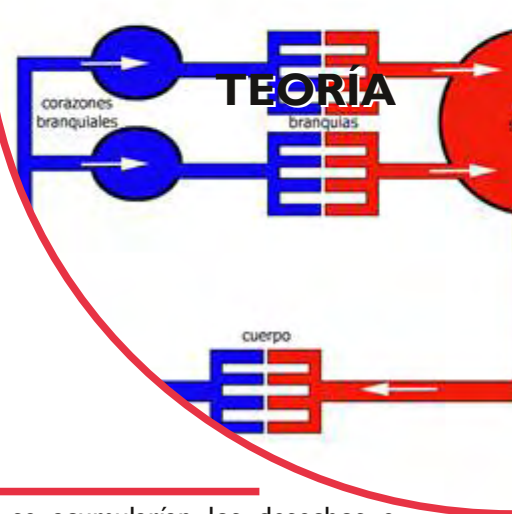


Los sistemas circulatorios complejos de los invertebrados

Sergio Urquiza¹, Fernando Carezzano²



Resumen

Analizamos la conformación general de los sistemas circulatorios cerrados o casi cerrados de anélidos oligoquetos, crustáceos decápodos y moluscos cefalópodos ya que representan ejemplos de sistemas circulatorios complejos y bien desarrollados. Se comparan a grandes rasgos con el presente en vertebrados, analizando el origen evolutivo de dicho sistema en general y algunos de sus cambios a lo largo del tiempo evolutivo. Se considera probable que surgió como respuesta al límite que representan los tabiques segmentarios, toda vez que se acepta como válida la hipótesis que el primer animal bilateral era segmentario. Por tanto, los sistemas circulatorios serían hasta cierto nivel, todos homólogos.

Introducción

Se describirán algunos principios del sistema circulatorio en general y tres ejemplos particulares de invertebrados, a saber, anélidos oligoquetos, crustáceos decápodos y moluscos cefalópodos (Figura 1), que representan tres planes corporales de invertebrados complejos y en los que este sistema es cerrado, o casi cerrado. Puede definirse al sistema circulatorio (SC) como “cualquier sistema de transporte de fluidos que reduzca la distancia funcional de difusión de nutrientes, gases y desechos, independientemente de su origen embriológico” (Ruppert y Carle, 1983). Recuérdese que los mal llamados, *invertebrados* son el 95%, como mínimo, de todas las especies animales y que tanto este como otros sistemas de órganos podrían ilustrar acerca de problemas y soluciones pertinentes para los seres humanos, ayudando al desarrollo de la medicina evolutiva. Por ejemplo, se analiza utilizar ciertos pigmentos respiratorios de lombrices para tratar ciertas anemias muy graves.

¿Por qué existe este sistema? Porque permite a las células de animales masivos y voluminosos intercambiar materiales útiles y desechos, principalmente oxígeno, porque de otra manera, la simple difusión de sustancias no cubriría las demandas de estos animales, debido a que las células más alejadas de la superficie no podrían realizar intercambios metabólicos. De no existir, al interior de un animal una distancia de más de un milímetro con su exterior no le llegarían los nutrientes, que serían solo captados por las células más cercanas a

la superficie. Además, se acumularían los desechos e intoxicarían a las células vecinas. De todas las funciones que este sistema efectúa, probablemente la distribución del oxígeno sea una de las que mayor incidencia tuvieron en la organización del mismo. Por esta razón, los animales que son muy activos y que poseen un gran gasto metabólico precisan un SC bien desarrollado. Esto es ilustrado con los vertebrados y numerosos ejemplos de los animales “invertebrados” como los seleccionados para este texto. Los animales morfológicamente más simples como las esponjas, porque su organización es de tipo epitelial (no poseen órganos macizos internos), cumplen sus funciones por difusión sin ningún inconveniente y por esto no presentan sistemas especializados.

La elección de describir los SC de los anélidos oligoquetos, crustáceos decápodos y moluscos cefalópodos es, hasta cierto punto, arbitraria. Esto es debido a que, del filo de los anélidos, podrían describirse a los poliquetos, pero se escogió a los oligoquetos por ser más conocidos. En cambio, entre los crustáceos, los decápodos son casi únicos porque, de lejos, poseen un SC más complejo. Finalmente, se optó por los cefalópodos, por exhibir una red de capilares mucho más extensa y vasta que la observada en los gasterópodos, que si bien presentarían incluso endotelio, no tienen un sistema capilar tan vasto, ya que en su lugar existen lagunas.

Sin embargo, existe un problema conceptual ¿qué es un sistema circulatorio cerrado y uno abierto? Para algunos autores un sistema vascular cerrado (SVC) es aquel que posee capilares uniendo venas y arterias con un recubrimiento endotelial bien definido, mientras que para otros, basta con la clara existencia de vasos, aunque sean conformados por matriz extracelular (Monahan-Earley et al., 2013). Tampoco existe acuerdo en qué es un corazón o sobre el celoma. Como sea, parece que puede hablarse de al menos tres grupos taxonómicos con SVC, anélidos (poliquetos y oligoquetos), cefalópodos, y vertebrados. Sin embargo, es discutible si los cefalópodos poseen o no un recubrimiento epitelial bien diferenciado en sus vasos, porque incluso si se aceptara que así fuese, claramente no sería homólogo del hallado en los vertebrados. Además, en los cefalópodos el endotelio no formaría barreras de permeabilidad tan extensas ni tan eficientes como las encontradas en los vasos de los vertebrados porque no presentan uniones intercelulares entre ellas

¹Master en Biología Comparada, profesor asistente y adscripto a la cátedra de Morfología Animal de la Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de la Universidad Nacional de Córdoba. sergio.pablo.urquiza@unc.edu.ar. ²Profesor asistente en las cátedras de Morfología Animal y Anatomía Comparada de la Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de la Universidad Nacional de Córdoba.



Figura 1: Ejemplos de moluscos abarcados en este artículo. A. Un oligoqueto, la lombriz de tierra común (*Lumbricus terrestris*), especie originaria de Europa e introducida a los demás continentes. Foto: Rob Hille. B: Un decápodo, el cangrejo granuloso (*Neohelice granulata*). Foto: Nortondefeis. C: Un cefalópodo, el pulpo tehuelche (*Octopus tehuelchus*) habitante del Mar Argentino. Foto: Gonzalo Bravo.

y además, pueden migrar. O sea, es un endotelio temporario. En esto los vertebrados tienen una clara diferencia, porque su endotelio es claramente un epitelio con células polarizadas a pesar de ser planas y entre ellas existen uniones intercelulares que impiden el paso indiscriminado de sustancias a su través.

De todas maneras, sería interesante determinar más exactamente el tipo de barrera funcional que los vasos de los invertebrados presentan, toda vez que, al menos al conocimiento de los autores, esto no parece haberse esclarecido. De esta forma, la definición de sistema circulatorio cerrado o abierto recaería sobre la capacidad del mismo de excluir cierto tipo de sustancias del intercambio entre los espacios intravasculares e intersticiales.

Principios de diseño y tipos de sistemas circulatorios

Existen dos tipos de SC, los vasculares y los celómicos. Los primeros pueden ser más o menos cerrados o abiertos. En cualquiera de estos generalmente se halla un fluido transportando nutrientes, oxígeno, dióxido de carbono y desechos. Pueden existir células sanguíneas muy diversas (hemocitos) con funciones de transporte, inmunitarias, etc., al igual que moléculas transportadoras de oxígeno, como la hemoglobina o hemocianina. Asimismo, y en forma semejante a la hallada en los vertebrados, en los oligoquetos, y en los cefalópodos, los líquidos vasculares circulan impulsados por el corazón o su equivalente en espacios más o menos delimitados, los vasos sanguíneos, y nunca, o solo en espacios muy bien definidos, salen de los mismos. Son sistemas vasculares cerrados por esto y porque están separados y diferenciados los ambientes circulatorio e intercelular.

Sin embargo, es frecuente que en muchos invertebrados sus líquidos circulatorios sean impulsados desde una especie de corazón por cortos vasos que los vacían en los espacios intercelulares. Es como si en un vertebrado se produjera una hemorragia en cada salida de sangre desde una arteria, porque la misma invade el espacio intercelular. Esto es lo que define a un sistema circulatorio abierto. O sea, el fluido circulatorio (generalmente llamado hemolinfa) circula en espacios que no están cubiertos por endotelio o paredes vasculares.

Pero, en aquellos animales con sistema circulatorio abierto que exhiben vasos, estos son formados por la matriz extracelular en vez de endotelio, al menos en la mayoría de los casos. O sea, la pared del vaso está conformada simplemente por la membrana basal, y no está del todo claro porque no se produce la coagulación de la hemolinfa en los mismos. Por lo tanto, en los animales con sistema circulatorio abierto sus fluidos siempre están en contacto con la matriz extracelular, estén dentro o fuera de los vasos.

Una aclaración, los líquidos circulatorios de los invertebrados son conocidos genéricamente como hemolinfa, una denominación referida a que son como una mezcla de sangre y líquido extracelular, que quizás no sea del todo apropiada porque posee las mismas funciones que la sangre de un vertebrado y la linfa de estos tiene un origen y función diferentes.

Las excepciones a los sistemas circulatorios abiertos de invertebrados se registran en los cefalópodos y en ciertos anélidos porque presentan vasos delimitados por células, las que, sin embargo, no exhiben uniones celulares entre sí ni con la membrana basal subyacente, por lo que no formarían una estricta barrera de permeabilidad entre los compartimientos corporales comparable al endotelio de los vasos de los vertebrados. Dichos conductos siempre están delimitados por la región basal de mioepitelios, por lo que frecuentemente pueden ser contráctiles. De todas maneras, es en los cefalópodos donde parece existir en mayor extensión una cobertura celular de los vasos, ya que en los anélidos los mismos aparecen casi siempre desnudos. Además, en los SCA, las células de la pared del vaso enfrentan la luz del mismo por su región basal, mientras en los vertebrados lo hacen por su zona apical. Por esto en los invertebrados, como el recubrimiento es de mioepitelio, su base contráctil es el límite vascular.

A pesar de su aparente simplicidad, todos los SVC permiten un neto flujo laminar de los líquidos por lo que alcanzan mayores presiones y velocidades sin tanto gasto metabólico. Son apropiados para animales muy grandes y muy activos. Los SVA, por su lado, presentan irregularidades, diámetros cambiantes y anfractuosidades porque sus lagunas circulatorias se extienden entre los tejidos. Esto genera un flujo turbulento que requiere mayor gasto energético si se pretende desarrollar grandes presiones, a la par que la cantidad de fluido (volemia) es generalmente mucho

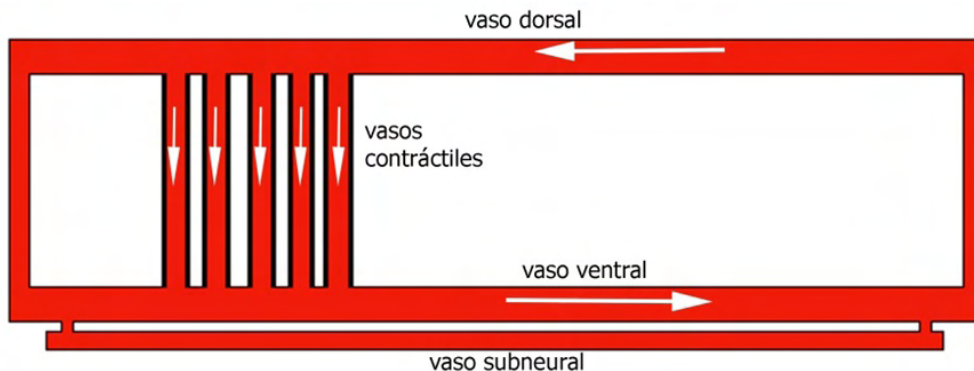


Figura 2: Esquema de la circulación de oligoquetos. Se optó por colorear todo con rojo porque la hematosis ocurre en el tegumento. Las flechas indican el sentido de la circulación. Fuente: Fernando Carezzano.

mayor que en animales de circulación cerrada, porque deben rellenar los espacios intercelulares. Por otra parte, en los SVA los primeros órganos en recibir la sangre tendrán mejor y mayor disponibilidad de nutrientes que los que les siguen, en tanto en los SVC los capilares aseguran que todos los órganos reciban la misma calidad de sangre. De lo expuesto, se infiere que una presión alta es necesaria para alcanzar mayores velocidades circulatorias que permitan un rápido intercambio entre los tejidos y la sangre, así como para llegar a sitios corporales distantes de la bomba impulsora. Por esto aparecieron los SC complejos (y más o menos cerrados) en los animales más grandes, activos o con sistemas corporales masivos y desarrollados.

El sistema circulatorio de anélidos

Estos animales incluyen a las lombrices de tierra (oligoquetos), a los gusanos poliquetos y a las sanguijuelas, aunque en principio solo se hará referencia a las primeras porque son de vida libre y más conocidas.

En los oligoquetos de gran tamaño, el sistema circulatorio es principalmente vascular (SV) y posee multitud de ramas y capilares (Figura 2). El mismo consiste principalmente en un vaso longitudinal dorsal (VD), contráctil y que envía la sangre hacia adelante, de un vaso longitudinal ventral (VV), no contráctil, de un vaso longitudinal subneural (VSN), también ventral, y de unos cinco pares de vasos laterales transversales (VL), contráctiles, y que hacen las veces de corazones. La sangre que proviene del VD pasa hacia estos VL que presentan válvulas que impiden el reflujo, y de aquí el líquido es enviado al VV y al VSN. En el VV sobretodo,

nacen una serie de capilares que distribuyen la sangre a la pared del cuerpo, a la que nutren y oxigenan, y a la dermis, donde se produce la hematosis. Por otra parte, existe evidencia de regulación de la presión y de los volúmenes sanguíneos y aparentemente de cierto acoplamiento en las contracciones entre los VL y el VD.

El sistema circulatorio de los crustáceos decápodos

Los crustáceos presentan unos de los más variados planes corporales dentro de un mismo taxón de animales y como en todos los artrópodos, su SC es abierto. Sin embargo, hay grandes diferencias entre sus sistemas circulatorios, ya que en los insectos apenas existe un vaso dorsal que expulsa la hemolinfa a los espacios intercelulares, mientras en los decápodos hay capilares muy definidos irrigando puntos específicos. De todas maneras, el lector no debe imaginar a un insecto como una bolsa con un vaso sanguíneo que libera hemolinfa libremente. Estos animales poseen tabiques internos que delimitan espacios circulatorios abiertos, pero definidos.

Empero, en los crustáceos como los son los cangrejos, langostas de mar o de río y centollas (decápodos) el sistema circulatorio presenta un mayor nivel de complejidad y sofisticación (Figura 3). Para empezar, poseen un pigmento respiratorio (los insectos no), la hemocianina, que se halla suspendida en la hemolinfa y que transporta oxígeno. También poseen hasta 11 tipos de hemocitos diferentes, los que intervienen en la coagulación e inmunidad. Asimismo, el corazón de algunos decápodos es un órgano conspicuo. Está conformado por músculo que delimitan una cámara, todo lo cual se halla encerrado en un

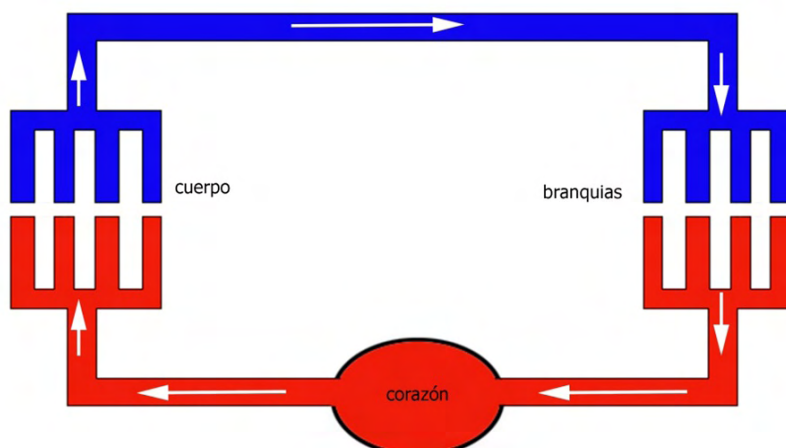


Figura 3: Esquema de la circulación de decápodo. En rojo se indica la sangre oxigenada, y en azul la carboxigenada. Las flechas indican el sentido de la circulación. Fuente: Fernando Carezzano.

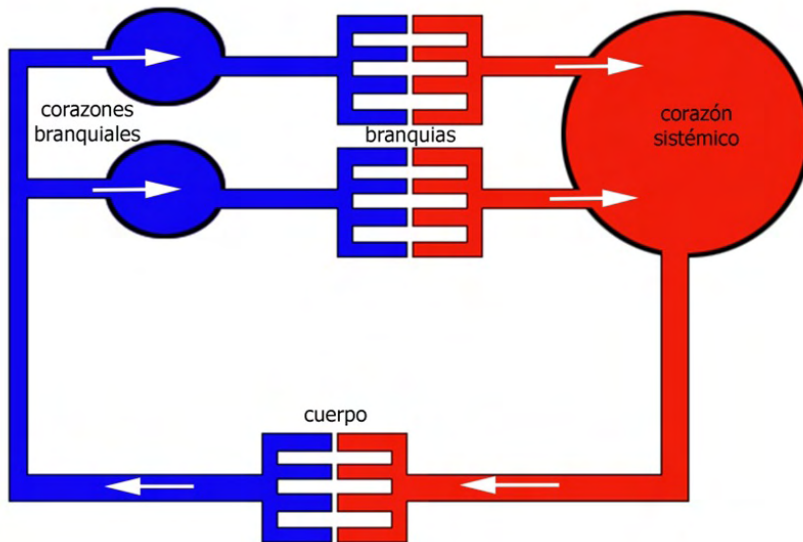


Figura 4: Esquema de la circulación de cefalópodo. En rojo se indica la sangre oxigenada, y en azul la carboxigenada. Las flechas indican el sentido de la circulación. Fuente: Fernando Carezzano.

espacio pericárdico. Desde el corazón emerge un nutrido y bien ramificado sistema de vasos que terminan en capilares muy delgados los que se abren en el espacio intercelular, dejando escapar la hemolinfa en pequeños espacios muy bien definidos. Desde estas lagunas los fluidos pasan a las branquias donde se oxigenan y desde ahí vuelven al corazón. Así, no debe pensarse en un gran vaso circulatorio que libera hemolinfa que inunda al animal. Lo que ocurre es que multitud de pequeños vasos nacidos desde las arterias principales riegan zonas circunscritas de los tejidos. Así todo el organismo recibe una apropiada irrigación. Sin embargo, ni los vasos principales ni los capilares presentan endotelio o algún revestimiento celular, sino solo matriz extracelular. Con todo algunas de las principales arterias presentan hasta tres capas histológicas diferenciadas, una interna acelular, una media con células semejantes a fibroblastos y una externa. En algunos casos la arteria dorsal puede presentar células musculares. Aparentemente, además, al menos algunos vasos son capaces de regular la presión sanguínea.

El sistema circulatorio de los cefalópodos

Estos animales incluyen a pulpos y calamares, como por ejemplo al calamar gigante, que es el invertebrado más grande actualmente existente. Muchos pulpos incluso, se considera que podrían tener cierta forma de conciencia, gracias a que han alcanzado un desarrollo de su cerebro equivalente al de algunos vertebrados, además, son muy activos. Por esto precisan un buen SC (Figura 4).

Este es un SVC, con arterias, venas y un lecho capilar, todo limitado por un epitelio bien desarrollado. Con todo, en regiones de variada extensión, los capilares poseen sus paredes incompletamente cubiertas por tales células similares a endoteliales. Las arterias presentan dos capas musculares, y al igual que las venas más desarrolladas son contráctiles. Presentan un pigmento que transporta oxígeno, la hemocianina, que se halla en suspensión y torna muy viscosa a la sangre. Existen dos corazones branquiales y uno sistémico, todos musculares. La sangre que proviene de los brazos

y del cuerpo en general lo hace por dos sistemas. Uno venoso que descarga en la vena cava, y otro de tipo lacunar, un gran seno que rodea al intestino. Ambos llevan la sangre hacia el sistema excretor y de allí a los corazones branquiales. Desde aquí pasa por las branquias, donde se oxigena y desde las cuales sigue hasta el corazón sistémico que recibe dicho líquido mediante dos aurículas y lo expulsa mediante un único ventrículo. Esta sangre, ya purificada y cargada de oxígeno sale del corazón a la circulación sistémica.

¿Cómo se originó el SC?

Probablemente el primer animal bilateral ya era segmentado (Urquiza y Carezzano, 2013) y para que la circulación sobrepase sus tabiques hubo de pasar de un sistema lacunar celómico a uno basado en vasos y cerrado. Por lo tanto todos sus descendientes poseerían un SC basado en aquel primigenio, y así, todos los animales presentarían cierto nivel de homología en este sistema, aunque, claro está, no todos exhiben la misma estructura histológica. Por lo tanto, curiosamente, todos los SVA lo serían como simplificación secundaria. Por ejemplo en moluscos y artrópodos, la concha o exoesqueleto les sirve de sostén, perdiendo por tanto el celoma esta función, desapareciendo con esto las barreras segmentarias (los tabiques como el de los anélidos) al transporte circulatorio y por esto mismo la necesidad de un sistema vascular. Luego, los cefalópodos, por su particular forma de vida, desarrollaron un sistema vascular cerrado en forma secundaria y con un verdadero corazón. Finalmente, en la línea de los vertebrados se desarrolló el endotelio como forma de separar los ambientes corporales y permitir las nuevas funciones de coagulación y defensa.

Quizás nunca puedan conocerse con cierto detalle las condiciones en que apareció el primer SC, como fue, y cómo evolucionó. Pero sin dudas que el estudio de la morfología y fisiología detallada de las formas presentes, más los programas de desarrollo (los genes activados durante el desarrollo embrionario) podrán echar luz sobre estos interrogantes.

Glosario

Homología. Es la condición por la cual dos órganos de especies o taxones diferentes derivan de otro más o menos similar en un grupo taxonómico ancestral. Por ejemplo, las alas de todas las aves derivan de un ave ancestral que también las poseía. La condición de homología se contrapone a la de analogía.

Analogía. Es la condición donde dos órganos más o menos similares lo son por una adaptación al ambiente y no por tener una identidad genética en su origen. Por ejemplo, las alas de los murciélagos y las aves se formaron en dos linajes diferentes en forma independiente porque el último ancestro común de ambos grupos no las tenía.

Referencias bibliográficas

- Monahan-Earley, R., Dvorak, A. M., & Aird, W. C. (2013). Evolutionary origins of the blood vascular system and endothelium. *The Journal of Thrombosis and Haemostasis*, 11(1), 46-66.
- Ruppert, E. E., & Carle, K. J. (1983). Morphology of metazoan circulatory systems. *Zoomorphology*, 103, 193-208.
- Urquiza, S. P., y Carezzano, F. J. (2013). El origen evolutivo de la segmentación y los ojos. *Boletín Biológica*, 29, 26-30.

