄⁻⁻ y SO₄⁻⁻ es mucho menor. Si se compara el esquema de la figura 35 se observa que la suma de los aniones inorgánicos no es igual a la suma de los cationes. Este déficit lo compensan los ácidos orgánicos (láctico, acetilcarbónico, etc.) y las proteínas que en el pH del plasma se presentan como iones de carga negativa. Esto asegura la electroneutralidad del sistema.

Las concentraciones del diagrama no están en porcentajes de peso, sino en miliequivalentes por litro (meq/l H₂O). Este es el método más correcto, ya que no importa la relación de peso entre los elementos, sino la relación de reacción química entre ellos. Para dar un ejemplo, digamos que si un criador realiza simultáneamente tres apareamientos, importa unir la misma cantidad de hembras y

de machos y no 2000 kg de toro con 1500 kg de vaca. La relación de pesos podría ser distinta, pero la equivalencia de sexos debe mantenerse.

En el plasma se enfrentan aproximadamente 360 mg % de cationes con 7000 mg % de aniones, pues las moléculas proteicas representan el *mayor peso*. Pero, químicamente, ambos se igualan en unos 165 meq/l. El equivalente es igual al peso atómico o molecular dividido por la valencia química. Por ejemplo, para el calcio, es de $40/2 = 20$, y para el cloro $35/1 = 35$. Es decir que 20 g de calcio reaccionan con 35 g de cloro, siempre en la misma relación. Puede averiguarse cuántas valencias tiene una sustancia dividiendo su peso por su equivalencia. Lo mismo vale cuando la sustancia se encuentra en una solución y el peso está indicado en forma de concentración por volumen de solubilizante. En los líquidos orgánicos, las concentraciones son relativamente bajas, por lo que se prefieren los cálculos en miliequivalentes o miligramos. Así, por ejemplo, el tenor de Ca^{++} del plasma sanguíneo es aproximadamente de 10 mg %. Esto es

$$\frac{10 \text{ mg}/100 \text{ ml}}{20} = 0,5 \text{ meq}/100 \text{ ml}$$

o

$$\frac{10 \text{ mg}/100 \text{ ml} \cdot 10}{20} = 5 \text{ meq}/l$$

La fórmula general es

$$\frac{\text{mg\%} \cdot 10}{\text{equivalente}} = \text{meq}/l$$

El catión principal del líquido intracelular es el K^+ al que sigue el Mg^{++} y, en menor proporción, el Na^+ . Entre los aniones predominan el HPO_4^- y las proteínas. El tenor de SO_4^- , HCO_3^- y Cl^- es relativamente bajo.

En una composición cualitativa semejante hay, sin embargo, gran diferencia en la concentración de los distintos iones entre el líquido extra y el intracelular. Especialmente en lo que respecta al K^+ y al Na^+ , esto no parece natural si se considera que las membranas celulares son permeables para ambos cationes. Esta distribución desigual se mantiene por bombeo continuo de los iones que difunden hacia las áreas de menor concentración. Esto lo hacen las membranas celulares que utilizan para ello energía proveniente del metabolismo. El agua puede pasar más o menos rápidamente de un compartimiento a otro. Estos movimientos son siempre la expres-

ión de un equilibrio osmótico a causa de la modificación de los tenores de electrolitos. Con abundante ingestión de agua se produce una dilución del plasma. La diferencia de presión osmótica con el intersticio hace, entonces, que el exceso de agua pase rápidamente a este compartimiento.

Cuando el líquido extracelular pierda agua por calor y con ello aumenta su concentración de electrolitos, las fuerzas osmóticas proveen agua del líquido intracelular. Pero estos procesos no son suficientes para equilibrar en todas las condiciones el agua y los electrolitos. Por ello, el cuerpo dispone de "instalaciones" para la regulación de los volúmenes líquidos y del contenido de electrolitos. El órgano principal, para ello, es el riñón, que además tiene la tarea de excretar los productos finales del metabolismo proteico y otras sustancias de desecho. Como ambos procesos, la regulación y la excreción, actúan simultáneamente, vamos a describirlos en conjunto.

- 1) El cuerpo animal está compuesto sobre todo por agua y sales disueltas en ella.
- 2) El agua corporal está distribuida en los compartimientos extra e intracelulares. Los primeros se componen a su vez, del líquido intersticial y del agua del plasma sanguíneo.
- 3) Si hay diferencias de presión osmótica en los distintos compartimientos, se originan movimientos de agua que los equilibran.

b. Funciones del riñón

La unidad funcional de este órgano compuesto es la nefrona. De éstas hay unas cinco millones en ambos riñones del bovino, dos millones en el cerdo y unas ochocientas mil en las aves. Vamos a prescindir aquí de la descripción del riñón más primitivo de las aves, y nos limitaremos al de los mamíferos.

Cada nefrona está formada por un ovillo de capilares (glomérulo) y un tubo contorneado (túbulo) que, según los tramos, tiene distintos calibres. El principio básico de su contribución se representa en la figura 36. Cada glomérulo está en el fondo ciego de un túbulo que lo rodea en forma de cápsula (cápsula de Bowman) y se continúa en el tubo contorneado proximal, nombre éste que obedece a su cercanía con el glomérulo. Le sigue un tubo descendente, una curva delgada y una rama ascendente (asa de Henle), y a la altura del túbulo proximal se convierte otra vez en un tubo contorneado (tubo contorneado distal), que desemboca en un tubo colector. Este, a su vez, termina en tubos mayores del mismo tipo, que terminan finalmente en la pelvis renal.

Una parte de las formaciones descritas se ubica en la parte externa (*corteza*) del riñón, en tanto que otras nefronas se hallan próxi-