

## Evolución del corazón en vertebrados II. Anfibios

**Lorena González-Vadillo<sup>1</sup>, Brenda Romero-Flores<sup>2</sup> y Roberto Lazzarini-Lechuga<sup>1</sup>**

<sup>1</sup> Departamento de Biología de la Reproducción, Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa

<sup>2</sup> Posgrado en Biología Experimental, Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa

### **Autor de Correspondencia:**

Dr. Roberto Lazzarini Lechuga

Av. Ferrocarril San Rafael Atlixco, Núm. 186

Col. Leyes de Reforma 1ª Sección, Alcandía Iztapalapa

C.P. 09310, Ciudad de México, México.

Teléfono: 5558044600 Ext: 3382 E-mail: [lazzarini@xanum.uam.mx](mailto:lazzarini@xanum.uam.mx)

### **RESUMEN:**

La transición de la vida acuática a la terrestre marcó un hito en la historia natural, hace unos 400-350 millones de años (MDA). Este proceso implicó enormes desafíos fisiológicos, lo que condujo a cambios anatómicos en diversas estructuras del cuerpo, incluyendo el sistema cardiovascular. Los primeros organismos en respirar aire fueron los peces pulmonados, seguidos por fósiles como *Tiktaalik*, *Acanthostega* e *Ichthyostega*, que representan etapas clave en la evolución hacia los tetrápodos. Los Gymnophiona, los Caudata y los Anura representan adaptaciones cardíacas y respiratorias distintivas. El estudio de los anfibios no solo proporciona información sobre su evolución y adaptaciones, sino que también ofrece conocimiento valioso en áreas como la regeneración y desarrollo embrionario.

**PALABRAS CLAVE:** Evolución cardíaca, Anatomía, Vertebrados, Anfibios, Gymnophiona, Anura, Caudata.

### **ABSTRACT:**

The transition from aquatic to terrestrial life marked a milestone in natural history, about 400-350 million years ago (MDA). This process involved enormous physiological challenges, leading to anatomical changes in various structures of the body, including the cardiovascular system. The first organisms to breathe air were lungfish, followed by fossils such as *Tiktaalik*, *Acanthostega* and *Ichthyostega*, which represent key stages in the evolution towards tetrapods. Gymnophiona, Caudata and Anura represent distinctive cardiac and respiratory adaptations. The study of amphibians not only provides information about their evolution and adaptations, also offers valuable knowledge in areas such as regeneration and embryonic development.

**KEYWORDS:** Cardiac evolution, Anatomy, Vertebrates, Amphibians, Gymnophiona, Anura, Caudata.

## INTRODUCCIÓN

La transición de la vida acuática a la terrestre, conocida también como la colonización de la tierra por organismos vivos, tuvo lugar hace unos 400 a 350 MdA durante el período Devónico de la era Paleozoica<sup>1</sup>. Los desafíos fisiológicos de respirar aire, soportar mayores fuerzas gravitatorias y evitar la desecación, se tradujeron en cambios anatómicos en el sistema esquelético, tegumentario, respiratorio y cardíaco.

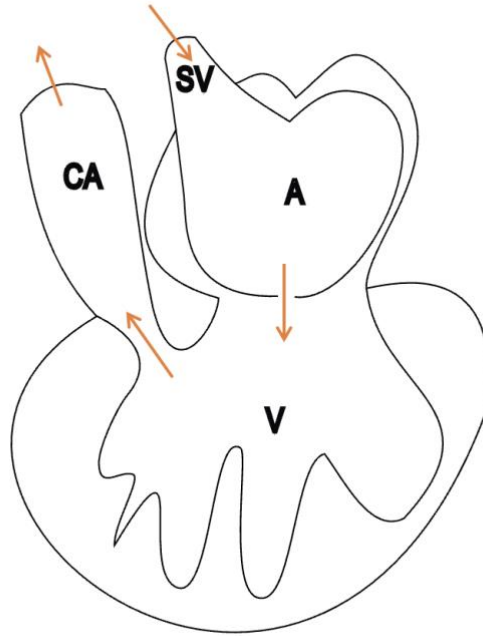
Los primeros organismos que respiraron aire fueron los peces pulmonados cuyo corazón presenta: un ventrículo parcialmente dividido, un bulbo arterioso que irriga tanto a las branquias como a los pulmones<sup>2</sup> y un retorno desde los pulmones al lado izquierdo del corazón<sup>3</sup>. Posterior a los peces pulmonados, se sitúan los fósiles representativos de la colonización de la tierra: *Tiktaalik* considerado el eslabón entre peces y anfibios<sup>4</sup>, *Acanthostega* e *Ichthyostega* considerados los primeros anfibios representantes de etapas clave en la evolución de los tetrápodos<sup>1</sup>. Sus características anatómicas los ubican como antecesores de los vertebrados terrestres<sup>3</sup>, ya que conservan características acuáticas como las branquias y la cola heterocerca (cola de los tiburones actuales), así como características terrestres como las extremidades con dedos, y adaptaciones en el cráneo y columna vertebral<sup>1</sup>. Las diferencias entre los fósiles y los anfibios actuales son significativas y son evidentes las adaptaciones que han ocurrido a lo largo del tiempo. Los representantes modernos de los anfibios exhiben un sistema circulatorio complejo con variaciones en el grado de división cardíaca y separación atrial, intercambian oxígeno y dióxido de carbono mediante un sistema de respiración pulmonar, también dependen de respiración cutánea o de respiración bucofaríngea; en algunas especies dentro de la familia *Plethodontidae* el intercambio de gases atmosféricos por la piel es tan exitoso que carecen de un sistema pulmonar funcional<sup>5</sup>.

La variedad de patrones circulatorios de la sangre y de las estrategias respiratorias reflejan sus diversos hábitats y estilos de vida. En definitiva, el corazón de los anfibios exhibe una etapa intermedia en la evolución de los corazones de los vertebrados, con características que llenan la brecha entre los peces y amniotas (reptiles, aves y mamíferos)<sup>1</sup>. En esta revisión abordaremos brevemente la anatomía cardíaca de los tres órdenes de la clase Amphibia.

## CLASE AMPHIBIA

Los anfibios (Superclase Tetrapoda) se diversificaron durante el período Carbonífero hace aproximadamente 350 MdA<sup>1</sup>. En su ciclo de vida pasan por un estadio larvario acuático cuya tasa metabólica es más baja que cualquier vertebrado terrestre, por lo tanto, tienen menor requerimiento de transporte de oxígeno y gasto cardíaco<sup>6</sup>. Anatómicamente el corazón larvario consta de un tracto de entrada o seno venoso, un atrio y un ventrículo sin separación y un cono arterioso o tracto de salida<sup>7</sup> (**Figura 1**). Durante la metamorfosis (proceso de transformación de larva a adulto), hay una reorganización estructural y funcional importante para adaptarse al cambio en el estilo de vida del animal, que pasa de un sistema adaptado a la vida acuática a uno adaptado a la vida terrestre<sup>8</sup>. El corazón adulto presenta una configuración de doble entrada (dos atrios) y

salida única (un ventrículo) resultado de la formación completa del septo interatrial, que separa al atrio en derecho e izquierdo<sup>6</sup>. En los anfibios, la sangre oxigenada de los pulmones se mezcla con la sangre desoxigenada en el corazón antes de ser bombeada al resto del cuerpo. Esta mezcla de sangre en el corazón se conoce como “circulación doble incompleta”, y refleja su posición evolutiva<sup>9</sup>. El alto nivel de oxigenación en la sangre venosa mixta, influyó en la presión selectiva (evolutiva) para mantener la separación cardíaca en los vertebrados terrestres<sup>3</sup>.



**Figura 1:** Esquema de la anatomía del corazón larvario de la clase Amphibia. Seno venoso (SV), atrio (A), ventrículo (V) y cono arterioso (CA). Flechas describen el flujo de la sangre.

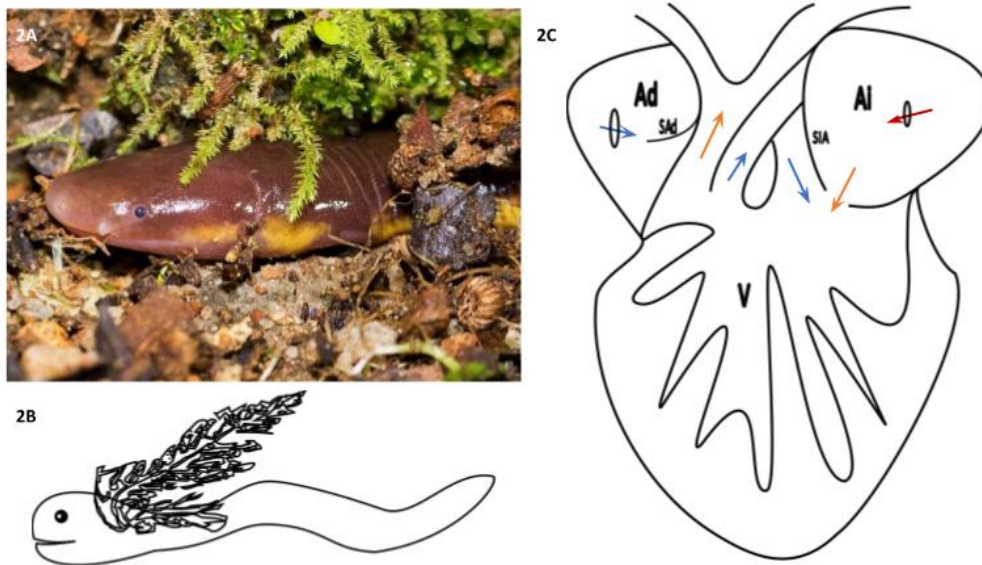
Los anfibios, así como los peces poseen la capacidad de regenerar varios tejidos y órganos, entre ellos el corazón, en vertebrados superiores como los mamíferos esta capacidad de regeneración cardíaca se restringe a un período temprano del desarrollo embrionario y neonatal<sup>10</sup>, lo que hace suponer que la capacidad regenerativa cardíaca se perdió con el desarrollo de la circulación coronaria en amniotas.

### **ORDEN GYMNOPHIONA**

El linaje evolutivo más antiguo dentro de los anfibios modernos, son los Gymnophiona, también conocidos como apodos o cecalias (Figura 2A). Se caracterizan por un cuerpo, alargado cilíndrico

desprovisto de extremidades o con extremidades muy reducidas, adaptado a la vida acuática (larvas) y subterránea (adultos) donde se alimentan principalmente de pequeños invertebrados<sup>11</sup>. Viven en ambientes hipóxicos y húmedos<sup>12</sup>, su piel es altamente vascularizada lo que les permite

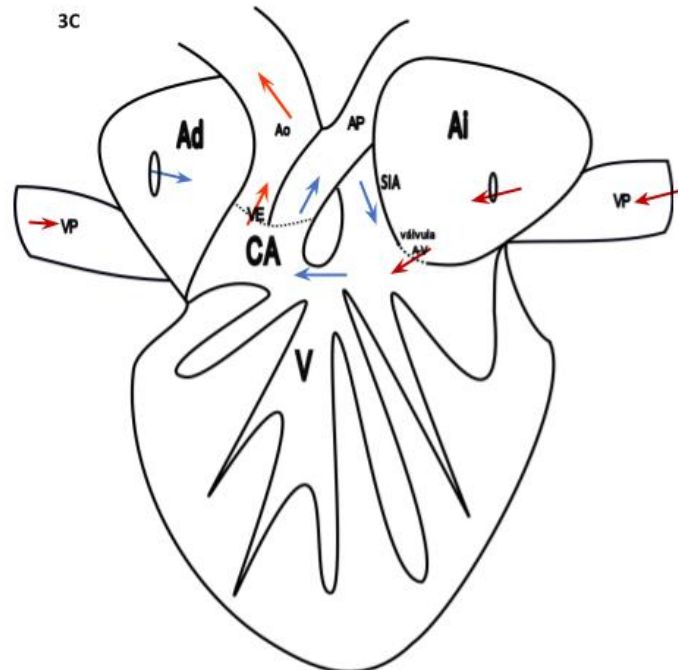
absorber oxígeno y liberar dióxido de carbono directamente del medio ambiente<sup>7</sup>. Tienen una concentración de hemoglobina significativamente mayor en comparación con otros anfibios, algunas especies como *Typhlonectes compressicaudus* exhiben el denominado efecto Bohr<sup>12</sup>, el cual se refiere a la influencia del pH en la oxigenación de la hemoglobina. En un entorno ácido, la hemoglobina tiene una menor afinidad por el oxígeno, lo que facilita la liberación de oxígeno, por otro lado, cuando el pH aumenta (entorno más alcalino), la hemoglobina tiene una mayor afinidad por el oxígeno, lo que facilita la captación de oxígeno en los pulmones<sup>13</sup>. La etapa larvaria de las cecilias es acuática (**Figura 2B**), presenta branquias externas y un corazón de dos cámaras. El organismo adulto desarrolla pulmones y un corazón con: un seno venoso provisto de válvulas transversales<sup>7</sup>, dos atrios separados por el septo interatrial, un septo atrial derecho (que puede ser completo o incompleto)<sup>11</sup>, un ventrículo trabeculado<sup>7</sup> y un cono arterioso dividido en: una arteria pulmocutánea y una aorta (**Figura 2C**). La sangre, ingresa al atrio derecho a través del seno venoso, del atrio derecho se dirige al ventrículo, posteriormente transita por la arteria pulmocutánea donde sale del corazón a los pulmones y la piel, la sangre oxigenada ingresa por el atrio izquierdo, pasa por el ventrículo donde se mezcla la circulación pulmonar y sistémica, finalmente la sangre parcialmente oxigenada va al cuerpo a través de la aorta. En el sistema vascular de las cecilias se observa una vena cerebral posterior en la porción cefálica, donde se drena sangre del cerebro y la médula espinal hacia el sistema circulatorio, permitiendo el retorno venoso del sistema nervioso central<sup>12</sup>. Esta característica es compartida con los Caudata, y sugiere una relación evolutiva entre estos ordenes de anfibios.



**Figura 2:** A) Cecilia adulta *Ichthyophis kodaguensis* Licencia: <https://mexico.inaturalist.org/observations/171351826> B) Etapa larva acuática de Cecilia. Modificada de Nicole Dünker<sup>19</sup> C) Esquema de la anatomía del corazón de gymnohiona. Atrio derecho (Ad) Atrio izquierdo (Ai) Septo interatrial (SIA) Septo incompleto atrial derecho (SAd) Ventrículo (V)

### ORDEN CAUDATA O URODELOS

En este orden se ubican las salamandras y los tritones (**Figura 3A**), habitan zonas húmedas cercanas a cuerpos de agua dulce como lagos, estanques, arroyos y humedales<sup>14</sup>. La etapa larvaria es acuática y es conocida como axolote (**Figura 3B**), respiran a través de branquias externas y su corazón es de dos cámaras: un atrio y un ventrículo<sup>7</sup>. Durante la metamorfosis ocurre una reorganización de las trabéculas ventriculares, la septación completa del septo interatrial y el desarrollo de dos válvulas atrioventriculares. Además, se observa una mayor especialización de las proteínas de los cardiomiocitos<sup>15</sup>: la sobreexpresión de la cadena pesada de la miosina cardíaca y de la actina de músculo liso; principalmente en las trabéculas ventriculares y en el canal atrioventricular, es probable que los cambios en la expresión de proteínas sea una adaptación a las nuevas demandas hemodinámicas<sup>14</sup>. Tras la metamorfosis, la respiración se realiza a través de los pulmones y la piel<sup>7</sup>, los adultos presentan un corazón con dos atrios y un ventrículo (**Figura 3C**), el corto circuito cardíaco es compensado parcialmente por contracciones bifásicas<sup>7</sup> y adaptaciones estructurales: un tejido trabecular del ventrículo con cardiomiocitos dispersos<sup>16</sup> que subdivide la cámara ventricular permitiendo cierta separación funcional de la circulación<sup>3</sup> y la presencia de una válvula espiral en el cono arterioso que ayuda a dirigir más sangre oxigenada hacia la circulación sistémica<sup>1</sup>. Por otro lado, los urodelos neoténicos adultos (*Ambystoma mexicanum*) no desarrollan pulmones, pero presentan un conducto arterioso que conecta la arteria pulmonar con la aorta, permitiendo que la sangre pase directamente de la circulación pulmonar a la circulación sistémica<sup>17</sup>, el conducto arterioso también está presente en la vida intrauterina de los mamíferos cuyo cierre fisiológico se presenta en las primeras semanas de la vida extrauterina<sup>18</sup>.



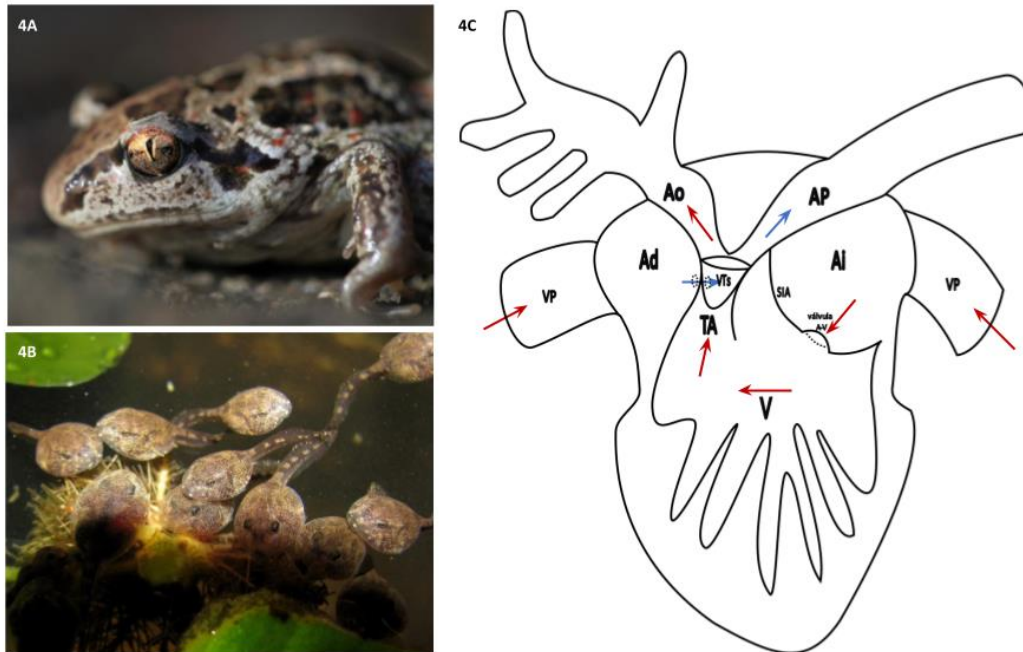
**Figura 3:** A) Tritón Oriental *Notophthalmus viridescens* Licencia: <https://mexico.inaturalist.org/observations/200040314> B) Axolote dorado *Ambystoma mexicanum* C) Esquema de la anatomía del corazón urodelo adulto. Atrio derecho (Ad), Atrio izquierdo (Ai), Septo interatrial (SIA), Ventrículo (V), Válvula atrioventricular (válvula A-V), Válvula espiral (VE), Cono arterioso (CA), Aorta (Ao), Arteria pulmonar (AP), Vena pulmonar (VP).

### ORDEN ANURA

Los representantes de los Anura son los sapos y las ranas (Figura 4A), a diferencia de otros anfibios, su hábitat no se restringe a zonas húmedas, este grupo se distribuye también en zonas secas y áridas<sup>6</sup>. Las larvas son acuáticas y se conocen como renacuajos (Figura 4B), al igual que en los órdenes anteriores, su corazón presenta un atrio y un ventrículo sin separación<sup>8</sup>. La estructura general del corazón en la etapa adulta es: dos atrios, un ventrículo y un tracto de salida con un tronco arterioso común, que presenta una válvula semilunar con estructura helicoidal (la “válvula truncal semilunar”)<sup>6</sup> que dirige la sangre selectivamente a la arteria pulmonar y a la aorta.

La rana *Xenopus laevis*, especie de ranas más estudiada, presenta una conexión entre la válvula atrioventricular derecha y la válvula truncal semilunar (Figura 4C).

Esta disposición anatómica sugiere la presencia de un bucle ventricular derecho<sup>6</sup>, es decir, la sangre desoxigenada que entra al ventrículo desde el atrio derecho a través de la válvula atrioventricular derecha tiene un camino directo hacia la válvula truncal semilunar, que conduce a las arterias pulmonar y cutánea para ser oxigenada. Esta disposición anatómica es fisiológicamente similar a un corazón de cuatro cámaras. La piel de los anuros presenta grandes vasos cutáneos para la respiración<sup>12</sup>. Por lo tanto, conserva la respiración cutánea de los grupos anteriores.



**Figura 4:** A) Sapo de espuelas pardo *Pelobates fuscus* Licencia: <https://mexico.inaturalist.org/observations/193468458> B) Etapa larvaria (renacuajo) de sapo gigante *Rhinella horribilis* Licencia: <https://mexico.inaturalist.org/observations/846262> C) Esquema de la anatomía del corazón en anuros adultos. Atrio derecho (**Ad**), Atrio izquierdo (**Ai**), Septo interatrial (**SIA**), Ventrículo (**V**), Válvula atrioventricular (**válvula A-V**), Válvula troncalsemitruncal (**VTs**), Tronco arterioso (**TA**), Aorta (**Ao**), Arteria pulmonar (**AP**), Vena pulmonar (**VP**).

### CONSIDERACIONES FINALES

El ciclo de vida de los anfibios refleja un evento extraordinario en la historia natural: la transición de la vida a la tierra. Los retos fisiológicos asociados con la respiración aérea, la resistencia de la atracción gravitacional y la prevención de la deshidratación corporal, resultaron en modificaciones anatómicas en el esqueleto, la piel, el sistema respiratorio y el corazón. En los cambios anatómicos cardíacos de cada orden de los anfibios, se observa la tendencia de separar la circulación pulmonar de la sistémica, esta tendencia, en conjunto con las adaptaciones de los otros sistemas del cuerpo, puede estar relacionada con la conquista de hábitats cada vez más alejados de los cuerpos de agua. Por otro lado, al ser la piel un elemento importante en la función respiratoria es probable que no requieran un corazón septado por completo.

El análisis de las etapas larvarias, el estudio de los cambios anatómicos y fisiológicos de la metamorfosis y el reconocimiento de las estructuras en el organismo adulto hace de los anfibios un modelo versátil en investigaciones sobre regeneración de órganos y tejidos, biología del desarrollo y filogenia.

### BIBLIOGRAFÍA

1. Stephenson A, Adams JW, Vaccarezza M. The vertebrate heart: an evolutionary perspective. *J Anat.* 2017 Dec;231(6):787-797. doi: 10.1111/joa.12687. Epub 2017 Sep 14. PMID: 28905992; PMCID: PMC5696137.
2. Grimes AC, Kirby ML. The outflow tract of the heart in fishes: anatomy, genes and evolution. *J Fish Biol.* 2009 Apr;74(5):983-1036. doi: 10.1111/j.1095-8649.2008.02125.x. PMID: 20735616.
3. Kjell Johansen, David Hanson, Functional Anatomy of the Hearts of Lungfishes and Amphibians, *American Zoologist*, Volume 8, Issue 2, May 1968, Pages 191–210, <https://doi.org/10.1093/icb/8.2.191>
4. Bi, X., & Zhang, G. Ancestral developmental potentials in early bony fish contributed to vertebrate water-to-land transition. 2021. *Zoological Research*, 42(2), 135-137. <https://doi.org/10.24272/j.issn.2095-8137.2021.066>
5. Whitford, W. G., & Hutchison, V. H. Gas exchange in salamanders. 1965. *Physiological Zoology*, 38(3), 228-242.
6. Corno AF, Zhou Z, Uppu SC, Huang S, Marino B, Milewicz DM, Salazar JD. The Secrets of the Frogs Heart. *Pediatr Cardiol.* 2022 Oct;43(7):1471-1480. doi: 10.1007/s00246-022-02870-8. Epub 2022 Mar 15. PMID: 35290490.
7. Heinz-Taheny, K. M. Cardiovascular physiology and diseases of amphibians. 2009. *Veterinary Clinics of North America: Exotic Animal Practice*, 12(1), 39-50.
8. Vargas, F., & Gutiérrez, P. D. A. Cambios morfológicos y mortalidad en embriones y renacuajos de *Agalychnis spurrelli* Boulenger (Anura: Hylidae). 2005. *Actualidades Biológicas*, 27(83), 189-202.

9. Saint-Aubain, M. L. D. Blood flow patterns of the respiratory systems in larval and adult amphibians: Functional morphology and phylogenetic significance. 1985. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 23(3), 229-240.
10. Vivien, C. J., Hudson, J. E., & Porrello, E. R. Evolution, comparative biology and ontogeny of vertebrate heart regeneration. 2016. *NPJ Regenerative medicine*, 1(1), 1-14.
11. de Bakker DM, Wilkinson M, Jensen B. Extreme variation in the atrial septation of caecilians (Amphibia: Gymnophiona). *J Anat*. 2015 Jan;226(1):1-12. doi: 10.1111/joa.12255. Epub 2014 Nov 14. PMID: 25400089; PMCID: PMC4313894.
12. Jared, C., Navas, C. A., & Toledo, R. C. An appreciation of the physiology and morphology of the Caecilians (Amphibia: Gymnophiona). 1999. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 123(4), 313-328.
13. Janis CM, Napoli JG, Warren DE. Palaeophysiology of pH regulation in tetrapods. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*. 2020 Mar 2;375(1793):20190131. doi: 10.1098/rstb.2019.0131. Epub 2020 Jan 13. PMID: 31928199; PMCID: PMC7017442.
14. Olejnickova, V., Kolesova, H., Bartos, M., Sedmera, D., & Gregorovicova, M. The tale-tell heart: evolutionary tetrapod shift from aquatic to terrestrial life-style reflected in heart changes in axolotl (*Ambystoma mexicanum*). 2022. *Developmental Dynamics*, 251(6), 1004-1014.
15. Bishopric NH. Evolution of the heart from bacteria to man. *Ann N Y Acad Sci*. 2005 Jun;1047:13-29. doi: 10.1196/annals.1341.002. PMID: 16093481.
16. Ito, M., Ujihara, Y., Sugita, S., & Nakamura, M. Comparison of the histology and stiffness of ventricles in Anura of different habitats. 2021. *Journal of Biological Physics*, 47, 287-300.
17. Katano W, Moriyama Y, Takeuchi JK, Koshiba-Takeuchi K. Cardiac septation in heart development and evolution. *Dev Growth Differ*. 2019 Jan;61(1):114-123. doi: 10.1111/dgd.12580. Epub 2018 Dec 13. PMID: 30549006.
18. Bettex DA, Prêtre R, Chassot PG. Is our heart a well-designed pump? The heart along animal evolution. *Eur Heart J*. 2014 Sep 7;35(34):2322-32. doi: 10.1093/eurheartj/ehu222. Epub 2014 Jun 10. PMID: 24917644.
19. Dünker N, Wake MH, Olson WM. Embryonic and larval development in the caecilian *Ichthyophis kohtaoensis* (Amphibia, gymnophiona): a staging table. *J Morphol*. 2000 Jan;243(1):3-34. doi: 10.1002/(SICI)1097-4687(200001)243:1<3::AID-JMOR2>3.0.CO;2-D. PMID: 10629095.