

Evolución del corazón en vertebrados IV. Aves

Lorena González Vadillo¹, Brenda Romero Flores² y Roberto Lazzarini Lechuga^{1*}

1. Departamento de Biología de la Reproducción, Universidad Autónoma Metropolitana unidad Iztapalapa, C.P. 09310, Ciudad de México, México.
2. Posgrado en Biología Experimental, Universidad Autónoma Metropolitana unidad Iztapalapa, C.P. 09310, Ciudad de México, México.

*** Autor de correspondencia:**

Roberto Lazzarini Lechuga

Tel. +52 55 5804 4600 (ext. 3382).

lazzarini@xanum.uam.mx

RESUMEN

Las aves, aparecieron durante el periodo Jurásico hace unos 165 millones de años (MDA). Poseen un corazón de cuatro cámaras que separa completamente la circulación pulmonar y la sistémica. La anatomía cardíaca de las aves es morfológicamente parecida en todos los órdenes modernos, a diferencia de las otras clases de vertebrados. Las variaciones anatómicas en el corazón de diferentes especies de aves, como el avestruz, el gavián y el pingüino están relacionadas con sus estilos de vida y adaptaciones evolutivas. Por ejemplo, el corazón del avestruz presenta bandas moderadoras en los ventrículos para su estilo de vida corredor, el corazón del gavián presenta arterias braquiocefálicas para el vuelo intenso y el corazón del pingüino muestra adaptaciones para el buceo profundo, que incluyen la bradicardia y almacenamiento eficiente de oxígeno.

Palabras clave: Evolución cardíaca, Anatomía, Vertebrados, Aves, *Sphenisciformes*, *Struthionidae*, *Accipiter*.

ABSTRACT

Birds appeared during the Jurassic period about 165 million years ago. They possess a four-chambered heart that completely separates pulmonary and systemic circulation. The cardiac anatomy of birds is morphologically similar across all modern orders, unlike other vertebrate classes. Anatomical variations in the hearts of different bird species, such as ostriches, hawks, and penguins, are related to their lifestyles and evolutionary adaptations. For example, the ostrich's heart has moderator bands in the ventricles suited to its running lifestyle, the hawk's heart features brachiocephalic arteries for intense flight, and the penguin's heart shows adaptations for deep diving, including bradycardia and efficient oxygen storage.

Keywords: Cardiac evolution, Anatomy, Vertebrates, Birds, *Sphenisciformes*, *Struthionidae*, *Accipiter*.

INTRODUCCIÓN

Las aves aparecieron en la Tierra durante el periodo Jurásico, hace aproximadamente 165 MDA¹, evolucionaron a partir de dinosaurios terópodos y se considera a *Archaeopteryx*, el fósil intermedio más conocido, ya que muestra características reptilianas y aviares².

Las aves se distinguen por poseer una estructura ósea que incluye huesos huecos y algunos huesos fusionados, poseen plumas³ y un corazón de cuatro cámaras que separa completamente la circulación pulmonar y sistémica⁴, lo que es crucial para su metabolismo endotérmico, que les permite mantener una temperatura corporal constante e independiente del ambiente⁵. La evolución del corazón de cuatro cámaras en las aves no fue inicialmente una adaptación para la endotermia, es probable que sea una respuesta a la necesidad de mantener un alto flujo sanguíneo hacia los osteodermos (huesos dérmicos) que podrían haber jugado un papel importante en la regulación del pH y el manejo de la acidosis durante el ejercicio anaeróbico de los terópodos⁶.

La diversificación de las aves modernas se dio después de la extinción masiva al final del Cretácico con la desaparición de muchos dinosaurios no aviarios^{1,7}. La infraclase Neornithes agrupa a todas las aves vivientes y se divide en dos superórdenes: Paleognathae, que incluye aves no voladoras o primitivas, y Neognathae, que abarca la mayoría de las aves modernas¹. Se estiman más de 10,000 especies vivas⁷ y en esta revisión, exploraremos la anatomía del corazón de las aves y algunas particularidades de tres especies actuales con diferentes hábitos.

CLASE AVES

El corazón de las aves es un órgano tetracameral, compuesto por dos atrios y dos ventrículos con separación completa entre la sangre oxigenada y desoxigenada, similar al de los mamíferos^{5,8,9} (**Figura 1A**). El corazón aviar es grande, representa entre el 0.8% y el 3% de su peso corporal⁹. Está situado en la cavidad torácico-abdominal en un saco pericárdico fibroso lleno de líquido⁴. Los atrios tienen paredes delgadas⁴, presentan músculos pectíneos que contribuyen a la contracción del corazón¹⁰. El atrio derecho se comunica dorsalmente a través de la válvula sinoatrial, al seno venoso compuesto por: la vena cava craneal derecha, la vena cava craneal izquierda y la vena cava caudal¹⁰ y es significativamente más grande que el atrio izquierdo⁴. Los atrios se conectan con los ventrículos a través de las válvulas atrioventriculares tricúspide (derecha) y mitral (izquierda)¹⁰. El ventrículo izquierdo es de dos a tres veces más robusto que el ventrículo derecho, ya que debe generar suficiente potencia para bombear la sangre hacia la aorta y al resto del cuerpo⁴.

Los miocitos en el corazón aviar son largos, de más de 100 μm , y delgados, menos de 10 μm , similares a los miocitos de los reptiles no aviares, lo que sugiere una herencia evolutiva¹¹.

El sistema de conducción cardíaco en aves (**Figura 1B**), es responsable de la generación y propagación de impulsos eléctricos a través del corazón, para la contracción coordinada de los atrios y los ventrículos¹⁰, incluye: el nodo sinoatrial ubicado en la pared dorsal del atrio derecho (el nodo sinoatrial se considera el marcapasos del corazón)^{4,10}, fibras de Purkinje presentes principalmente en el tejido el subendocárdico pero también alrededor de las arterias de ambos atrios^{11,12,13}, un nódulo atrioventricular (AV) dorsal, y uno ventral^{13,14} ubicados en el atrio derecho cerca del septo interatrial, el haz de His, que se origina desde los

nódulos AV y se extiende a través del septo interventricular¹² y fibras de Purkinje ventriculares que se ramifican desde el haz de His y se distribuyen por todo el miocardio de ambos ventrículos; en las aves, estas fibras están asociadas a las arterias coronarias¹³.

La circulación sanguínea en las aves es doble (**Figura 1A**). La sangre pasa dos veces por el corazón, una vez para ser oxigenada en los pulmones y otra vez para ser distribuida al resto del cuerpo, la sangre desoxigenada entra en el atrio derecho, fluye hacia el ventrículo derecho y es llevada a la circulación pulmonar a través de la arteria pulmonar; una vez oxigenada, regresa al atrio izquierdo a través de dos venas pulmonares¹⁰. Desde el atrio izquierdo, la sangre oxigenada fluye a través de la válvula atrioventricular izquierda hacia el ventrículo izquierdo y es bombeada a la circulación sistémica a través de la aorta⁴.

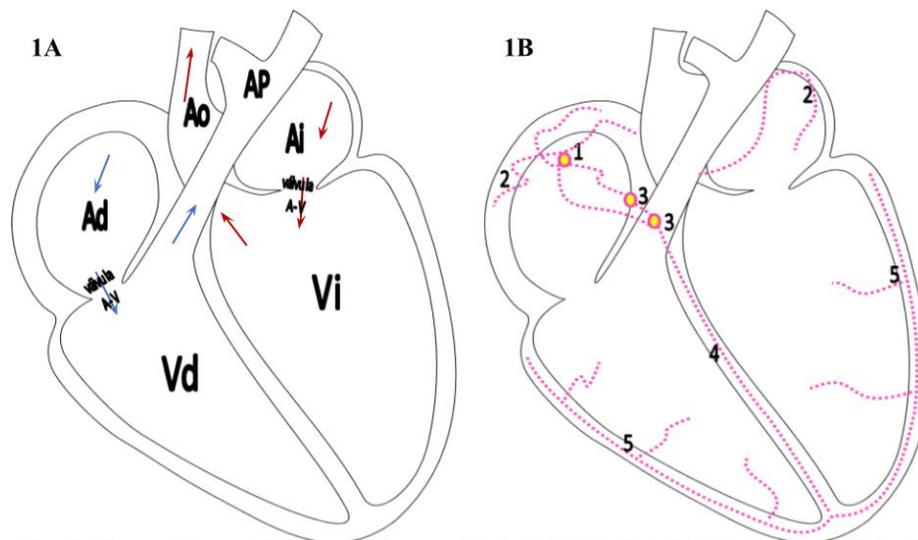


Figura 1: A) Esquema de la anatomía del corazón de la clase aves, Atrio derecho (Ad) Atrio izquierdo (Ai) Ventrículo derecho (Vd) Ventrículo izquierdo (Vi) Válvula atrioventricular (A-V) Aorta (Ao) Arteria Pulmonar (AP) B) Esquema del sistema de conducción cardíaca, Nodo sinoatrial (1), fibras de Purkinje atriales (2), nodo atrioventricular (3), haz de His (4), fibras de Purkinje ventriculares (5).

Durante el desarrollo embrionario, las aves presentan un sistema circulatorio similar al de vertebrados basales acuáticos, con un foramen oval, que permite que la sangre fluya directamente del atrio derecho al atrio izquierdo, y un *ductus arteriosus*, que conecta la arteria pulmonar con la aorta, ambas estructuras impiden que la sangre desoxigenada acceda a los pulmones⁸. A diferencia de los vertebrados ectotérmicos el cono arterial embrionario compuesto por el *conus arteriosus* y el *truncus arteriosus*, se incorpora al ventrículo¹⁵, investigaciones recientes sugieren que solo el miocardio del *conus arteriosus* se incorpora al ventrículo derecho²⁵.

Las aves tienen una frecuencia cardíaca significativamente más alta en comparación con otros vertebrados, por ejemplo, el corazón de un colibrí puede latir entre 520 y 1260 veces por minuto⁴. El gasto

cardíaco en aves es seis veces mayor que en los mamíferos de tamaño similar, lo que refleja su alta demanda metabólica, especialmente durante el vuelo⁴.

El tamaño del corazón y el volumen de eyección, es decir, el volumen de sangre que el ventrículo bombea en cada latido influye en la capacidad aeróbica de las aves; un mayor tamaño y volumen de eyección se presentan en aves con alta capacidad de vuelo, y refleja presiones selectivas evolutivas⁹.

Familia *Struthionidae* (Avestruz)

El avestruz es un ave cursorial (adaptada para correr) herbívora, de regiones semiáridas, capaz de correr grandes distancias para escapar de depredadores¹⁶ (Figura 2), pertenece al superorden Paleognatha, junto con el emú, el kiwi, el ñandú y el casuario¹⁷. Su evolución está relacionada con la historia biogeográfica de los ratites que se originaron en el supercontinente Gondwana de la era Mesozoica¹⁷.



Figura 2: A) Avestruz *Struthio camelus* Licencia: <https://mexico.inaturalist.org/observations/9918414> B) Avestruz de cuello azul *Struthio camelus ssp. Australis* Licencia: <https://mexico.inaturalist.org/observations/61012743> C) Avestruz de Somalia *Struthio molybdophanes* Licencia <https://mexico.inaturalist.org/observations/117840731>

El corazón del avestruz presenta una forma cónica y está rodeado por el pericardio, cuya porción fibrosa se extiende ventralmente como un ligamento esternopericárdico que se adhiere al esternón, similar a lo que se observa en aves como gallinas y patos¹⁸.

La válvula atrioventricular derecha, es muscular, está fijada al septo interventricular y se adhiere a la pared parietal del ventrículo, lo que previene el colapso de la válvula durante la sístole ventricular¹⁸.

Presenta bandas moderadoras en ambos ventrículos, que son estructuras tendinosas que ayudan en la contracción del músculo cardíaco, en el ventrículo derecho, se encuentra una banda moderadora tendinosa cerca de la base cardíaca, mientras que, en el ventrículo izquierdo, estas bandas están localizadas cerca de la punta del corazón^{10,18}. Las venas pulmonares izquierda y derecha ingresan de manera independiente al atrio izquierdo, y sus aberturas están completamente separadas por un septo¹⁸.

Género *Accipiter* (Gavilán)

El gavilán es un ave rapaz diurna, cazadora de aves pequeñas y roedores¹⁹ que habita en zonas boscosas (Figura 3). Pertenece al orden Accipitriformes cuyos primeros representantes aparecieron durante el Cretácico, hace aproximadamente 100 MDA²⁰. Su diversificación significativa ocurrió en el Eoceno hace 65 MDA²¹, cuando se produjo una radiación adaptativa por cambio climático y la transformación de hábitats que favoreció a los depredadores voladores en ecosistemas abiertos²⁰.



Figura 3: A) Gavilán de Cooper *Accipiter cooperii* Licencia: <https://mexico.inaturalist.org/observations/242339983> B) Gavilán común Euroasiático *Accipiter nisus* Licencia: <https://mexico.inaturalist.org/observations/240782582> C) Gavilán pecho Canela *Accipiter striatus* Licencia: <https://mexico.inaturalist.org/observations/242296283>

En la anatomía del corazón del gavilán y otras aves rapaces, la válvula sinoatrial puede ser más delgada y membranosa¹⁰. El arco aórtico en el gavilán revela arterias específicas, como los troncos braquiocefálicos, que se originan de manera única y están adaptados para suministrar sangre a las extremidades, al cerebro y el corazón durante la actividad intensa¹⁹.

Orden *Sphenisciformes* (Pingüino)

El pingüino es un ave marina no voladora que habita en las costas del hemisferio sur y se alimenta de peces y krill²² (Figura 4). El ancestro común de los pingüinos actuales apareció hace 20 MDA durante el Mioceno²³ en las costas de Nueva Zelanda y Australia²⁴. La diversificación de los principales linajes de pingüinos ocurrió hace 16 MDA, coincidiendo con un notable descenso en las temperaturas en la Antártida²³, este cambio climático y la apertura del Pasaje de Drake²⁴ facilitaron la dispersión y el mestizaje entre especies a lo largo de su historia evolutiva.



Figura 4: A) Pingüino del Cabo *Spheniscus demersus* Licencia: <https://mexico.inaturalist.org/observations/49798163>
B) Pingüino de magallanes *Spheniscus magellanicus* Licencia: <https://mexico.inaturalist.org/observations/233019992>
C) Pingüino emperador *Aptenodytes forsteri* Licencia: <https://mexico.inaturalist.org/observations/241125904>

El corazón del Pingüino tiene una estructura típica de los corazones de las aves, con cuatro cámaras. Las fibras de Purkinje de los atrios presentan una distribución más extensa que en otras aves incluidas ambas superficies del septo interatrial¹², además poseen fibras de Purkinje peri-venosas, esta disposición puede contribuir a una contracción más eficiente del ventrículo, lo cual es crucial para su actividad física en el agua¹².

Los pingüinos, desarrollaron adaptaciones fisiológicas que les permiten bucear a grandes profundidades y durante períodos prolongados, durante el buceo experimentan bradicardia, que reduce la frecuencia cardíaca y el consumo de oxígeno²². Pueden redistribuir el flujo sanguíneo hacia órganos vitales como el cerebro y el corazón, mientras que se reduce el flujo a los músculos periféricos²⁵. Tienen una mayor capacidad para almacenar oxígeno en sus músculos y sangre¹², gracias a una mayor concentración de mioglobina y un mayor volumen sanguíneo²², tras la inmersión, los pingüinos aumentan la frecuencia cardíaca y la tasa de respiración en la superficie para eliminar rápidamente el dióxido de carbono y reabastecer sus reservas de oxígeno²².

CONSIDERACIONES FINALES

Las aves son consideradas los vertebrados voladores, a pesar de que los pterosaurios (reptiles), ahora extintos, fueron los primeros vertebrados con capacidad para volar². Una de las características más destacadas de las aves es su masa cardíaca, que es casi el doble que la de los mamíferos de tamaño corporal similar. Esto les permite un mayor volumen de sangre por unidad de tiempo, lo que es esencial para satisfacer las altas demandas metabólicas asociadas con el vuelo¹¹.

Tanto las aves como los mamíferos han desarrollado adaptaciones cardíacas para soportar un metabolismo elevado. Sin embargo, la morfología del corazón en las aves es más constante y menos variable que en los mamíferos, lo que sugiere que la endotermia no está necesariamente relacionada con una mayor variabilidad en la estructura cardíaca¹⁰. Esta constancia anatómica, puede indicar una eficiencia evolutiva y una optimización funcional que ha permitido a las aves mantener un diseño cardíaco altamente efectivo a lo largo de su evolución.

Las variaciones anatómicas que se han identificado entre las especies actuales son: la organización del músculo pectíneo, el tamaño y peso del corazón y la anatomía de las válvulas atrioventriculares¹⁰. Estas variaciones están relacionadas con adaptaciones a estilos de vida específicos, como la migración o el tipo de vuelo.

REFERENCIAS

1. Brusatte SL, O'Connor JK, Jarvis ED. (2015). The Origin and Diversification of Birds. *Curr Biol.*; 25(19):R888-98. doi: 10.1016/j.cub.2015.08.003. PMID: 26439352.
2. Padian, K., & Chiappe, L. M. (1998). The origin and early evolution of birds. *Biological reviews*, 73(1), 1-42.
3. Brusatte, S.L., Lloyd, G.T., Wang, S.C., and Norell, M.A. (2014). Gradual assembly of avian body plan culminated in rapid rates of evolution across the dinosaur-bird transition. *Curr. Biol.* 24, 2386–2392
4. Stephenson A, Adams JW, Vaccarezza M (2017). The vertebrate heart: an evolutionary perspective. *J Anat.*; 231(6):787-797. doi: 10.1111/joa.12687. Epub 2017 Sep 14. PMID: 28905992; PMCID: PMC5696137.
5. Bettex DA, Prêtre R, Chassot PG. (2014) Is our heart a well-designed pump? The heart along animal evolution. *Eur Heart J.*; 7;35(34):2322-32. doi: 10.1093/eurheartj/ehu222. Epub 2014 Jun 10. PMID: 24917644.
6. Janis, C. M., Napoli, J. G., & Warren, D. E. (2020). Palaeophysiology of pH regulation in tetrapods. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 375(1793), 20190131. <https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0131>
7. Dyke, G. J., & Van Tuinen, M. (2004). The evolutionary radiation of modern birds (Neornithes): reconciling molecules, morphology and the fossil record. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 141(2), 153-177.
8. Katano, W., Moriyama, Y., Takeuchi, J. K., & Koshiba-Takeuchi, K. (2019). Cardiac septation in heart development and evolution. *Development, Growth & Differentiation*, 61(1), 114–123. <https://doi.org/10.1111/dgd.12580>

9. Nespolo, R. F., González-Lagos, C., Solano-Iguaran, J. J., Elfwing, M., Garitano-Zavala, A., Mañosa, S., Alonso, J. C., & Altimiras, J. (2017). Aerobic power and flight capacity in birds: a phylogenetic test of the heart-size hypothesis. *The Journal of Experimental Biology*. <https://doi.org/10.1242/jeb.162693>
10. Kroneman, J. G. H., Faber, J. W., Schouten, J. C. M., Wolschrijn, C. F., Christoffels, V. M., & Jensen, B. (2019). Comparative analysis of avian hearts provides little evidence for variation among species with acquired endothermy. *Journal of Morphology*, 280(3), 395–410. <https://doi.org/10.1002/jmor.20952>
11. Shiels, H. A. (2022). Avian cardiomyocyte architecture and what it reveals about the evolution of the vertebrate heart. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 377(1864), 20210332.
12. Adams, W. E. (1937). A Contribution to the Anatomy of the Avian Heart as seen in the Kiwi (*Apteryx australis*) and the Yellow-crested Penguin (*Megadyptes antipodum*). In *Proceedings of the Zoological Society of London* (Vol. 107, No. 3, pp. 417-441). Oxford, UK: Blackwell Publishing Ltd.
13. Jensen, B., Wang, T., Christoffels, V. M., & Moorman, A. F. M. (2013). Evolution and development of the building plan of the vertebrate heart. *Biochimica et Biophysica Acta. Molecular Cell Research*, 1833(4), 783–794. <https://doi.org/10.1016/j.bbamcr.2012.10.004>
14. Jensen, B., Boukens, B. J. D., Postma, A. V., Gunst, Q. D., van den Hoff, M. J. B., Moorman, A. F. M., Wang, T., & Christoffels, V. M. (2012). Identifying the evolutionary building blocks of the cardiac conduction system. *PLoS One*, 7(9), e44231. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0044231>
15. Grimes, A. C., Durán, A. C., Sans-Coma, V., Hami, D., Santoro, M. M., & Torres, M. (2010). Phylogeny informs ontogeny: a proposed common theme in the arterial pole of the vertebrate heart: Vertebrate cardiac arterial pole evolution. *Evolution & Development*, 12(6), 552–567. <https://doi.org/10.1111/j.1525-142x.2010.00441.x>
16. Ullrey, D., & Allen, M. (1996). Nutrition and feeding of ostriches. *Animal Feed Science and Technology*, 59, 27-36. [https://doi.org/10.1016/0377-8401\(95\)00884-5](https://doi.org/10.1016/0377-8401(95)00884-5).
17. Widrig, K., & Field, D. J. (2022). The evolution and fossil record of palaeognathous birds (Neornithes: Palaeognathae). *Diversity*, 14(2), 105.
18. Tajali, M., Ghazi, S. R., & Partou, P. (2009). Gross anatomy of the heart in Ostrich (*Struthio camelus*).
19. Balkaya, H. (2016). The Arteries Root from the Aortic Arch in the Sparrowhawk (*Accipiter nisus*, Falconiformes: Accipitridae). *International Journal of Morphology*, 34(1).
20. Urantówka, A. D., Krocak, A., Strzała, T., Zaniewicz, G., Kurkowski, M., & Mackiewicz, P. (2021). Mitogenomes of Accipitriformes and Cathartiformes were subjected to ancestral and recent duplications followed by gradual degeneration. *Genome Biology and Evolution*, 13(9). <https://doi.org/10.1093/gbe/evab193>
21. Zhang, Z., Feduccia, A., & James, H. F. (2012). A late Miocene accipitrid (Aves: Accipitriformes) from Nebraska and its implications for the divergence of old world vultures. *PLoS One*, 7(11), e48842. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0048842>
22. Meir, J. U., Stockard, T. K., Williams, C. L., Ponganis, K. V., & Ponganis, P. J. (2008). Heart rate regulation and extreme bradycardia in diving emperor penguins. *The Journal of Experimental Biology*, 211(8), 1169–1179. <https://doi.org/10.1242/jeb.013235>

23. Subramanian, S., Beans-Picón, G., Swaminathan, S. K., Millar, C. D., & Lambert, D. M. (2013). Evidence for a recent origin of penguins. *Biology Letters*, 9(6), 20130748. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2013.0748>
24. Vianna, J. A., Fernandes, F. A. N., Frugone, M. J., Figueiró, H. V., Pertierra, L. R., Noll, D., Bi, K., Wang-Claypool, C. Y., Lowther, A., Parker, P., Le Bohec, C., Bonadonna, F., Wienecke, B., Pistorius, P., Steinfurth, A., Burridge, C. P., Dantas, G. P. M., Poulin, E., Simison, W. B., ... Bowie, R. C. K. (2020). Genome-wide analyses reveal drivers of penguin diversification. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 117(36), 22303–22310. <https://doi.org/10.1073/pnas.2006659117>
25. Ponganis, P. J., Kooyman, G. L., Van Dam, R., & LeMaho, Y. (1999). Physiological responses of king penguins during simulated diving to 136 m depth. *Journal of experimental biology*, 202(20), 2819–2822.
26. Lazzarini R, Gómez-Quiroz LE, González-Márquez H, Villavicencio-Guzmán L, Salazar-García M, et al. (2018) The proximal segment of the embryonic outflow (conus) does not participate in aortic vestibule development. *PLOS ONE* 13(12): e0209930. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.02099>