

# La presión crítica de oxígeno

## The Critical Pressure of Oxygen

MARIO ROSENMANN

Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias,  
Universidad de Chile. Casilla 653, Santiago, Chile

A review of the metabolic response ( $M$ ) to hypoxia measured in different mammals shows that the critical ambient  $O_2$  pressure ( $P_C$ ), is a linear function of the normoxic metabolic demand. Values for  $P_C$  at different metabolic loads may range from about 10 torr to close to 150 torr. However, the ratio  $M/P_C$  provides a useful index that seems to be independent of the metabolic demand.

Critical ambient  $pO_2$  for reducing  $O_2$  uptake at comparable loads has been found to be lower in highland than in lowland species.

Below the  $P_C$  the metabolism changes sharply or more gradually with further reduction in  $pO_2$ . This reduction may be better expressed by a single hypoxic coefficient that is independent of the metabolic demand, representing the fractional reduction of  $M$  per torr.

Regression analysis of  $P_C$  on body weight shows independence of the critical  $pO_2$  on body size within the range 8 - 480 g.

Enfrentados a una disminución de la presión parcial de oxígeno del ambiente ( $pO_2$ ), los animales pueden responder básicamente de dos formas diferentes. Los así llamados oxígeno-conformadores disminuyen su consumo de oxígeno ( $M$ ), a medida que el  $pO_2$  ambiental baja y lo aumentan cuando éste sube. Tal es el caso de ciertas especies de celenterados (*Cassiopea*), de anélidos (*Nereis*), moluscos y crustáceos (*Limax*, *Limulus*, *Homarus*) y aun de vertebrados (*Triturus*, *Fundulus*), (Prosser y Brown, 1961). Otro tipo de respuesta exhiben los oxígeno-reguladores, que son capaces, dentro de ciertos límites, de mantener un consumo de oxígeno independiente del  $pO_2$  ambiental, como ocurre en crustáceos (*Uca*, *Astacus*), en moluscos (*Mya*, *Mytilus*), en insectos (*Chironomus*, *Termopsis*) y en la gran mayoría de los vertebrados (Prosser y Brown, 1961). En estos animales, el límite inferior de  $pO_2$  en el que aún es posible mantener el nivel normóxico de consumo de oxígeno determina la presión crítica de oxígeno ( $P_C$ ). Sin embargo, por debajo del  $P_C$  el consumo de  $O_2$  disminuye en los reguladores en forma similar a lo que ocurre en los conformadores. La Fig. 1 presenta un esquema simplificado de ambos tipos de respuestas.

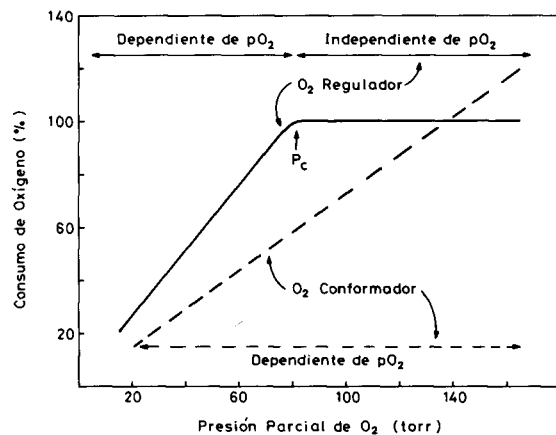


Fig. 1: Patrones típicos de consumo de oxígeno en especies reguladoras (línea continua) y en especies conformadoras (línea de trazos). El grado de dependencia a diversos niveles de  $pO_2$  se indica con flechas horizontales. La flecha vertical ( $P_C$ ) señala la presión crítica de oxígeno.

En la determinación de  $P_C$  no sólo influye el  $pO_2$  ambiental, sino que otros factores como la temperatura del ambiente ( $T_A$ ), el efecto de ésta sobre la temperatura corporal ( $T_B$ ) y la demanda por  $O_2$  pueden modificarla a tal extremo que sus efectos confieren a  $P_C$  más bien el carácter de una variable que el de una constante específica.

### Variabilidad de $P_c$

Sobre la base de la información publicada para vertebrados, y en lo que sigue, trataré de dar una idea general de la variabilidad de  $P_c$ , que justifica la búsqueda de relaciones cuantitativas que ayuden a predecir dichos cambios.

Aceptando en principio un rango relativamente amplio de valores de  $P_c$  para una especie dada, podemos suponer que el límite superior posible estará dado a un  $pO_2$  cercano a los valores encontrados a nivel del mar. La existencia de una presión crítica de  $O_2$  en un ambiente normóxico pareciera ser un tanto exagerada sin embargo; en la Fig. 2 analizamos los datos de Dill (1968), de Saltin (1968) y de Pugh (1967), de consumo máximo de  $O_2$  ( $M_{max}$ ), en el hombre y a diversas altitudes. En esta gráfica  $M_{max}$  disminuye en más de un 35% y en forma lineal desde el nivel del mar hasta una altitud aproximada de 6.300 metros. Ahora bien, cada punto de la recta representa un valor diferente de  $P_c$  para  $M_{max}$ , de modo que para  $M_{max}$  (100%),  $P_c = 150$  torr, lo que equivale a una altitud aproximada de 500 metros.

Si el límite superior del rango de  $P_c$  está asociado a  $M_{max}$ , el límite inferior ( $P_{c\ min}$ ) o  $P_c$  letal está asociado al metabolismo mínimo de las especies (Morrison y Rosenmann, 1975).  $P_{c\ (min)}$  en *Chinchilla lanigera*, *Calomys ducilla*, *Marmota monax*, *Ochotona rufescens* y *Cavia porcellus* oscila entre 15 y 21 torr con una disminución de  $M$  equivalente a un rango de 0,5 a 0,75  $M_{est}$ . En contraposición, otras especies son incapaces de reducir  $M$  en proporción semejante y presentan valores de  $P_c$  más altos. Por ejemplo,  $P_{c\ (min)}$  en *Microtus oeconomus*, *Mus musculus*, *Microtus pennsylvanicus* y *Microtus abbreviatus* oscila entre 34 y 44 torr, mientras que  $M_{min}$  se mantiene entre 1,6 y 1,8  $M_{est}$  (Rosenmann y Morrison, 1975).

De lo hasta aquí expuesto parece ser que los valores de  $P_c$  en mamíferos pueden variar entre 15 torr o menos en  $M_{(min)}$  y aproximadamente 150 torr en  $M_{(max)}$ .

\* 1  $M_{est} = 3,8 W^{0,73}$  ml  $O_2$   $hr^{-1}$  (W = peso en gramos).

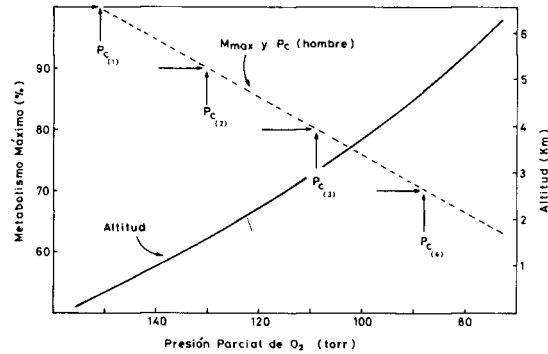


Fig. 2: Demanda metabólica máxima en el hombre (línea de trazos) y presiones críticas de  $O_2$  ( $P_c$ ), en un gradiente altitudinal (línea continua). Reducciones del consumo de oxígeno de 0, 10, 20 y 30% se indican con flechas horizontales.

Entre ambos extremos (2 a 7  $M_{est}$ )  $P_c$  guarda también una estrecha relación positiva con  $M$ . Por ejemplo, en *Microtus oeconomus*  $P_c$  cambia con la intensidad metabólica, expresada en múltiplos de  $M_{est}$  (unidades Met.), siguiendo la siguiente relación:

$$P_c = 73 + 13,2 \text{ Met (torr)}$$

De esta ecuación resulta claro que  $P_c$  no tiene mucho significado si paralelamente no se indica el valor de  $M$ . Una manera de compensar el efecto de  $M$  en  $P_c$  es simplemente utilizar la razón  $M/P_c$  cuando se desee describir cuantitativamente la capacidad de extraer  $O_2$  del ambiente (Morrison y Rosenmann, 1975).

### Distribución altitudinal, $pO_2$ y $P_c$

Es lógico suponer que  $P_c$  debiese estar relacionado de alguna manera con el  $pO_2$  del ambiente natural de las diversas especies que lo ocupan. Efectivamente,  $P_c$  en *Telmatobius marmoratus* (94 torr) no difiere mayormente del  $pO_2$  medido en los arroyos en los que fueron colectados a 4.300 m (Ruiz *et al.*, 1983). Por otra parte, roedores nativos de alta altitud presentan valores de  $P_c$  menores que roedores nativos de baja altitud sometidos a una carga metabólica similar. En promedio la diferencia de  $P_c$  entre ambos grupos alcanzó a 12 torr

(110 vs 122 torr), sin embargo, los valores extremos de  $P_c$  para *Octodon* y *Phyllotis* de baja altitud ( $140 \pm 1$  torr), contrastan visiblemente con los de *Ochotona* y *Phyllotis* de alta altitud ( $104 \pm 4$  torr) (Rosenmann y Morrison, 1975). Valores aún más bajos se han registrado en especies que viven normalmente en medios hipóxicos no relacionados con altas altitudes, tal es el caso del roedor fosorial *Spalax ehrenbergi*, que sometido a condiciones similares a la de los grupos anteriormente citados presenta un  $P_c$  de 78 torr (Arieli *et al.*, 1977).

#### Consumo de $O_2$ en $pO_2$ inferior a $P_c$

Por debajo de  $P_c$ , la presión parcial de  $O_2$  no permite la mantención de  $M$  y el consumo de  $O_2$  decae. Este descenso es normalmente proporcional al  $\Delta p$  dado por la diferencia entre  $P_c$  y  $pO_2$ . De aquí resulta como consecuencia inmediata una disminución de la temperatura corporal, cuya magnitud depende del déficit de producción de calor ( $M_0 - M$ ), de la diferencia de temperatura entre animal y ambiente ( $T_B - T_A$ ), y del tiempo de exposición a  $pO_2 < P_c$ . Sin embargo, en ambientes de  $pO_2 < P_c$ , 5 a 8°C de hipotermia no influyen en  $M$  en forma apreciable, aunque la exposición se prolongue por más de cinco horas. En estas condiciones y en forma similar a lo que ocurre con los oxígeno-conformadores,  $M$  se hace aparentemente más dependiente de  $T_A$  que de  $T_B$  (Bullard y Kollias, 1966), (Rosenmann y Morrison, 1974), (Arieli *et al.*, 1977).

La carga metabólica normóxica requerida para mantención de  $T_B$  es probablemente el factor de mayor influencia en la determinación de  $M$  bajo  $P_c$ . Este hecho dificulta cualquier comparación de consumo de  $O_2$  en hipoxia, incluso a nivel intraespecífico a menos que se utilicen términos relativos que estimen la sensibilidad hipóxica como reducción fraccional de  $M$  por torr ( $\alpha$ ). El empleo de este coeficiente ha sido útil en comparaciones de sensibilidad a la hipoxia en especies nativas de altas altitudes ( $\alpha = 0,49 \pm 0,2\%$

torr<sup>-1</sup>), con especies nativas de bajas altitudes ( $\alpha = 0,75 \pm 0,1\%$  torr<sup>-1</sup>),  $p < 0,01$  (Rosenmann y Morrison, 1975).

#### Tamaño corporal y $P_c$

Dado que por unidad de peso los animales más pequeños tienen un consumo basal de  $O_2$  más alto que los de mayor tamaño, uno podría esperar una correlación negativa entre peso corporal y  $P_c$ . Sin embargo, en condiciones similares  $P_c$  en *Cavia porcellus* (117 torr) no difiere del encontrado en *Mus musculus* (116 torr), a pesar de que el tamaño corporal del cobayo es 25 veces mayor que el del ratón.

En un rango mayor de pesos (8 a 480 gramos) la relación descrita en 19 especies de mamíferos corresponde a la siguiente ecuación:

$$\log P_c = 2,036 + 0,0214 \log W \text{ (torr, g)}$$

Esta relación indica una independencia substancial de  $P_c$  con respecto al tamaño corporal ( $r = 0,23$ ,  $p > 0,1$ ).

Paralelamente, el coeficiente de hipoxia  $\alpha$ , que se relaciona con la "eficiencia biótica" de Chevillard (1966), indica también un alto grado de independencia con el tamaño corporal:

$$\alpha = 0,677 - 0,0021 \log W \text{ (torr}^{-1}, \text{ g)}$$

$$(r = -0,005, p > 0,1)$$

Sin embargo, cabe tener presente que en las ecuaciones de Rosenmann y Morrison (1975) el límite superior del rango de pesos llega solamente a medio kilo. El estudio de estos parámetros en un rango más amplio de tamaños corporales es no sólo deseable, sino que es, además, necesario para estimar la eventual generalización de las relaciones anteriormente descritas.

#### AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue parcialmente financiado por el Proyecto DIB N-1753 - 8534 de la Universidad de Chile.

## REFERENCIAS

- ARIELI, R.; AR, A.; SHKOLNIK, A. (1977) Metabolic responses of a fossorial rodent to simulated burrow conditions. *Physiol. Zool.* 50: 61-75.
- BULLARD, R.; KOLLIAS, J. (1966) Functional characteristics of two high-altitude mammals. *Fed. Proc.* 25: 1288-1292.
- CHEVILLARD, L. (1966) Effect of oxygen tension and environmental temperature on the oxygen consumption and body temperature in albino mice. *Fed. Proc.* 25: 1306-1309.
- DILL, D.B. (1968) Physiological adjustments to altitude changes. *J. Am. Med. Assoc.* 205: 747-753.
- MORRISON, P.; ROSENMAN, M. (1975) Metabolic level and limiting hypoxia in rodents. *Comp. Biochem. Physiol.* 51 A: 881-885.
- PROSSER, C.L.; BROWN, F. (1961) *Comparative Animal Physiology*, Second Edition. W.B. Saunders, Philadelphia, USA.
- PUGH, L.G. (1967). Athlets at altitude. *J. Physiol. (London)* 192: 616-646.
- ROSENMAN, M.; MORRISON, P. (1974) Physiological responses to hypoxia in the tundra vole. *Am. J. Physiol.* 227: 734-739.
- ROSENMAN, M.; MORRISON, P. (1975) Metabolic response of highland and lowland rodents to simulated high altitudes and cold. *Comp. Biochem. Physiol.* 51 A: 523-530.
- RUIZ, G., ROSENMAN, M.; VELOSO, A. (1983) Respiratory and hematological adaptations to high altitude in *Telmatobius* frogs from the Chilean Andes. *Comp. Biochem. Physiol.* 76 A: 109-113.
- SALTIN, B.; GROVER, R.; BLOMQUIST, C.; HARTLEY, L.; JOHNSON, R. Jr. (1968). Maximal oxygen uptake and cardiac output after 2 weeks at 4,300 m. *J. Appl. Physiol.* 25: 400-409.