

Capítulo 1

Introducción a los principios fisiológicos

La experimentación fisiológica proliferó en los sesenta como resultado de muchos sucesos relacionados. El avance en diversas tecnologías, desde la medicina nuclear hasta la genética molecular, preparó el terreno para las nuevas aproximaciones para el estudio de la diversidad animal. La creciente internacionalización de la ciencia permitió a los investigadores acceder a animales inusuales en sitios exóticos. La demografía de la población llevó a la contratación masiva de científicos, creando una masa crítica de investigadores interesados en comprender la diversidad fisiológica de los animales. Fue durante este periodo cuando se lanzó el programa Hélice Alfa. Este programa, que comenzó en 1964 bajo los auspicios de la Fundación Nacional de los Estados Unidos para la Ciencia, representó un giro en el enfoque científico para toda una generación de fisiólogos animales.

El *Hélice Alfa* fue un barco destinado a la investigación oceánica nombrado después de que el modelo estructural del DNA fuera propuesto por Watson y Crick solamente diez años antes. Fue adquirido en el año 1964 por el Instituto Oceanográfico Scripps (Universidad de California, San Diego) a través de una beca de 1,5 millones de dólares de la Fundación Nacional de los Estados Unidos para la Ciencia. El barco fue construido para crear laboratorios técnicamente sofisticados que sirvieran a los biólogos experimentales para explorar habitats naturales desconocidos en el mundo. Aunque fue lanzado y fundado por el gobierno de los Estados Unidos, se utiliza como laboratorio flotante para docenas de científicos internacionales. En su viaje inaugural en 1966, el *Hélice Alfa* llevaba doce miembros en la tripulación y diez científicos alrededor del



Pájaro del paraíso.

mundo en “una búsqueda del conocimiento médico y biológico”.

El barco fue un laboratorio flotante para tres o cuatro expediciones por año, aunando equipos de científicos con intereses y experiencia complementarios. La expedición inaugural del *Hélice Alfa* fue a la Gran Barrera de Coral, una expedición que duró seis meses, donde los investigadores estudiaron los arrecifes de coral, los bosques de manglares tropicales y los animales que vivían en el mar o en la tierra. Una expedición de diez meses en 1967 llevó al *Hélice Alfa* al río Amazonas para estudiar las propiedades de comportamiento y evolutivas de los peces y de los animales terrestres en el nuevo trópico. El viaje de retorno pasó por las islas Galápagos, donde los investigadores estudiaron los mismos animales que Darwin estudiara un siglo antes. El crucero en los quince años siguientes llevó de vuelta a los investigadores a los mismos sitios, y a otros como el mar de Bering (mares de agua fría), Nueva Guinea (animales tropicales), la isla de Guadalupe (peces y morsas), la Antártida (animales polares), el Pacífico Este (animales de arrecifes, tiburones



Nautilus.

nes, ballenas), Australia (serpientes marinas), Hawai (animales de mares profundos) y las Filipinas (nautilus). Muchos de estos animales no habían sido estudiados nunca, y sus propiedades fisiológicas eran notablemente misteriosas por aquel tiempo.

El *Hélice Alfa* significó una explosión en el trabajo de fisiología animal que comenzó en 1960. El programa del Hélice Alfa continuó hasta 1980, momento en el que cesó el apoyo del gobierno y la propiedad del barco fue transferida a la Fundación Nacional para la Ciencia. El barco permaneció en servicio, ligado a la Universidad de Alaska, y se utilizó en la investigación oceanográfica internacional. El programa Hélice Alfa dio a miles de científicos la oportunidad de aprender de primera mano sobre la diversidad del mundo natural y cómo funcionan los organismos en diferentes ambientes. •



Ballena beluga.

I Presentación

En palabras del reconocido fisiólogo Knut Schmidt-Nielsen, la fisiología animal es “*el estudio de cómo funcionan los animales*”. Los fisiólogos animales estudian la estructura y la función de las diferentes partes de un animal y cómo esas partes diferentes trabajan juntas para permitir a los animales mejorar su comportamiento normal y responder a su ambiente. Un elemento común de la fisiología animal es la diversidad. Más de un millón de diferentes especies de animales viven en la Tierra, y cada uno de ellos ha adquirido a través de la evolución propiedades únicas e innumerables. Cada proceso fisiológico es producto de las actividades de tejidos complejos, órganos y sistemas que pueden emerger a través de modelos complejos de regulación genética de innumerables células.

A pesar de esta enorme diversidad, hay muchos puntos en común dentro de la fisiología, que unifican temas aplicables a todos los procesos fisiológicos. En primer lugar, los procesos fisiológicos obedecen a leyes físicas y químicas. En segundo lugar, los procesos fisiológicos se regulan para mantener las condiciones internas dentro de límites aceptables. Esta estabilidad interna, conocida como *homeostasis*, se mantiene a través de mecanismos de retroalimentación que perciben las condiciones y provocan una respuesta

apropiada. Tercero, el estado fisiológico de un animal es parte de su *fenotipo*, que surge del producto genético, o *genotipo*, y su interacción con el ambiente. Cuarto, el genotipo es el producto del cambio evolutivo en un grupo de organismos, poblaciones o especies, a lo largo de muchas generaciones.

La mayoría de los estudios fisiológicos examinan cómo afectan los diferentes procesos al fenotipo fisiológico de un animal (Figura 1.1). Tanto el genotipo de un organismo como su ambiente interactúan a lo largo del desarrollo para producir el fenotipo de un organismo adulto. El fenotipo es, en sí mismo, el producto de los procesos a muchos niveles de la organización biológica, entre ellos el bioquímico, celular, tisular, de órgano y de organismo. Juntos, todos estos procesos interactúan para producir comportamientos complejos y respuestas fisiológicas. El ambiente puede, en cambio, influir en el fenotipo adulto. Los organismos pueden cambiar su comportamiento como resultado de un aprendizaje, o modificar sus respuestas fisiológicas a través del cambio de sus fenotipos. Finalmente, el fenotipo (la morfología, la fisiología y el comportamiento) de un animal influye en su éxito reproductivo. La distinta supervivencia de los organismos con fenotipos diferentes puede dar lugar a un cambio evolutivo del genotipo de una población a lo largo de muchas generaciones.

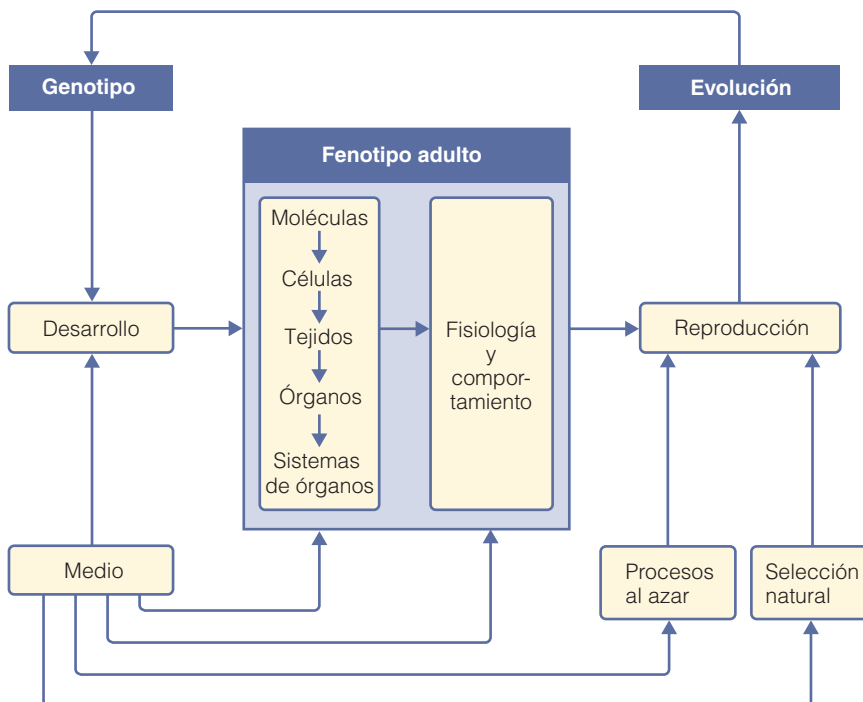


Figura 1.1. Un resumen de los factores que influyen el fenotipo de los animales adultos.

Fisiología: pasado y presente

La fisiología animal moderna es una disciplina relacionada con toda una serie de procesos que afectan a la función animal. Aunque la fisiología animal es una ciencia experimental cuyas raíces pueden encontrarse hace más de dos milenios en la antigua Grecia, desempeña un papel importante en la biología moderna, como nexo que une diferentes campos de la biología.

Una breve historia de la fisiología animal

Aunque los pensadores griegos como Hipócrates (460-hacia 377 a. de C., el padre de la medicina) y

Aristóteles (384-322 a. de C., el padre de la historia natural) no fueron específicamente fisiólogos experimentales, la importancia que Hipócrates dio a la observación minuciosa en el tratamiento de la enfermedad y la que Aristóteles concedió a la relación entre la estructura y la función hicieron que se los considerara como figuras relevantes en la historia de la fisiología. Claudio Galeno (129-hacia 199) fue el primero en utilizar experimentos diseñados de modo sistemático y cuidadoso para comprobar la función del cuerpo. Galeno utilizó de modo extensivo el uso de la disección y la vivisección de primates no humanos como el mono de Berbería y otros mamíferos para probar sus ideas fisiológicas. Por ejemplo, Galeno realizó experimentos en los que ocluyó los uréteres (los tubos que van desde los riñones hacia la vejiga) y observó que los riñones se hinchaban. De esta observación concluyó que los riñones participaban en la formación de la orina. De la misma manera, ocluyó el nervio laríngeo (que llega hasta las cuerdas vocales) de un cerdo vivo, y en ese momento el cerdo dejó de gritar. De este experimento extrajo la conclusión de que el cerebro y los nervios regulaban la voz. Este trabajo experimental, combinado con su práctica como médico de los gladiadores romanos, le permitió formular descripciones anatómicas detalladas y dilucidar la base de muchos procesos fisiológicos. Aunque, desde una perspectiva moderna, gran parte del trabajo de Galeno fue incorrecta, su énfasis en la observación meticulosa y la experimentación lo convierte en el fundador de la fisiología.

Durante la Edad Media las tradiciones médicas de los antiguos griegos se practicaban y fueron desarrolladas por los médicos en el mundo musulmán, de manera notoria Ibn al-Nafis (1213-1288), que fue el primero en describir correctamente la anatomía del corazón, la circulación coronaria, la estructura de los pulmones y la circulación pulmonar. También fue el primero en describir la relación entre los pulmones y la ventilación de la sangre.

El Renacimiento brindó un impulso a la investigación fisiológica en Occidente. Jean-François Fernel (1497-1558) esbozó el actual conocimiento de la salud humana y la enfermedad. Andreas Vesalius (1514-1564), autor del primer texto de anatomía moderna, demostró que Galeno había cometido muchos errores tanto en anatomía como en fisiología. Como se pensaba que Galeno había hecho todo lo necesario para entender el funcionamiento del cuerpo, muchos de los practicantes de la medicina de aquel tiempo prescindieron de la investigación en fi-

siología. Por lo tanto, mostrando que Galeno no estaba en absoluto en lo cierto, el trabajo de Vesalius impulsó el estudio moderno de la anatomía y la fisiología.

William Harvey (1578-1657) identificó el camino de la sangre en el cuerpo, y demostró que las contracciones del corazón provocaban este movimiento. Aunque Harvey no pudo observar los finos capilares que conectan las arterias con las venas, utilizando los toscos cristales de aumento que se podían conseguir en la época, postuló que los capilares debían existir para formar una circulación cerrada alrededor del cuerpo para la sangre. Harvey demostró como las disecciones, la observación cercana de los organismos vivos y los experimentos finos podían ser combinados para enseñarnos sobre las funciones del cuerpo.

Antes del siglo XVIII los fisiólogos se dividían en dos grupos: los iatroquímicos y los iatrofísicos. Los *iatroquímicos* creían que la función del cuerpo sólo requería reacciones químicas, mientras que los *iatrofísicos* pensaban que sólo intervenían los procesos físicos. A finales del siglo XVII y principios del XVIII un médico holandés, Hermann Boerhaave, y su discípulo suizo, Albrecht von Haller, propusieron que las funciones corporales eran una combinación de procesos tanto químicos como físicos. Uniendo estas dos aproximaciones, estos investigadores fueron de los primeros que postularon la fisiología tal y como se entiende hoy.

En el siglo XIX el conocimiento en fisiología comenzó a aumentar muy rápidamente. Por ejemplo, en 1838 Matthias Schleiden y Teodor Schwann formularon la "teoría celular", que establece que los organismos están hechos de unidades llamadas células, descubrimiento que preparó el terreno para la fisiología moderna. Claude Bernard (1813-1878) descubrió que la hemoglobina transporta oxígeno, que el hígado contiene glucógeno, que los nervios pueden regular el flujo sanguíneo, y que las glándulas sin conducto producen secreciones internas (hormonas) que son transportadas por la sangre e influyen en los tejidos distantes. Una de las contribuciones más importantes de Bernard fue su concepto de **medio interno** (ambiente interno); postuló que todos los organismos vivos preservan un medio interno específico a pesar de los cambios en el medio externo. Este concepto, la capacidad de mantener un medio interno constante, fue más tarde desarrollado de manera más completa por el fisiólogo norteamericano Walter B. Cannon (1871-1945), quien ideó el término *homeostasis*.

Hasta el siglo xx, los fisiólogos hacían poca distinción entre fisiología animal y la fisiología médica. La mayoría de los experimentos en fisiología en los animales fueron realizados con el objetivo de alcanzar un mejor conocimiento del funcionamiento del cuerpo humano tanto sano como enfermo. Pero en el siglo xx los biólogos se interesaron por la aplicación del conocimiento emergente de la fisiología a los animales vivos en diferentes ambientes, y trataron de entender el porqué de la diversidad fisiológica.

Per Scholander (1905-1980) fue uno de los primeros y más influyentes de estos fisiólogos comparativos. Scholander estudió una gran cantidad de respuestas fisiológicas diversas, incluyendo los mecanismos implicados en los vertebrados buceadores, las respuestas de los animales de sangre caliente hacia los ambientes fríos y cómo los peces llenan su vejiga natatoria (órgano lleno de aire que los peces utilizan para flotar). Scholander también organizó las influyentes expediciones del *Hélice Alfa* en el programa de investigación descrito en el comienzo de este capítulo.

Las contribuciones de C. Ladd Prosser (1907-2002) incluyen el descubrimiento del llamado *generador de modelo central*. Estos grupos de neuronas coordinan muchos comportamientos rítmicos como respirar y andar. Prosser también descubrió la relación entre el diámetro de un músculo y la velocidad de conducción, y durante la Segunda Guerra Mundial trabajó en los efectos de la radiación en la vida animal como parte del proyecto Manhattan.

Knut Schmidt-Nielsen (1915-) dedicó su carrera profesional a entender cómo los animales viven en medios duros e inusuales. En su trabajo clásico y temprano sobre las adaptaciones del camello a la vida del desierto, demostró que la nariz del camello tiene un mecanismo intercambiador en contracorriente que le permite reabsorber una mezcla del aire exhalado, con lo que la pérdida de agua se reduce en casi un 60% en comparación con otros mamíferos.

George Bartholomew (1923-) es el fundador del campo de la fisiología ecológica, es decir, el estudio del modo en que los organismos interactúan con su ambiente. Bartholomew combinó el estudio del comportamiento animal, la ecología y la fisiología para valorar el significado evolutivo de los ajustes o las adaptaciones de los animales a su medio. Identificó lo individual como la unidad fundamental de la selección natural, y subrayó la importancia de la variedad en fisiología.

Meter Hochachka (1937-2002) y George Somero (1941-) fundaron el campo de la bioquímica adapta-

tiva. Aplicando conceptos y técnicas bioquímicas a cuestiones de fisiología comparada, han ampliado nuestro conocimiento sobre cómo los animales se adaptan a ambientes hostiles al nivel subcelular, aportando mecanismos bioquímicos que les permiten vivir en hábitats tan diferentes como el mar profundo, el océano Antártico, los picos de las altas montañas y los bosques de lluvia tropical.

Cualquier intento de repasar las principales figuras de la historia de la fisiología animal excluye innumerables investigadores que han hecho contribuciones importantes en este campo. A medida que avancemos en este libro, iremos introduciendo muchas otras figuras destacables en la fisiología animal y veremos en detalle sus contribuciones específicas.

Subdisciplinas en la investigación fisiológica

El conocimiento de la fisiología moderna es el resultado de los esfuerzos de muchísimos científicos con intereses y experiencia diferentes. Normalmente, un fisiólogo animal se especializa en una o dos subdisciplinas de la fisiología, con un conocimiento básico en las otras subdisciplinas relacionadas. Existen tres maneras principales de definir las subdisciplinas fisiológicas: por el nivel de organización biológica, por la naturaleza del proceso que origina la variedad fisiológica y por los últimos logros de la investigación.

Las subdisciplinas fisiológicas pueden diferenciarse por el nivel biológico de diferenciación

Puesto que la fisiología se relaciona con la función biológica en muchos niveles de organización (Figura 1.2), una de las maneras más comunes para diferenciar las ramas de la fisiología es haciendo referencia a dichos niveles.

- *Los fisiólogos celulares y moleculares* estudian los fenómenos que ocurren a nivel celular, aunque estos efectos tienen consecuencias importantes para niveles de organización superior. Los fisiólogos celulares y moleculares incluyen investigadores que estudian genética molecular, transducción de señales, bioquímica metabólica o biofísica de membranas.
- Muchos fisiólogos centran su estudio en sistemas fisiológicos específicos. Un *fisiólogo de sistemas* se interesa por el modo en que las células y los te-

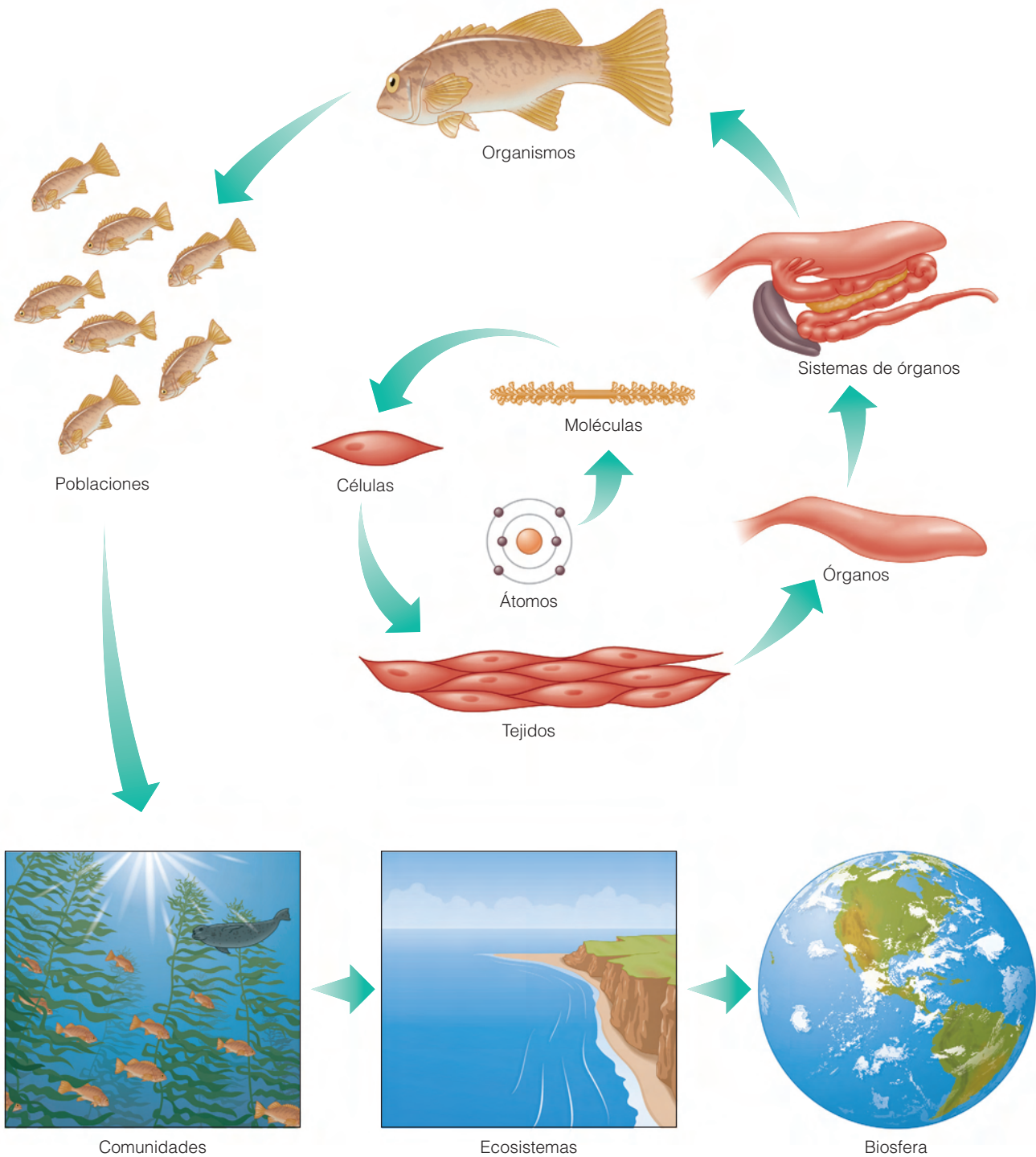


Figura 1.2. Niveles de organización biológica.

Los químicos y los bioquímicos estudian las propiedades de los átomos y las moléculas. Los biólogos moleculares estudian las propiedades de las células. Los fisiólogos estudian las interacciones entre las moléculas, células, tejidos, órganos y sistemas de órganos para entender la estructura y función de un organismo. Los ecólogos estudian las interacciones de los organismos, las poblaciones y las comunidades para entender las propiedades de los ecosistemas y, por último, de la biosfera.

jidios interactúan para llevar a cabo cometidos específicos dentro del animal completo. De hecho, cada uno de los capítulos de la parte segun-

da de este texto se centra en la fisiología de sistemas. Por lo tanto, hay fisiólogos respiratorios, fisiólogos sensoriales, y así sucesivamente.

- Un *fisiólogo del organismo* se interesa más habitualmente por el modo en que los animales sanos llevan a cabo un proceso específico o un comportamiento. Por ejemplo, un fisiólogo del organismo podría estudiar los cambios en la tasa metabólica del animal en respuesta a un estímulo como la temperatura. Una característica del organismo como la tasa metabólica es el producto de muchos sistemas fisiológicos que interactúan de modo complejo. Algunos fisiólogos del organismo se especializan en grupos de animales particulares; así, hay fisiólogos de mamíferos marinos, fisiólogos aviares, y así sucesivamente.
- Un *fisiólogo medioambiental* estudia cómo influyen las propiedades fisiológicas de un animal en la distribución y abundancia de las especies o de la población. Por ejemplo, un fisiólogo medioambiental puede estudiar el modo en que la distribución de los nutrientes en el medio influye en la velocidad de crecimiento de un animal. Mientras que los fisiólogos del organismo centrarían su investigación en un grupo interesante de animales, los fisiólogos ecologistas están más interesados en cómo afecta un ambiente interesante a animales diversos dentro de ese ambiente.
- Un *fisiólogo integrador* trata de entender los procesos fisiológicos en diversos niveles de organización biológica y a través de múltiples sistemas fisiológicos. Por ejemplo, un fisiólogo integrador podría estudiar el modo en que la variación de los genes de la hemoglobina contribuye a las diferencias en la distribución de oxígeno y cómo estas diferencias en la capacidad para extraer oxígeno del medio contribuyen a la distribución geográfica de las especies.

Naturalmente existe un importante solapamiento entre estas subdisciplinas, y a veces resulta difícil establecer diferencias entre ellas. De hecho, pocos investigadores fisiólogos se limitan a un único nivel de organización. A menudo un fisiólogo interesado en un proceso de un nivel de organización también estudia su función en el siguiente nivel inferior. Esta aproximación, conocida como **reduccionismo**, asume que podemos aprender sobre un sistema estudiando la función de sus partes. Aunque una visión reduccionista puede ser extremadamente clarividente, y ha sido la base de muchos descubrimientos biológicos importantes, últimamente muchos procesos tienen características que no son evidentes mediante un simple examen de las partes que lo componen. Este rasgo de los sistemas complejos se denomina **emergencia**,

que no es más que otra manera de decir que el todo es a menudo más que la suma de las partes que lo componen. Las propiedades emergentes de un sistema se deben a las interacciones de las partes que lo componen, y pueden ser difíciles de predecir estudiando cada parte de modo aislado. Los fisiólogos están normalmente interesados en estas propiedades emergentes, y por eso estudian el modo en que las moléculas, las células y los tejidos interactúan para producir el sistema complejo que es un organismo.

Las subdisciplinas fisiológicas pueden diferenciarse por el proceso que genera variación

Muchos fisiólogos están interesados en cómo cambian las funciones biológicas con el tiempo o en respuesta a cambios en el medio. Por tanto, la fisiología también puede dividirse basándose en el mecanismo por el que aparecen cambios o diferencias en los procesos fisiológicos.

- Un *fisiólogo del desarrollo* estudia cómo cambian las estructuras y funciones a medida que el animal crece a través de las diversas etapas de la vida desde el embrión, pasando por la madurez reproductiva, hasta la senescencia y la muerte. Estos caminos en el desarrollo son responsables de la conversión de las células madre especializadas a tejidos multicelulares y sistemas. Para entender la diversidad en la morfología y función animal es importante apreciar cómo surgen estas estructuras en el desarrollo.
- Un *fisiólogo del medio* valora las respuestas fisiológicas de los animales a los desafíos del medio. Por ejemplo, los cambios de temperatura tienen la capacidad de afectar a muchos sistemas fisiológicos de manera compleja. Un fisiólogo del medio se interesa por la manera de organizar o reorganizar la fisiología de un animal individual para sobrevivir al reto del medio.
- Un *fisiólogo evolutivo* se ocupa fundamentalmente de explicar el modo en que los rasgos fisiológicos específicos surgen dentro de los linajes a través de muchas generaciones. Pueden estar interesados en los orígenes de la variación dentro de las poblaciones de una única especie o e la base de las diferencias entre grupos de animales íntimamente relacionados.

Muchas cuestiones fisiológicas abarcan elementos de cada una de estas disciplinas. Por ejemplo, las to-

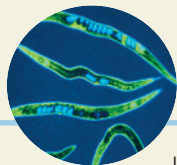
xinas del medio pueden alterar el modelo de desarrollo de un animal, alterando su capacidad de encontrar un compañero adecuado y aparearse. Además, cada una de estas especialidades puede aplicarse a cualquiera de los niveles de organización biológica. Por ejemplo, un fisiólogo del medio que estudia la temperatura puede estar interesado en el modo en que esto afecta a las moléculas, células, sistemas u organismos.

La fisiología animal puede ser una ciencia pura o aplicada

Finalmente, se pueden subdividir las disciplinas fisiológicas en función del objetivo fundamental de la investigación. La investigación de un *fisiólogo aplicado* está encaminada a conseguir un objetivo específico y práctico. Por ejemplo, los fisiólogos estudian ciertos animales por su importancia eco-

nómica. Así, la medicina veterinaria cuenta con la investigación fisiológica para mejorar la salud de los animales de campo y los animales de compañía. De la misma manera, gran parte de la investigación fisiológica está encaminada a entender el cuerpo humano. Aunque el objetivo fundamental de la fisiología médica es entender la enfermedad humana, gran parte de la investigación médica utiliza animales como modelos para entender los procesos fisiológicos básicos con la esperanza de que los resultados sean extensibles a los humanos (véase la Caja 1.1).

Un médico fisiólogo utiliza animales para entender la condición humana, pero un *fisiólogo comparativo* estudia los animales con el objetivo de entender la naturaleza y los orígenes de la diversidad fisiológica. La fisiología comparada animal se construye a partir de la diversidad fisiológica, a la vez que busca unificar conceptos.



Caja 1.1 **Métodos y modelos de sistemas** **Los modelos de August Krogh en fisiología animal**

Una especie modelo es un organismo que es estudiado por una gran comunidad de investigadores porque (1) tiene rasgos que favorecen la experimentación y (2) entender el proceso en el modelo aporta la perspectiva de cómo funciona el proceso en otras especies de interés. Cada especie modelo ha sido elegida porque demuestra una combinación de rasgos que hacen que sea adecuada para algunos estudios, pero no para todos. Esta técnica de utilizar una especie modelo con rasgos favorables para el estudio científico es conocida como el **principio de August Krogh**: *Para cada problema biológico siempre hay un organismo en el que es más conveniente estudiarlo.*

La importancia de las especies específicas modelo cambia a través del tiempo, a medida que avanza la tecnología y se expanden las bases de datos genéticas. Un animal que en el pasado era difícil de estudiar puede ser hoy mucho más fácil de estudiar. Por ejemplo, desde que la tecnología del ratón transgénico es accesible, los ratones son ahora modelos más útiles en la fisiología del desarrollo.

El conocimiento obtenido de las especies modelo es solamente útil en cuanto la información es relevante para otras especies. Lo más común era que el modelo fuera elegido por su paralelismo con la biología humana. Aunque los principales modelos animales son bastante diferentes en apariencia, gran parte de la maquinaria genética y estructural que subyace al desarrollo es similar entre los animales. Los primeros modelos del desarrollo embrionario son similares

en la mayoría de los modelos de vertebrados, tales como el pez cebra, los pollos, los ratones y los humanos. Sin embargo, siempre existen preocupaciones sobre la distancia filogenética entre los diferentes modelos. Por esta razón, cada taxón tiene una o dos especies que se han erigido como modelo.

Algunos animales son modelos útiles porque tienen rasgos anatómicos poco comunes. Quizás el ejemplo más famoso de estos modelos es el axón del calamar gigante. Los calamares son animales relativamente simples que tienen axones suficientemente grandes para que puedan verse fácilmente y estén preparados para ser manipulados. Los ovocitos de la rana africana (*Xenopus laevis*) son modelos muy útiles para la expresión de proteínas externas. Los ovocitos de *Xenopus* son grandes, de modo que los científicos pueden introducir fácilmente ARN externo por microinyección. Los ovocitos después traducen y procesan las proteínas. Por ejemplo, la microinyección de ARN que codifica para proteínas de membrana hace que el ovocito traduzca la proteína y se inserte en la membrana donde sus propiedades funcionales pueden ser valoradas.

Muchos animales son modelos útiles para el estudio de la biología del desarrollo. Los nematodos son animales pequeños compuestos por solamente unos pocos miles de células. El desarrollo desde un huevo fertilizado hasta el adulto ha sido estudiado hasta el punto de haber mapeado el destino de cada célula. Los investigadores pueden mi-

croinyectar sustancias en una célula elegida en un estadio específico del desarrollo, sabiendo que una célula específica se dividirá y se diferenciará en un tejido específico u órgano. Los peces cebra son modelos útiles porque el embrión crece rápidamente y permanece transparente durante gran parte de las primeras etapas de su desarrollo. Esto permite a los investigadores el seguimiento de cambios celulares complejos en los animales vivos. Estos estudios se ayudan con la transfección de genes que codifican para proteínas fluorescentes que pueden ser monitorizadas más fácilmente.

Un factor importante que determina la utilidad de las especies modelo es la facilidad con la que se pueden modificar los genes. La capacidad para generar mutaciones que conducen la ganancia o la pérdida de la función permite a

los fisiólogos examinar la importancia de los rasgos estructurales. Durante muchos años las mutaciones al azar eran la única manera de generar mutantes. En ese periodo se utilizaron invertebrados y pequeños peces, lo que permitió llevar a cabo proyectos de mapeo a gran escala para identificar mutantes interesantes. Más recientemente, las aproximaciones genéticas hacia la fisiología han sido facilitadas por dos tendencias. En primer lugar, la proliferación de técnicas de mutagénesis dirigida facilita el trabajo con animales de tiempos generacionales largos, ya que el mapeo a gran escala no es necesario. En segundo lugar, hay un rápido crecimiento del número de especies de las que tenemos información genética. Los modelos resultan mucho mejores para los estudios genéticos cuando se conoce su genoma completo.

Unificando conceptos en fisiología

A pesar de la gran diversidad de la naturaleza de la fisiología animal, muchos temas y principios pueden aplicarse a todas las subdisciplinas (Tabla 1.1). A lo largo de este libro hacemos referencia a esto temas al examinar los animales en el nivel celular y sistémico.

Física y química: Las bases de la fisiología

Para entender la fisiología, se deben tener conocimientos básicos de química y física. Los animales se construyen a partir de materiales naturales y, por lo tanto, obedecen a las mismas leyes físicas y químicas que se aplican a cualquier cosa que está a nuestro alrededor. Debido a la relevancia de estas leyes en la fisiología de los animales, los fisiólogos utilizan

Tabla 1.1. Leyes básicas en fisiología animal.

Leyes básicas	Ejemplos
Los procesos fisiológicos obedecen las leyes de la física y la química	<ul style="list-style-type: none"> • Las reglas mecánicas de la ingeniería se aplican a las propiedades físicas de los animales • Las leyes químicas, incluyendo los efectos de la temperatura, gobiernan las interacciones entre las moléculas biológicas • Las leyes físicas describen el funcionamiento de las membranas de todas las células, incluyen las excitables • El tamaño corporal afecta a muchos procesos fisiológicos
Los procesos fisiológicos normalmente se regulan	<ul style="list-style-type: none"> • La homeostasis es el mantenimiento de la constancia interna • La retroalimentación negativa ayuda a mantener la homeostasis • La retroalimentación positiva produce una respuesta explosiva
El fenotipo fisiológico es producto de la interacción entre el genotipo y el ambiente	<ul style="list-style-type: none"> • Hasta genotipos idénticos pueden dar lugar a diferentes fenotipos • El fenotipo cambia con el desarrollo normal • El fenotipo cambia con el entorno y los retos fisiológicos • La plasticidad fenotípica es la capacidad de un fenotipo para cambiar en respuesta a las condiciones del ambiente
El genotipo es el producto de la evolución, que actúa a través de la selección natural y de otros procesos evolutivos	<ul style="list-style-type: none"> • La definición de adaptación es dependiente del contexto • En sentido evolutivo estricto, la adaptación se refiere al rasgo que confiere un aumento en el éxito reproductivo • La adaptación también puede referirse a cambios fenotípicos que mejoran el funcionamiento de un sistema fisiológico, sin un cambio evolutivo subyacente • No todas las diferencias son adaptaciones