

Capítulo 41. Energía y metabolismo II: respiración

Las células heterótrofas obtienen energía de la oxidación de los compuestos que contienen carbono. Este proceso libera dióxido de carbono y, para máximos rendimientos energéticos, requiere oxígeno. La respiración -o ventilación- es el medio por el cual un animal obtiene oxígeno para la respiración que ocurre en sus células y se libera del dióxido de carbono.

Tanto el agua como el aire contienen oxígeno. El oxígeno entra a las células y a los tejidos corporales por difusión, moviéndose desde regiones donde su presión parcial es alta a regiones donde su presión parcial es baja. Sin embargo, el movimiento de oxígeno por difusión es eficiente sólo cuando hay un área superficial relativamente grande expuesta a la fuente de oxígeno y cuando la distancia por la cual el oxígeno debe difundir es corta.

Las branquias y pulmones surgieron como resultado de presiones selectivas que permitieron incrementar la eficiencia de los medios de intercambio gaseoso. Ambos órganos presentan grandes superficies para el intercambio de gases y tienen también una rica provisión de sangre que transporta estos gases hacia otras partes del cuerpo del animal.

La respiración en los animales grandes implica tanto la difusión como el flujo global. El flujo global lleva agua o aire a los pulmones o a las branquias y hace circular el oxígeno y el dióxido de carbono en el torrente sanguíneo. Los gases se intercambian por difusión entre la sangre y el aire de los pulmones o el agua que rodea a las branquias, y entre la sangre y los tejidos.

En los seres humanos, el aire entra a los pulmones a través de la tráquea y avanza hasta los bronquios y bronquiolos, que terminan en los alvéolos donde se produce el intercambio gaseoso.

Los cambios en el volumen de la cavidad torácica son los responsables de la variación en la presión de los pulmones. El sistema respiratorio humano funciona como resultado de cambios en la presión pulmonar que, a su vez, resultan de cambios en el tamaño de la cavidad torácica.

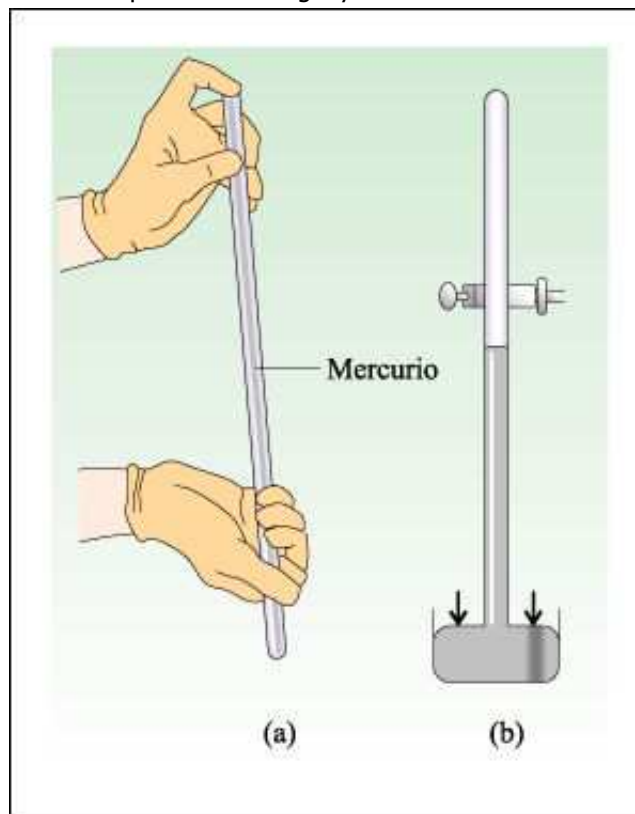
El oxígeno debe ser transportado a través de la sangre a todas las células del cuerpo. Los pigmentos respiratorios incrementan la capacidad transportadora de oxígeno de la sangre. En los vertebrados, el pigmento respiratorio es la hemoglobina que transporta el oxígeno. Cada molécula de hemoglobina tiene cuatro subunidades, cada una de las cuales puede combinarse con una molécula de oxígeno. El dióxido de carbono es transportado en el plasma sanguíneo principalmente en forma de ion bicarbonato.

La frecuencia y amplitud de la ventilación son controladas por neuronas respiratorias del tronco encefálico. Estas neuronas, activan neuronas motoras de la médula espinal que hacen que el diafragma y los músculos intercostales se contraigan y responden a señales causadas por cambios leves en las concentraciones del ion hidrógeno, del dióxido de carbono y del oxígeno en la sangre.

Difusión y presión de aire

En todo organismo el intercambio gaseoso -es decir, el intercambio de oxígeno y dióxido de carbono entre las células y el ambiente que las circunda- ocurre por difusión. La velocidad a la cual una sustancia difunde entre dos sitios está dada por la Ley de Fick. Los animales pueden maximizar la velocidad de difusión usando aire en lugar de agua, presentando una mayor área de intercambio gaseoso o un gradiente de concentración más pronunciado.

Para describir a un gas, es conveniente referirse a su presión y no a su concentración. A nivel del mar, el aire ejerce una presión de 1 atmósfera sobre nuestra piel, que es suficiente para sostener una columna de agua de aproximadamente 10 metros de alto o una columna de mercurio de 760 milímetros.



La presión atmosférica se mide habitualmente por medio de un barómetro de mercurio.

La presión total de una mezcla de gases, como el aire, es la suma de las presiones de cada gas en la mezcla y la presión de cada gas es proporcional a su concentración.

Composición del aire seco

Gas	% de volumen
Oxígeno	21
Nitrógeno	77
Argón	1
Dióxido de carbono	0,03
Otros gases*	0,97

* Incluye hidrógeno, neón, kriptón, helio, ozono, xenón y ahora, desafortunadamente, en algunos ambientes, radón.

El oxígeno, por ejemplo, que constituye aproximadamente el 21%, en volumen, del aire seco, ejerce el 21% de la presión atmosférica -160 mm Hg-. Este valor se conoce como presión parcial de oxígeno (PO₂).

La producción de CO₂, producto del metabolismo, y el consumo de O₂ se hallan relacionados y su intercambio se lleva a cabo en el alvéolo; en las vías respiratorias las concentraciones de estos gases se modifican. De acuerdo con sus respectivas presiones parciales estos gases se mueven de un compartimento a otro, desde una región de presión parcial más alta a una región de presión parcial más baja.

En ambientes localizados a grandes alturas, la presión atmosférica es baja (y, por consiguiente, la PO₂ es menor). Si una persona que vive a nivel del mar visita un lugar que está a una altitud comparativamente elevada., se sentirá ligeramente mareada al principio y se cansará con facilidad, debido a la menor PO₂. Para vivir a grandes alturas y para escalar con éxito una montaña, se requiere que el organismo experimente una serie de adaptaciones fisiológicas.

En aguas profundas, la situación es opuesta -las presiones de gas son más elevadas-. Si un buzo asciende con demasiada rapidez, puede sufrir una embolia muy dolorosa y, en algunas ocasiones,

mortal.

Evolución de los sistemas respiratorios

El oxígeno penetra y se mueve en las células por difusión. Dentro de la célula participa en la oxidación de compuestos orgánicos que son fuentes de energía celular. En este proceso se produce dióxido de carbono, que difunde luego fuera de la célula a favor del gradiente de concentración o de la presión parcial. Las sustancias pueden moverse eficientemente por difusión sólo hasta distancias muy cortas.

Los organismos que aumentaron de tamaño en el curso de la evolución, también desarrollaron sistemas circulatorios y respiratorios que transportan gran cantidad de moléculas gaseosas por flujo global.

En la lombriz de tierra existe una red de capilares que se encuentra separada de la superficie del cuerpo por una sola capa de células. El oxígeno y el dióxido de carbono difunden directamente a través de la superficie húmeda del cuerpo pero dentro del animal son transportados por flujo global.

En los insectos y algunos otros artrópodos el aire es canalizado directamente dentro de los tejidos por una serie de túbulos revestidos de quitina. Este sistema es eficiente en los organismos pequeños, pero constituye una limitación importante al tamaño que puede ser alcanzado por un animal.

Las branquias y los pulmones constituyen modos de incrementar la superficie respiratoria. Las branquias usualmente son superficies evaginadas mientras que los pulmones son cavidades o superficies invaginadas.

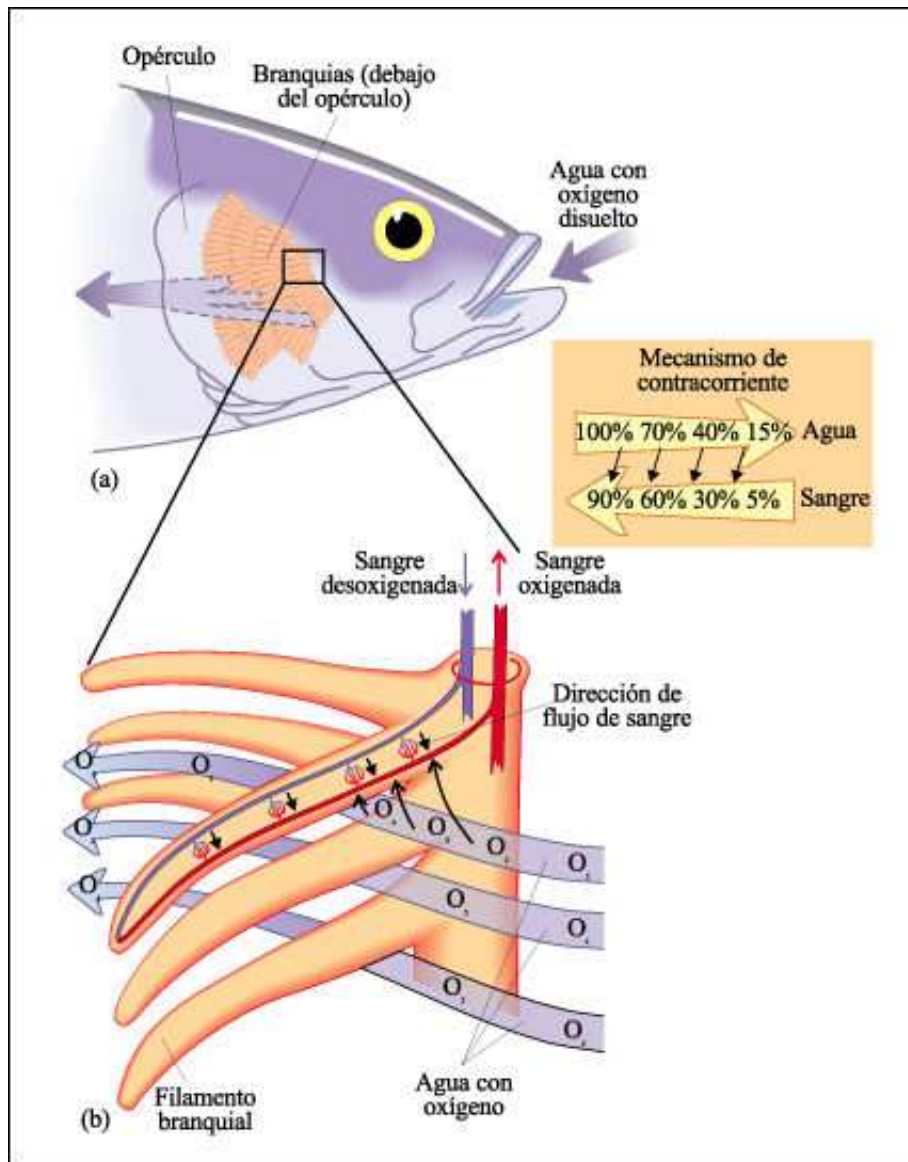


Las branquias son evaginaciones del epitelio que incrementan el área superficial expuesta al agua.

Frecuentemente, las branquias están cubiertas por un exoesqueleto, como en los crustáceos, o por una cubierta lobulada, como en los peces. En el axolote, el anfibio que se muestra aquí, la naturaleza externa de las branquias es claramente evidente. Su color rojo brillante se debe a la sangre que fluye a través de redes densas de capilares que se encuentran separadas de la superficie de la branquia por una única capa de células.

La superficie respiratoria de la branquia, como la superficie de la lombriz de tierra, es una capa unicelular, expuesta al ambiente de un lado y a los vasos del sistema circulatorio del otro.

Se cree que la branquia de los vertebrados cumplió primariamente una función alimentaria. En las branquias de los peces, los vasos de la circulación están dispuestos de modo tal que la sangre es bombeada a través de ellos en dirección opuesta a la del agua que contiene oxígeno, en una disposición de contracorriente que da como resultado una transferencia de oxígeno a la sangre mucho más eficiente que si ésta fluyese en la misma dirección que el agua.



En los peces, el oxígeno entra a la sangre por difusión desde el agua que fluye a través de las branquias.

a) La estructura anatómica de las branquias determina que la velocidad de difusión sea máxima. b) Los vasos circulatorios están dispuestos de tal forma que la sangre es bombeada a través de ellos en dirección opuesta a la del agua que lleva oxígeno. Esta disposición permite que la sangre que lleva más oxígeno (es decir, la sangre oxigenada que sale del filamento branquial) contacte con el agua que lleva más oxígeno (el agua que entra al filamento), y la sangre que lleva menos oxígeno (la sangre desoxigenada que entra en el filamento branquial) contacte con el agua que lleva menos oxígeno (el agua que sale del filamento). Como resultado, la concentración de oxígeno en la sangre en cualquier parte del filamento branquial es inferior a la concentración de oxígeno del agua que fluye por la cámara branquial y, así, el oxígeno siempre fluye desde el agua hacia la sangre.

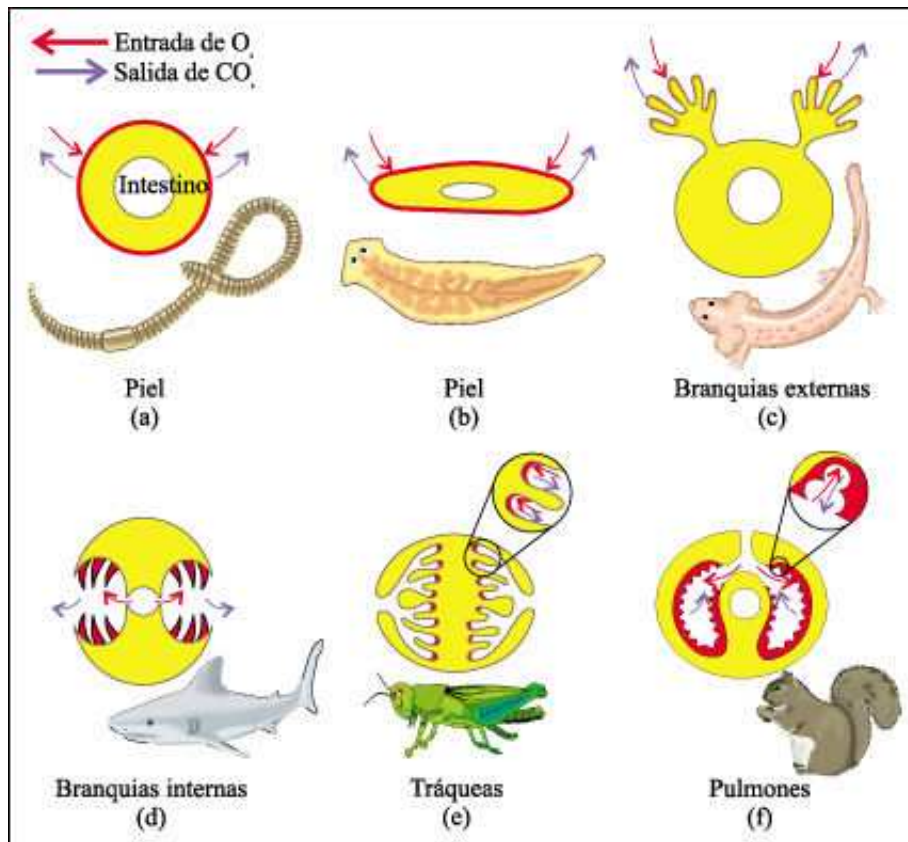
Los pulmones son cavidades internas desde las cuales el oxígeno contenido en el aire pasa al torrente sanguíneo. Presentan una ventaja abrumadora a quienes los portan ya que las superficies respiratorias pueden mantenerse húmedas sin que se produzca una pérdida grande de agua por evaporación. Los pulmones también se encuentran en algunos invertebrados.

Algunos peces primitivos tenían branquias y pulmones. Los anfibios y los reptiles tienen pulmones relativamente simples, con pequeñas superficies internas y dependen en gran medida de su piel

para el intercambio gaseoso; los reptiles respiran casi enteramente por sus pulmones.

Respiración en animales grandes: algunos principios

Existen, básicamente, cinco tipos de sistemas respiratorios.



Diversidad de sistemas respiratorios.

a) En muchos organismos pequeños, desde protistas hasta lombrices de tierra, el intercambio gaseoso se produce a través de toda la superficie corporal. b) En los gusanos planos, el intercambio gaseoso se produce a través de la superficie de un cuerpo plano, forma que incrementa la relación superficie/volumen y disminuye la distancia en que se desarrolla la difusión dentro del cuerpo. c) Las branquias externas, como las de los gusanos poliquetos y algunos anfibios, incrementan la superficie de intercambio, pero están desprotegidas. En estos organismos, el intercambio gaseoso habitualmente ocurre también a través del resto de la superficie corporal. d) Con branquias internas, el mecanismo de ventilación impulsa el agua sobre las superficies branquiales altamente vascularizadas, como en los peces. e) El intercambio gaseoso en los extremos terminales de los tubos traqueales que se ramifican a través del cuerpo y penetran en todos los tejidos es característico de los insectos y algunos otros artrópodos terrestres. f) Los pulmones, presentes en todos los vertebrados que respiran aire y en algunos invertebrados como los caracoles terrestres, son sacos altamente vascularizados en los cuales fluye aire por un mecanismo de ventilación.

En los animales grandes, las moléculas de oxígeno provenientes del ambiente externo se desplazan a los tejidos metabólicamente activos por difusión y flujo global.

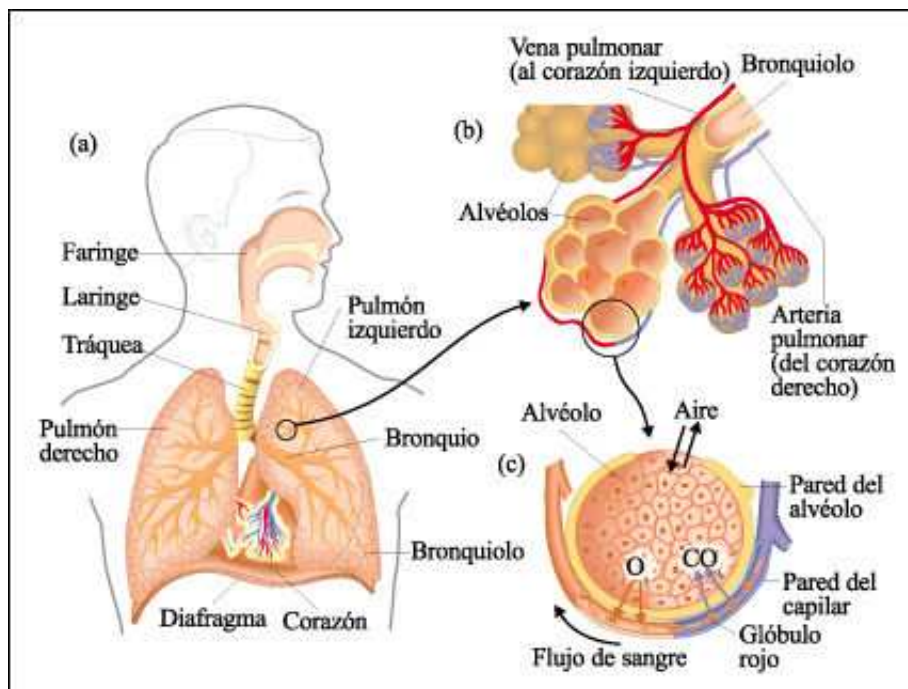
El oxígeno proveniente del medio externo (aire o agua) alcanza, por flujo global, los pulmones o las branquias. Luego, por difusión pasa a través de este tejido epitelial hasta la sangre desde donde, por flujo global circula hasta los tejidos donde será utilizado. Finalmente, difunde desde la sangre a los fluidos intersticiales, y hasta las células individuales para la respiración celular.

El dióxido de carbono, que es producido en las células de los tejidos, sigue el camino inverso y se elimina del cuerpo. La hematosis es el intercambio de CO_2 y O_2 en función de sus diferencias de presión entre la sangre y la cavidad alveolar, a través de una membrana constituida por la pared del alvéolo y la del capilar.

El sistema respiratorio humano

En el *Homo sapiens*, como en muchos otros animales, la inspiración o inhalación y la espiración o exhalación del aire hacia y desde los pulmones, habitualmente ocurre a través de la nariz donde son atrapadas partículas extrañas y polvo. El aire entra a los pulmones a través de la tráquea y avanza desde allí hasta una red de túbulos cada vez más pequeños, los bronquios y bronquiolos, que terminan en pequeños sacos aéreos, los alvéolos. El intercambio gaseoso tiene lugar realmente a través de las paredes alveolares. El aire entra y sale de los pulmones como resultado de cambios en la presión pulmonar que, a su vez, resultan de cambios en el tamaño de la cavidad torácica.

En el siguiente esquema, en a) el aire entra a través de la nariz o de la boca y pasa a la faringe, entra en la laringe y sigue hacia abajo por la tráquea, bronquios y bronquiolos hasta los alvéolos b) de los pulmones. Los alvéolos, de los que hay aproximadamente 300 millones en un par de pulmones, son los sitios de intercambio gaseoso. c) El oxígeno y el dióxido de carbono difunden a través de la pared de los alvéolos y de los capilares sanguíneos.



El sistema respiratorio humano.

Desde las cavidades nasales, el aire pasa a la faringe y desde allí a la laringe que contiene las cuerdas vocales y está situada en la parte superior y anterior del cuello. El aire que pasa a través de las cuerdas vocales al espirar las hace vibrar y esto causa los sonidos del habla.

Desde la laringe, el aire inspirado pasa a través de la tráquea, un tubo membranoso largo también revestido de células epiteliales ciliadas.

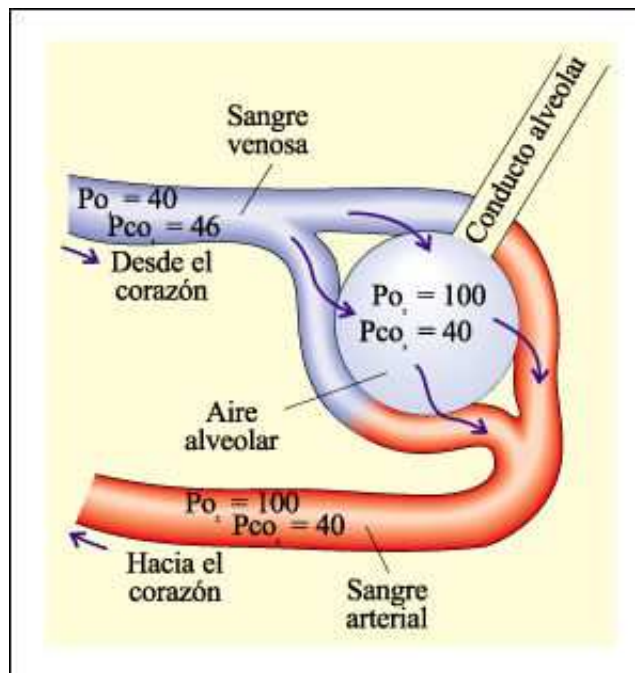
La tráquea desemboca en los bronquios, que se subdividen en pasajes aéreos cada vez más pequeños llamados bronquiolos.

Los bronquios y los bronquiolos están rodeados por capas delgadas de músculo liso. La contracción y relajación de este músculo, que se halla bajo control del sistema nervioso autónomo ajustan el flujo de aire según las demandas metabólicas.

Los cilios de la tráquea, bronquios y bronquiolos baten continuamente, empujando el moco y las partículas extrañas embebidas en él hacia la faringe, desde donde generalmente son tragados.

El intercambio real de gases ocurre por difusión -como consecuencia de diferentes presiones parciales de oxígeno y dióxido de carbono- en pequeños sacos aéreos, los alvéolos, rodeados por capilares. El endotelio de los capilares y las células epiteliales planas de los alvéolos constituyen la

barrera de difusión entre el aire de un alvéolo y la sangre de sus capilares.



El intercambio de los gases por difusión.

El intercambio de los gases por difusión se lleva a cabo debido a diferentes presiones parciales de oxígeno y de dióxido de carbono en el alvéolo y el capilar alveolar. Las cifras indican las presiones medidas en milímetros de mercurio.

Los pulmones están cubiertos por una membrana delgada conocida como pleura, que también reviste la cavidad torácica. La pleura secreta una pequeña cantidad de fluido que lubrica las superficies, de modo que éstas resbalan unas sobre otras cuando los pulmones se expanden y se contraen.

Mecanismo de la respiración

Los cambios en el volumen de la cavidad torácica son los responsables de la variación en la presión de los pulmones.

Inhalamos contrayendo el diafragma en forma de cúpula, que aplan y alarga la cavidad torácica, y contrayendo los músculos intercostales, que empujan la caja torácica hacia arriba y hacia afuera. Estos movimientos agrandan la cavidad torácica; dentro de ella disminuye la presión y el aire entra a los pulmones. El aire es forzado a salir de los pulmones cuando los músculos se relajan y el sistema vuelve a su equilibrio, reduciéndose el volumen de la cavidad torácica.

El sentido del flujo aéreo en las vías respiratorias depende de la diferencia de presión entre el alvéolo y la atmósfera. Cuando la presión alveolar es mayor que la presión atmosférica, el aire sale y se produce la espiración. Cuando la presión alveolar es menor que la atmosférica, el aire fluye hacia adentro y ocurre la inspiración. Este proceso cíclico, que es la base de la ventilación, se halla bajo control del sistema nervioso autónomo.

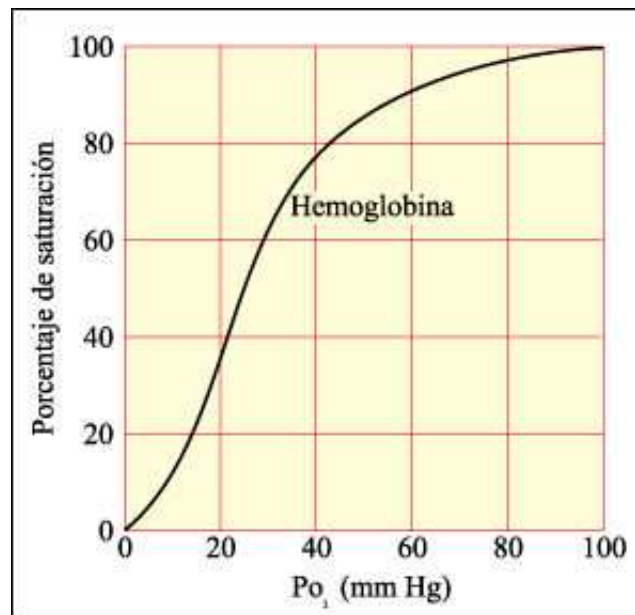
Transporte e intercambio de gases

El oxígeno es relativamente insoluble en el plasma sanguíneo. En animales que no dependen de su sangre para transportar oxígeno a cada célula, ya que poseen un sistema respiratorio traqueolar, esta baja solubilidad tiene pocas consecuencias. En otros animales, sería una limitación grave si no fuese por la presencia de proteínas especiales transportadoras de oxígeno -los pigmentos

respiratorios-, que elevan la capacidad de transporte de oxígeno de la sangre.

En los vertebrados, y en muchos invertebrados el pigmento respiratorio es la hemoglobina, que está empaquetada dentro de los glóbulos rojos. En los moluscos y los artrópodos, la hemocianina, que contiene cobre en lugar de hierro, es el pigmento respiratorio más común. Se conocen otros pigmentos respiratorios; todos son una combinación de una unidad que contiene un ion metálico y una proteína.

La hemoglobina tiene cuatro subunidades, cada una de las cuales puede combinarse con una molécula de oxígeno. La adición de cada molécula de oxígeno incrementa la afinidad de la molécula por la siguiente molécula de oxígeno. Recíprocamente, la pérdida de cada molécula de oxígeno facilita la pérdida de la molécula siguiente.



La curva de asociación-disociación oxígeno-hemoglobina.

Esta curva representa valores de porcentaje de saturación para la hemoglobina humana de un adulto normal a distintas presiones parciales de oxígeno, a 38° C y a pH normal. Cuando la presión parcial de oxígeno se eleva, la hemoglobina incorpora oxígeno. Cuando la presión de oxígeno alcanza 100 mm Hg, que es la presión presente habitualmente en el pulmón humano, la hemoglobina se satura casi completamente con oxígeno. Cuando la PO₂ cae, el oxígeno se disocia de la hemoglobina. Por lo tanto, cuando la sangre portadora de oxígeno alcanza los capilares, donde la presión es sólo de 40 mm Hg o menos, libera parte de su oxígeno (aproximadamente un 30 %) en los tejidos.

El dióxido de carbono es más soluble que el oxígeno en la sangre y viaja, en parte, disuelto en el plasma; en parte, unido a los grupos amino de las moléculas de hemoglobina y, en mayor proporción, como ion bicarbonato (HCO₃). Una vez que se ha liberado en el plasma, el dióxido de carbono difunde a los alvéolos y fluye del pulmón con el aire exhalado.

La mioglobina es un pigmento respiratorio que se encuentra en el músculo esquelético. Estructuralmente, se asemeja a una sola subunidad de la molécula de hemoglobina. La afinidad de la mioglobina por el oxígeno es mayor que la de la hemoglobina, y por eso toma oxígeno de la hemoglobina. Sin embargo, durante un ejercicio intenso, cuando las células musculares utilizan el oxígeno rápidamente y la presión parcial de oxígeno en las células del músculo cae a cero, la mioglobina libera su oxígeno. De esta forma, la mioglobina suministra una reserva adicional de oxígeno a los músculos activos.

Regulación de la ventilación

La ventilación es controlada por el sistema nervioso, que ajusta la frecuencia y la amplitud de la inspiración y espiración de acuerdo con las demandas del organismo. Lo hace de tal manera que

las presiones de oxígeno y dióxido de carbono en la sangre arterial casi no se alteran. Este ajuste se realiza a través de un grupo disperso de neuronas -el centro respiratorio bulbar -del bulbo raquídeo y la protuberancia del tallo cerebral, responsable del control de la respiración normal que es rítmica y automática.

En el centro respiratorio bulbar hay dos grupos de núcleos: el grupo respiratorio dorsal y el grupo respiratorio ventral. Ambos se conectan con las neuronas motoras de la médula espinal que controlan la musculatura respiratoria (diafragma y músculos intercostales).

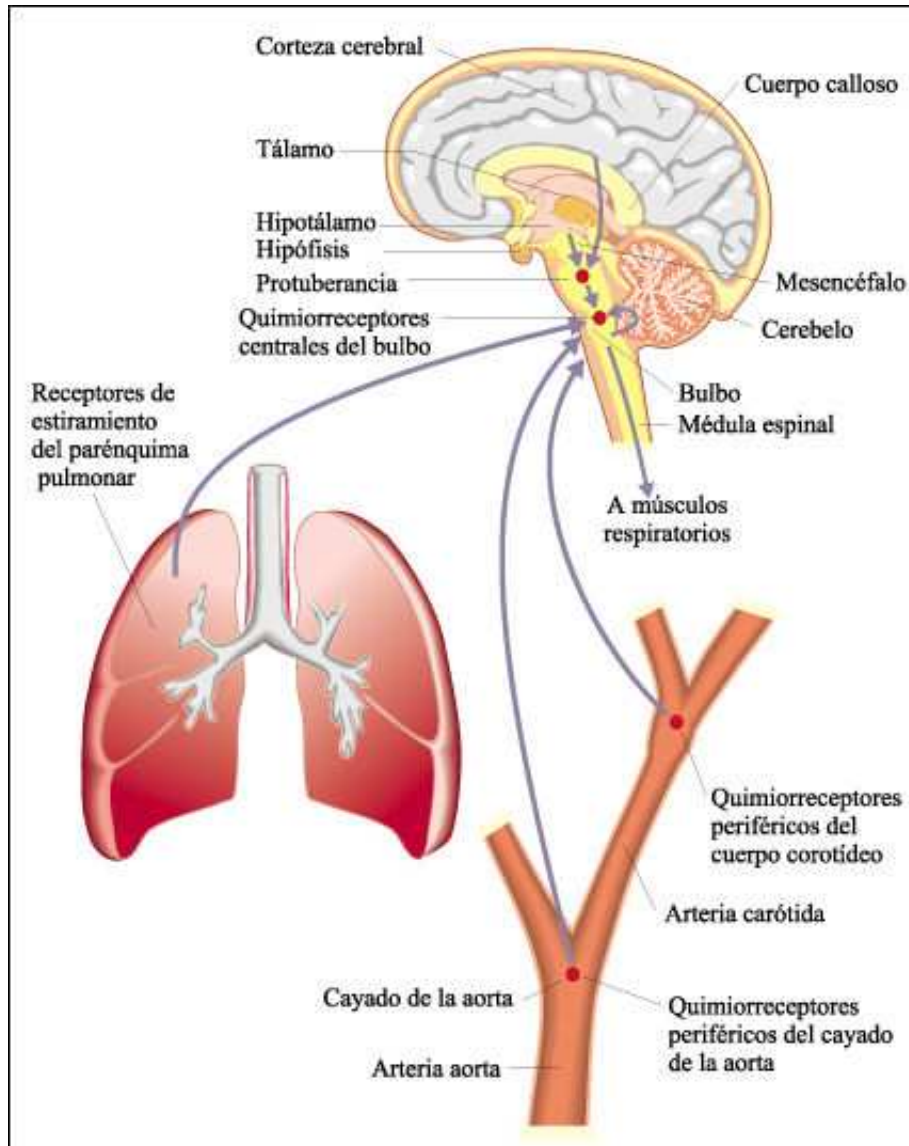


Diagrama del control nervioso de la respiración

El centro respiratorio se halla modulado, a su vez, por la información nerviosa proveniente de: quimiorreceptores centrales (en la cara ventral del bulbo raquídeo), quimiorreceptores periféricos (en el cayado de la aorta y el inicio de las arterias carótidas que irrigan el cerebro), receptores de estiramiento del parénquima pulmonar, por la irritación en las vías aéreas inferiores (bronquios y bronquiolos) y receptores del dolor en los capilares pulmonares. Esta modulación funciona como un sistema de retroalimentación capaz de autorregularse y mantener una ventilación eficiente.

Por otra parte, el centro respiratorio también se encuentra bajo influencia de estructuras nerviosas superiores, como la protuberancia y el mesencéfalo y la corteza cerebral, que permite el control voluntario de la ventilación.

Hay además una modulación química de la ventilación. Existen quimiorreceptores centrales y periféricos que monitorean los parámetros sanguíneos asociados a la respiración (la PO_2 arterial, la PCO_2 y el pH plasmático).

Este sistema es extremadamente sensible a cualquier cambio. Si la PCO_2 y, por lo tanto, la concentración de iones H^+ se incrementa sólo ligeramente, la respiración inmediatamente se hace más profunda y más rápida, permitiendo que más dióxido de carbono deje la sangre hasta que la concentración de iones H^+ haya retornado a la normalidad.

El complejo sistema de sensores, que vigila diferentes factores en diferentes ubicaciones, subraya la importancia crítica de una provisión ininterrumpida de oxígeno a las células del cuerpo de un animal, particularmente a las células cerebrales.



El cuarto Blanco - Biblioteca Web