

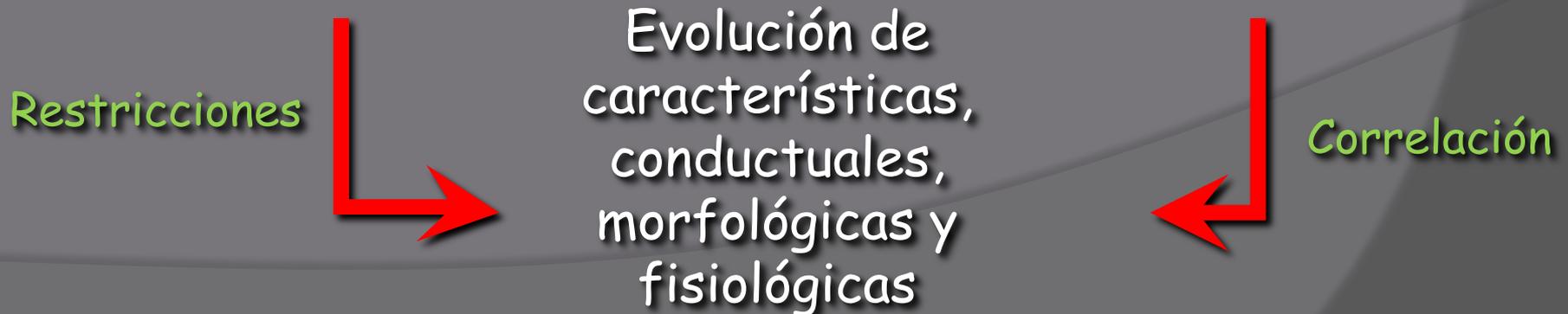
Comportamiento y balance energético



Marco Teórico

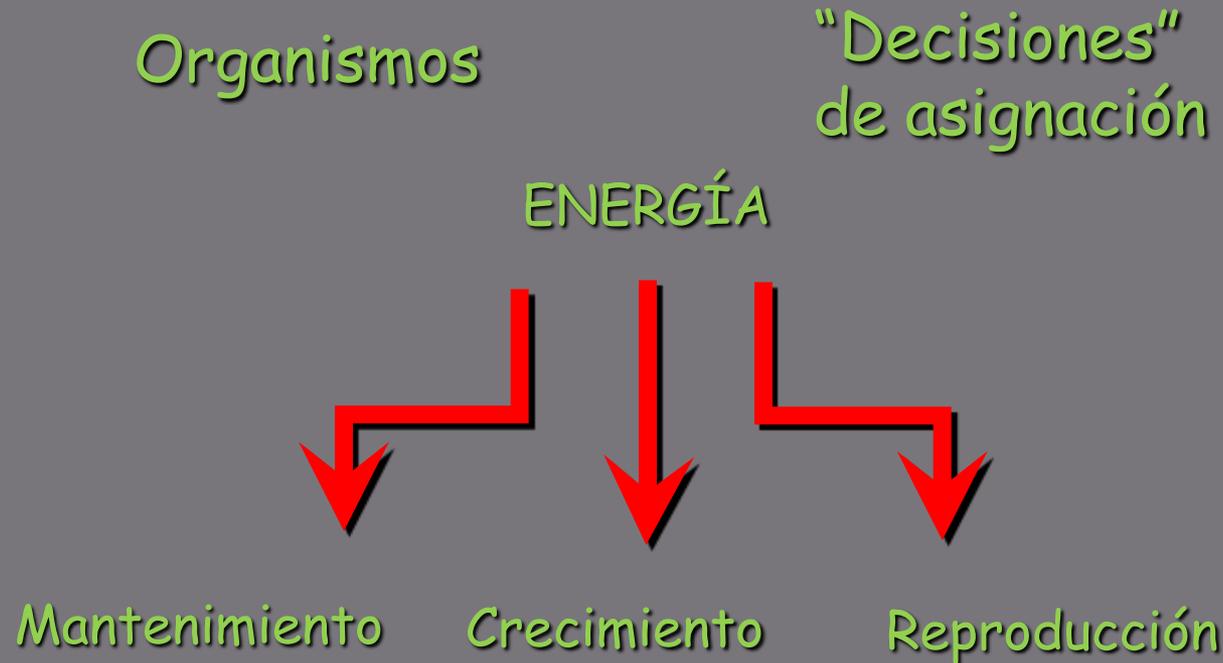


Toda actividad requiere energía !!!!



Marco Teórico

Flexibilidad fenotípica



Cuando las condiciones ambientales cambian los organismos pueden responder ajustando las asignaciones de E. Para representar esta interacción Wiener (1992) propuso el “Modelo de Barril”.

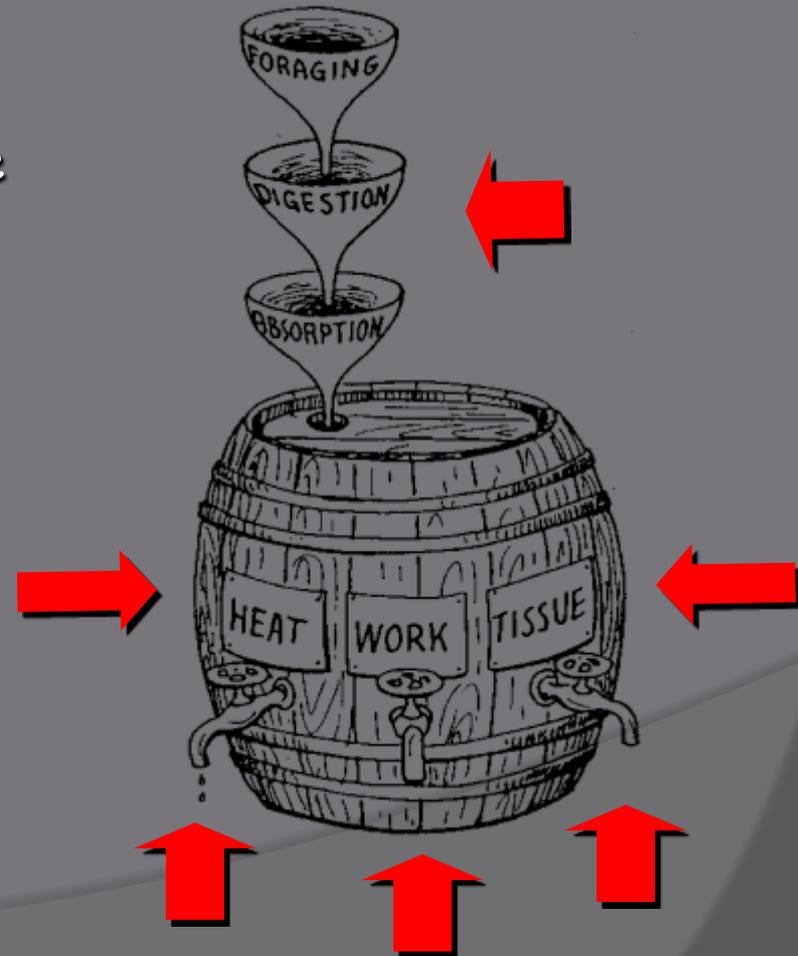
Balance energético

Organismos como sistemas transformadores de energía y materia

El balance entre los procesos de adquisición, transformación, absorción y asignación son determinantes para la supervivencia y el éxito reproductivo



PRESIONES SELECTIVAS



Balance Energético

El caso de *Liolaemus nitidus*

La capacidad de ajustar los caracteres fisiológicos y conductuales a cambios en condiciones ambientales es central al éxito ecológico

Limitaciones a la disponibilidad de alimento
Autotomía (pérdida de la cola)

Hipótesis:

- Los animales ajustan sus órganos internos en respuesta a la demanda
- Los animales compensan el costo energético de regenerar tejido disminuyendo otros costos de mantenimiento

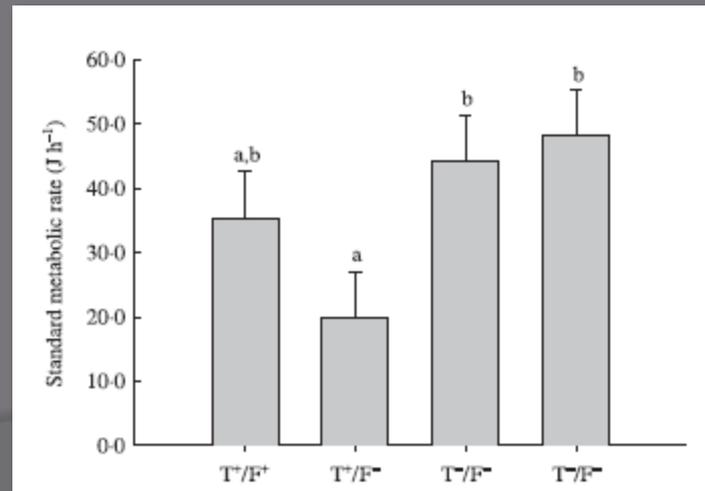
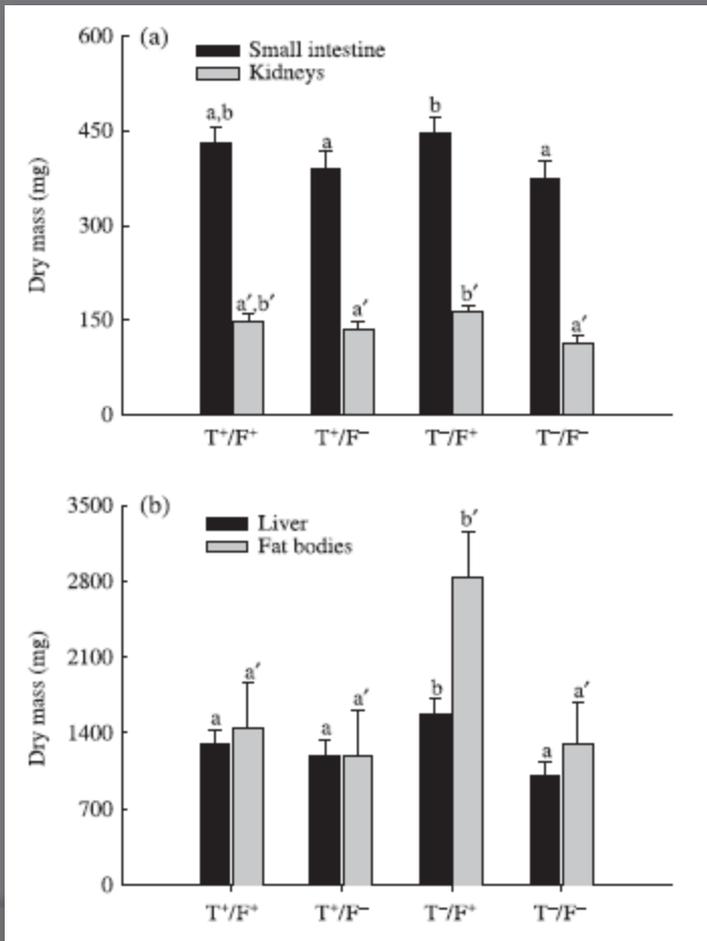


Balance Energético

Efectos sobre procesamiento y almacenaje de energía



Efectos sobre el funcionamiento del organismo (metabolismo)



Balance Energético

Mantenimiento

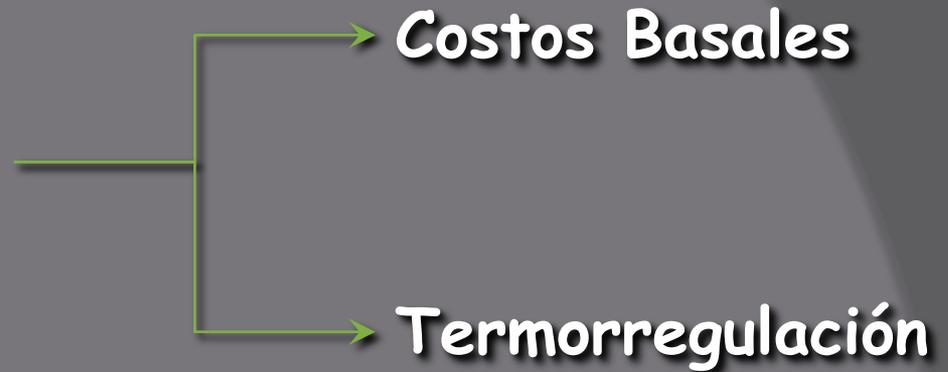
- ✓ Costos Basales
- ✓ Crecimiento
- ✓ Termorregulación

Actividades

- ✓ Locomoción
- ✓ Reproducción
- ✓ Forrajeo
- ✓ Interacciones

Factores bióticos y abióticos moldean la interacción entre variabilidad ambiental, plasticidad fenotípica, gastos y asignación de energía.

Costos de Mantenimiento

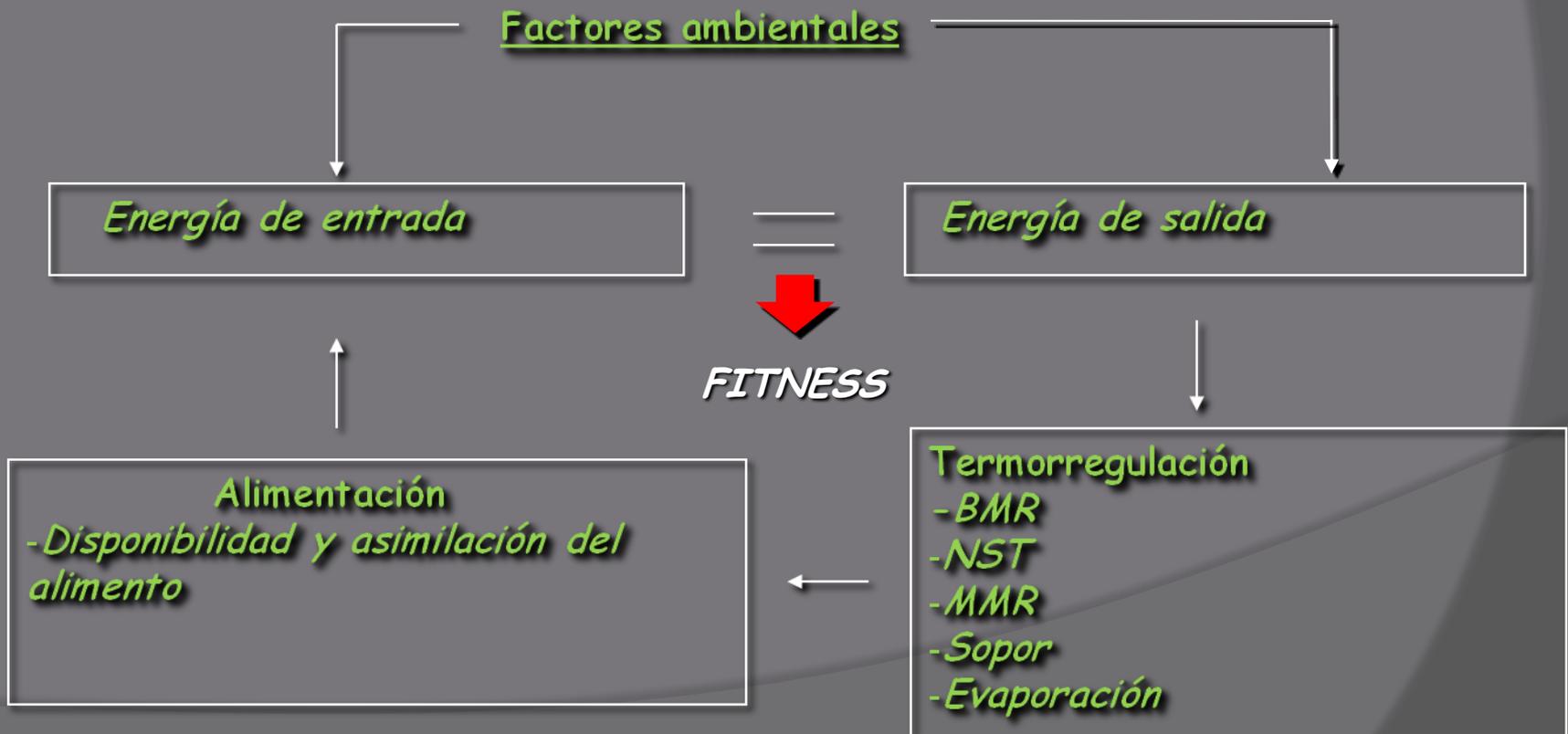


- 80% del presupuesto
- Ligación factorial con otros costos (límites)
- Factores causales = evolución de patrones energéticos
- Diseño y restricciones



Balance Energético

Resumiendo... el balance de E depende de la interacción entre factores ecológicos y plasticidad fisiológica y comportamental con consecuencias últimas para el *fitness* del organismo



Termorregulación

La temperatura corporal de los organismos es sin duda una de los factores más importantes en determinar numerosos procesos fisiológicos y ecológicos

La temperatura depende de varias **propiedades del organismo**, como la tasa metabólica, tamaño, forma y propiedades (piel con o sin plumas, pelo), y así como de **factores ambientales**, como radiación solar, temperatura del ambiente y velocidad del viento



TERMINOLOGÍA

Poiquilotermita

La temperatura corporal (T_c) varía con la temperatura ambiental (T_a)



Homeotermita (T_c constante)



TERMINOLOGÍA

Poiquilotermita
(T_c varía con T_a)



Homeotermita
(T_c constante)

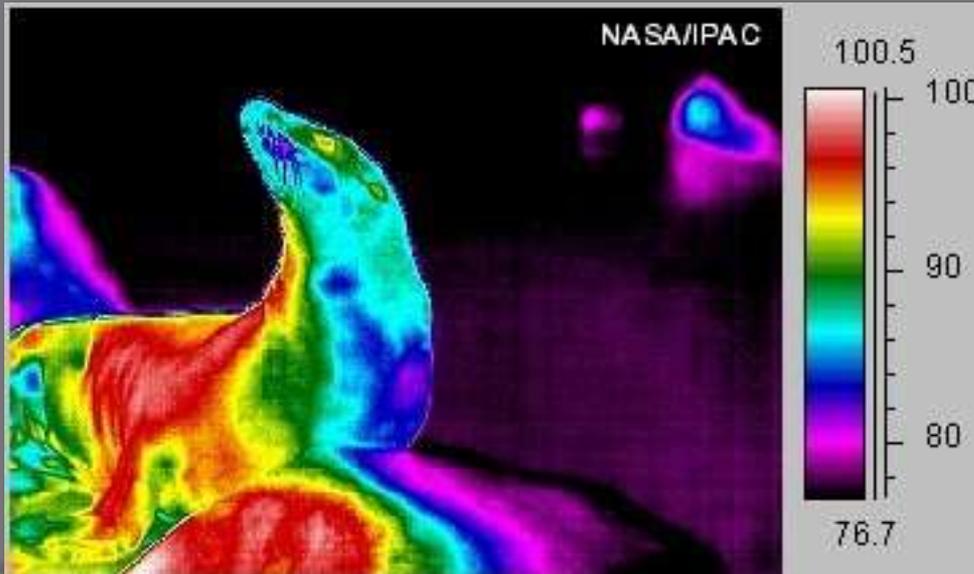


TERMINOLOGÍA

Heterotermia
(Tc elevada y regulada pero bajo ciertas circunstancias varía)

Regional

Estacional



TERMINOLOGÍA

Endotermia

Tc mantenida a expensas de calor interno (metabolismo)



TERMINOLOGÍA

Ectotermia

Tc mantenida vía fuentes externas de calor (comportamiento)

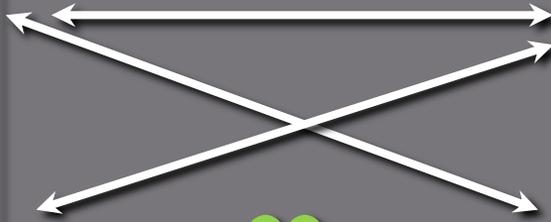


TERMINOLOGÍA - resumen

Constancia de Tb

vs

Fuente de calor para Tb

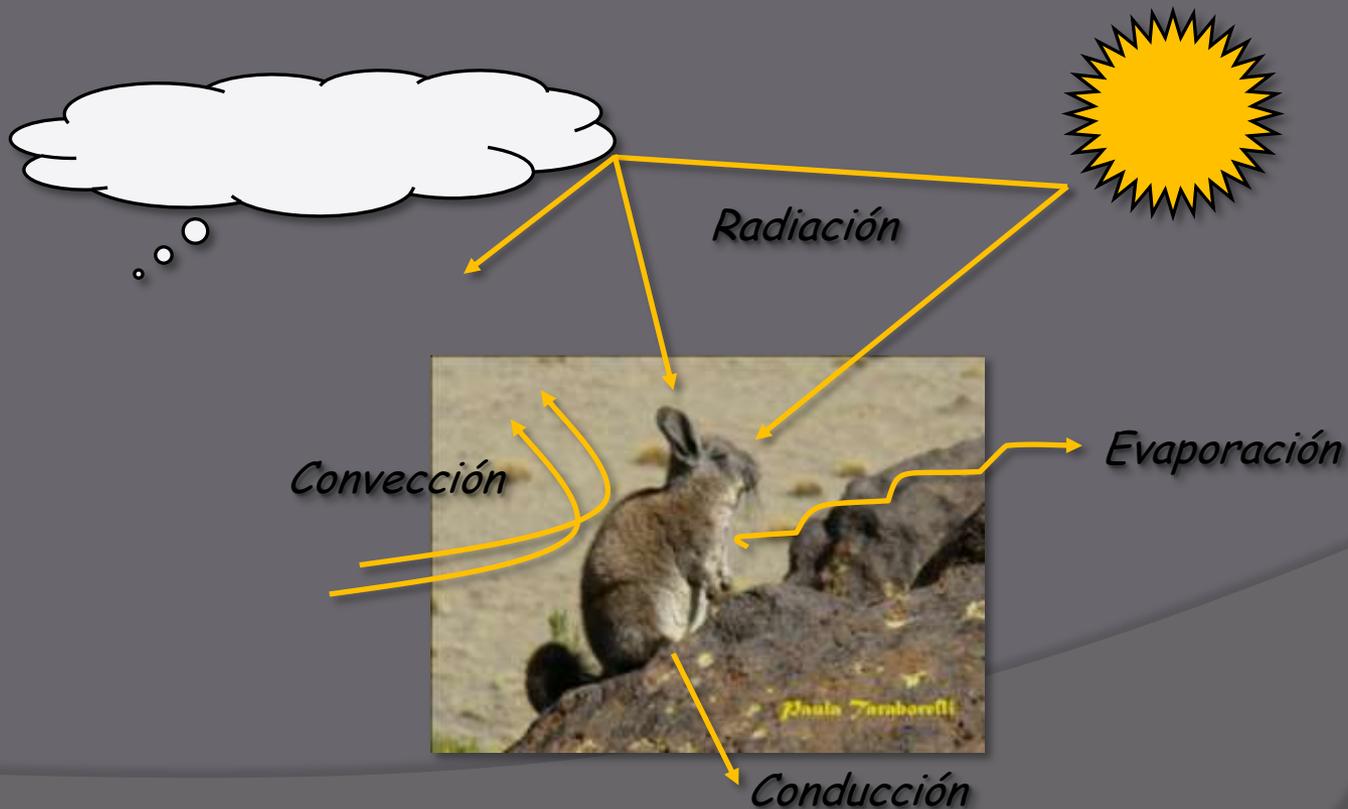


??



Transferencia de calor

$$\frac{dQ}{dt} = \text{Radiación} + \text{Conducción} + \text{Convección} + \text{Evaporación}$$



Estrategias generales para regular T_c

En función de la **fuentes de energía térmica** usada para mantener la temperatura corporal

Ectotermos (ecto = fuera)

Alteración del flujo de calor del cuerpo (comportamiento, morfología y fisiología)

T_a es un recurso ecológico para estos organismos

Reptiles, anfibios, peces



Endotermo (endo = adentro)

Dependientes de la actividad **metabólica** para la producción de calor

Mamíferos y aves



Termorregulación

Ectotermos vertebrados marinos



Oligocottus maculosus
Ocupa la franja intermareal completa

Más tolerante a temperaturas extremas

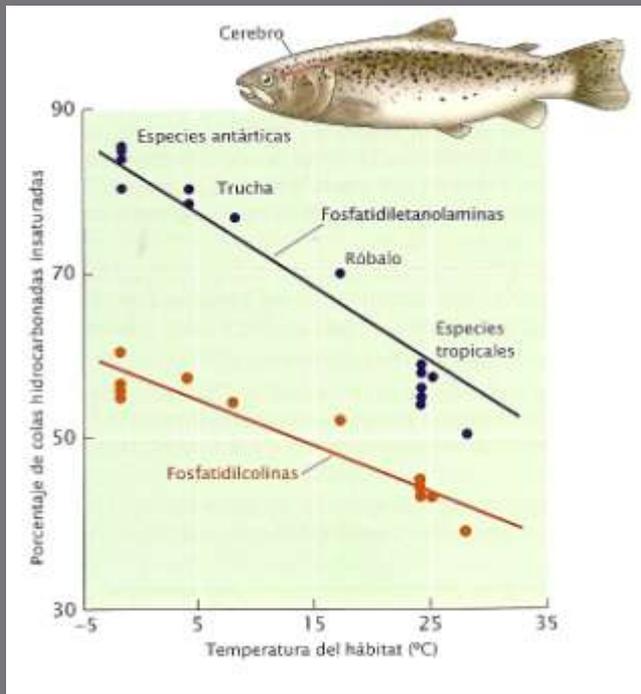


O. snyderi
Ocupa los sectores medios bajos

Ambas especies compensan los cambios de temperatura estacional ajustando sus tasas metabólicas

Termorregulación

La **tolerancia** a extremos de temperatura está relacionada con características fisiológicas que confieren ventajas adaptativas en esos ambientes



Esto define el rango de temperatura que cada especie puede explotar y explica **un patrón ecológico**: la segregación de nicho por uso diferencial del hábitat

Termorregulación

Ectotermos Anfibios

Tegumento permeable y la exposición al sol aumenta la tasa de evaporación de agua

La permeabilidad de la piel se reduce mediante **secreciones**

Las temperaturas **menores a los 17 ° C** incapacitan a muchas especies anfibios

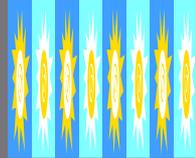
Saltos mejores entre 20-25° C



Eleutherodactylus portoricensis

Termorregulación

Ectotermos Reptiles



Radiación solar

Convección al aire

Evaporación

Piel, vías respiratorias y membranas oculares

Metabolismo (actividades celulares, fisiológicas)

Movimiento sol-sombra



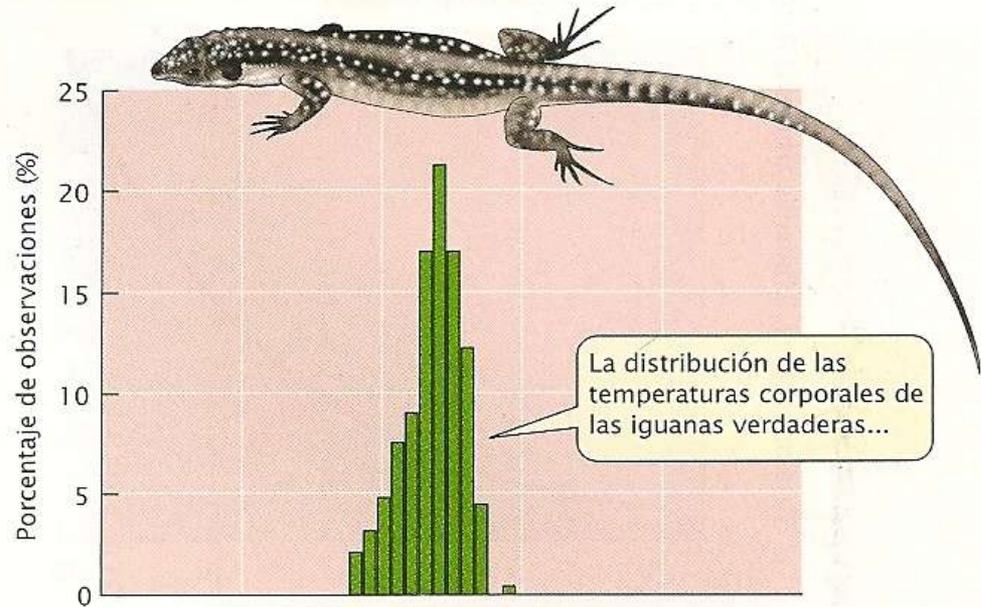
Conducción con sustrato (sólido)

Ectotermos Reptiles

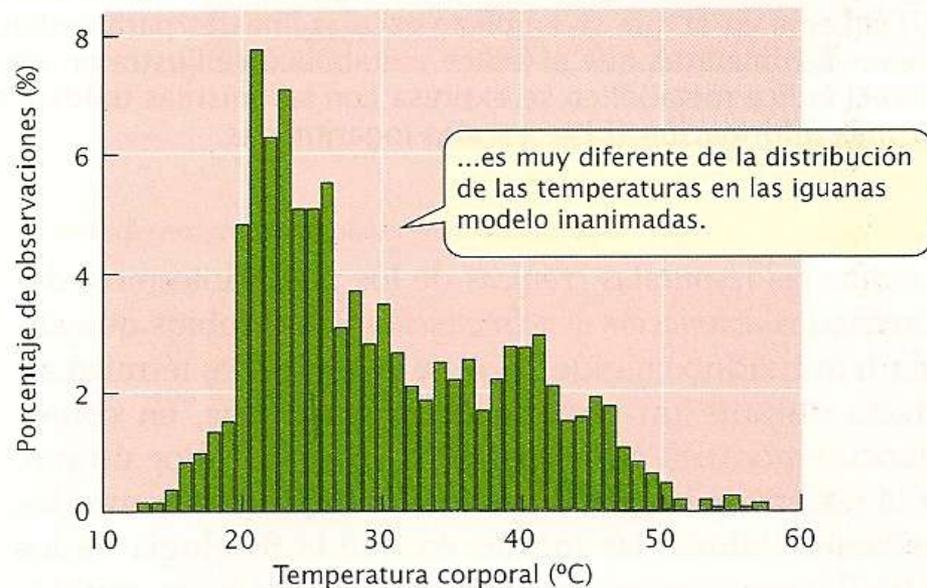
Por **termorregulación conductual**, la **temperatura operativa** de las lagartijas comprende un rango mucho menor que la temperatura ambiental real.

Los rangos de **temperatura selecta** varían entre especies y dentro de especies en función de la oferta del ambiente, tamaño y comportamiento.

(a) Temperaturas de las iguanas verdaderas



(b) Temperaturas de las iguanas modelo



Termorregulación

Ectotermos Reptiles

Cambios de coloración

Liolaemus tenuis y *L. lemniscatus*

Coloración **oscura** a **bajas** temperaturas, hay una expansión de cromatóforos (absorben **73%** de la luz visible)

Coloración **clara** al **aumentar** la temperatura (absorben **58%** de la luz visible)

Estos cambios favorecen la ganancia calórica por **radiación solar**



Termorregulación

Ectotermos Reptiles

Tortuga *Derrnochelys coriacea* (850 Kg)

Mantiene una temperatura de entre 25 °C y 26 °C en un ambiente de 8 °C

Producción de calor por actividad muscular al nadar

Presencia de una capa de aceite subcutánea que permite la retención del calor generado

Inercia térmica por tamaño

Caparazón oscuro



Termorregulación

Ectotermos Reptiles

Tamaño corporal e inercia térmica

Un animal grande se calentará y enfriará **más lento** que uno pequeño. Tienen **mayor inercia térmica** o resistencia a los cambios de temperatura

Un reptil grande (> 20 -25 g) que se ha calentado, puede usar los **mecanismos fisiológicos** para reducir la pérdida de calor más efectivamente que un animal pequeño



$$R=S/V$$

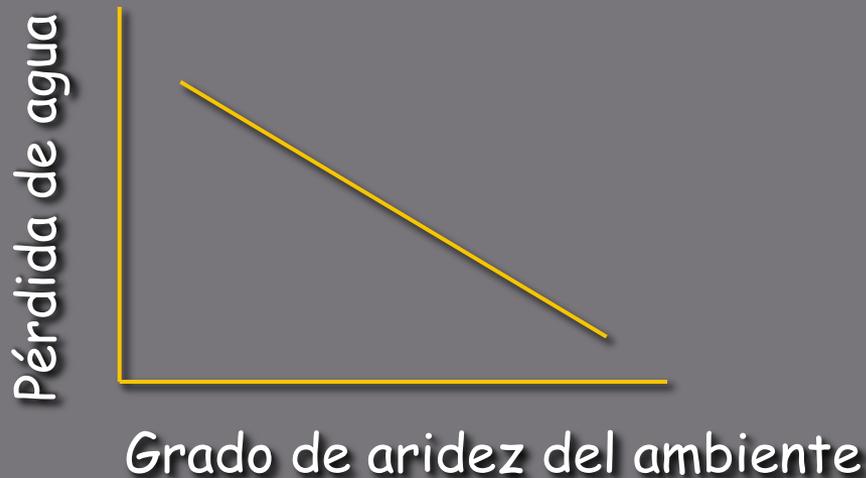


Termorregulación

Evaporación: el cambio de estado del agua del líquido al gaseoso implica una gran pérdida de calor (590 cal)

Estrategia: jadean o mantienen la boca abierta a altas temperaturas

Existe una relación negativa entre el grado de aridez del ambiente y la pérdida de agua: **compromiso en ambientes desérticos!**



Termorregulación

Ectotermos Reptiles

Mecanismos conductuales

- Cambios en el uso de microhábitats (grietas, vegetación)
- Cambios de los patrones de actividad diarios y estacionales (menor actividad pasado el mediodía)
- Cambios de la posición del cuerpo



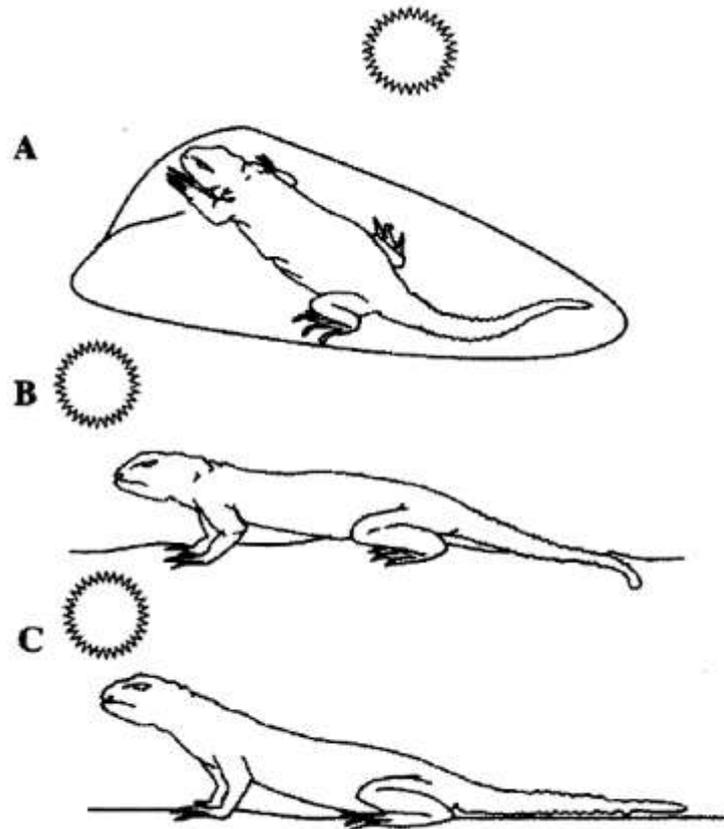
Aumentan/disminuyen la pérdida/ganancia de calor por **radiación** solar, **infrarroja**, **convección** y/o **conducción**



Termorregulación

Ectotermos Reptiles

Mecanismos conductuales



• Fig. 3. Posturas de termorregulación en *Phymaturus flagellifer*. a: al emerger por las mañanas, b: durante la mañana, c: al medio día o cuando la temperatura ambiental es elevada (Extraído de Habit & Ortiz, 1996)

Termorregulación

Ectotermos Reptiles

Mecanismos fisiológicos

•Mecanismo vascular:

La tasa de transferencia calórica entre las distintas partes del cuerpo se modifica por cambios en la **frecuencia cardiaca, flujo y redistribución de sangre**

-En la **fase de calentamiento** la frecuencia cardiaca **aumenta**, **aumenta** el flujo de sangre por unidad de tiempo, el calor ganado en las regiones más **superficiales** llega rápidamente a las zonas más frías del centro del cuerpo
Los **vasos periféricos** se dilatan

-**Reducen** la **perdida de calor** del centro del cuerpo, **disminuyendo** la frecuencia cardíaca



Termorregulación

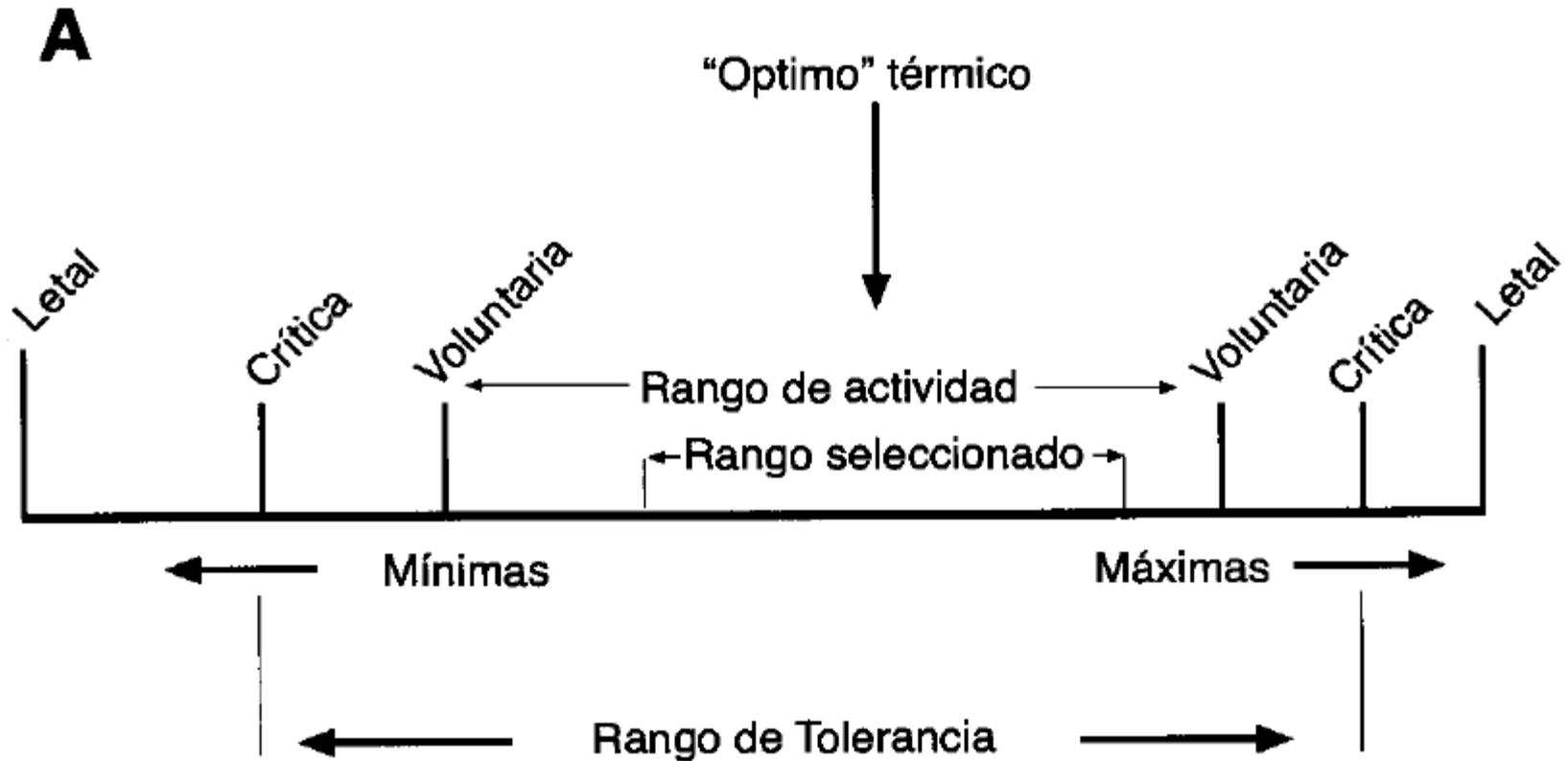
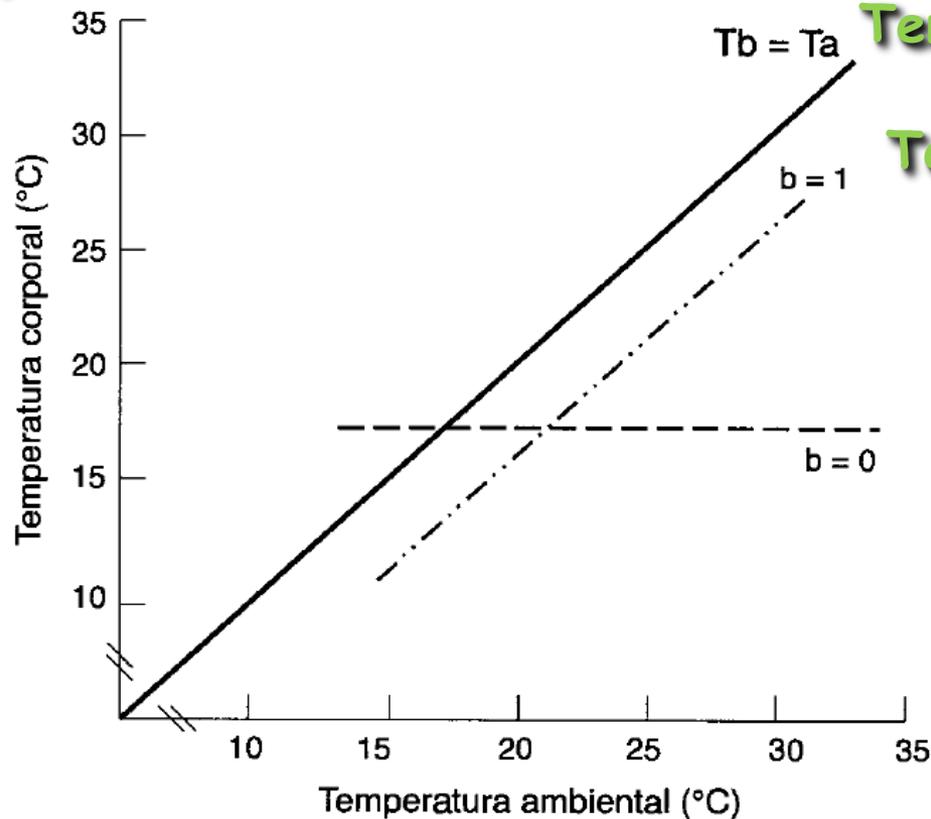


Figura a. Temperaturas posibles de cuantificar en un ectotermo

La tolerancia a un sobrecalentamiento (**hipertermia**), es **menor** que un shock de baja temperatura (**hipotermia**)

Termorregulación

Ectotermos Reptiles



• Fig. 5. Relación entre la temperatura corporal (T_b) y la temperatura ambiental (T_a) para un caso extremo de termoconformador ($b = 0$) y un termorregulador ($b = 1$). La recta representa la igualdad T_b y T_a .

Termoconformador: viven en ambientes con poca disponibilidad de recursos térmicos y/o con altos costos para aumentar T_b
Ej: en bosques sombreados o de noche

Termorregulación

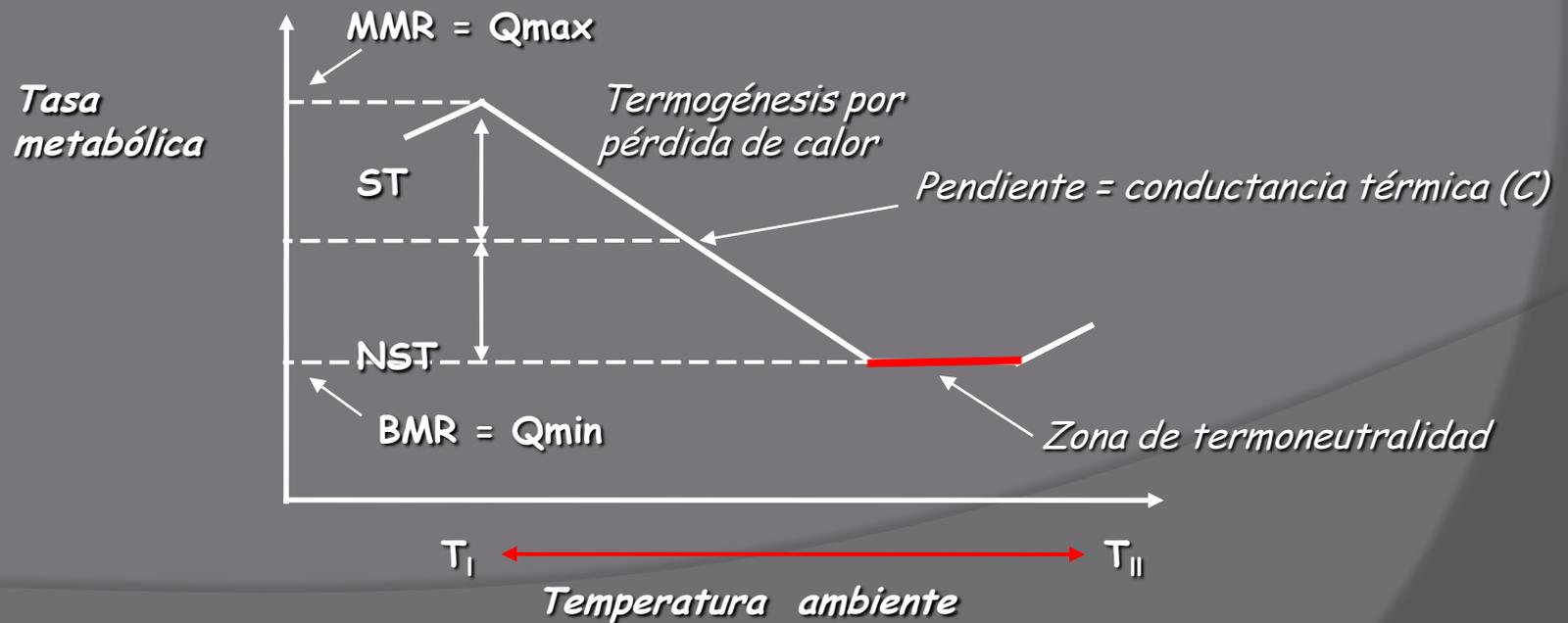
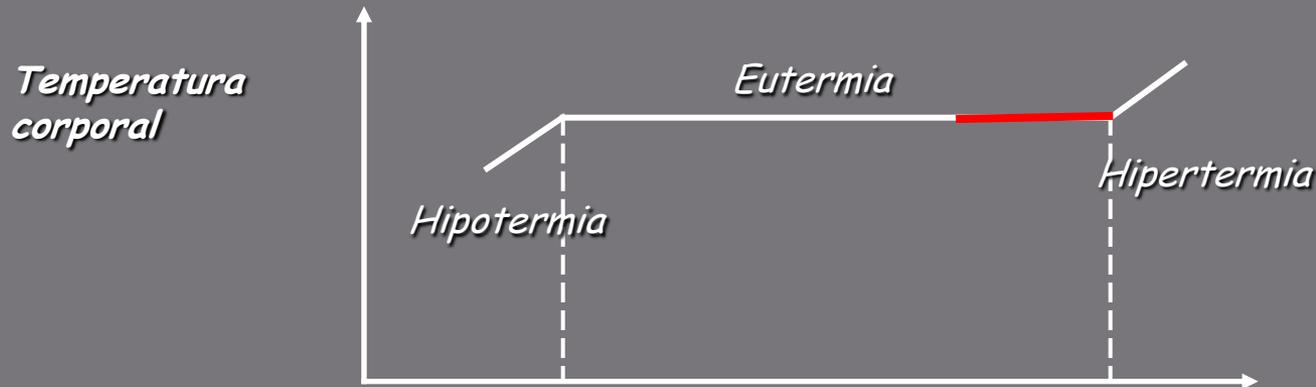
Ectotermos Reptiles y Anfibios

Los anfibios y reptiles terrestres que muestran letargo en invierno son denominados = invernantes

La disminución en la tasa metabólica durante el verano con temperaturas ambiente elevadas = estivación

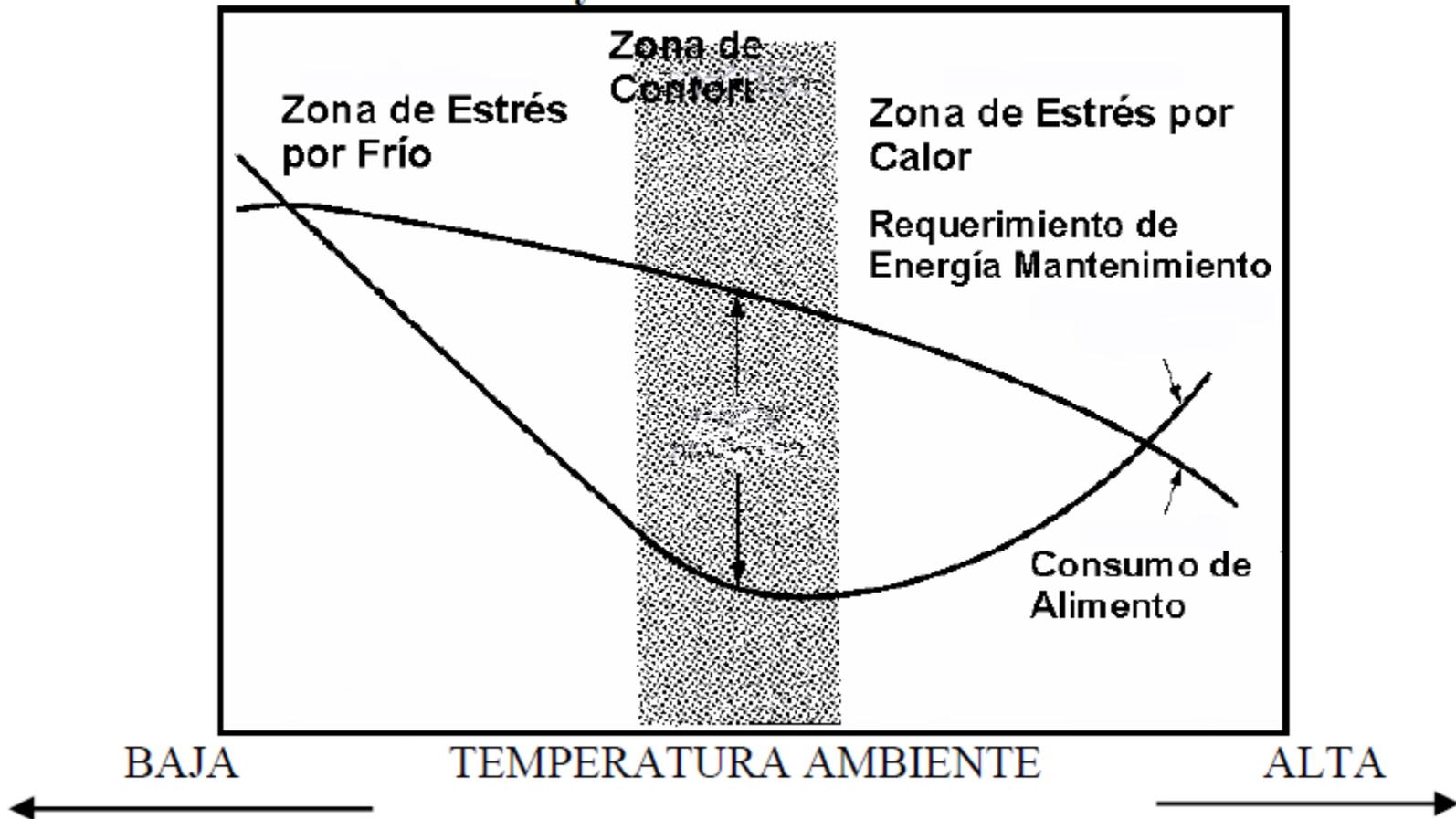


Endotermia: Zona de termoneutralidad



Endotermia

Figura 4-4.- Relación entre la temperatura ambiente, el requerimiento de energía de mantenimiento y el consumo voluntario de alimento.



Termorregulación

Endotermos Aves

Mecanismos conductuales

Se desplazan entre la costa y los sitios de nidificación en el desierto

Vuelos de regreso al desierto: de **noche** (evasión de hipertermia)

Vuelos a la costa a la **mañana** donde hay más alimento y menos depredadores

Temperatura del suelo 61 °C

Larus modestus



Termorregulación

Endotermos Aves

¿Cómo enfrentan el Gasto energético, en condiciones de bajas temperaturas ambientales los picaflores?

• **Restringen** las visitas al comedero al mínimo necesario (reducen gastos energéticos asociados al forrajeo)

Vuelo sostenido: Costo de **14 veces**
el gasto metabólico basal
Vuelo aumenta **pérdida** de calor por
convección

• **Invierten** la energía ahorrada en termorregulación

• Igual **no logran** acumular de reservas energéticas para termorregular durante la noche

• Presentan sopor como mecanismo de ahorro de energía



Termorregulación

Endotermos Aves

Sopor (letargo): es una estrategia comúnmente utilizada por picaflores,

- Inducida por **factores extrínsecos**
bajas temperaturas, restricción del alimento, competencia
- Por **factores intrínsecos**
migración, muda, nivel de reservas energéticas



Sopor diurno reduce hasta un 25% en su gasto metabólico de reposo

Termorregulación

Endotermos Aves

Sopor nocturno = letargo

La **temperatura corporal** desciende,
respiración irregular,
frecuencia cardíaca disminuye de
1000/min vuelo,
500/min reposo a
50/min sopor



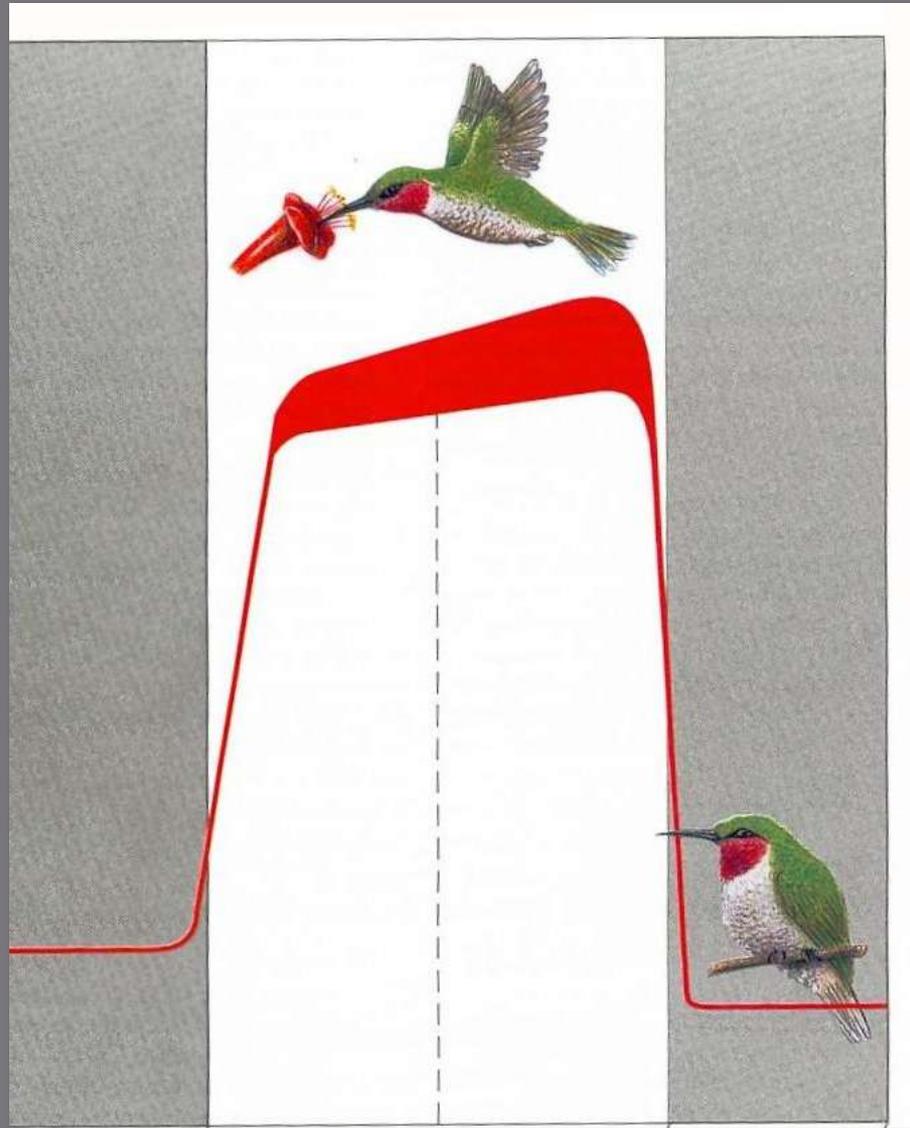
Sopor nocturno representa hasta un
85 % de ahorro energético respecto al gasto metabólico basal

Pero aumenta el riesgo de depredación

Consumo de O₂
(ml O₂/g/h)

50

1



SOPOR

12:00am

Termorregulación

Endotermos Aves

Experimento: aclimataron durante 20 días, en dos condiciones térmicas (frío=15°C o calor 25°C)

A bajas temperaturas:

- **Aumento** del tamaño de órganos metabólicamente más productivos: **corazón, pulmones y músculos**

- **Aumento** de tasa metabólica basal (**BMR**)
- **Aumento** de gasto diario de energía (**DEE**)
- **Sopor nocturno**
- **Disminución** del tiempo de vuelo

Sephanoides sephaniodes



Regulación del balance de energía

Termorregulación

Endotermos Mamíferos y Aves

Termogénesis tiritante (TT)

En respuesta al estrés por frío, **aumenta el tono muscular** hasta un nivel crítico, comienza la tiritación

- Aumenta la **producción de calor** unas **4 a 5** veces sobre la producción normal
- La **contracción involuntaria, sincrónica** y rítmica de las unidades motoras de los **músculos opuestos**
- Al no realizarse trabajo externo, toda la **energía liberada** al tiritar aparece como calor



Bonasa umbellus



Parus atricapillus

Termorregulación

Endotermos Mamíferos y Aves

Termogénesis no tiritante (TNT)

Se produce principalmente por el desacoplamiento mitocondrial en el **tejido adiposo marrón o grasa parda** y es regulada por el sistema nervioso simpático

En los **neonatos**, la grasa parda se localiza en el tejido subcutáneo, adyacente a los principales vasos del cuello, abdomen y tórax, alrededor de la escápula, y en grandes cantidades en las áreas suprarrenales



Akodon azarae



Ctenomys talarum

Termorregulación

Endotermos Mamíferos

Hibernación

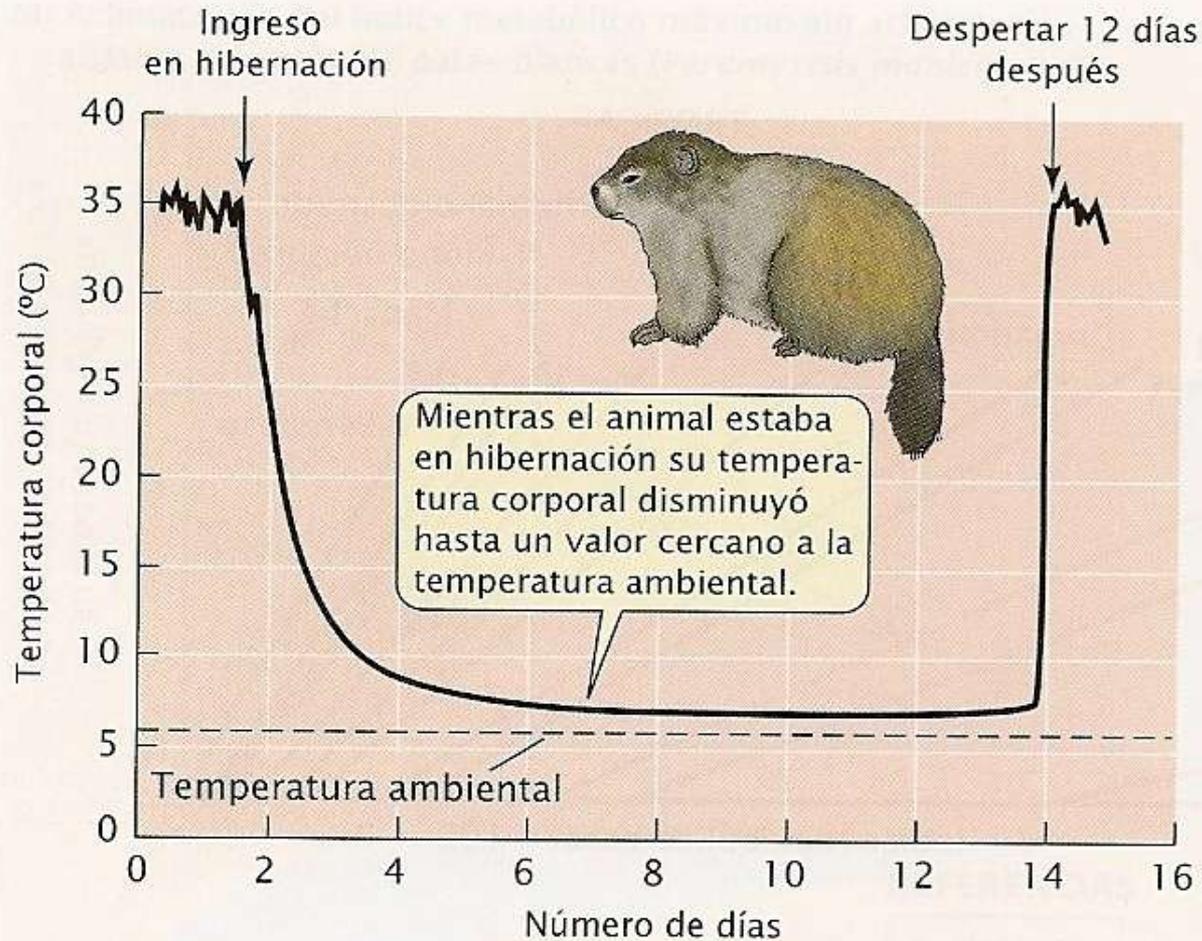
Estado de **suspensión**, para ahorrar energía en las épocas frías y/o escasez de alimento



Marmota marmota

- La **temperatura corporal baja** hasta menos de 10°C
- Todas sus **funciones biológicas** se enlentecen hasta casi detenerse
- La **frecuencia cardiaca** desciende a 2 ó 3 latidos por minuto (normal: 130 latidos/min)
- **Respira** una vez cada 5 minutos
- El **consumo de energía** se reduce proporcionalmente
- Pasa seis meses **sin comer**, gastando las reservas de grasa que ha acumulado durante el verano

Hibernación



Termorregulación

Endotermos Mamíferos

Hibernación

- Durante la hibernación aparece en la sangre una sustancia llamada **HIT** (Hibernation Inducement Trigger)

Esa sustancia se produce cuando llega el invierno, y **actúa** sobre el **hipotálamo** para que desencadene los cambios fisiológicos de la hibernación

- Región del **hipotálamo anterior**: centro que regula el exceso de **calor**
- **Hipotálamo posterior**: centro de mantenimiento del calor que regula el exceso de **frío** y la pérdida de calor

Marmota marmota



Termorregulación

Endotermos Mamíferos

Cuidado parental involucra:

El aspecto termorregulatorio, la **transferencia** directa de calor a las crías, la **selección** de un **ambiente** adecuado, que propicie la conservación de su calor corporal

Las crías tienen una **Gran relación Sup/vol**

Beneficio: el **agrupamiento**



Termorregulación

Endotermos Mamíferos

Cuidado parental

Tuco tuco (Ctenomys talarum)

La madre permanece en **contacto** con las crías en el nido el 80 % del tiempo, **amamantándolas** y contribuyendo al mantenimiento de su **temperatura corporal** hasta los 15 días de edad



Termorregulación

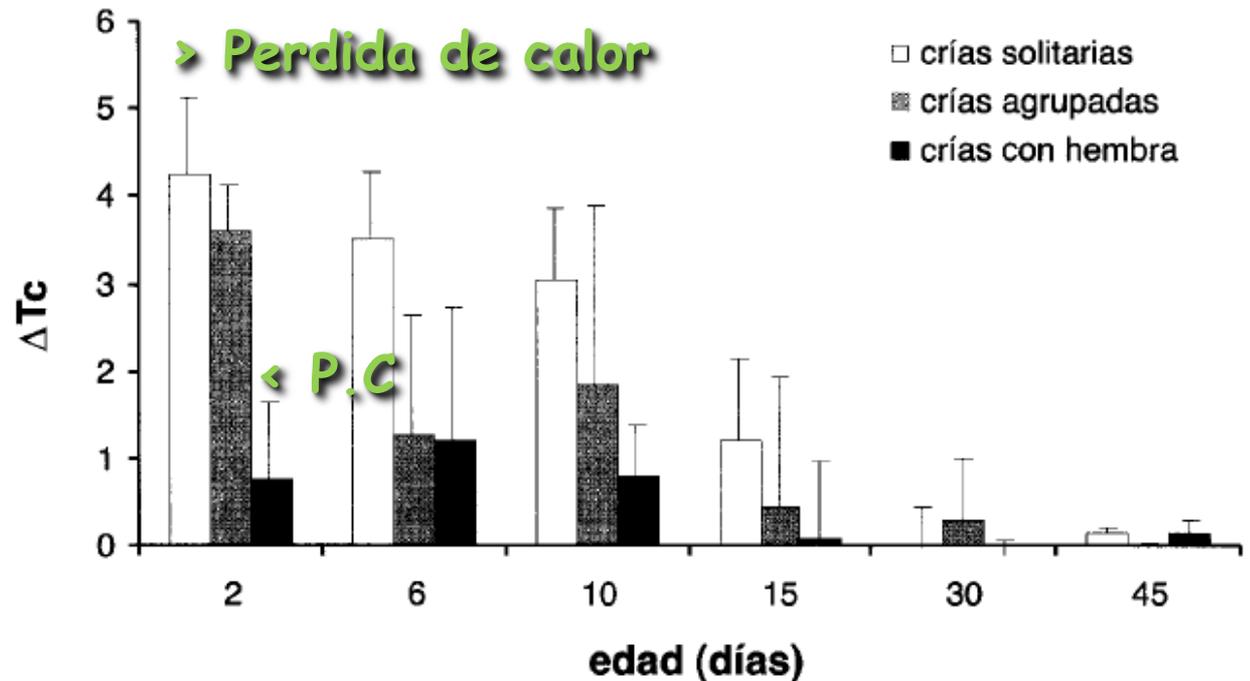
Endotermos Mamíferos

El **flujo de calor** de la hembra a las crías es **mayor** que el que producen las crías entre si

Hembra: tiene **mayor** capacidad de generar calor metabólico y **pelo más denso**



Tuco tuco
(*Ctenomys talarum*)



• Fig. 2. Diferencial térmico (ΔT_c) en crías de *Ctenomys talarum* vs. edad para diferentes condiciones de agrupamiento a T_a de 19 °C. $\Delta T_c = T_{cd} - T_{ca}$ (modificado de Cutrera 2002).

Termorregulación

Endotermos Mamíferos

Conducta de agrupamiento

- **Reducir** la pérdida de calor de los individuos agrupados principalmente debido a que la pérdida de calor por **convección**
- Al **reducir** la **superficie** expuesta al ambiente
- Provee a cada animal de un área con una **capa aislante** de espesor **mayor**

Heterocephalus glaber



Termorregulación

Endotermos Mamíferos

Conducta de agrupamiento

- **Reduce** la pérdida de calor corporal por **conducción** a superficies con menor temperatura
- **Nidos más profundos** donde los cambios de temperatura están atenuados



Rata topo desnuda
(*Heterocephalus glaber*)

Termorregulación

Endotermos Mamíferos

Mecanismos conductuales

Jadeo: bajan la temperatura corporal por **evaporación** del agua de la saliva



Termorregulación

Endotermos Mamíferos

Mecanismos conductuales

-Las regiones axilares y los flancos inferiores son "ventanas térmicas" las cuales son reguladas mediante diferentes posturas para normalizar la T_b por convección y evaporación

-Estas zonas del cuerpo se caracteriza por una menor densidad de vellón

-Son el 20% de la sup. del animal

(Fowler 1989; Rosenmann y Morrison 1963; De Lamo et al. 1998)



$T_b = 37,5 \pm 38,6 \text{ } ^\circ\text{C}$



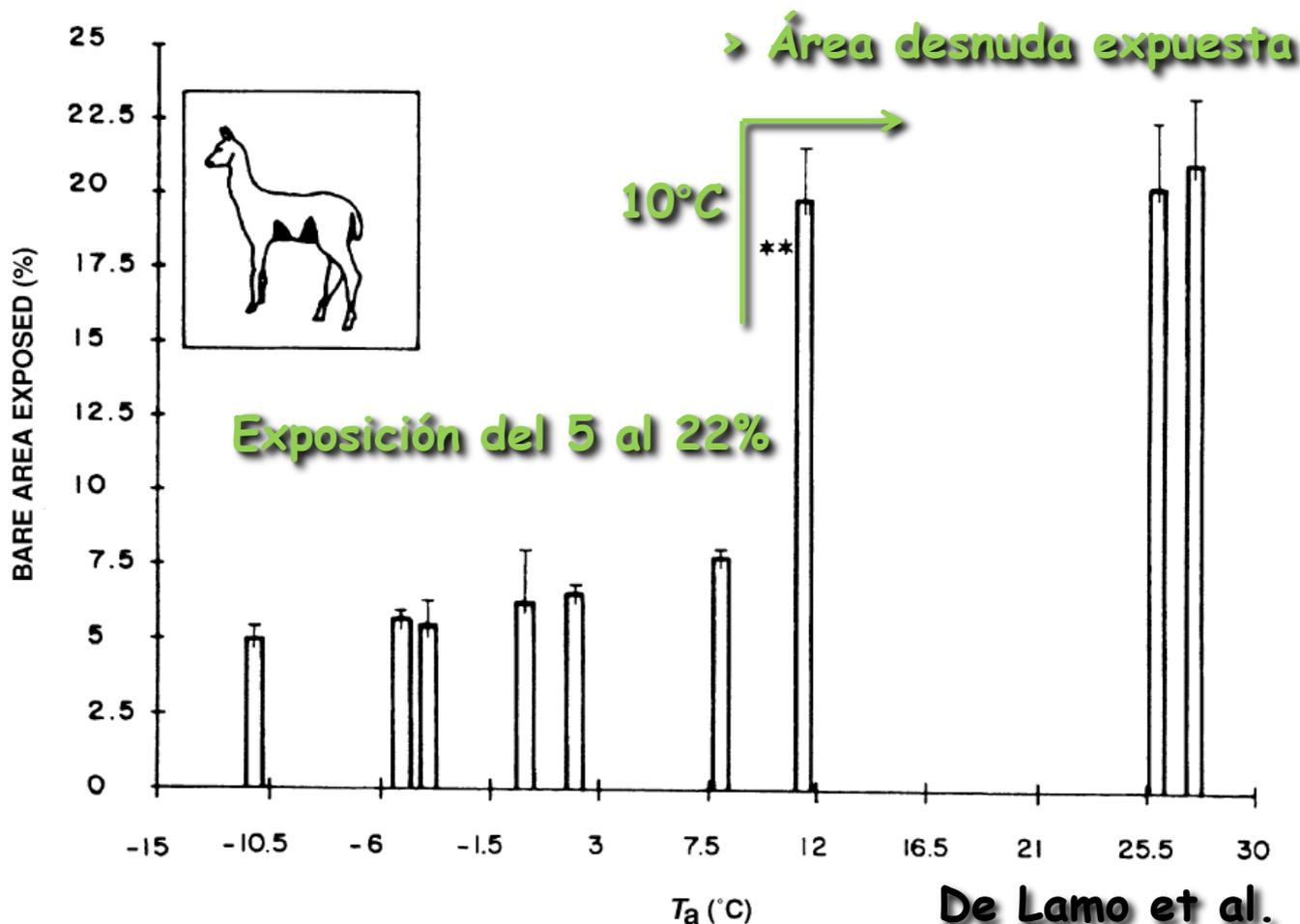
Guanacos
(*Lama guanicoe*)

Termorregulación

Endotermos Mamíferos

Mecanismos conductuales

Fig. 3. Mean percentages of bare area exposed as a function of ambient temperature (T_a). Vertical lines show the standard deviation. The stars indicate a significant difference between the percentages exposed at different T_a values (LSD, $P < 0.05$). For the guanacos there is a significant change in exposed area at a T_a between 7.5 and 11°C. Total $n = 65$ for axillar regions and $n = 64$ for flank regions.



Termorregulación

Endotermos Mamíferos

Mecanismos conductuales

Fig. 1. Variation in daily activity in captive guanacos, showing time spent in various standing postures. ■, eating; ○, standing; ▲, moving.

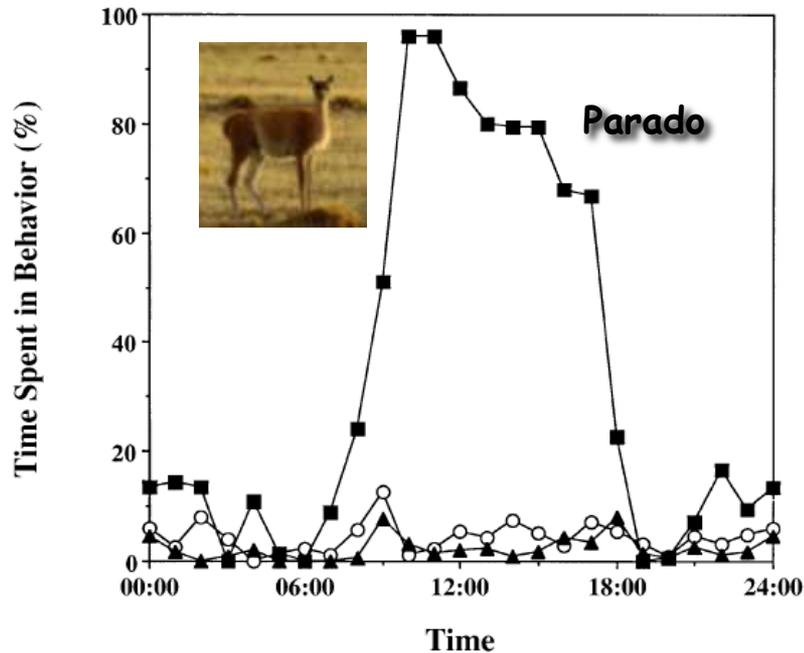
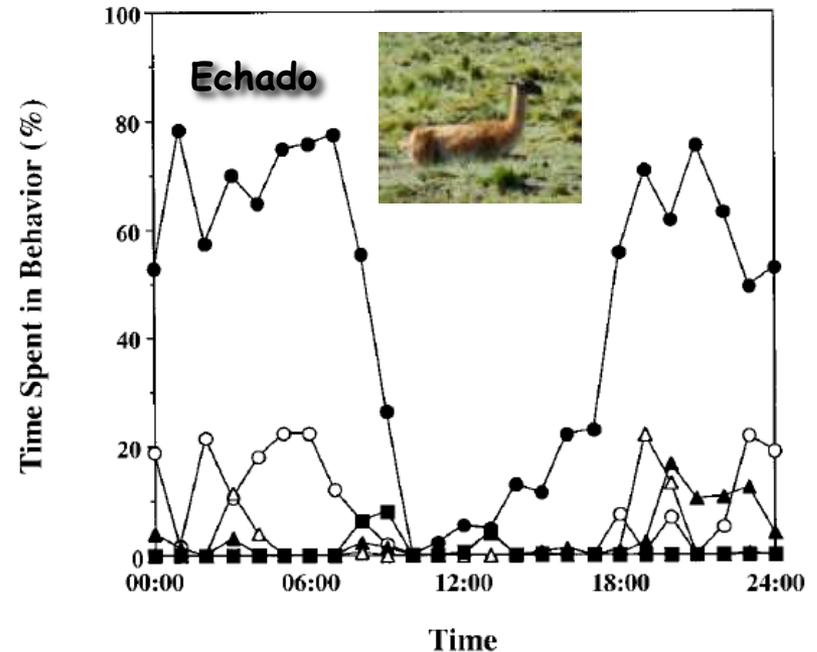


Fig. 2. Variation in daily activity in captive guanacos, showing time spent in various lying postures. ●, bedding; ○, bedding and huddling; ▲, head-down lying; △, head-down lying and huddling; ■, ruminating.



Postura echado: disminuye el tamaño de las ventanas térmicas, **reduciendo** la pérdida de calor

Termorregulación

Endotermos Mamíferos

Mecanismos conductuales

- Existe **pérdida** de calor **convectivo** por las patas
Estas representan el **28%** del total de la superficie corporal
- **Las extremidades** son responsables del 50 al 90% de pérdida de calor, según la velocidad del viento y T_a
- **Postura echado**: disminuye la pérdida de calor un 67 %, en una T_a de 7°
- **Si hay viento fuerte orientan** los cuartos traseros hacia el viento



Guanacos
(*Lama guanicoe*)

Termorregulación

Endotermos Mamíferos

Mecanismos conductuales

- Mayor densidad de **glándulas sudoríparas** en ventanas térmicas

- Entre los **20 y 33°C** se activan las glándulas sudoríparas, generando una **pérdida de calor** desde **12 a 37%**

= **Enfriamiento por evaporación**

- **Pérdida de agua** es controlada por cambios posturales en el guanaco

AXILLAR SWEAT PRODUCTION

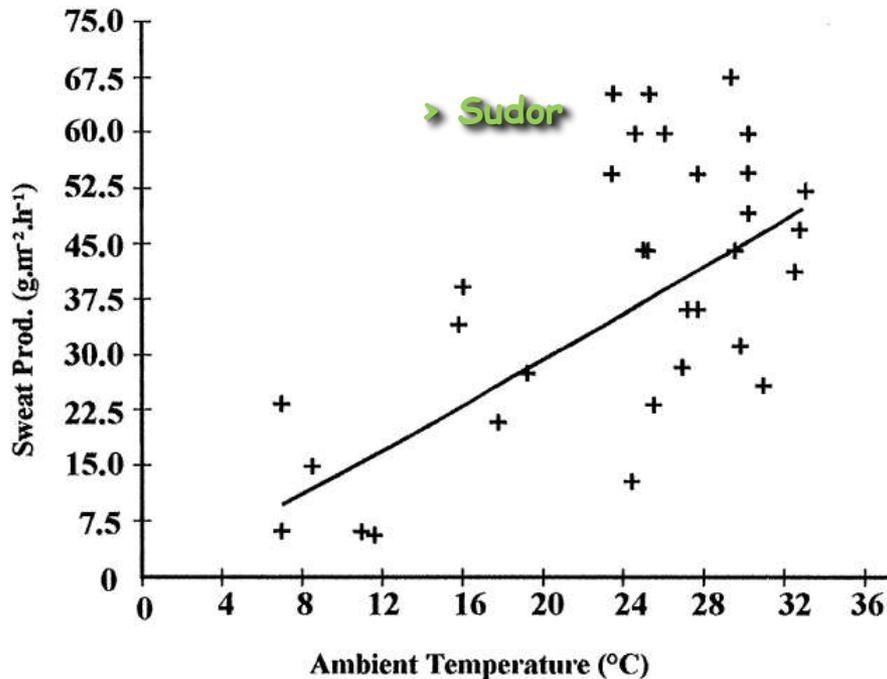


Fig. 3. Sweat production from the axillar region as a function of ambient temperature (T_a) measured between 3 and 36°C. The line is the best fit regression for the measured data $y = 1.119x^{1.086}$ ($r = 0.674$; $n = 32$).



- **Pérdida de agua respiratoria**
NO es un mecanismo importante para la disipación de calor en guanacos

