UN NUMERO INVARIANTE Y ADIMENSIONAL, QUE RELACIONA LAS FUNCIONES RESPIRATORIA, HEMATICA, CIRCULATORIA Y METABOLICA EN LOS MAMIFEROS

An invariant and dimensionless number, which characterizes respiratory, haematic, circulatory and metabolic functions in mammals.

BRUNO GÜNTHER y BERNARDO LEÓN DE LA BARRA

Departamento de Ciencias, Universidad de Chile, Casilla 130-V, Valparaíso, Chile.

Recibido para publicación el 10 de Mayo de 1965.

RESUMEN

El presente estudio se refiere a la integración de diversas funciones y de determinadas características morfológicas de los sistemas respiratorio, hemático, circulatorio y metabólico, utilizando las correspondientes ecuaciones alométricas empíricas expresadas en función del peso corporal (W). En una matriz dimensional se agrupan 14 funciones representativas de estos cuatro sistemas, indicándose además la fórmula dimensional respectiva, definida de acuerdo con el sistema: masa (M), longitud (L) y tiempo (T). Después del análisis algebraico de la matriz dimensional se obtiene la matriz solución con 11 criterios de similitud independientes.

La combinación adecuada de estos criterios de similitud da lugar a un conjunto de números invariantes (I_i) que se caracterizan por ser adimensionales e independientes del peso corporal, y que numéricamente corresponden a una expresión alométrica.

Finalmente se logra obtener un número invariante metabólico (I_M) constituido por 8 variables fisiológicas y morfológicas, cuya constancia revela que para todos los mamíferos existen relaciones numéricas muy generales, que sólo se explican si se aceptan reglas de similitud biológica que son válidas para un amplio margen ponderal ($1 : 10^7$), y que definen en cierto modo la adaptación morfométrica y fisiométrica de los numerosos factores constituyentes de los organismos.

La gran mayoría de las investigaciones fisiológicas se refiere al estudio analítico de una determinada función, hasta alcanzar —por medio de los micrométodos— el nivel de la fisiología celular.

En el presente trabajo se ha intentado utilizar un procedimiento inverso, es decir, integrar cuantitativamente un cierto número de funciones que son características de los grandes sistemas, a saber, de la respiración, de la sangre, del aparato circulatorio y del metabolismo general.

Esta síntesis es factible si se utilizan como elementos básicos las ecuaciones empíricas obtenidas por medio del cálculo de regresión de numerosos datos experimentales provenientes de los estudios cuantitativos interespecíficos (Adolph, 1).

El común denominador de estas relaciones empíricas es la "ecuación alométrica" de Huxley (2), según la cual una función determinada (y) puede expresarse en relación con el peso corporal (W), de manera que $y = a \cdot W^b$, donde a y b representan dos parámetros.

Por medio del análisis dimensional de diversas funciones es posible establecer diferentes criterios de similitud, los que progresivamente se han podido combinar hasta obtener un número invariante y adimensional que relaciona ocho variables fisiológicas y morfológicas. Resulta además que esta expresión cuantitativa es prácticamente independiente del peso corporal y es válida para todos los mamíferos.

TABLA I

Ecuaciones alométricas empíricas ($y = aW^b$) de cuatro sistemas fisiológicos y los respectivos exponentes calculados según la teoría de las similitudes biológicas

Sistema	Función	Símbolo	Unidades cgs	Ecuación alométrica	Exponente b teórico
Respiratorio	Volumen-minuto	G_V	cm^3/seg	$2,8 \times 10^{-2}\ W^{0,76}$	0,69
	Compliance	C_{VP}	$cm^5/dinas$	$1,23 \times 10^{-6}\ W^{1,0}$	0,95
	Trabajo elástico	W_E	erg	$2,17 \times 10^2\ W^{0,97}$	1,04
	Frec. respiratoria	f	resp/seg	$5,5\ W^{-0,28}$	−0,31
	Aire corriente	V_T	cm^3	$6,3 \times 10^{-3}\ W^{1,0}$	1,00
Sanguíneo	Volemia	V_b	cm^3	$5,5 \times 10^{-2}\ W^{0,99}$	1,00
	Masa de hemoglobina	M_h	g	$1,3 \times 10^{-2}\ W^{0,99}$	1,00
	Presión de oxígeno (50% sat.)	P_{50}	$dinas/cm^2$	$6,7 \times 10^4\ W^{-0,05}$	0,05
Circulatorio	Flujo sanguíneo	G_M	g/seg	$3,5 \times 10^{-2}\ W^{0,74}$	0,69
	Resistencia periférica total	R_P	$dinas . seg/cm^5$	$3,35 \times 10^6\ W^{-0,68}$	−0,64
	Duración de un ciclo cardiaco	T	seg	$4,3 \times 10^{-2}\ W^{0,27}$	0,31
	Velocidad media de la sangre	v	cm/seg	$1,84 \times 10\ W^{0,07}$	0,023
Metabólico	Peso de los citocromos	W_c	dinas	$1,0 \times 10^{-1}\ W^{0,84}$	0,72
	Superficie corporal	A	cm^2	$1,05 \times 10\ W^{0,66}$	0,66
	Producción de calor	G_H	erg/seg	$2,14 \times 10^5\ W^{0,73}$	0,735

Ecuaciones alométricas de los cuatro grandes sistemas

Para permitir el cálculo numérico ulterior se ha definido previamente cada función en unidades del sistema cgs, (Tabla I). También se han especificado en esta Tabla las ecuaciones alométricas empíricas de cada una de las funciones biológicas seleccionadas para este estudio, utilizándose para su caracterización la simbología propuesta por Stahl (3). Vale la pena hacer notar que los pesos corporales (W) se han expresado siempre en gramos (g).

Con fines comparativos se han agregado los exponentes alométricos de las mismas funciones, calculados de acuerdo con la teoría de las similitudes biológicas (Günther y Guerra, 4; Günther y León de la Barra, 5).

Matriz dimensional de 14 funciones

Las diversas funciones se han ordenado de acuerdo con los índices de Rayleigh (véase Johnstone y Thring, 6) que se utilizarán ulteriormente para caracterizar cada función.

En las columnas de la matriz dimensional (Tabla II) aparecen los exponentes de cada función, con respecto a la masa (M), la longitud (L) y el tiempo (T). Así por ejemplo, en la tercera columna (k_3) figura la frecuencia respiratoria (f), que se define como potencia del tiempo (T^{-1}). Por otra parte, el índice k_{11} corresponde a un flujo (G_V) que tiene la dimensión L^3T^{-1}.

A continuación es necesario establecer las "ecuaciones de condición", según el procedimiento propuesto por Langhaar (7); de modo que para M, L, T, se obtienen respectivamente las ecuaciones siguientes:

(I) $k_1 + k_4 + k_5 + k_8 - k_9 + k_{10} + k_{12} + k_{13} = 0$

$3k_2 + 2k_4 + k_5 + k_7 - 4k_8 + 4k_9 - k_{10} + 13k_{11} + 2k_{12} + 2k_{14} = 0$

TABLA II

Matriz dimensional de catorce funciones

Indice de Rayleigh		k_1	k_2	k_3	k_4	k_5	k_6	k_7	k_8	k_9	k_{10}	k_{11}	k_{12}	k_{13}	k_{14}
Símbolo de la función		M_h	V_T	f	W_E	W_C	T	v	R_F	C_{VP}	P_{50}	G_V	G_H	G_M	A
Masa	M	1	0	0	1	1	0	0	1	−1	1	0	1	1	0
Longitud	L	0	3	0	2	1	0	1	−4	4	−1	3	2	0	2
Tiempo	T	0	0	−1	−2	−2	1	−1	−1	2	−2	−1	−3	−1	0

$$— k_3 — 2k_4 — 2k_5 + k_6 — k_7 — k_8 + 2k_9 — 2k_{10} — k_{11} — 3k_{12} — k_{13} = 0$$

Resolviendo el sistema anterior para k_{12}, k_{13} y k_{14} se llega a:

$$\text{(II)} \quad k_{12} = 0{,}5k_1 + 0k_2 — 0{,}5k_3 — 0{,}5k_4 — 0{,}5k_5 + 0{,}5k_6 — 0{,}5k_7 + 0k_8 + 0{,}5k_9 — 0{,}5k_{10} — 0{,}5k_{11}$$

$$k_{13} = — 1{,}5k_1 + 0k_2 + 0{,}5k_3 — 0{,}5k_4 — 0{,}5k_5 — 0{,}5k_6 + 0{,}5k_7 — k_8 + 0{,}5k_9 — 0{,}5k_{10} + 0{,}5k_{11}$$

$$k_{14} = — 0{,}5k_1 — 1{,}5k_2 + 0{,}5k_3 — 0{,}5k_4 + 0k_5 — 0{,}5k_6 + 0k_7 + 2k_8 — 2{,}5k_9 + k_{10} — k_{11}$$

Si para el índice k_1 se establece que es igual a 1,0, en tanto que $k_2 = k_3, \ldots = k_{11} = 0$, se obtiene que: $k_{12} = 0{,}5$; $k_{13} = —1{,}5$, resultando finalmente que $k_{14} = —0{,}5$.

En forma similar, la segunda solución ($k_2 = 1{,}0$) se obtiene igualando a cero los demás índices, o sea desde k_1 hasta k_{11}; de manera que en este caso la solución será $k_{12} = 0$; $k_{13} = 0$; $k_{14} = —1{,}5$.

Con este mismo procedimiento se logran sucesivamente 11 soluciones para el sistema de ecuaciones (I) y que no son nada más que las columnas de los coeficientes que aparecen en los segundos miembros del sistema de ecuaciones (II).

Matriz solución y criterios de similitud

En la Tabla III se han agrupado en una matriz solución los valores numéricos encontrados para los índices de Rayleigh.

TABLA III

Matriz de soluciones para las catorce variables

Indice de Rayleigh	k_1	k_2	k_3	k_4	k_5	k_6	k_7	k_8	k_9	k_{10}	k_{11}	k_{12}	k_{13}	k_{14}
Símbolo	M_h	V_T	f	W_E	W_C	T	v	R_F	C_{VP}	P_{50}	G_V	G_H	G_M	A
π_1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,5	−1,5	−0,5
π_2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,0	0,0	−1,5
π_3	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	−0,5	0,5	0,5
π_4	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	−0,5	−0,5	−0,5
π_5	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	−0,5	−0,5	0,0
π_6	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0,5	−0,5	−0,5
π_7	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	−0,5	0,5	0,0
π_8	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	−1,0	2,0
π_9	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0,5	0,5	−2,5
π_{10}	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	−0,5	−0,5	1,0
π_{11}	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	−0,5	0,5	−1,0

Tabla IV

Criterios de similitud y fórmula alométrica correspondiente

Criterio de similitud	Expresión dimensional	Expresión alométrica $y = a \cdot W^b$
π_1	$M_N \cdot (G_H/G_M \cdot A)^{0,5}$	$2,83 \times 10^2 \; W^{-0,09}$
π_2	$V_T \cdot A^{-3/2}$	$1,86 \times 10^{-4} \; W^{0,01}$
π_3	$f \cdot (G_M \cdot A/G_H)^{0,5}$	$7,21 \times 10^{-3} \; W^{0,05}$
π_4	$W_E \cdot (G_H \cdot G_M \cdot A)^{-0,5}$	$7,74 \times 10^{-1} \; W^{-0,10}$
π_5	$W_C \cdot (G_M \cdot G_H)^{-0,5}$	$1,16 \times 10^{-3} \; W^{0,10}$
π_6	$T \cdot (G_H/G_M \cdot A)^{0,5}$	$3,28 \times 10 \; W^{-0,06}$
π_7	$v \cdot (G_M/G_H)^{0,5}$	$7,44 \times 10^{-3} \; W^{0,073}$
π_8	$R_F \cdot A^2/G_M$	$1,05 \times 10^{10} \; W^{-0,10}$
π_9	$C_{VP} \cdot (G_H \cdot G_M/A^5)^{0,5}$	$2,98 \times 10^{-7} \; W^{0,09}$
π_{10}	$P_{50} \cdot A \, (G_H \cdot G_M)^{-0,5}$	$8,13 \times 10^3 \; W^{-0,13}$
π_{11}	$G_V \cdot (G_M/A^2 \cdot G_H)^{0,5}$	$1,08 \times 10^{-6} \; W^{0,10}$

Esta matriz posee un subdeterminante no-nulo de orden 11, de modo que las 11 soluciones encontradas son independientes entre sí.

Cada fila de la matriz solución representa un número Pi de Buckingham (véase Langhaar, 7) y de los productos de las funciones se obtiene un grupo completo de criterios de similitud, que a la vez son independientes entre sí.

En la Tabla IV se han especificado los mismos 11 números Pi de la Tabla III y se indica la expresión dimensional del producto respectivo. Ahora, si para cada variable se introduce la expresión alométrica correspondiente (Tabla I), se llega a una nueva fórmula alométrica que resulta simplemente de la multiplicación de los factores que intervienen en cada caso particular. El parámetro (a) de estas expresiones se diferencia de la ecuación alométrica clásica de Huxley por carecer de una dimensión física.

Criterios de similitud invariantes

La combinación adecuada de los números Pi de Buckingham da lugar a nuevos criterios de similitud (Tabla V), que se caracterizan por ser invariantes (I_i) con respecto al tamaño del organismo, por cuanto los exponentes residuales del peso corporal (W) son prácticamente despreciables por tratarse de exponentes (b) cuyos valores numéricos se acercan a cero.

Tabla V

Números adimensionales e invariantes: su origen, expresiones dimensional y alométrica

Invariante	Origen	Expresión dimensional	Expresión alométrica
I_1	π_2	$V_T \cdot A^{-1,5}$	$1,86 \times 10^{-4} \; W^{0,01}$
I_2	$(\pi_3)^2 \cdot \pi_8$	$R_F \cdot f^2 \cdot A^3 / G_H$	$5,48 \times 10^5 \; W^{0,00}$
I_3	$\pi_4 \cdot \pi_9$	$W_E \cdot C_{VP} / A^3$	$2,30 \times 10^{-7} \; W^{-0,01}$
I_4	$\pi_1 \cdot \pi_9$	$M_H \cdot G_H \cdot C_{VP} / G_M \cdot A^3$	$8,44 \times 10^{-5} \; W^{0,00}$
I_5	π_7 / π_3	$v / f \cdot A^{0,5}$	$1,05 \; W^{0,023}$
I_6	$\pi_6 \cdot \pi_9$	$C_{VP} \cdot G_H \cdot T / A^3$	$9,78 \times 10^{-6} \; W^{0,02}$
I_7	π_6 / π_4	$G_H \cdot T / W_E$	$4,24 \times 10^1 \; W^{0,03}$
I_8	$\pi_8 \cdot \pi_9$	$R_F \cdot C_{VP} \cdot (G_H/A \cdot G_M)^{0,5}$	$3,29 \times 10^3 \; W^{-0,013}$
I_9	$\pi_1 \cdot \pi_{11} / \pi_2$	$M_H \cdot G_V / G_M \cdot V_T$	$1,65 \times W^{0,01}$
I_{10}	$\pi_6 \cdot \pi_7 / \pi_2$	$T \cdot v \cdot A / V_T$	$1,32 \times 10^3 \; W^{0,00}$
I_{11}	$\pi_1 \cdot \pi_3 \cdot \pi_{11} / \pi_7$	$M_h \cdot G_V \cdot f / G_M \cdot v \cdot A$	$2,96 \times 10^{-4} \; W^{0,00}$
I_{12}	$\pi_1 \cdot (\pi_3)^2 / \pi_2$	$f^2 M_h \cdot A^2/(G_M \cdot G_H)^{0,5} \cdot V_T$	$7,95 \times 10^1 \; W^{0,013}$

En vista de la adimensionalidad e invariancia de estos números (I_i), cualquiera de ellos podrá utilizarse para relacionar las variables fisiológicas que sean de interés.

En la Tabla V se encuentran además las ecuaciones alométricas correspondientes a cada uno de ellos y que se calcularon a base de los datos empíricos de la Tabla I.

A pesar de que los exponentes de W son muy cercanos a cero (Tabla V), existe en todos los casos —excepto cuando el exponente de W es exactamente igual a cero —un pequeño "efecto escala", que determinará el valor numérico del parámetro (a) cuando varíe el peso corporal (W).

El número invariante metabólico

La integración numérica de las funciones de varios sistemas se consigue ya sea combinando adecuadamente algunos números Pi como también ciertos números invariantes, de tal manera que finalmente se logra obtener una expresión compleja en que intervienen dichas funciones. Así por ejemplo, el cociente $\pi_{11} / \pi_1 \cdot \pi_3 \cdot \pi_5 \cdot \pi_7$ da lugar al invariante metabólico (I_M), que consta de 8 funciones representativas de los 4 sistemas en estudio.

$$I_M = (G_V \cdot G_M^{1,5} \cdot G_H^{0,5}) : (A \cdot f \cdot M_h \cdot W_e \cdot v) = 6{,}16 \ W^{-0{,}043}$$

Los valores correspondientes de G_V, G_M, G_H, etc., son los que aparecen en la Tabla I.

Cuando el peso corporal es unitario (W=1 g), el valor de I_M es exactamente 6,16; en cambio si el peso corporal es igual a 10^3 g el valor de I_M será igual a 4,57. Para $W = 10^6$ g el invariante se reduce a 3,40 debido al "efecto escala" antes señalado. La reducción progresiva de I_M a medida que aumenta W se debe simplemente a que el exponente fraccionario de W tiene signo negativo.

El invariante I_M sigue siendo válido cuando por ejemplo se sustituye cualquier función de este invariante metabólico por otra de igual dimensión física. Así por ejemplo, en vez del área corporal (A) se podría utilizar el área de la sección transversal de la aorta o de la tráquea, así como la superficie alveolar de los pulmones. Por otra parte, la frecuencia respiratoria (f) es susceptible de ser reemplazada por la frecuencia cardiaca, cuya ecuación alométrica es $f_c = 23{,}3 \ W^{-0{,}27}$. Del mismo modo todos los demás factores pueden ser sustituidos, siempre que esto sea justificado desde un punto de vista fisiológico.

El invariante metabólico (I_M), calculado a partir de numerosos datos experimentales, revela en cierto modo que entre las diversas funciones de los mamíferos existen relaciones cuantitativas bien definidas. No sólo se refieren estas interrelaciones a características fisiométricas, sino que también se incluyen valores morfométricos, de modo que forma y función quedan íntimamente vinculados entre sí.

A pesar de la gran complejidad de la expresión I_M así como de cada uno de sus 8 componentes, resulta que el producto final es un número adimensional e invariante, cualquiera que sea el peso corporal del animal en estudio. Estos resultados numéricos son exclusivamente válidos para los mamíferos y sólo cuando se realizan comparaciones interespecíficas, es decir, que tienen significado estadístico, tal como las ecuaciones alométricas que han servido de punto de partida del presente estudio.

SUMMARY

The present study has the purpose to integrate quantitatively many functions in order to obtain an invariant and dimensionless number, valid for all mammals irrespective of their body size.

In Table I several functions concerning respiration, blood, circulation and metabolism, are defined in cgs-units, and the corresponding empirical allometric equations are given.

Throughout this study Huxley's allometric equation is employed ($y = aW^b$), where (y) represents any particular function, (a) is a parameter, W the body weight in grams and (b) the exponent which characterizes the allometric growth.

The dimensional analysis of 14 different functions leads to a dimensional matrix (Table II), in which the columns are headed by Rayleigh's indices and each variable characterized by the symbols proposed by Stahl. The numerical values of the three rows correspond to the ex-

ponents of mass (M), length (L) and time (T).

After an algebraic treatment of the numerical data defined in Table II, it is possible to obtain a solution matrix (Table III) for these 14 variables of physiological significance. The rows of this matrix yield 11 independent similarity criteria which are defined in Table IV, where the explicit dimensional formula and the corresponding numerical solutions are expressed as allometric equations.

The adequate combination of these similarity criteria yields 12 invariant numbers, the dimensional formulae and allometric solutions are given in Table V. The 12 invariant numbers correlate several physiological variables leading to numerical solutions, which are both adimensional and independent of body mass, since in all cases the exponents (b) are close to zero.

Several invariant numbers can be arranged in order to combine 8 variables into a single formula, leading finally to the metabolic invariant (I_M), which is a numerical constant and at the same time almost independent of body size, i.e., that for all mammals it is possible to establish a numerical relationship among numerous variables which is valid for a wide body weight range ($1:10^7$) when interspecific comparisons are performed.

REFERENCIAS

1.—Adolph, E. F. — Science, **109**:579, 1949.
2.—Huxley, J. — "Problems of Relative Growth" London, Methuen, 1932.
3.—Stahl, W. R. — The Analysis of Biological Similarity, en "Advances in Biological and Medical Physics" New York, Academic Press, 1963.
4.—Günther, B. y Guerra, E. — Acta physiol. lat. - amer. **5** : 169, 1955.
5.—Günther, B. y León de la Barra, B. — Bull. Math. Biophys. (en prensa).
6.—Johnstone, R. E. y Thring, M. W. — "Pilot Plants, Models and Scale-up Methods in Chemical Engineering" New York, Mac Graw-Hill, 1957.
7.—Langhaar, H. L. — "Dimensional Analysis and the Theory of Models" New York, Wiley, 1951.