

Nadadores hidrodinámicos y eficientes, los rorcuales (como este rorcual azul) se hinchan enormemente durante la alimentación. Llenan su cavidad oral extensible con toneladas de agua y presas, y después filtran y expulsan el agua a través de las barbas o ballenas que tapizan sus mandíbulas.

Jeremy A. Goldbogen obtuvo su doctorado en zoología por la Universidad de la Columbia Británica. Ahora es investigador posdoctoral en la Institución de Oceanografía Scripps de la Universidad de California en San Diego.



ZOOLOGÍA

La buchada perfecta

Nuevos dispositivos arrojan luz sobre la biomecánica de la alimentación en los rorcuales, los mayores mamíferos marinos

Jeremy A. Goldbogen

UN RORCUAL HAMBRIENTO SE SUMERGE A CIERTA PROFUNDIDAD EN EL OCÉANO para ejecutar una serie de aceleraciones y, con la boca totalmente abierta, se precipita sobre una densa masa de presas. En cada uno de los asaltos o arremetidas, la ballena ingiere en pocos segundos unos diez kilogramos de krill, contenidos en los 70.000 litros de agua que se traga (una cantidad mayor que su propio peso). Durante una arremetida, la ballena hace oscilar la cola y la aleta caudal para acelerar su movimiento y abre la boca unos 90 grados. La resistencia que se genera fuerza la entrada de agua en la cavidad oral del cetáceo, que posee repliegues que le permiten expandirse hasta un volumen cuatro veces superior al de reposo. Cuando las mandíbulas del rorcual se cierran, la enorme masa de agua absorbida se hace patente: el cuerpo adopta el aspecto de un «renacuajo hinchado». En menos de un minuto, toda el agua acumulada se filtra y sale de la bolsa gular distendida, que al deshincharse lentamente deja las presas dentro de la boca. A lo largo de varias horas de alimentación continuada, una ballena puede ingerir más de una tonelada de krill, lo bastante para proporcionarle la energía que necesita durante un día.

Hace años, Paul Brodie, del Instituto de Oceanografía de Bedford, en Canadá, describió el método de alimentación de los rorcuales como «la mayor acción biomecánica del reino animal». Esta estrategia la presentan en exclusiva los rorcuales, una familia de ballenas de barbas (Misticetos) entre las que se incluyen especies como la yubarta, o ballena jorobada, y los rorcuales común y azul. Como todos los misticetos, los rorcuales son filtradores (o suspensívoros). Separan los pequeños crustáceos y peces presentes en el agua absorbida me-

EN SÍNTESIS

Los rorcuales presentan una estrategia de alimentación singular: se sumergen en profundidad y, mediante una serie de arremetidas, ingieren una enorme cantidad de agua con krill, con lo que aumentan en gran medida su volumen corporal.

La alimentación mediante arremetida se basa en mecanismos morfológicos y físicos peculiares. La entrada de agua se ve facilitada por el gran tamaño del cráneo y

las mandíbulas, además de una cavidad bucal muy extensible. Asimismo, se ha demostrado un mecanismo activo de absorción de agua que permite reducir la fuerza máxima experimentada en la cavidad bucal.

El enorme consumo energético que conlleva la alimentación mediante arremetida ha impuesto un límite superior al tamaño del cuerpo de los rorcuales y de otros animales marinos semejantes.

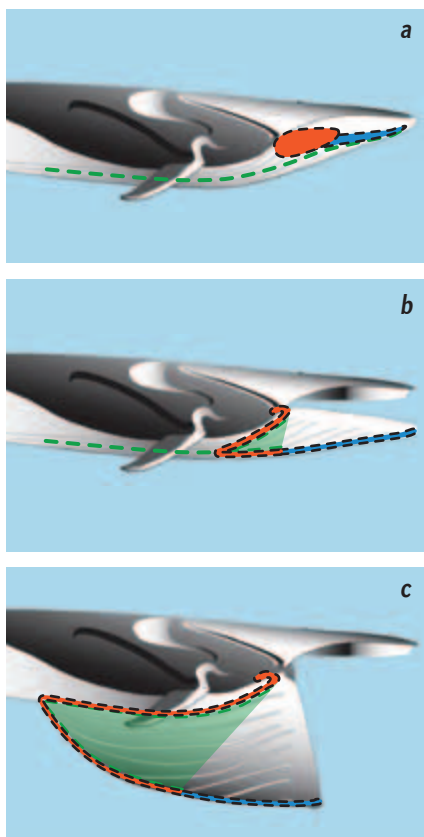
dianter las barbas o ballenas, las placas de queratina (la misma proteína que forma el pelo, las uñas y el caparazón de las tortugas) que penden de la parte superior de la boca. Al alimentarse de presas, los misticetos alcanzan un tamaño corporal enorme: las ballenas se cuentan entre los mayores animales que jamás hayan vivido. La alimentación de arremetida de los rorcuales resulta insólita no solo por el enorme volumen de agua incorporada, sino también por los mecanismos morfológicos y físicos que hacen posible este comportamiento extraordinario.

Debido a las dificultades logísticas de estudiar la alimentación de arremetida de los rorcuales bajo el océano, nuestro conocimiento de este proceso se limitaba, hasta hace poco, a observaciones realizadas en la superficie del mar. Durante los últimos años, mi equipo ha logrado progresos al respecto. Hemos obtenido datos únicos generados por transpondedores digitales fijados al dorso de rorcuales, con los que hemos cuantificado los movimientos de los animales durante un episodio de alimentación de arremetida. Hemos determinado también las fuerzas físicas implicadas en el proceso y el volumen de agua ingerida. Se han corroborado así las predicciones realizadas con anterioridad por otros investigadores sobre la base de conocimientos anatómicos y de observaciones en la superficie del agua. Además, nuestros análisis han descubierto nuevos mecanismos de ingreso de agua que, a su vez, nos han llevado a estudiar las notables adaptaciones morfológicas asociadas a la alimentación de arremetida.

CABEZAS GRANDES Y LENGUAS INVERTIDAS

Los estudios pioneros sobre la alimentación de arremetida, realizados en los últimos decenios, se centraron en la maquinaria anatómica que hace posible esa conducta. Los rorcuales muestran una serie compleja de adaptaciones morfológicas en la cabeza, la boca y la garganta. La cabeza parece más propia de un reptil que de un mamífero; su forma le permite hacer frente a la vez a las exigencias opuestas de ingestión de agua y de locomoción. Un rorcual ha de tener una boca grande y distensible con el fin de ingresar un gran volumen de agua. Pero después ha de poder contraerla y cerrarla para mantener una forma hidrodinámica que reduzca la resistencia al avance y permita una natación regular eficiente, en particular durante las inmersiones prolongadas o la migración a grandes distancias.

En las especies mayores de rorcuales, el cráneo y las mandíbulas presentan un gran tamaño; constituyen casi el 25 por ciento del cuerpo. Las mandíbulas se hallan conectadas a la base del cráneo mediante almohadillas gigantes de una matriz densa y elástica de fibras y cartilago que están impregnados de aceite. Este tipo de articulación mandibular solo existe en los rorcuales y tal vez en una especie próxima, la ballena gris. La articulación ofrece una conexión flexible entre el cráneo y las mandíbulas, lo que posibilita una abertura de casi 90 grados. Esta característica resulta necesaria para incorporar una gran



En una ballena en reposo (a), la lengua (rojo) se recoge a lo largo del suelo de la boca (azul) y el *cavum ventrale* se halla plegado (línea de trazos verde). Cuando el rorcual traga agua y presas (b), la lengua deformable ejerce presión sobre el *cavum ventrale*, y el saco oral empieza a expandirse (verde). En la máxima expansión (c), la lengua se invierte y se aplasta para formar una gran parte de la pared del saco oral; el suelo de la boca se extiende asimismo para formar parte de la cavidad.

cantidad de agua durante una arremetida: aunque el área de la boca es muy grande, la proporción del área que captura presas viene determinada por el ángulo de abertura entre el cráneo y las mandíbulas.

El cráneo del rorcual posee asimismo una tercera articulación, la sínfisis mandibular, que conecta las mandíbulas en el centro del maxilar inferior. En algunos mamíferos esta conexión se halla fusionada, pero en los rorcuales también tiene una composición de fibrocartilago que aumenta la flexibilidad. Con esta tercera articulación, las mandíbulas fuertemente curvadas pueden girar hacia afuera y

aumentar la superficie de la boca. La rotación mandibular suele observarse en los rorcuales que se alimentan en la superficie del mar; también en especímenes muertos, en los que los músculos que mantenían las mandíbulas en su lugar se han soltado.

La entrada rápida de una gran cantidad de agua se ve facilitada además por un mecanismo de lo más insólito: una lengua que se invierte y forma un espacioso saco oral para acomodar el agua en la parte ventral del cuerpo. La lengua del rorcual es muy flácida y deformable. Aunque presenta algunas características estructurales propias de la lengua de los mamíferos, está muy poco muscularizada y se halla compuesta en gran parte de tejido graso elástico. Además, existe un espacio intramuscular, el *cavum ventrale*, situado entre la base de la lengua y las paredes de la cavidad bucal, que se extiende desde allí hasta el ombligo de la ballena. Durante la entrada de agua, la lengua se invierte en el *cavum*: al retirarse a través del suelo de la boca y retroceder hasta el ombligo, forma el gran saco oral que acoge el agua.

La extrema distensión de la cavidad bucal durante la entrada de agua plantea un problema en las paredes del cuerpo, que en los cetáceos está compuesta por grasa rígida y tejido conjuntivo firme. Todos los rorcuales poseen una serie de surcos longitudinales en la capa de grasa ventral que cubre casi la mitad del cuerpo, desde el hocico hasta el ombligo. De hecho, la palabra «rorcual» proviene del término noruego *röyrkval*, que significa «ballena de surcos». Esta grasa ventral acanalada (GVA) está constituida por crestas duras separadas por canales profundos de tejido elástico delicado; cuando se la ve en sección transversal, presenta una arquitectura parecida a un acordeón que se extiende con facilidad si el músculo subyacente se relaja. La tremenda capacidad de ingreso de agua de los rorcuales depende claramente de este diseño morfológico único. Pero no

solo resulta notable la estructura de la GVA, sino también su comportamiento mecánico.

GRASA Y MÚSCULO SUPEREXTENSIBLES

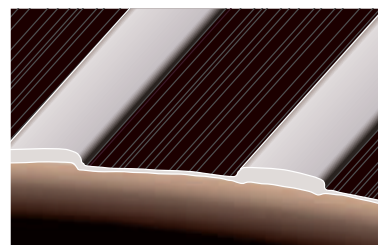
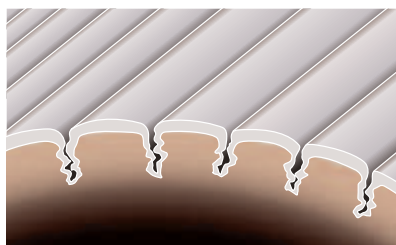
El primer descubrimiento importante sobre la biomecánica de la alimentación de arremetida llegó a finales de la década de los ochenta del siglo xx, gracias a los experimentos de Lisa Orton y Paul Brodie. A partir de muestras frescas de GVA de rorcual procedente de una estación ballenera de Hvalfjörður, en Islandia, realizaron pruebas mecánicas en el tejido para determinar la tensión que podía soportar cierta cantidad de carga. Encontraron que la GVA y las capas musculares asociadas podían aumentar hasta varias veces su longitud de reposo y recuperar después la forma original. Esa extensibilidad extraordinaria se atribuía a la elastina, una proteína elástica especializada presente en todo el tejido, y al hecho de que la GVA, en ausencia de tono muscular, se desplegaba como un paracaídas.

La extensibilidad de la GVA resulta fundamental en la captación de una gran cantidad de agua y presas. Además, la fuerza necesaria para dilatar el tejido nos informa de la velocidad que debe alcanzar la ballena para ejecutar una arremetida con éxito. Cuando un rorcual acelera y abre sus mandíbulas, se genera presión dinámica dentro de la cavidad oral y contra el suelo de la boca. En teoría, la presión dinámica por sí sola bastaría para extender por completo la GVA e hinchar la cavidad bucal, pero solo si la velocidad de natación fuera lo bastante elevada. Al comparar la cavidad bucal con un cilindro de paredes delgadas, Orton y Brodie calcularon que una velocidad de arremetida de tres metros por segundo sería suficiente para llenarla. Dicha predicción se aproximaba a las observaciones realizadas en la superficie del mar, pero hasta fecha reciente no había manera de medir con precisión la velocidad de natación durante una arremetida.

ARREMETIDAS EN LAS PROFUNDIDADES

Casi dos decenios después del estudio de Orton y Brodie se pudieron comprobar por fin sus estimaciones mediante el examen del movimiento, o cinemática, de los rorcuales en ambiente natural. Bill Burgess, de Greeneridge Sciences, desarrolló un transpondedor digital de gran resolución que podía fijarse temporalmente al dorso de las ballenas cuando estas salían a la superficie para respirar. Los transpondedores, equipados con ventosas para su fijación y con un dispositivo de flotación para poder recuperarlos, contenían varios sensores, entre ellos un hidrófono, un transductor de presión y un acelerómetro. Los transpondedores nos ofrecieron datos preliminares sobre el comportamiento subacuático de los rorcuales, como la orientación del cuerpo, las veces que la ballena nadaba y las que se deslizaba, y la profundidad de la inmersión. La aplicación de los transpondedores mediante una larga pértiga de fibra de vidrio no es una tarea trivial: requiere muchos años de experiencia en el mar y un esfuerzo coordinado entre un buque de apoyo y un bote menor de marcado.

Las operaciones de marcado las dirigían John Calambokidis y Greg Schorr, del Colectivo de Investigación Cascadia de Olympia, en Washington, y Erin Oleson, de la Institución de Oceanografía Scripps. En los veranos de los últimos ocho años, se realizaron estudios de marcado en varias localidades cerca de la costa de California y de México. Los datos de los transpondedores demostraron que muchos rorcuales ejecutaban inmersiones profundas consecutivas, en algunos casos hasta los 300 metros de profundidad. Al final de esas inmersiones, se registraban una serie de meneos u ondulaciones. Cada ondulación iba acompa-



La grasa ventral acanalada (GVA) de un rorcual permite la expansión de la cavidad oral. Las crestas duras de la grasa, con su aspecto de acordeón, se hallan separadas por surcos profundos de tejido elástico delicado (*arriba*). En sección transversal, la GVA está constituida por capas de músculo, elastina, grasa y epidermis (*abajo, izquierda*). Los ensayos mecánicos han demostrado que la GVA puede expandirse más del doble de su dimensión habitual (*abajo, derecha*).

ñada de una tanda de movimientos de natación activa y de una reducción concomitante en el ruido del flujo de agua, lo que señalaba una desaceleración (algo que suele observarse en las arremetidas en superficie).

Aunque los datos insinuaban la existencia de arremetidas en profundidad, las pruebas directas llegaron de otro tipo de transpondedor con ventosa: el Crittercam de National Geographic, concebido y desarrollado por Greg Marshall. La cámara de vídeo instalada dentro del Crittercam estaba equipada con luz infrarroja, para grabar en la oscuridad durante las inmersiones profundas, y con un registrador de tiempo y profundidad. En las grabaciones de vídeo se observa el rorcual que nada a través de densos campos de krill al final de cada inmersión profunda. Las imágenes de uno de los Crittercam muestran la caída de la mandíbula inferior del rorcual seguida de una disminución del ruido del flujo y, después, una expansión de la grasa ventral acanalada. Representaba una prueba visual del comportamiento que habíamos deducido a partir de los datos registrados por nuestros transpondedores digitales: varias arremetidas consecutivas para capturar presas al final de inmersiones profundas.

Después de nuevos análisis, nos dimos cuenta de que podíamos utilizar el nivel de ruido de flujo registrado por el hidrófono del transpondedor para calcular la velocidad de natación del



Fijar un transpondedor electrónico a un rorcual azul en movimiento no es una tarea fácil. Aquí, un equipo de investigación de Cascadia coloca un transpondedor mediante una larga pértiga de fibra de vidrio (con permiso del Servicio Nacional de Pesquerías Marinas). El dispositivo de flotación rojo sobre el transpondedor facilita su recuperación una vez las ventosas succionas del transpondedor se desprenden del rorcual.

cetáceo durante cada inmersión. Ello puso de manifiesto los rápidos cambios de velocidad durante una arremetida. Curiosamente, el máximo valor registrado fue de 3 metros por segundo, justo la velocidad de flujo que Orton y Brodie calcularon que se necesitaba para hinchar de forma pasiva la cavidad bucal. Además, los datos revelaron una rápida deceleración del cuerpo aun cuando el rorcual continuaba nadando activamente, una indicación de que el cetáceo experimentaba una resistencia al avance muy fuerte cada vez que abría por completo la boca. Los datos cinemáticos de los transpondedores permitían, pues, determinar no solo la resistencia que se producía, sino también la cantidad de agua ingerida por la ballena.

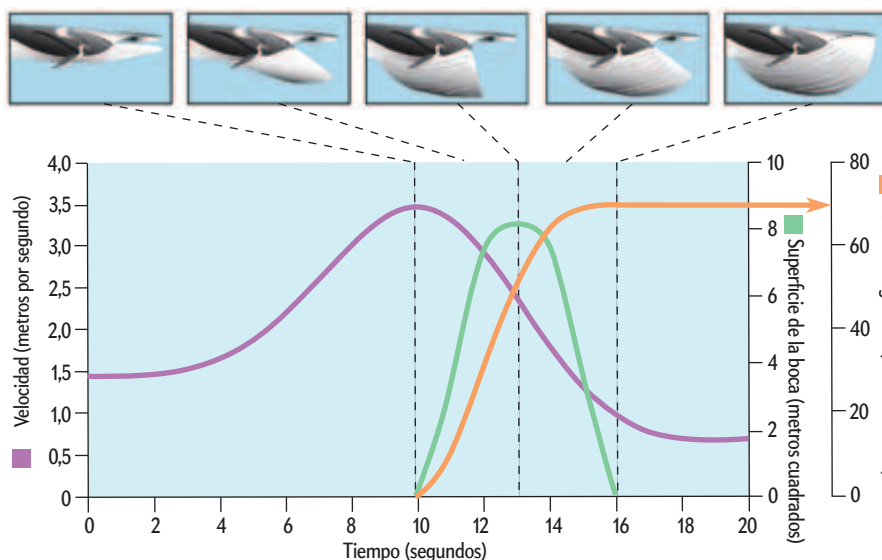
GRANDES TRAGOS Y RESISTENCIA ELEVADA

Cuando un rorcual se precipita sobre una masa de peces y distiende la bolsa gular experimenta una reconfiguración importante del perfil normal del cuerpo, grácil y muy hidrodinámico. Como resultado se produce una gran resistencia al avance: al dirigirse el flujo de agua hacia las mandíbulas y expandirse la cavidad bucal, se reduce el impulso de la ballena y el cuerpo se decelera en poco tiempo. Por lo tanto, el tamaño y la forma de las mandíbulas tienen una gran influencia en la resistencia que se genera durante una arremetida. Puesto que las mandíbulas determinan el tamaño de la boca, también determinan en gran parte la cantidad de agua ingerida.

Tras reconocer la importancia de la forma del cráneo y de la mandíbula en la mecánica de la absorción de agua, Nick Pyenson, de la Institución Smithsonian, Bob Shadwick, de la Universidad de la Columbia Británica, y yo nos dispusimos a medir tantos ejemplares de cetáceos en los museos como fuera posible.

Al integrar las medidas morfológicas con los datos cinemáticos de los transpondedores, pudimos calcular el volumen de agua captada durante la arremetida de un rorcual. Con la máxima abertura de las mandíbulas, estimamos que la cavidad bucal permitiría la entrada de unos 20 metros cúbicos por segundo. Al final de una arremetida de seis segundos de duración, el agua acumulada ascendía a unas 60 toneladas, resultado que apoyaba de nuevo las estimaciones de Paul Brodie en 1993. La masa de agua incorporada tiene el tamaño aproximado de un autobús escolar, una cantidad realmente enorme. La cantidad de agua resulta colosal si se compara con la masa corporal del cetáceo, que pesa unas 45 toneladas.

Al incorporar un volumen de agua superior al de la propia masa corporal, se genera una tremenda resistencia al avance, lo que supone un gasto energético importante. La energía que el rorcual necesita para captar agua se triplica durante la arremetida, mientras que el aumento consiguiente de la resistencia hace que el gasto se quintuple. El coeficiente de resistencia al avance constituye una medida de la hidrodinámica de un objeto y de su eficacia en reducir esa resistencia. Los coeficientes elevados suelen corresponder a formas poco hidrodinámicas, mientras que los valores bajos indican una forma muy hidrodinámica. Nuestros cálculos simples sugieren que, durante una arremetida, ese coeficiente aumenta en más de un orden de magnitud. Así, un rorcual que se alimenta experimenta una transformación extrema, desde un cuerpo hidrodinámico hasta otro que presenta una extraordinaria resistencia al avance. Resulta interesante que los máximos coeficientes registrados en los rorcuales se asemejen a los medidos en el hinchado de un paracaídas. La analogía entre ambos sistemas es lógica: ambos han de reconfigurarse con el fin de generar resistencia. En otras palabras, los paracaídas necesitan resistencia al avance para hincharse y hacer más lenta la velocidad de caída.



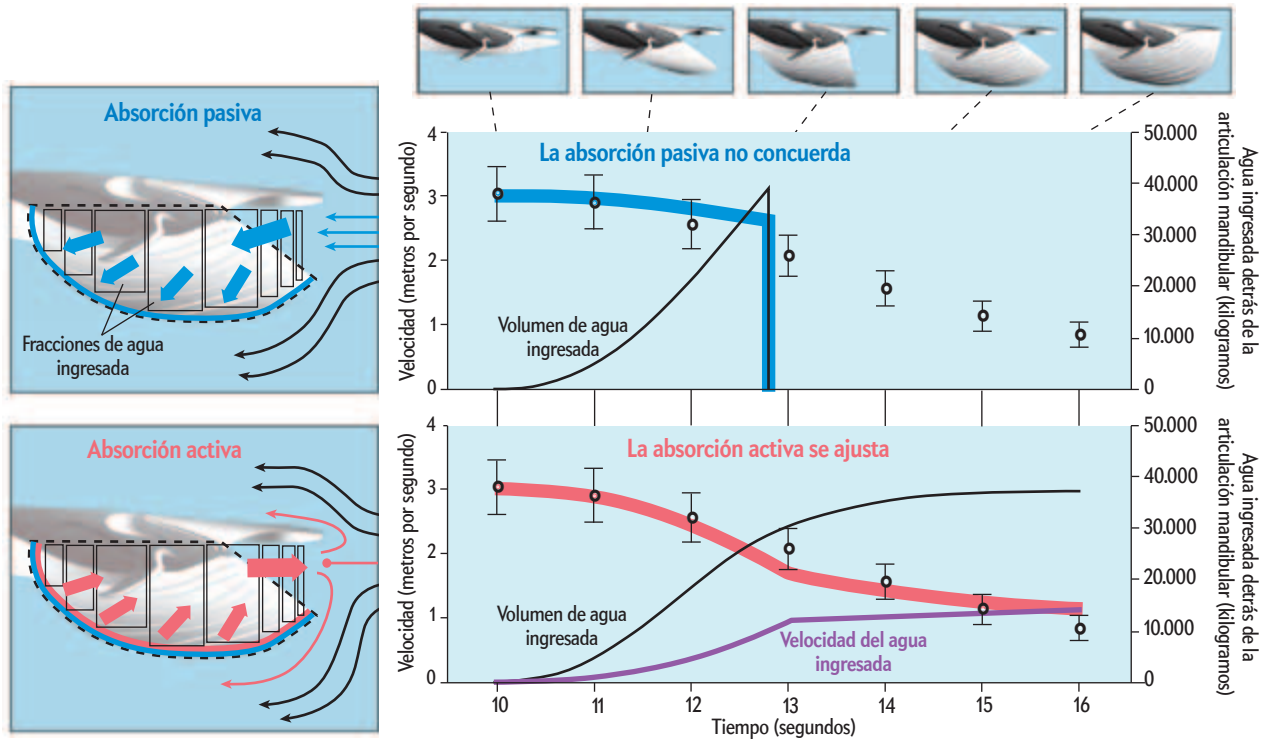
Los datos de los transpondedores

electrónicos de los rorcuales han permitido descifrar la mecánica de la alimentación mediante arremetida. Después de sumergirse a cientos de metros de profundidad y de acelerarse (*púrpura*) para atrapar un cardumen de krill, el rorcual abre la boca (*verde*), lo que causa una gran resistencia al avance y deceleración. La cavidad oral se llena de agua (*naranja*) y el cetáceo cierra la boca. Entonces empieza a expulsar el agua, al tiempo que la filtra, y a prepararse para la siguiente arremetida.

¿Funciona una ballena como un paracaídas?

Un rorcual que se alimenta mediante arremetida transforma su cuerpo hidrodinámico en otro que presenta una extraordinaria resistencia al avance, de modo comparable a la resistencia que se genera durante el hinchado de un paracaídas. Se planteó entonces la pregunta de si el animal expandía la cavidad oral de modo pasivo (arriba, izquierda), igual que sucede en un paracaídas, o bien controlaba de forma activa el proceso, es decir, utilizaba la musculatura para impulsar lentamente el agua hacia delante durante

una arremetida (abajo, izquierda). Se realizaron simulaciones de la trayectoria del animal para calcular la velocidad de la ballena durante una arremetida. Si se consideraba una absorción pasiva (línea azul, gráfico de arriba) los resultados de la simulación no concordaban con los datos registrados por los transpondedores electrónicos (puntos blancos con las barras de error). Sin embargo, las simulaciones con una absorción activa (línea roja, gráfico de abajo) producían un buen ajuste.



da, mientras que los rorcuales requieren esa resistencia para hinchar la cavidad bucal.

BALLENAS Y PARACAÍDAS

Cuando nos dimos cuenta de que la arremetida de los rorcuales conllevaba una enorme resistencia al avance, buscamos una colaboración insólita: la de Jean Potvin, físico de paracaídas de la Universidad de Saint Louis, en Missouri. Juntos desarrollamos un nuevo modelo sobre la alimentación de los rorcuales, más detallado, inspirado en los estudios realizados durante decenios sobre el hinchamiento de paracaídas. A partir de una morfología y una velocidad de arremetida inicial, el modelo calculaba la desaceleración del rorcual asociada a la resistencia que se generaba durante la captación pasiva de agua. A continuación compararíamos los resultados del modelo con los datos empíricos de los transpondedores. En primer lugar nos preguntamos: ¿Se asemeja un rorcual que se alimenta a un paracaídas que se hincha? Si tal fuera el caso, un rorcual se hincharía «pasivamente», y el flujo que expande la cavidad bucal hallaría escasa resistencia debido a las propiedades de elasticidad extrema de la GVA.

Los resultados de la simulación de ingreso pasivo de agua en los rorcuales no concordaron con los datos de los transpon-

dedores, simplemente porque el cuerpo no reducía la velocidad con suficiente prontitud. En otras palabras, no había suficiente resistencia al avance para explicar la elevada deceleración que habíamos observado en las ballenas con transpondedor. Ello significaba que el agua penetraba en la boca con demasiada rapidez y, como consecuencia, la cavidad bucal alcanzaba el llenado máximo hacia la mitad de la arremetida (cerca del momento en que la boca se abría por completo). La cavidad dejaba de llenarse porque la GVA no podía extenderse más. En ese punto, toda la masa de agua ingresada debería acelerarse de inmediato hasta la velocidad instantánea del cetáceo (dos metros por segundo), lo que impondría fuerzas desmesuradas sobre las paredes de la cavidad. Si la GVA no fuera lo bastante resistente para acomodar esas fuerzas, la absorción pasiva haría reventar la cavidad y se producirían efectos catastróficos. Si, de lo contrario, la GVA pudiera soportar esas fuerzas, la masa de agua ingresada rebotaría en la pared de la cavidad y saldría de nuevo por la boca antes de que las mandíbulas se cerraran. En cualquiera de los dos supuestos, la absorción pasiva no parece un mecanismo factible en los rorcuales. (Sin embargo, sí podría darse en arremetidas con ángulos de apertura bucal inferiores y volúmenes incorporados menores.)



Mandíbulas de un rorcual azul (*gris*) y de un cachalote (*amarillo*), del Museo de Historia Natural de la Institución Smithsonian. El autor (*que aparece dos veces en esta fotografía compuesta*) realizó medidas de numerosos especímenes para estimar la cantidad de agua ingresada durante la arremetida de una ballena.

Si la absorción pasiva resulta imposible, ¿cómo ejecutan los rorcuales una arremetida con éxito? Dos características anatómicas clave de la GVA sugerían un mecanismo de absorción muy distinto. En primer lugar, identificamos varias capas de músculo bien desarrollado, fuertemente unidas a la grasa acanalada. En segundo lugar, un estudio realizado por el equipo de Merijn de Bakker, de la Universidad de Leiden, reveló la existencia de mecanorreceptores, nervios sensibles a la tensión mecánica integrados en las capas de músculo y de grasa de la GVA. Se concentraban sobre todo en los surcos, la región del tejido que se dilata durante la entrada de agua. Esas dos características hacían pensar que los rorcuales podían estimar el volumen de agua ingresada a partir del grado de estiramiento percibido por el tejido, tras lo cual generaban la fuerza suficiente para empujar lentamente el agua hacia delante. Tal mecanismo es posible si los músculos de la GVA ofrecen una resistencia activa al estiramiento provocado por el flujo de agua entrante. En virtud de la tercera ley de Newton, o ley de acción y reacción, la ballena imparte su impulso al agua absorbida durante esta «colisión»; la ballena aminora su velocidad a medida que el agua entrante, que al principio se hallaba en reposo, aumenta la suya, y finalmente ambas velocidades se asemejan.

Cuando simulamos este tipo de absorción activa, hallamos una buena concordancia con el perfil de velocidad generado por los datos de los transpondedores digitales. El resultado del modelo apoyaba nuestra hipótesis de inflación activa en los rorcuales, un mecanismo muy distinto del que se observa en los paracaídas. Pero ¿por qué empujan los rorcuales el agua fuera de la boca, cuando lo que intentan es absorberla? De hecho, esta impulsión desde el interior de la cavidad bucal aumenta la resistencia al avance (razón por la cual la simulación de la absorción activa se ajustaba mejor a los datos de los transpondedores).

Aunque parezca contraintuitivo, impulsar el agua hacia fuera durante una arremetida ofrece algunas ventajas. El empuje gradual hacia delante distribuye las fuerzas de resistencia al avance a lo largo de más tiempo. Como consecuencia, la fuerza máxima experimentada por el aparato de absorción del agua se reduce.

Otra ventaja de la absorción activa es el aumento de la eficiencia energética y mecánica de la filtración por parte del rorcual. Si el agua se impulsa lentamente hacia delante, ya no hay que acelerar toda la masa de agua absorbida desde el reposo. Además, puesto que la trayectoria de la masa de agua absorbi-

da en el interior de la cavidad bucal es en gran parte paralela a la superficie de filtración de las barbas, los rorcuales pueden realizar la filtración cruzada; este mecanismo arrastra el material perpendicularmente a través de la superficie del filtro para evitar que se obture.

LA ARREMETIDA TIENE UN PRECIO

La elevada resistencia al avance que hace posible la absorción de agua tiene consecuencias importantes en la ecología alimentaria y la morfología evolutiva de los rorcuales. No solo exige invertir mucha energía para acelerar la masa de agua ingresada, sino que sustrae a la ballena energía cinética y hace que el cuerpo casi se detenga. Como consecuencia, el cuerpo ha de acelerarse desde el reposo para ejecutar la arremetida siguiente. Mientras retiene la respiración al final de una inmersión, la ballena ha de arremeter una y otra vez antes de volver a la superficie para tomar aire y recuperarse. Los costes energéticos asociados a esa conducta restringen el tiempo que un rorcual grande aguanta en el fondo mientras se alimenta: unos 15 minutos por inmersión. Este período tan corto resulta inesperado, porque los rorcuales son muy grandes; en casi todos los demás vertebrados de respiración aérea, el tiempo de inmersión suele incrementarse con el aumento de tamaño debido a un metabolismo más eficiente.

Puesto que el tiempo máximo de inmersión está limitado por el elevado coste de la alimentación, los rorcuales dependen en especial de las agregaciones densas de presas. Además, se ha calculado que el diseño morfológico del rorcual permite captar el máximo de agua posible por arremetida. Ello explicaría por qué la cavidad bucal se extiende hasta la mitad de la longitud del cuerpo, hasta el ombligo, y las mandíbulas suponen casi la cuarta parte de la longitud del cuerpo. Pero ¿por qué el aparato de captación de agua no es todavía mayor? ¿Cuál es el límite de la capacidad de ingreso y cómo cambia esta con la longitud del cuerpo? Esas cuestiones me llevaron a consultar una serie de datos morfométricos publicados hacía tiempo sobre los cetáceos. Con ellos examiné las consecuencias de la escala y la morfología en el rendimiento de la alimentación mediante arremetida.

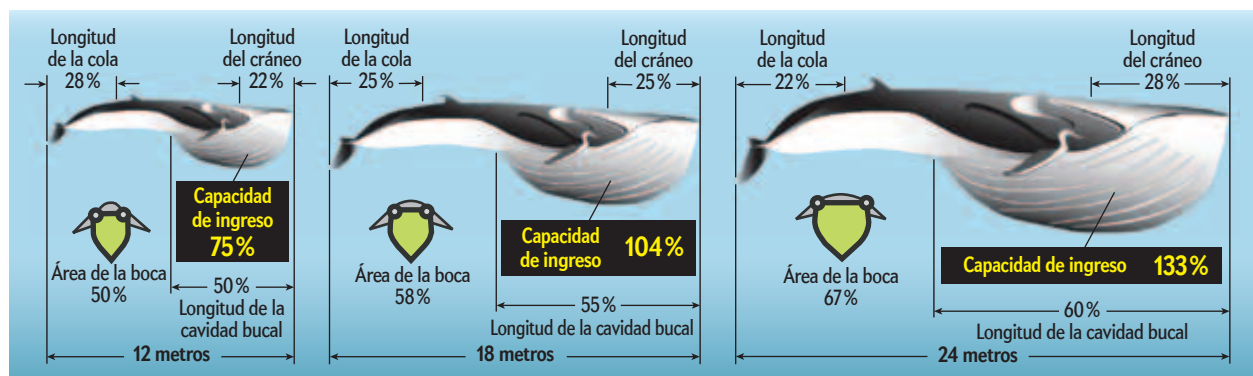
UN ASUNTO DE ESCALA

En los años veinte del siglo xx, en un intento de gestionar la industria ballenera, el Gobierno británico puso en marcha las Investigaciones Discovery, una serie de expediciones para conocer más a fondo la historia natural y la biología de las grandes ballenas en el océano Antártico. Un estudio en concreto se centró en las proporciones del cuerpo de las dos mayores especies de rorcuales, el azul y el común. No solo se trata de unos de los animales más grandes de todos los tiempos, sino que además muestran una amplia variación en lo que al tamaño corporal se refiere. Así, la longitud al destete del rorcual común y del azul es de unos 12 y 16 metros, respectivamente, mientras que el tamaño máximo registrado en cada especie es de 24 y 28 metros. Las expediciones recopilaron datos morfométricos, algunos de ellos relacionados con el aparato de captación de agua, de cientos de rorcuales comunes y azules de distinto tamaño corporal.

Los autores del estudio descubrieron un patrón peculiar: las ballenas de mayores dimensiones presentaban las mandíbulas y la cavidad bucal más grandes, en relación al tamaño del cuerpo. Al mismo tiempo, el tamaño de la parte posterior del cuerpo (la región desde la aleta dorsal hasta la cola, o *pedúnculo*

Crecimiento y cambio de proporciones

A medida que un rorcual crece, su cavidad oral (o bucal) no aumenta de manera lineal, sino que representa un porcentaje cada vez mayor de su tamaño corporal. De este modo, su morfología se optimiza para aumentar la capacidad de ingreso de agua. La longitud de la cavidad bucal pasa del 50 al 60 por ciento de la longitud del cuerpo, y la del cráneo, del 22 al 28 por ciento; mientras, la longitud de la cola se reduce del 28 al 22 por ciento de la longitud del cuerpo. La superficie de la boca aumenta del 50 al 67 por ciento de la superficie total proyectada del cuerpo, y la capacidad de ingreso asciende del 75 al 133 por ciento de la masa corporal. Aunque el cambio de proporciones (alometría) mejora la capacidad de ingreso de agua en las arremetidas, el aumento del consumo energético que ello conlleva ha impuesto un límite superior al tamaño del cuerpo de los rorcuales y de otros animales marinos semejantes.



caudal) resultaba menor. Los investigadores no podían explicar estos patrones extraños de crecimiento relativo, o alometría. Mi grupo reunió una serie de datos sobre los rorcuales con el objetivo de estimar la capacidad de captación de agua en función del tamaño corporal. Tal como esperábamos, el volumen relativo de agua ingresada aumentaba en función del tamaño del cuerpo, lo que se debía a la alometría del aparato de absorción de agua.

Pero, ¿por qué poseían las ballenas de mayor tamaño pedúnculos caudales relativamente menores? Planteamos la hipótesis de que esta reducción relativa de la cola representaría el coste de dedicar todos los recursos para el crecimiento a la parte anterior del cuerpo. A medida que los rorcuales crecen, su morfología se optimiza para aumentar la capacidad de ingreso de agua. El cráneo se torna más largo y ancho, en comparación con el tamaño total del cuerpo, con lo que la superficie bucal destinada a captar agua resulta también mayor. Además, la longitud del sistema de grasa ventral acanalada es relativamente mayor en las ballenas de gran tamaño, y ello aumenta de manera efectiva la capacidad de la cavidad bucal. Puesto que otros rorcuales grandes muestran las mismas pautas de crecimiento relativo, estas podrían representar una adaptación (o exaptación) que mejoraría el rendimiento de la alimentación mediante arremetida.

El menor tamaño de la cola no debiera disminuir el rendimiento de la natación en los rorcuales mayores, porque la aleta caudal (la superficie de propulsión que genera la fuerza utilizada para el impulso) suele ser proporcional al tamaño del cuerpo. Sin embargo, la mayor capacidad de ingreso de agua conlleva un coste. La cavidad bucal debe empujar hacia delante un volumen de agua superior, con lo que los rorcuales de mayor tamaño gastarían más energía para efectuar una arremetida con éxito. Este coste energético puede limitar aún más la capacidad de inmersión en los rorcuales mayores, ya reducida en comparación con otros animales. Supondría una desventaja, porque los cardúmenes de presas más densos tienden a situarse a gran pro-

fundidad. En teoría, a mayor tamaño corporal, la energía consumida con la alimentación de arremetida aumentaría más que la energía obtenida con esa estrategia.

Si esa situación se extrapolara a un rorcual gigante, más grande que un rorcual azul, hallaríamos que ese cetáceo hipotético no podría mantener el metabolismo con una alimentación a base de arremetidas. Aunque la alometría del rorcual mejorase la capacidad de ingreso de agua para una arremetida única, el coste asociado a ello dificultaría el acceso al alimento de las profundidades del océano. Según este razonamiento, hemos especulado que el aumento alométrico del consumo energético asociado a la alimentación de arremetida ha impuesto un límite superior al tamaño del cuerpo de los rorcuales. Es interesante pensar por qué no existe un animal más grande que un rorcual azul. Sin duda, se precisan más estudios para explorar esta hipótesis y otras relacionadas con las limitaciones de un tamaño corporal grande. La evolución puede haber modelado las dimensiones de estos mamíferos marinos, los mayores de todos, a su escala actual, pero las restricciones fisiológicas de la alimentación mediante filtración pueden haber impuesto asimismo un tope máximo al crecimiento.

© American Scientist Magazine

PARA SABER MÁS

High feeding costs limit dive time in the largest whales. A. Acevedo-Gutiérrez, D. A. Croll y B. R. Tershy en *Journal of Experimental Biology*, vol. 205, págs. 1747-1753, 2002.

Insights into the underwater diving, feeding and calling behavior of blue whales from a suction-cup-attached video-imaging tag (CRITTERCAM). J. Calambokidis et al. en *Marine Technology Society Journal*, vol. 41, págs. 19-29, 2007.

Foraging behavior of humpback whales: kinematic and respiratory patterns suggest a high cost for a lunge. J. A. Goldbogen et al. en *Journal of Experimental Biology*, vol. 211, págs. 3712-3719, 2008.

Skull and buccal allometry increase mass-specific engulfment capacity in fin whales. J. A. Goldbogen, J. Potvin y R. E. Shadwick en *Proceedings of the Royal Society*, publicado en línea, 25 de noviembre de 2009.

Passive versus active engulfment: verdict from trajectory simulations of lunge-feeding fin whales *Balaenoptera physalus*. J. Potvin, J. A. Goldbogen y R. E. Shadwick en *Journal of the Royal Society Interface*, vol. 6, págs. 1005-1025, 2009.