

Tenemos que tener en cuenta que hay fricción en las dos caderas y en las dos rodillas, más el hecho de que la fuerza de contacto en la articulación, cuando se está en movimiento, es superior a la que existe en el equilibrio debido a los impactos de los pies contra el suelo. En total, el trabajo de las fuerzas de rozamiento en todas las articulaciones, o lo que es lo mismo, la energía perdida por fricción, es superior en más de un factor diez a la calculada considerando sólo la cadera, unos  $0,3 J$  en cada zancada. Para una marcha lenta, la frecuencia de zancada es del orden de una por segundo, lo que implica que la potencia disipada es de unos  $0,3 W$ , lo que representa menos de un 3 por ciento de la potencia mecánica desarrollada.

Si la frecuencia de zancada es superior, por ejemplo tres por segundo para velocidades elevadas, la potencia disipada es del orden de  $1 W$ , que sigue siendo un pequeño porcentaje de la potencia total. Añadir el rozamiento existente en el movimiento de las vísceras y otros movimientos internos supone duplicar aproximadamente la energía disipada, todavía muy pequeña respecto de las energías puestas en juego en la locomoción.

Es más importante el rozamiento con el aire, especialmente a grandes velocidades. La fuerza de rozamiento es, según vimos en el capítulo 3:

$$F_R = \alpha v^2$$

con:

$$\alpha = \frac{mg}{v_L^2}$$

donde  $v_L$  es la velocidad límite en caída libre en aire. Para una persona de  $70 kg$ , teniendo en cuenta que dicha velocidad límite es, al nivel del mar, de unos  $55 m/s$ :

$$\alpha = \frac{70 \times 9,8}{55^2} \approx 0,227 kg/m$$

Y la potencia disipada por el rozamiento con el aire será:

$$P_R = F_R \times v = \alpha v^3$$

Para la marcha lenta, a  $1 m/s$  de velocidad, la pérdida energética por rozamiento con el aire supone unos  $0,23 W$ , del mismo orden que la derivada del rozamiento en las articulaciones, pero a una velocidad de  $3 m/s$ , la pérdida energética ya asciende a  $6 W$ , que es el 4 por ciento de la potencia mecánica

desarrollada. Si la velocidad es muy alta, por ejemplo  $10 \text{ m/s}$  (que corresponde a la velocidad media de un *sprinter* de clase mundial en los 100 metros), la potencia disipada es de unos  $230 \text{ W}$ , que es una cifra ya considerable. De ahí que exista una diferencia notable en las marcas de las pruebas de velocidad obtenidas en altura y a nivel del mar. En altura la densidad del aire es menor y el parámetro  $\alpha$  es también menor, lo que implica que es menor la pérdida energética por rozamiento con el aire.

### 5.3 Movimiento en torno al equilibrio. Movimiento armónico simple

#### 5.3.1 La fuerza del oscilador armónico

En la anterior sección hemos visto que los mínimos de la energía potencial corresponden a posiciones de equilibrio estable de los sistemas mecánicos. En un mínimo la fuerza es nula y, al separarse el sistema de él debido a una perturbación externa, la fuerza actúa en el sentido de devolverlo hacia la posición de equilibrio. Cuando la separación del mínimo es pequeña, cualquier curva de energía potencial puede aproximarse localmente (en la proximidad del mínimo) por una parábola, para el caso de una sola dimensión. Si resolvemos la ecuación del movimiento para este caso, el resultado será aproximadamente válido cualquiera que sea la forma de la curva, con tal de que no nos alejemos mucho del mínimo. Escogiendo el origen de coordenadas en el punto de equilibrio (el mínimo de la energía potencial) y tomando por convenio como origen de energías el valor de la energía potencial en ese punto, es decir,  $U(0) = 0$ , resulta:

$$U(x) = \frac{1}{2} kx^2 \quad (5.14)$$

donde  $k = \left[ \frac{d^2 U(x)}{dx^2} \right]_{x=0}$  se llama constante de recuperación y tiene dimensiones:

$$[k] = [\text{energía}]L^{-2} = [F] L^{-1} = MT^{-2}$$

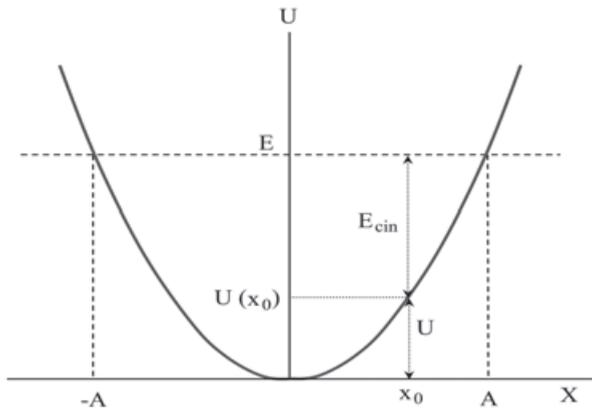
pudiéndose expresar en  $Nm^{-1}$ , o bien en  $kg \cdot s^{-2}$ . En esta aproximación sustituimos la energía potencial  $U(x)$  por la parábola (5.14), lo que sólo puede dar resultados válidos cuando el movimiento no se aleja mucho del mínimo. De la energía potencial (5.14), se deriva una fuerza:

$$F = -\frac{dU}{dx} = -kx \quad (5.15)$$

y ambas expresiones se conocen como energía potencial y fuerza del oscilador armónico. La expresión (5.15), que establece la proporcionalidad entre la separación del equilibrio y la fuerza que ésta genera, es muy general y se conoce, en el ámbito de las deformaciones elásticas de los materiales, como ley de Hooke.

La energía total, que se conserva, será, por lo tanto:

$$E = E_{cin} + U = \frac{1}{2}mv^2 + \frac{1}{2}kx^2 \quad (5.16)$$



**Fig. 5.15.** Energía potencial de un oscilador armónico. Para el caso en el que el oscilador se mueva con una energía total  $E$ , existen dos puntos de retorno,  $x = \pm A$ , que corresponden al caso en que la energía sea puramente potencial,  $E=U(\pm A)$ , y la energía cinética igual a cero. Para cualquier punto  $x_0$  situado entre los puntos de retorno, la energía tiene una componente cinética y otra potencial.

Nótese que la forma del potencial, en este caso, implica que todos los movimientos serán finitos y el móvil no podrá separarse indefinidamente del punto de equilibrio. Dada la simetría alrededor del punto  $x = 0$ , habrá dos puntos de retorno situados en  $x = \pm A$ , para los que la velocidad se anulará, y que deberán satisfacer la ecuación:

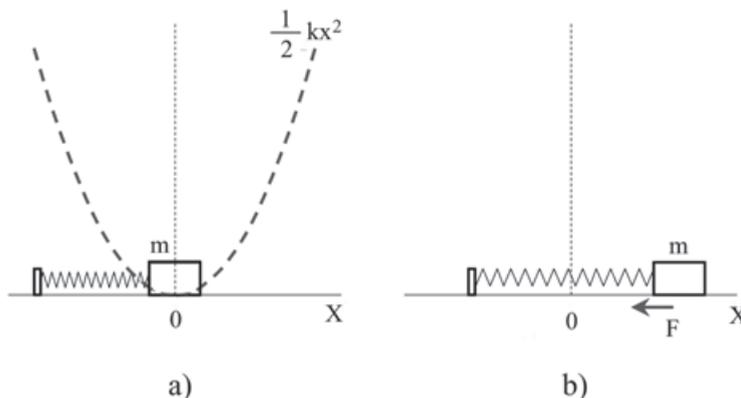
$$E = 0 + \frac{1}{2}kA^2$$

$$A = \sqrt{\frac{2E}{k}} \quad (5.17)$$

A la cantidad  $A$  se le llama amplitud del movimiento y, de la inspección de la curva de la energía potencial, se concluye que **el movimiento de un**

sistema alrededor de una de sus posiciones de equilibrio será oscilatorio entre los dos puntos de retorno.

**Observación. Muelles.** Un ejemplo macroscópico habitual de fuerzas proporcionales (y de sentido contrario) al desplazamiento, del tipo (5.15), lo tenemos en los muelles. Cuando sujetan a un cuerpo en posición horizontal, el equilibrio se encuentra en una posición que corresponde a la longitud del muelle en reposo, pero si desplazamos el móvil de forma que el muelle se alargue o se acorta, entonces éste ejerce una fuerza sobre el cuerpo siempre en el sentido de llevarlo a la posición de equilibrio y tanto más grande cuanto mayor es la separación de dicha posición.



**Fig. 5.16.** a) Muelle en situación de reposo. La masa  $m$  se encuentra en situación de reposo en el mínimo de la energía potencial.

b) Se ha perturbado el estado de equilibrio alargando el muelle y llevando la masa  $m$  a otra posición. El muelle ejerce sobre la masa una fuerza que tiende a restaurar el equilibrio generando un movimiento oscilatorio alrededor de dicha posición de equilibrio.

Puesto que el potencial armónico es una aproximación cerca del equilibrio de cualquier curva de energía potencial, todo sistema, aunque no sea el característico arrollamiento metálico de un muelle, o un fragmento de caucho, se comporta de forma análoga a un muelle en las proximidades de un estado de equilibrio estable. **De hecho, todos los materiales responden a este “comportamiento elástico” dentro de un margen, tal como se verá con más detalle en el capítulo 16.**

### 5.3.2 El movimiento oscilatorio simple

A partir de la forma de la fuerza (5.15), podemos aplicar la segunda ley de Newton y encontrar la ecuación del movimiento:

$$m \frac{d^2 x}{dt^2} = F = -kx \quad (5.18)$$

cuya solución general tiene la forma:

$$x(t) = A \operatorname{sen}(\omega_0 t + \varphi) \quad (5.19)$$

donde  $A$  y  $\varphi$  son constantes que se ajustan con ayuda de las condiciones iniciales, llamadas amplitud y fase, respectivamente. Por su parte,  $\omega_0$  **es un parámetro llamado pulsación, que no depende de las condiciones iniciales sino de las propiedades intrínsecas del oscilador,  $k$  y  $m$ .** En efecto, a partir de la expresión (5.19) encontramos que:

$$m \frac{d^2 x(t)}{dt^2} = m \frac{d[A\omega_0 \cos(\omega_0 t + \varphi)]}{dx} = -m A \omega_0^2 \operatorname{sen}(\omega_0 t + \varphi) = -m \omega_0^2 x(t)$$

que es, precisamente, la ecuación (5.18), con la condición de que:

$$\omega_0 = \sqrt{\frac{k}{m}}$$

Los parámetros  $A$  y  $\varphi$  se obtienen a partir de las condiciones iniciales,  $x_0$  y  $v_0$ , de la siguiente forma:

$$x_0 = x(0) = A \operatorname{sen} \varphi \quad (5.20)$$

$$v_0 = x'(0) = \omega_0 A \cos \varphi \quad (5.21)$$

de donde:

$$A = \sqrt{x_0^2 + \frac{v_0^2}{\omega_0^2}} \quad (5.22)$$

$$\operatorname{tg} \varphi = \frac{\omega_0 x_0}{v_0} \quad (5.23)$$

De la ecuación (5.19) se sigue que la velocidad de la partícula es:

$$v(t) = \frac{dx}{dt} = \omega_0 A \cos(\omega_0 t + \varphi) \quad (5.24)$$

por lo que, sustituyendo en la expresión de la energía total (5.16), queda:

$$E = \frac{1}{2} m \omega_0^2 A^2 \cos^2(\omega_0 t + \varphi) + \frac{1}{2} m \omega_0^2 A^2 \sin^2(\omega_0 t + \varphi) = \frac{1}{2} m \omega_0^2 A^2 \quad (5.25)$$

Vemos en esta última expresión, a partir de la dependencia explícita con el tiempo de la posición y la velocidad, que **la energía total no depende del tiempo y es, por tanto, una constante del movimiento**. La energía cinética sí que varía a lo largo del movimiento, lo mismo que la energía potencial, pero su suma permanece constante. El valor máximo de la posición se obtiene cuando la función seno de la expresión (5.19) vale 1, y su valor mínimo cuando vale  $-1$ , es decir:

$$-A \leq x \leq A$$

y estas posiciones máxima y mínima corresponden a los puntos de retorno, tal y como se había avanzado en (5.17). Justamente en estos puntos, en los que la función  $\sin(\omega_0 t + \varphi)$  es igual a  $\pm 1$ ,  $\cos(\omega_0 t + \varphi) = 0$ , lo que implica que la velocidad se anula.

Durante su movimiento, hay una continua conversión de energía cinética en potencial en el oscilador armónico y viceversa. Cuando éste pasa por el origen, su posición es cero, lo que implica que su velocidad es máxima, pero según va aproximándose al punto  $A$ , la fuerza armónica lo va decelerando y pierde velocidad al tiempo que gana energía potencial, hasta que, cuando llega a  $A$ , se detiene totalmente y toda su energía es potencial (almacenada en el muelle o en el dispositivo que actúe sobre el cuerpo). A partir de ese momento, la fuerza armónica lo lleva hasta el origen de nuevo, convirtiendo la energía potencial en cinética, cuyo máximo se produce al pasar de nuevo por el origen en sentido contrario. El mismo fenómeno se repite ahora hasta llegar al punto  $-A$  y volver al mismo estado de partida.

Justamente, cada cierto tiempo, el oscilador ocupa la misma posición y la misma velocidad, es decir, pasa por el mismo estado. Ese intervalo de tiempo recibe el nombre de periodo,  $T$ , y es tal que hace que el argumento del ángulo que aparece en las expresiones de la posición y la velocidad cambie en  $2\pi$  radianes, en cuyo caso, ambas funciones trigonométricas toman el mismo valor:

$$\omega_0(t+T) + \varphi = \omega_0 t + \varphi + 2\pi$$

$$T = \frac{2\pi}{\omega_0} \quad (5.26)$$

El inverso del periodo, llamado frecuencia,  $f$ , es el número de oscilaciones completas por unidad de tiempo:

$$f = \frac{1}{T} = \frac{\omega_0}{2\pi} \quad (5.27)$$

y tiene dimensiones de  $s^{-1}$ , siendo el hercio, u oscilación por segundo, su unidad en el Sistema Internacional (Hz):

$$1 \text{ Hz} = 1 \text{ s}^{-1}$$

A veces, además de la fuerza armónica, actúa sobre el cuerpo una fuerza constante. Es el caso de un muelle colgado de un punto que sujeta un cuerpo sometido a la fuerza de la gravedad a la vez que a la del muelle. Si llamamos  $F_0$  a la fuerza constante, es fácil demostrar, a partir de la ecuación de Newton correspondiente, que el cuerpo ejecuta un movimiento armónico simple, con la misma frecuencia que si no hubiera fuerza constante, pero alrededor de un nuevo punto de equilibrio, desplazado del punto de equilibrio previo en una cantidad  $x_0$  tal que:

$$x_0 = \frac{F_0}{k}$$

es decir, la ecuación del movimiento es:

$$x = x_0 + A \text{ sen}(\omega_0 t + \varphi)$$

Nótese que la nueva posición de equilibrio corresponde a la situación en la que la fuerza armónica contrarresta exactamente la fuerza constante:

$$F_0 - kx_0 = 0$$

### 5.3.3 Oscilaciones amortiguadas, oscilaciones forzadas y resonancias

En el mundo real, los sistemas macroscópicos oscilantes están sujetos a fuerzas de fricción con el entorno que disipan energía, disminuyendo progresivamente la amplitud de las oscilaciones. Se trata del fenómeno del amortiguamiento. Un oscilador que se mueve en un medio con fricción, que es lo que observamos en la experiencia cotidiana, oscila de forma que la amplitud va disminuyendo de forma exponencial hasta llegar asintóticamente al reposo. Para el caso de una fuerza de rozamiento proporcional a la velocidad,  $F_R = -\beta v$ , del tipo de las que ya vimos en el capítulo 3, puede demostrarse que la amplitud de las oscilaciones decrece con el tiempo en la forma:

$$A(t) = Ae^{-\frac{\beta}{2m}t}$$

donde  $A$  es la amplitud inicial de la expresión (5.17). Puede haber casos en los que el rozamiento es tan grande que el oscilador ni siquiera complete una sola oscilación y se mueva lentamente hacia la posición de equilibrio.

**Ejemplo.** *Hay insectos que, para aumentar la frecuencia de oscilación de sus alas, poseen estructuras elásticas de resilina en la articulación de las alas. Estas estructuras actúan como muelles que se deforman mediante la acción de un músculo y vibran, con su frecuencia propia de oscilación, generando así el movimiento de las alas. Mientras no hay una nueva contracción muscular, las alas se comportan como osciladores con un movimiento amortiguado debido al rozamiento en las articulaciones y con el aire. La frecuencia de las alas de algunos de estos insectos puede llegar hasta unas 600 oscilaciones por segundo, es decir:*

$$\omega_0 = 600 \times 2\pi \text{ s}^{-1}$$

Supondremos que la masa de cada ala es de  $10 \text{ mg} = 10^{-5} \text{ kg}$ , y el parámetro  $\frac{\beta}{2m}$  es del orden de  $20 \text{ s}^{-1}$ . La frecuencia de los impulsos nerviosos de la motoneurona que excita el músculo que mueve el ala es, como máximo, de unos 100 por segundo, lo que implica que entre cada dos de ellos consecutivos transcurre una centésima de segundo. En esa fracción de tiempo se producen 6 oscilaciones libres amortiguadas en las que la amplitud va decreciendo. Suponiendo que, inmediatamente después de una contracción muscular, la amplitud de la oscilación es  $A$ , al cabo de  $\frac{1}{100}$  segundos, justo antes de que se produzca la siguiente contracción, la amplitud habrá disminuido hasta:

$$Ae^{-\frac{\beta}{2m}t} = Ae^{-20 \times \frac{1}{100}} = Ae^{-0,2} \simeq 0,82A$$

Es decir, durante las seis oscilaciones debidas únicamente a la fuerza armónica desarrollada por la estructura de resilina, la amplitud del movimiento de las alas se ha reducido en casi un 20 por ciento. Una vez transcurrido este lapso de tiempo, un nuevo impulso muscular vuelve a tirar de la estructura elástica y recupera la amplitud de oscilación original.

Consideremos ahora el caso de un oscilador armónico con fricción sometido, además, a una fuerza externa que varía periódicamente con el tiempo. En ese caso, el movimiento es la suma del movimiento propio de oscilación más el inducido por la fuerza externa. El primer término contiene la exponencial decreciente que se deriva de la presencia de la fuerza de

fricción, su valor decrece con el tiempo y se anula asintóticamente. Por el contrario, el segundo término, asociado a la presencia de la fuerza externa periódica, de frecuencia igual a la de dicha fuerza externa, tiene una amplitud constante y, a la larga, es siempre el dominante. En consecuencia, una vez transcurrido el tiempo necesario para que el primer término sea despreciable, un oscilador amortiguado sometido a una fuerza externa periódica **describe un movimiento armónico simple con la frecuencia de la fuerza externa y una amplitud fija, no dependiente de las condiciones iniciales.** Es lo que ocurre, por ejemplo, cuando se empuja un columpio con una fuerza periódica. A partir de un cierto instante, el columpio oscila con una frecuencia igual a la de la fuerza externa y no la propia de su oscilación libre. Por eso este fenómeno se conoce como oscilaciones forzadas.

Puede demostrarse que la amplitud de las oscilaciones forzadas varía enormemente en función de la frecuencia de la fuerza externa. Para un cierto valor de la frecuencia externa, la amplitud de la oscilación forzada es máxima, y recibe el nombre de frecuencia de resonancia, mientras que tiende a cero para valores muy distantes de dicha frecuencia de resonancia. En particular, cuando el rozamiento es pequeño, la frecuencia de resonancia es aproximadamente igual a la de oscilación libre del oscilador. **Este fenómeno, de acoplamiento entre el oscilador y la fuerza externa de forma que, para una cierta frecuencia de esta última, se optimiza la amplitud del movimiento resultante, se conoce de forma general con el nombre de resonancia.**

Justamente, cuando se empuja un columpio con una fuerza periódica, éste oscila con una amplitud máxima cuando la frecuencia de la fuerza externa es la de resonancia, que, en el caso de rozamiento pequeño, es muy próxima a la frecuencia de oscilación propia del columpio oscilando libremente.

El fenómeno de resonancia es universal debido a que todo sistema en las proximidades del equilibrio se comporta como un oscilador. Las perturbaciones periódicas externas sobre dicho sistema se traducen en oscilaciones forzadas cuya amplitud es enormemente dependiente de la relación entre la frecuencia de dicha perturbación y la propia del sistema. **La respuesta de éste es marcadamente intensa justamente cuando se produce la resonancia.**

En el caso del columpio, la resonancia se busca instintivamente ajustando la frecuencia del impulso externo para que la amplitud de la oscilación sea máxima. El vidrio de una ventana o de una copa es un sistema que oscila alrededor de su posición de equilibrio debido a múltiples influencias externas. El motor de un coche o el canto de una persona genera vibraciones e impulsos sonoros que actúan como una fuerza periódica externa sobre el cristal y,

cuando su frecuencia es la de resonancia, las oscilaciones del cristal resultan amplificadas, fenómeno que es directamente audible en el caso de las ventanas y, si superan el límite de rotura, acaban rompiéndolo. En la sintonización de los aparatos de radio lo que se hace es modificar, mediante el sintonizador, la frecuencia de oscilación de un sistema electromagnético de forma que entre en resonancia con una de las muchas ondas de radio que capta su antena, justamente la que tenga una frecuencia igual a la de resonancia, y puede, así, amplificarla. Al mover el sintonizador se varía la frecuencia propia y, por lo tanto, se selecciona la frecuencia de la onda externa que entra en resonancia con el sistema. Todas las demás generan señales demasiado débiles para oírse.

En el capítulo 22 veremos que en el oído de los animales existen órganos vibrátiles que entran en resonancia con ondas sonoras externas de frecuencias bien determinadas. Sólo en el caso de interaccionar con una de éstas, la amplitud de la oscilación es suficiente para que se excite una fibra nerviosa y se mande un impulso a través del nervio auditivo. El sonido se capta, así, como una superposición de impulsos asociados a frecuencias diferenciadas.

#### 5.4 Apéndice - Cálculo de la potencia muscular específica

Puede estimarse la potencia muscular máxima a partir de la fórmula de Hill de la fuerza en función de la velocidad (ver el capítulo 2):

$$F = F_0 \frac{1 - \frac{v}{v_M}}{1 + bv}$$

sabiendo que el máximo de potencia se produce cuando el músculo se contrae a una velocidad del orden de  $\frac{1}{5}$  de la velocidad máxima. En efecto, la potencia será:

$$P = F \times v = F_0 v \frac{1 - \frac{v}{v_M}}{1 + bv} \quad (5.28)$$

Que, como sabemos, se anula para  $v = 0$  y  $v = v_M$  y tiene un máximo en un punto intermedio cuya posición exacta depende del parámetro  $b$ . Si imponemos ahora que, de acuerdo con las observaciones experimentales, el máximo se produce para  $v \simeq 0,2v_M$ , podemos fijar  $b$ . El máximo de  $P$  se calculará sabiendo que su derivada respecto la velocidad se anula en ese punto:

$$\frac{dP}{dv} = F_0 \left\{ \frac{1 - \frac{2v}{v_M}}{1 + bv} - b \frac{v(1 - \frac{v}{v_M})}{(1 + bv)^2} \right\} = 0$$

Simplificando, obtenemos:

$$bv^2 + 2v - v_M = 0$$

y despejando  $v$ :

$$v = \frac{\sqrt{1 + bv_M} - 1}{b} \quad (5.29)$$

El máximo de la potencia se alcanza, por lo tanto, para el valor de  $v$  dado por la ecuación (5.29). Haciéndolo igual a  $0,2v_M$  y despejando  $b$ , tendremos:

$$\frac{\sqrt{1 + bv_M} - 1}{b} = 0,2v_M$$

$$b = \frac{15}{v_M}$$

Puede ahora verificarse que la velocidad dada por la expresión (5.29), con  $b = \frac{15}{v_M}$ , es efectivamente igual a  $0,2v_M$ . Calcularemos ahora el valor máximo de la potencia:

$$P_M = F_0 \times 0,2v_M \frac{1 - 0,2}{1 + \frac{15}{v_M} \times 0,2v_M} = 0,04 \times F_0 \times v_M$$

La potencia máxima por unidad de masa muscular será:

$$\frac{P_M}{m} = \frac{P_M}{\rho V} = \frac{0,04 F_0 v_M}{\rho S l}$$

donde  $\rho$  es la densidad del músculo, que tomaremos igual a la del agua, y  $V$  el volumen, igual al producto de la sección por la longitud. Tomando los valores ya conocidos para la fuerza máxima de unos  $300.000 \text{ N/m}^2$  y la velocidad de contracción máxima, para músculos de fibra lenta, de unas 5 longitudes por segundo, resulta:

$$\frac{P_M}{m} = \frac{0,04}{1000 \text{ kg} / \text{m}^3} \times 3 \times 10^5 \text{ N} / \text{m}^2 \times 5 \text{ s}^{-1} = 60 \text{ W} / \text{kg}$$

que es el valor promedio medido experimentalmente.

## 5.5 Ejercicios propuestos

**Ejercicio 5.1** *Sobre un cuerpo actúa una fuerza  $\vec{F} = (x^2 + y^2)\vec{i} + 2xy\vec{j}$ . Hallar el trabajo efectuado por la fuerza al moverse el cuerpo del punto (0,0) al punto (2,4) en el plano XY siguiendo las siguientes trayectorias:*

1. A lo largo del eje X desde (0,0) hasta (2,0) y desde este último punto hasta el (2,4), paralelamente al eje Y.
2. A lo largo del eje Y desde (0,0) hasta (0,4) y desde este último punto hasta el (2,4), paralelamente al eje X.
3. A lo largo de la recta que une los puntos inicial y final.
4. A lo largo de la parábola  $y = x^2$ .
5. Encontrar la energía potencial de la que deriva esta fuerza.

$$\text{Sol.: } 1), 2), 3), 4) W = \frac{104}{3} \text{ J}; \quad 5) U = \frac{1}{3}x^3 + xy^2$$

**Ejercicio 5.2** *Una persona salta sobre un trampolín que está a 5 m de altura sobre el nivel de la piscina con una velocidad ascendente de 3 m/s. Calcular: a) la altura máxima que alcanza su centro de gravedad sobre el trampolín, y b) la velocidad con la que toca el agua, suponiendo que la distancia entre el centro de gravedad y las manos es de 1 m en la posición en la que se sumerge.*

$$\text{Sol.: } a) h = 46 \text{ cm}; \quad b) v = 9,3 \text{ m/s}$$

**Ejercicio 5.3** *Un esquiador se desliza en un llano con una velocidad de 15 m/s. La pista tiene un tramo ascendente de 50 m de largo con un desnivel de 4 m. Calcular la velocidad al final de la rampa, a) para el caso sin rozamiento, b) suponiendo que el coeficiente de rozamiento dinámico entre los esquís y la nieve es de 0,1. Si la rampa continúa con la misma pendiente, calcular: c) la distancia al cabo de la cual el esquiador se detendrá.*

$$\text{Sol.: } a) v = 12 \text{ m/s}; \quad b) v = 7,0 \text{ m/s}; \quad c) d = 64 \text{ m}$$

**Ejercicio 5.4** Un automóvil de 1.000 kg que se mueve a 30 m/s inicia la subida de una cuesta en punto muerto y recorre 150 m antes de detenerse. Suponiendo que la subida tenga una pendiente del 7 por ciento, ¿cuál es el coeficiente de rozamiento con el suelo suponiendo que el rozamiento con el aire es despreciable?

Sol.:  $\mu = 0,24$

**Ejercicio 5.5** Un saltador de pértiga llega al punto en el que inicia el salto con una velocidad de 10 m/s. Suponiendo que la pértiga permite transformar energía cinética en potencial sin ninguna pérdida, calcular la altura máxima sobre la que puede pasar. Se supondrá que el centro de gravedad está a 1 m de altura sobre el suelo en el momento del despegue, que la masa de la pértiga es despreciable frente a la del cuerpo del atleta, que la técnica de salto le permite superar el listón aun cuando su centro de gravedad esté 20 cm por debajo y que es necesaria una velocidad residual para poder pasar sobre el listón de 1 m/s.

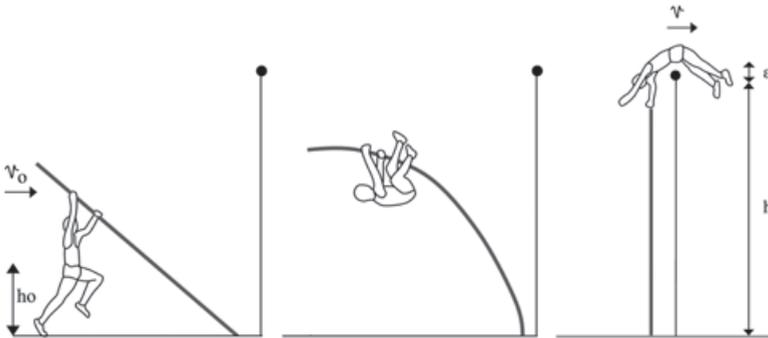


Fig. 5.17. Saltador de pértiga.

Sol.:  $h = 6,25$  m

**Ejercicio 5.6** La central hidroeléctrica de Aldeávila, en el río Duero, tiene una potencia instalada de 1.140 MW y produce, por término medio, 2.500 GW/h de energía al año. La altura del salto de agua que sirve para transformar la energía potencial del agua embalsada en energía eléctrica es de 140 m:

1. Calcular la potencia media anual realmente desarrollada.
2. Calcular el caudal de agua que cae cuando está funcionando a la máxima potencia

Sol.: 1)  $P_{media} = 285$  MW; 2) Caudal máximo = 830 m<sup>3</sup>/s

**Ejercicio 5.7** Calcular el trabajo que hace una fuerza horizontal para arrastrar un cuerpo de 10 kg de masa a lo largo de 10 metros, con velocidad constante, sobre una superficie con un coeficiente de rozamiento dinámico  $\mu = 0,6$ .

Sol.:  $W = 588 J$

**Ejercicio 5.8** Se arrastra la misma masa que en el problema anterior con una fuerza que tira de ella y forma un ángulo de  $30^\circ$  con la horizontal. Calcular de nuevo el trabajo de la fuerza al desplazar el cuerpo a velocidad constante a lo largo de 10 m (ver figura 5.18).

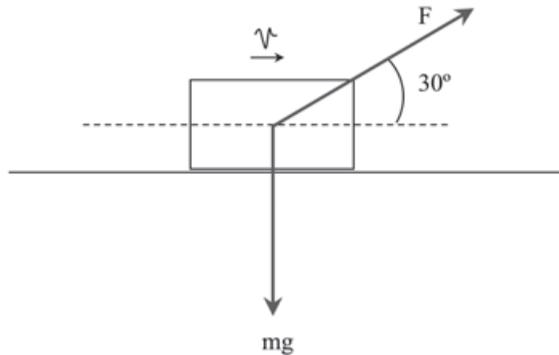


Fig. 5.18. Desplazamiento horizontal de un cuerpo por una fuerza oblicua.

Sol.:  $W = 436 J$

**Ejercicio 5.9** Sobre una partícula actúa una fuerza que deriva de la siguiente energía potencial:

$$U(x) = 3x^2 - x^3$$

1. Trazar el gráfico de  $U(x)$ .
2. Determinar la dirección de la fuerza en los intervalos apropiados de la variable  $x$ .
3. Analizar los posibles movimientos de la partícula para diferentes valores de su energía total.
4. Hallar las posiciones de equilibrio.

Sol.: 2)  $[-\infty, 0] \rightarrow F > 0$ ;  $[0, 2] \rightarrow F < 0$ ;  $[2, \infty] \rightarrow F > 0$

3)  $E > 4 \rightarrow$  infinito;  $E < 4$  ( $-1 < x < 2$ )  $\rightarrow$  finito;  $E < 4$  ( $x > 2$ )  $\rightarrow$  infinito

4)  $x = 0$ , estable;  $x = 2$ , inestable

**Ejercicio 5.10** Un cuerpo de 1 kg de masa se halla pendiente de un hilo sin masa de longitud igual a 1 m y sujeto por el otro extremo. Lanzamos

horizontalmente un proyectil de 20 g de masa que choca con el cuerpo y queda incrustado en él. Utilizando la conservación del momento en el choque, calcular: a) la velocidad mínima del proyectil para que, tras el choque, el conjunto describa una circunferencia en el plano vertical; b) la energía que se pierde en el momento del choque y se disipa en forma de calor.

*Ayuda: el cuerpo debe llegar a la posición más elevada con una velocidad suficiente como para que la fuerza centrífuga compense su peso y el hilo siga tenso.*

Sol.: a)  $v = 357 \text{ m/s}$ ; b)  $1.250 \text{ J} = 98$  por ciento de la energía incidente.

**Ejercicio 5.11** Una bala de plomo incide sobre una superficie rígida de acero. Sabiendo que el calor específico del plomo es 0,03 calorías por gramo y por grado, y que la temperatura de fusión es de  $327^\circ\text{C}$ , calcular la velocidad con que tiene que incidir para que se funda suponiendo que el 90 por ciento de la energía de colisión es absorbida por la bala en forma de calor (la temperatura ambiente es de  $20^\circ\text{C}$ ).

Sol.:  $v = 292 \text{ m/s}$

**Ejercicio 5.12** Un lanzador de peso necesita imprimir a la bola, que tiene una masa de 7 kg (y al antebrazo y mano, que supondremos con una masa igual a 2,3 kg) una velocidad de 14 m/s. Sabiendo que la velocidad del tronco en el momento de lanzar es de 3 m/s y que la distancia a lo largo de la cual el músculo extensor empuja al antebrazo y peso es de 90 cm, calcular: a) el trabajo realizado por dicho músculo, b) la fuerza que ha debido ejercer a lo largo de la distancia de aceleración, c) el radio del músculo extensor (recordar que la fuerza muscular es del orden de  $30 \text{ N/cm}^2$ ).

Sol.: a)  $W = 870 \text{ J}$ ; b)  $F = 966 \text{ N}$ ; c)  $r = 3,2 \text{ cm}$

**Ejercicio 5.13** Un avión volando a velocidad uniforme  $v_0$  debe contrarrestar una fuerza de rozamiento proporcional al cuadrado de la velocidad (recuérdese que una fuerza de ese tipo tiene la forma  $F_R = \frac{1}{2} C_A \rho_f S v^2$ ).

Suponiendo que la potencia de los motores permanezca constante y que está volando a una altura en que la densidad del aire es  $\rho_0$ , calcular: a) la relación que existe entre la velocidad en aire con una densidad distinta y la velocidad y densidad iniciales, b) suponiendo que la densidad del aire varía con la altura de acuerdo con la expresión  $\rho = \rho_0 e^{-0,13(z-z_0)}$ , donde  $z$  y  $z_0$  se expresan en kilómetros, calcular la velocidad a que se moverá si el avión vuela 5 km más alto.

$$\text{Sol.: a) } v = \left( \frac{\rho_0}{\rho} \right)^{\frac{1}{3}} v_0; \quad \text{b) } v = 1,24v_0$$

**Ejercicio 5.14** ¿Cuál es la velocidad de consumo de oxígeno durante el sueño suponiendo una potencia metabólica de 80 W?

$$\text{Sol.: } VO_2 = 4 \text{ mlO}_2/\text{s} = 14,4 \text{ lO}_2/\text{hora}$$

**Ejercicio 5.15** Una persona de 70 kg sube un tramo de escalera de 10 m de altura en 25 s. ¿Qué energía metabólica ha consumido y qué potencia metabólica ha debido desarrollar? (Tómese una potencia metabólica base igual a 160 W y un rendimiento muscular del 25 por ciento).

$$\text{Sol.: } E = 30.720 \text{ J}; \quad P = 1.230 \text{ W}$$

**Ejercicio 5.16** La potencia mecánica de un ciclista pedaleando a una velocidad constante de 6 m/s es de 130 W.

1. ¿Cuál es la fuerza de rozamiento ejercida por el aire y la carretera?
2. Si se inclina y adopta una posición más aerodinámica, de forma que la fuerza de rozamiento disminuye en un 20 por ciento, ¿qué velocidad alcanzará con la misma potencia?
3. Si la potencia metabólica base es de 160 W y el rendimiento muscular es del 25 por ciento, ¿cuál es la velocidad de consumo de oxígeno?

$$\text{Sol.: 1) } F = 22 \text{ N}; \quad 2) v = 7,5 \text{ m/s}; \quad 3) vo_2 = 34 \text{ ml O}_2/\text{s} = 122 \text{ l O}_2/\text{hora}$$

**Ejercicio 5.17** Un escalador de 70 kg asciende por una pendiente hasta alcanzar un desnivel de 1.200 m en 4 horas:

1. Calcular la potencia mecánica necesaria para cubrir ese desnivel.
2. Suponiendo que para caminar en llano necesita una potencia metabólica de 240 W y que el rendimiento muscular es del 25 por ciento, calcular la tasa metabólica total.
3. Si 100 g de cereales de desayuno proporcionan 380 kcal de energía, ¿qué cantidad de cereal debe ingerir para cubrir las necesidades energéticas de la ascensión?

$$\text{Sol.: 1) } P = 57 \text{ W}; \quad 2) P = 468 \text{ W}; \quad 3) 424 \text{ g}$$

**Ejercicio 5.18** Consideremos un muelle con una constante de recuperación  $k = 500 \text{ N/m}$ , que sujeta un cuerpo de masa  $m = 5 \text{ kg}$ . En el instante inicial se separa dicho cuerpo de la posición de equilibrio una distancia igual a

5 cm. Encontrar pulsación, periodo y frecuencia de la oscilación, así como su energía total. Escribir la ecuación del movimiento.

Sol.:  $\omega_0 = 10 \text{ s}^{-1}$ ;  $T = 0,63 \text{ s}$ ;  $f = 1,6 \text{ Hz}$ ;  $E = 0,625 \text{ J}$ ;  $x(t) = 0,05 \cos(10t) \text{ m}$

**Ejercicio 5.19** Demostrar que promediando a lo largo de un periodo, el valor medio de la energía cinética de un oscilador armónico es igual al de la energía potencial e igual a la mitad de la energía total.

Ayuda: calcular  $\frac{1}{T} \int_0^T E_{\text{cin}} dt = \frac{1}{T} \int_0^T \frac{1}{2} mv^2 dt$  y lo mismo para la energía potencial.

**Ejercicio 5.20** Una partícula de masa  $m = 100 \text{ g}$  está sujeta a un muelle colgado verticalmente. El otro extremo del muelle está fijo al techo. Si el muelle tiene una constante de recuperación  $k = 20 \text{ N/m}$  y longitud natural (cuando está en equilibrio sin peso alguno)  $l_0 = 10 \text{ cm}$ :

1. ¿Cuál es la posición de equilibrio?
2. Calcular el periodo de oscilación.
3. Escribir la ecuación del movimiento suponiendo que éste sea sólo vertical
4. Si el muelle se estira más allá de la posición de equilibrio en una longitud igual a  $\frac{l_0}{4}$  y desde el reposo se deja oscilar a la partícula, ¿qué velocidad máxima alcanza ésta?

Sol.: 1)  $z_0 = -14,9 \text{ cm}$ ; 2)  $T = 0,44 \text{ s}$ ; 3)  $z(t) = -0,149 + A \sin(14,2 t + \phi)$ ; 4)  $v_M = 0,35 \text{ m/s}$

**Ejercicio 5.21** Un pájaro de 100 g de masa se posa sobre un cable tenso. ¿Cuál es su frecuencia de oscilación sabiendo que, cuando está en reposo, el punto en el que se encuentra el pájaro ha descendido 5 cm desde la posición que ocupaba cuando no soportaba ningún peso?

Sol.:  $\nu = 2,2 \text{ s}^{-1}$

**Ejercicio 5.22** El amortiguador de un coche de masa igual a 1.000 kg tiene una constante de recuperación  $k = 10^5 \text{ N/m}$ . A causa de un bache, se comprime 10 cm y el coche oscila verticalmente. Calcular:

1. La frecuencia de oscilación sin amortiguamiento
2. La constante de amortiguamiento  $\frac{\beta}{2m}$  necesaria para que, tras una oscilación, la amplitud se haya reducido a 1 cm (supóngase que la fuerza de rozamiento en el amortiguador es proporcional a la velocidad).

$$\text{Sol.: 1) } v_0 = 1,6 \text{ s}^{-1}; 2) \frac{\beta}{2m} = 0,34\omega_0 = 3,4 \text{ s}^{-1}$$

## 5.6 Referencias

- Aguilar Gutiérrez, M.: *Biomecánica: La Física y la Biología*. CSIC, 2000
- Alexander, R. McN.: *Locomotion of Animals*. Blackie, 1982
- Alexander, R. McN.: *Mechanics and Energetics of Animal Locomotion*. Chapman&Hall, 1977
- Alexander, R. McN.: "Optimum walking techniques for quadrupeds and bipeds". *J. Zool. Lond.* **192** (1980) 97
- Benedek, G. B. & Villars, F. M. H. *Physics, with illustrative examples from Medicine and Biology*. Addison Wesley, 1973
- Hill, A. V. "The dimensions of animals and their muscular dynamics". *Proc. Roy. Inst. GB* **34** (1950) 450
- Roberts, T. J. *et al.*: "Energetics of bipedal running I: Metabolic cost of generating force". *J. exp. Biol.* **201** (1998) 2745
- Roberts, T. J. *et al.*: "Energetics of bipedal running II: Limb design and running mechanics". *J. exp. Biol.* **201** (1998) 2753
- Schmidt-Nielsen, K.: "Locomotion: Energy Cost of Swimmig, Flying and Running". *Science* **177** (1972) 222
- Taylor, C. R. & Rowntree, V. J. "Running on Two or on Four Legs: Which Consumes More Energy?". *Science* **179** (1973) 186



# Capítulo 6. Leyes de escala en los seres vivos

## 6.1 Tamaño y forma

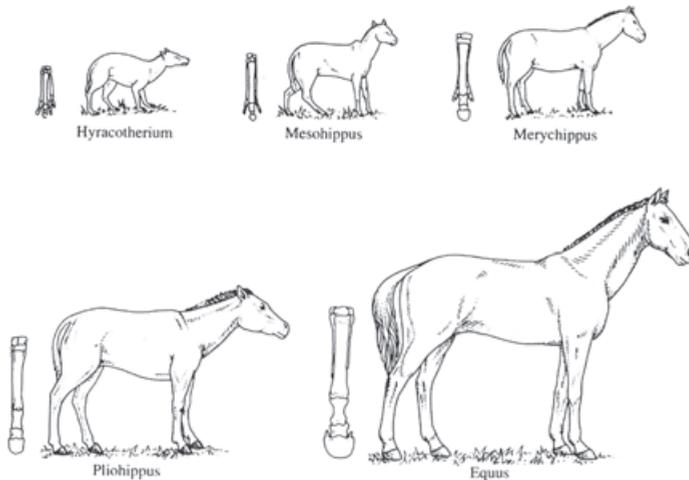
Encontramos entre los seres vivos una enorme variedad de formas y tamaños. Ambas características son importantes y, en particular, el tamaño es un parámetro fundamental en la estructura y función de un organismo, así como para su propia supervivencia. **Todos los seres vivos están sujetos a las leyes del mundo físico**, tales como la acción de la gravedad, la difusión y transporte de calor, las propiedades elásticas de los materiales, la dinámica de los movimientos, la tensión superficial y otras, **algunos de cuyos condicionamientos no pueden, como veremos, satisfacerse para cualquier forma o tamaño**. La imaginación de los escritores ha generado desde tiempos inmemoriales toda clase de gigantes, *pulgarcitos* y *liliputienses* de formas y funciones similares a las humanas, pero veremos en este capítulo que no es tan fácil conservar las funciones vitales de un organismo cuando se extrapolan sus dimensiones: su configuración corporal, su medio de vida, su metabolismo, su reproducción y el resto de las funciones vitales cambian profundamente con el tamaño.

La forma, por su parte, es con frecuencia una función del tamaño. Como también veremos, las patas de una ardilla o de una vaca no pueden tener la misma estructura debido a la distinta masa de estos dos animales, ni tampoco el tallo de una planta de trigo puede tener la misma proporción respecto de su altura que un árbol. El exoesqueleto es una solución adecuada para mantener la forma y proporcionar la rigidez necesaria para que los músculos generen trabajo mecánico en animales de dimensiones reducidas, pero sus prestaciones son muy mediocres cuando el tamaño aumenta y ha sido necesario que aparezca el endoesqueleto para que existan animales de grandes dimensiones. En una ameba es posible que el oxígeno se difunda directamente hasta llegar a sus mitocondrias para oxidar a los nutrientes, pero ese mismo mecanismo es inviable para animales grandes y complejos que

han debido recurrir a la circulación de un fluido, la sangre, para transportar dicho gas.

**Hay formas que son posibles para un tamaño determinado, pero dejan de serlo para un tamaño superior o inferior, por lo que se han producido discontinuidades en el diseño de los organismos.** Éstos han debido cambiar evolutivamente forma y tamaño, conjuntamente, para ser viables.

En la historia de los seres vivos, los tamaños grandes han aparecido tardíamente. Los primeros organismos eran microscópicos y una gran parte de los existentes hoy siguen siendo muy pequeños. Junto a éstos han aparecido en el curso de los últimos cientos de millones de años organismos cada vez mayores, de forma que puede detectarse, con carácter general, una tendencia al aumento en las dimensiones de los seres vivos más grandes en cada momento de la historia de la vida.



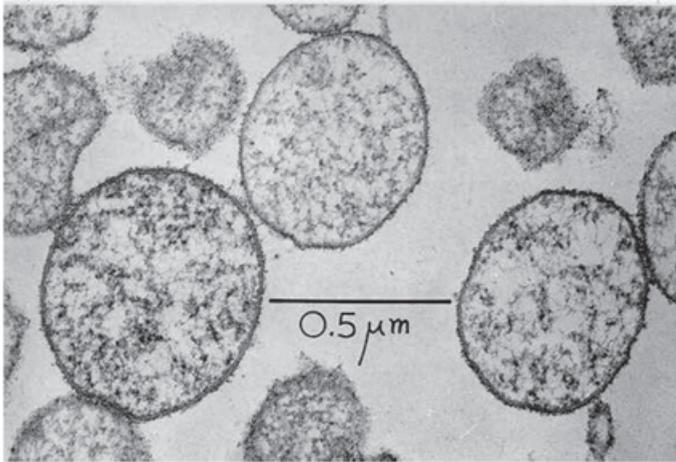
**Fig. 6.1.** La evolución del caballo a lo largo de 60 millones de años. Además de modificarse la estructura del pie, se ha producido un aumento progresivo del tamaño. Life Nature Library (1964).

**Ese volumen creciente no se ha conseguido aumentando el de cada célula individual, sino aumentando su número y variedad.** En efecto, las células que conforman todos los seres vivos son, con contadas excepciones de organismos unicelulares, de dimensiones similares en todos ellos, desde las pulgas a las ballenas, entre  $10^{-4}$  m y  $10^{-5}$  m (el cuerpo de las neuronas tiene también este tamaño aproximado, aunque algunas de ellas posean extensiones filiformes del citoplasma, llamadas axones, que llegan a medir centímetros y hasta metros). Los animales grandes necesitan realizar muchas funciones y muy complejas, lo que implica la especialización

celular y el agrupamiento de células en tejidos con funciones y estructura específicas. Así, el aumento de tamaño exige normalmente un aumento de complejidad, en el sentido de una más grande variedad y especialización celular, y, al tiempo, lo hace posible al permitir que un único organismo esté formado por enormes cantidades de células. Los mamíferos grandes, del tamaño humano o superior, tienen billones de células pertenecientes a más de un centenar de clases distintas.

Sin duda, el tamaño puede ser adaptativo y de ahí su variabilidad evolutiva. Por ejemplo, suele haber diferencias entre el tamaño de una especie continental y el de otra emparentada que ha evolucionado de forma autónoma en una isla. Ser grande puede tener ventajas en la competencia con otros organismos por recursos del entorno (piénsese, por ejemplo, en la ventaja que supone para un árbol ser alto y recibir los rayos solares sin que la copa de ningún otro le haga sombra). Al mismo tiempo, requiere una cierta estabilidad ambiental debido a la gran cantidad de recursos externos que se han de consumir de forma continua. Por eso, ser grande puede también tener inconvenientes, especialmente en momentos de crisis en los que cambian las condiciones del medio. En todos los cambios profundos y repentinos sucedidos en la historia de la Tierra, son los organismos más pequeños los que han contado con mayores posibilidades de supervivencia, lo que probablemente explica que en la extinción masiva que tuvo lugar hace 65 millones de años, sobrevivieran los dinosaurios más diminutos, los que ya se habían convertido en aves o estaban en camino de hacerlo, y también los microorganismos, los artrópodos y los mamíferos, que en aquella época eran animales de las modestas dimensiones de un ratón, acostumbrados, además, a salir adelante en las difíciles condiciones creadas por la existencia de animales mucho más poderosos.

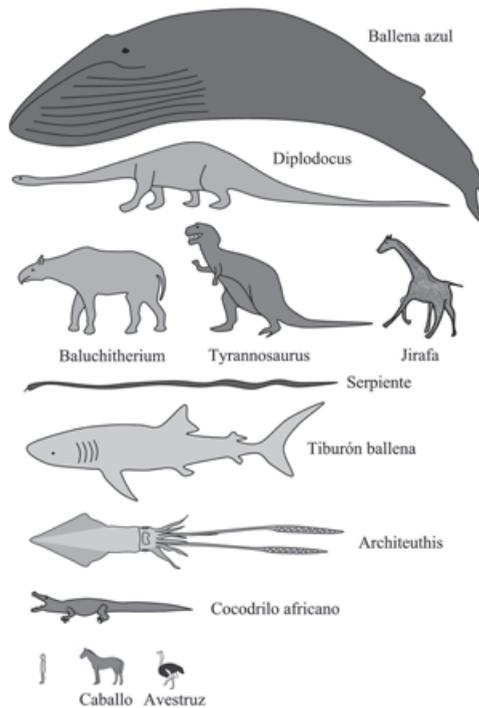
El límite inferior de las dimensiones de un ser vivo viene dado por el tamaño de las moléculas complejas en las que se basa el metabolismo y la reproducción, es decir, el tamaño de proteínas y ácidos nucleicos, pero, en realidad, el tamaño mínimo de un organismo autónomo debe ser muy superior ya que la vida requiere la interacción de muchas de estas moléculas. Un virus no se considera un organismo autónomo; es un simple aglomerado de material genético que necesita parasitar el mecanismo metabólico de una célula para poder multiplicarse. Los organismos más pequeños conocidos capaces de realizar las funciones metabólicas y reproductivas por sí mismos son los micoplasmas, algo más grandes que los virus pero más pequeños que las bacterias; por ejemplo, el *Mycoplasma pneumoniae* tiene una masa de tan sólo  $10^{-16}$  kg y un tamaño del orden de  $10^{-6}$  m = 1  $\mu$ m.



**Fig. 6.2.** (a) Microfotografía de transmisión de una sección delgada del *Mycoplasma pneumoniae*.

Este microorganismo tiene una dotación genética de entre 500 y 1.000 genes, mucho menor que la de la bacteria *Escherichia Coli*, por ejemplo, pudiendo codificar tan sólo unas 700 proteínas. Se considera que un organismo de este tamaño y nivel de complejidad es el mínimo imprescindible para poseer la capacidad de replicarse autónomamente.

Como veremos más adelante, existe también un tamaño máximo para los organismos terrestres, siendo muy superior el límite en el caso de los acuáticos debido a la sustentación en el agua. Así, el animal más pesado en toda la historia de la Tierra es la ballena azul, con más de 100 toneladas ( $10^5$  kg), mientras que el animal más grande con un modo de vida completamente terrestre ha sido probablemente el *Baluchitherium*, un pariente ya extinto del rinoceronte, con una masa del orden de 30 toneladas, es decir, unas cinco a seis veces más pesado que el elefante africano. Los más grandes dinosaurios conocidos, los Braquiosaurios, llegaron a pesar unas 80 toneladas y se piensa que vivían en un medio semiacuático.



**Fig. 6.3.** Tamaños relativos de los animales más grandes conocidos, muchos de ellos ya extintos. McMahon y Bonner (1986).

Entre los vegetales, la secuoya gigante puede llegar a tener una masa diez veces superior a la de una ballena azul, pero la mayor parte de esa inmensa mole es tejido muerto en forma de madera (lignina) que sirve para mantener el árbol erguido. Si tomamos como límites superior e inferior la ballena azul y el micoplasma, el cociente entre las masas de uno y otro es de  $10^{21}$ , es decir, 21 órdenes de magnitud separan el tamaño de ambos seres vivos. Para hacernos una idea de la enormidad de esta cifra pensemos que una masa  $10^{21}$  veces superior a la de un elefante equivale a toda la masa de la Tierra. En la tabla siguiente se dan los órdenes de magnitud de la masa y la longitud característica de unos cuantos organismos.

Tabla 6.1. Masa y tamaño de distintos organismos		
Organismo	Masa	Tamaño medio
Micoplasma	$10^{-16} \text{ kg}$	$10^{-6} \text{ m} = 1 \mu\text{m}$
Bacteria	$10^{-13} \text{ kg}$	$10^{-5} \text{ m} = 10 \mu\text{m}$
<i>Tetrahymena</i> (ciliado)	$10^{-10} \text{ kg}$	$10^{-4} \text{ m} = 0,1 \text{ mm}$
Ameba grande	$10^{-7} \text{ kg}$	$10^{-3} \text{ m} = 1 \text{ mm}$
Abeja	$10^{-4} \text{ kg}$	$10^{-2} \text{ m} = 1 \text{ cm}$
Hámster	$10^{-1} \text{ kg}$	$10^{-1} \text{ m} = 10 \text{ cm}$
Humano	$10^2 \text{ kg}$	$\sim 1 \text{ m}$
Ballena azul	$10^5 \text{ kg}$	$10 \text{ m}$

## 6.2 Análisis dimensional

Como ya hemos visto, las magnitudes físicas deben referirse a un conjunto de unidades definidas de antemano y sus valores sólo tienen sentido en función de dichas unidades. De todas las magnitudes manejadas hasta ahora, únicamente la longitud, el tiempo y la masa son independientes desde el punto de vista dimensional, pudiéndose expresar todas las demás en función de estas tres (podrían tomarse como dimensiones independientes otras tres magnitudes, por ejemplo la energía, la fuerza y la velocidad, aunque nosotros seguiremos siempre utilizando como conjunto básico de dimensiones la longitud, el tiempo y la masa; lo importante ahora es que, **en ausencia de las interacciones electromagnéticas, sólo hay tres dimensiones independientes**). Una primera consecuencia de este hecho es que **todas las ecuaciones que relacionan magnitudes físicas deben ser consistentes desde el punto de vista dimensional**; es decir, todos los sumandos en una expresión, así como los dos miembros de toda ecuación deben tener las mismas dimensiones.

Otra consecuencia es que, en muchos casos, podemos encontrar la dependencia entre magnitudes físicas sólo a partir de sus dimensiones sin necesidad de conocer la dinámica subyacente. Por ejemplo, suponiendo que sepamos que el periodo de oscilación de un péndulo depende de su longitud

y de la aceleración de la gravedad  $g$ , aunque no la forma concreta de esta dependencia, podemos partir de una forma genérica del tipo:

$$T = k \times l^a \times g^b \quad (6.1)$$

donde  $k$  es una constante sin dimensiones, y encontrar los exponentes  $a$  y  $b$  para que la ecuación anterior sea dimensionalmente correcta. En efecto:

$$[T] = T = L^a \times L^b \times T^{-2b}$$

de donde se sigue:

$$a + b = 0$$

$$-2b = 1$$

y los valores que satisfacen estas ecuaciones son  $a = \frac{1}{2}$ ,  $b = -\frac{1}{2}$ . Es decir:

$$T = k \sqrt{\frac{l}{g}}$$

El análisis dimensional no nos permite conocer el valor de la constante adimensional  $k$ , que en este caso es igual a  $2\pi$ , pero, sin tener que desarrollar una teoría para el péndulo, podemos saber que su periodo varía con la raíz cuadrada de la longitud, de forma que aumentando ésta en un factor 4 aumenta el periodo en un factor 2, y también que es proporcional al inverso de la raíz cuadrada de la gravedad, de forma que un péndulo cuyo periodo sea de un segundo sobre la Tierra oscilaría en la Luna, cuya gravedad es un sexto de la terrestre, con un periodo igual a  $\sqrt{6} = 2,45$  s.

Si no supiéramos *a priori* que el periodo es independiente de la masa podríamos haber introducido un término en  $m^c$  en la fórmula (6.1) y nos habría resultado que el exponente  $c$  es cero, es decir, la independencia de la masa puede detectarse también a partir del análisis dimensional.

**Ejemplo.** Encontrar, a partir del análisis dimensional, la relación entre la velocidad de caída de un cuerpo y la altura desde la que se deja caer. La velocidad no puede depender más que de la altura, la masa y la aceleración de la gravedad, así que:

$$v = k \times h^a \times g^b \times m^c$$

$$LT^{-1} = L^a L^b T^{-2b} M^c \quad (6.2)$$

donde  $k$  es, de nuevo, una constante sin dimensiones. De la expresión (6.2) deducimos que:

$$a + b = 1$$

$$1 = 2b$$

$$c = 0$$

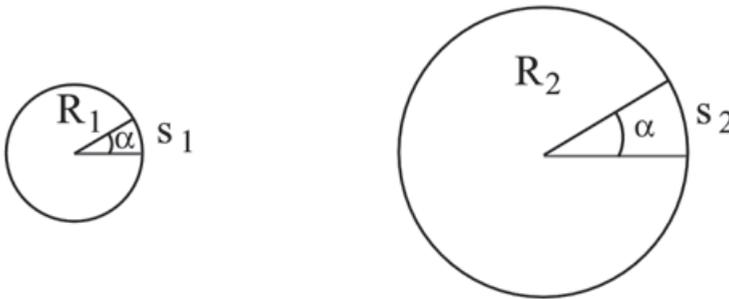
cuya solución es  $a = b = \frac{1}{2}$ . Es decir,

$$v = k\sqrt{hg}$$

Ya sabemos del capítulo 1 que  $k = \sqrt{2}$ , pero con ayuda del análisis dimensional podemos encontrar la dependencia de la velocidad con la altura y la gravedad y demostrar que no depende de la masa del cuerpo que cae.

Tienen especial importancia, en la descripción de los fenómenos físicos, **las magnitudes sin dimensiones**, puesto que su valor es un número puro, independiente de las unidades elegidas. Las más sencillas son los cocientes de magnitudes dimensionales, por ejemplo, el ángulo (expresado en radianes) es simplemente el cociente entre el arco correspondiente a dicho ángulo y el radio de la circunferencia, es decir, el cociente entre dos longitudes:

$$\alpha = \frac{s}{R}$$



**Fig. 6.4.** El ángulo  $\alpha = s/R$  no tiene dimensiones y, por lo tanto, es el mismo en los dos casos aunque el arco y el radio tengan longitudes distintas en las dos circunferencias de la figura.

El que una cantidad sea adimensional implica que vale lo mismo independientemente del valor de las magnitudes que entran en su definición, con tal de que se expresen en las mismas unidades. Otra magnitud adimensional es el coeficiente de rozamiento estático  $\mu_0$ , definido como el cociente entre el módulo de la fuerza necesaria para mover un cuerpo sobre una superficie sólida y el módulo de la fuerza normal que mantiene unido el cuerpo a la superficie. No importa tampoco cuál sea dicha fuerza normal; la fuerza necesaria para mover al cuerpo tomará un valor tal que el cociente es una cantidad fija.

Pueden definirse algunas cantidades sin dimensiones de interés en el mundo de la biología. Por ejemplo, la masa del corazón de los mamíferos dividida por la masa corporal es siempre aproximadamente igual a 0,006 (el 0,6 por ciento) con algunas desviaciones sólo en el caso de los animales más pequeños:

$$\frac{m_{cor}}{M} = 0,006$$

El periodo de gestación de un animal en comparación con la duración promedio de su vida resulta ser del 1,5 por ciento aproximadamente (con la excepción notable de los humanos en los que el tiempo de gestación es del orden del 1 por ciento). Más adelante veremos muchas otras cantidades adimensionales que parecen ser constantes en todos los seres vivos o, por lo menos, en amplias clases de éstos, y que se caracterizan por ser independientes del tamaño corporal.

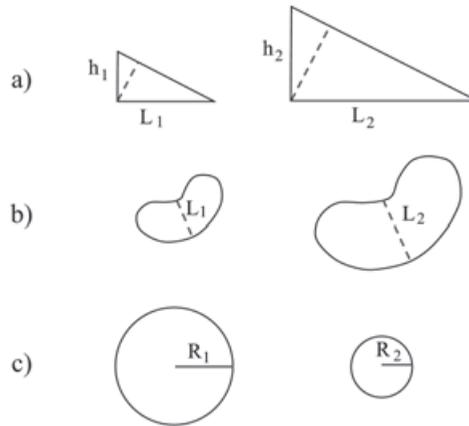
Otras cantidades adimensionales ya introducidas en los capítulos precedentes a propósito del movimiento de los seres vivos y de las fuerzas de fricción en un fluido son los números de Froude y de Reynolds. Ambos son parámetros sin dimensiones cuyo valor es independiente de las unidades en que expresemos las magnitudes que los definen.

### 6.3 Leyes de escala

Llamaremos relaciones de escala, o leyes de escala, a la expresión de los **cambios funcionales y estructurales que tienen lugar como consecuencia de los cambios de tamaño (cambios de escala) en los organismos**. La estructura de éstos viene caracterizada por un conjunto, en principio muy numeroso, de parámetros, y en este capítulo nos referiremos a las variaciones de algunos de éstos que resultan específicamente del cambio de escala del organismo y no de otras causas. Aunque se tiene tendencia a pensar que cambiar la escala de un sistema no tiene demasiadas consecuencias debido a que se mantienen las proporciones entre sus partes, ya desde antiguo se sabe que no es así, incluso en los sistemas más sencillos. Por ejemplo, una cuerda que crece manteniendo la misma proporción entre anchura y longitud llegará a romperse inevitablemente por su propio peso. En efecto, la resistencia a la rotura depende sólo de la sección transversal de la cuerda mientras que el peso depende del volumen, de forma que este último crece más rápidamente que la sección y, tarde o temprano, se llegará al límite de rotura. En los seres vivos ocurren fenómenos parecidos que obligan a cambiar su organización interna si su tamaño aumenta (o disminuye).

### 6.3.1 Relaciones de escala isométricas

Dos cuerpos son semejantes cuando la razón entre las dimensiones lineales que lo caracterizan es la misma, cualesquiera que sean éstas. Por ejemplo, dos triángulos son semejantes si la razón entre los lados de uno y otro es la misma para los tres, lo que implica que también lo es para las alturas, es decir, los segmentos que parten de cada vértice y son perpendiculares al lado opuesto, o cualquier otra magnitud lineal que se defina.



**Fig. 6.5.** Figuras semejantes. a) Triángulos cuyos tres ángulos son iguales y cuyos lados están en la proporción 1:2. b) Figuras irregulares semejantes. c) Todas las circunferencias son semejantes porque están caracterizadas por una sola longitud independiente.

Lo mismo ocurre con dos rectángulos o dos figuras de forma irregular, tal como puede verse en la figura 6.5. Dos círculos son siempre semejantes porque están caracterizados por una sola dimensión lineal que es el radio. En tres dimensiones ocurre lo mismo: dos paralelepípedos, por ejemplo, son semejantes si la proporción entre las longitudes de aristas homólogas es la misma para las tres. Dos esferas son, de nuevo, siempre semejantes porque están caracterizadas por una sola dimensión lineal. A los cuerpos semejantes se les llama también isométricos, y a la operación que los relaciona, isometría. Dos perros con la misma forma son isométricos, del mismo modo que lo son, aproximadamente, un caballo percherón y un póny o Gulliver y un liliputiense.

Si la relación entre las alturas de Gulliver y un liliputiense es de 10, el que sean isométricos implica que también es igual a 10 la relación entre las longitudes de los brazos, piernas u orejas, o entre los diámetros de las cabezas.

Sea  $k$  la relación entre las dimensiones lineales de dos cuerpos isométricos ( $k = 10$  para el caso de Gulliver y el liliputiense). Entonces:

$$L_2 = kL_1 \quad (6.3)$$

donde  $L_2$  y  $L_1$  son longitudes características de los dos cuerpos.

Para objetos bidimensionales, por ejemplo, los triángulos de la figura 6.5, las áreas son:

$$S_2 = \frac{1}{2}L_2 \times h_2 = \frac{1}{2}kL_1 \times kh_1 = k^2S_1$$

$$\frac{S_2}{S_1} = \left(\frac{L_2}{L_1}\right)^2 = k^2 \quad (6.4)$$

La relación entre las áreas es, por lo tanto, igual al cuadrado de la relación entre las longitudes; y eso ocurre cualquiera que sea la forma de los cuerpos con tal de que sean semejantes.

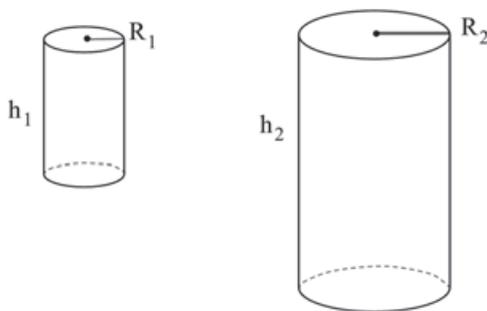
Para cuerpos tridimensionales, como por ejemplo dos cilindros semejantes, como los de la figura 6.6, las superficies cumplen también esa relación:

$$S_2 = 2\pi R_2 \times h_2 = 2\pi kR_1 \times kh_1 = k^2S_1$$

y la relación entre volúmenes es:

$$V_2 = \pi R_2^2 \times h_2 = \pi(kR_1)^2 \times kh_1 = k^3V_1$$

$$\frac{V_2}{V_1} = \left(\frac{L_2}{L_1}\right)^3 = k^3 \quad (6.5)$$



**Fig. 6.6.** Cilindros semejantes.  $\frac{R_2}{R_1} = \frac{h_2}{h_1} = 2$ .

**La relación entre volúmenes es siempre igual al cubo, y la relación entre superficies igual al cuadrado, de la relación entre longitudes. Así, si**

aumentamos el tamaño (dimensiones lineales) de un cuerpo en un cierto factor, conservando su forma, su superficie aumentará como el cuadrado de ese factor y su volumen como el cubo. Este fenómeno se suele expresar con la notación:

$$S \propto l^2 \quad (6.6)$$

$$V \propto l^3 \quad (6.7)$$

Si los cuerpos tridimensionales tienen la misma densidad, entonces las masas son proporcionales a los volúmenes y, por lo tanto, varían como el cubo de las dimensiones lineales:

$$m \propto l^3$$

De las ecuaciones (6.4) y (6.5) se sigue que:

$$\frac{S_2}{S_1} = \left(\frac{L_2}{L_1}\right)^2 = \left(\left(\frac{L_2}{L_1}\right)^3\right)^{\frac{2}{3}} = \left(\frac{V_2}{V_1}\right)^{\frac{2}{3}} \quad (6.8)$$

y, tomando  $S_1$  y  $V_1$  como valores iniciales para un cuerpo cualquiera, resulta que cuando extrapolamos a tamaños distintos, la relación entre la nueva superficie  $S$  y el nuevo volumen  $V$  será:

$$S = KV^{\frac{2}{3}} \quad (6.9)$$

donde  $K$  es una constante que depende de los valores iniciales, es decir, de la forma del cuerpo.

Para esferas de diferente tamaño, la superficie es  $4\pi R^2$  y el volumen  $\frac{4}{3}\pi R^3$ , donde  $R$  es el radio. En consecuencia, la relación entre superficie y volumen es muy sencilla:

$$S = 4\pi R^2 = 4\pi \left(\frac{3V}{4\pi}\right)^{\frac{2}{3}} = 3^{\frac{2}{3}} (4\pi)^{\frac{1}{3}} V^{\frac{2}{3}} \approx 4,84 \times V^{0,67} \quad (6.10)$$

**La esfera es, precisamente, el cuerpo con menor superficie para un volumen dado.** Para un cuerpo con cualquier otra forma, el coeficiente  $K$  de la ecuación (6.9) será siempre más grande que 4,84.

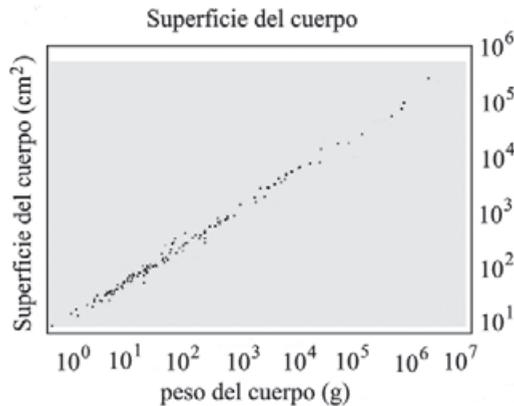
A este tipo de relaciones se les llama leyes de escala isométricas. Es útil visualizar las relaciones del tipo  $y = kx^a$  en gráficos en los que se representen en abscisas y ordenadas los logaritmos (decimales o neperianos) de los parámetros en lugar de los parámetros mismos. Para el caso que estamos considerando, tendríamos:

$$\log S = \log K + \frac{2}{3} \log V \quad (6.11)$$

lo que implica que obtenemos una recta de pendiente igual a  $\frac{2}{3}$ . Si consideramos cuerpos de seres vivos, con una densidad constante en todos ellos, aproximadamente la del agua, entonces la recta que relaciona superficie corporal y masa tiene la misma pendiente. En efecto:

$$\log S = \log K \left( \frac{M}{\rho} \right)^{\frac{2}{3}} = \log \frac{K}{\rho^{\frac{2}{3}}} + \frac{2}{3} \log M$$

como puede verse en la figura 6.7.



**Fig. 6.7.** Superficie corporal en función de la masa para vertebrados. Hemmingsen (1960).

Los organismos de distinto tamaño pertenecientes a la misma especie o a especies cercanas son aproximadamente isométricos, es decir, cambian las dimensiones pero no las proporciones. En el caso de los humanos, por ejemplo, la isometría implica que las dimensiones lineales guardan las proporciones entre sí, como puede verse comparando la longitud de los brazos con la altura total. Cuanto más alto sea un individuo, más largos serán sus brazos, con una dependencia lineal del tipo:

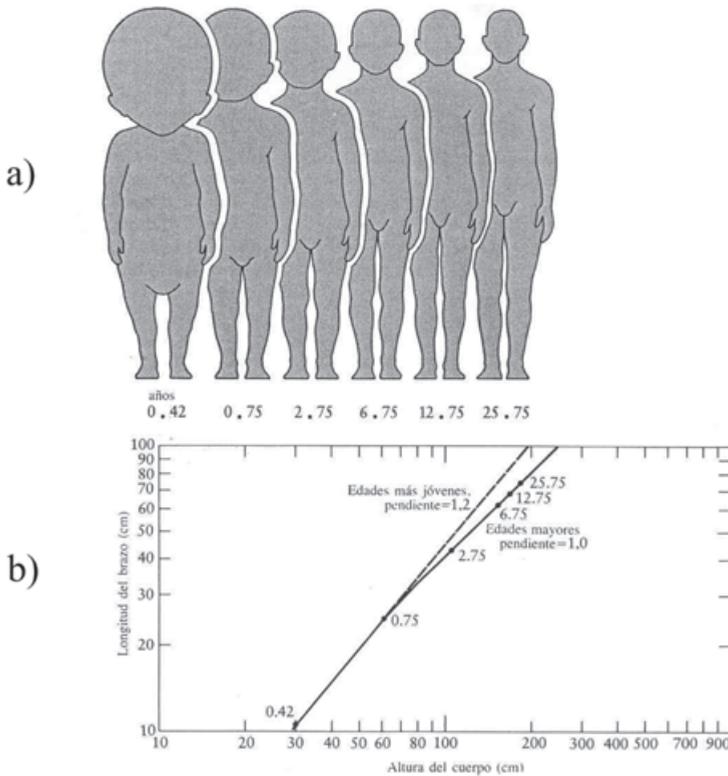
$$L_{\text{brazo}} = kL$$

siendo  $L$  la altura total. O, en representación logarítmica:

$$\log L_{\text{brazo}} = \log k + \log L$$

lo que debería darnos una recta de pendiente 1. En el gráfico de la figura 6.8 puede verse que, en efecto, a partir de los 4 o 5 años de edad, la relación es isométrica, indicándonos que se mantiene la forma corporal con gran aproximación, mientras

que en las edades más tempranas hay una ruptura de la isometría, lo que refleja que las proporciones de los bebés son distintas de las de los muchachos o los adultos.



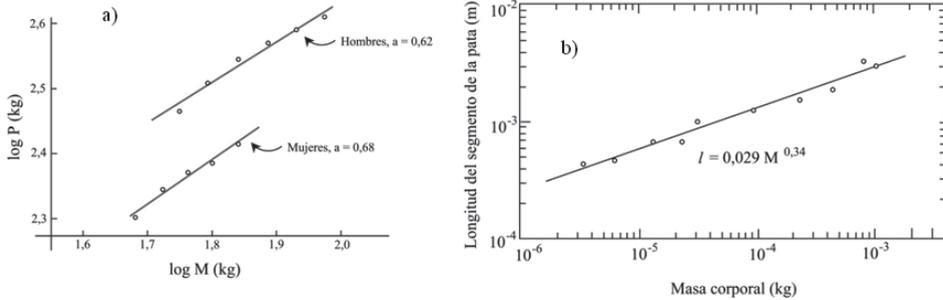
**Fig. 6.8.** a) El cuerpo humano cambia de forma a medida que aumenta su tamaño. A partir de los 7 años aproximadamente, el crecimiento es isométrico. b) En este gráfico puede verse que la longitud de los brazos es proporcional a la altura del cuerpo para edades superiores a los 7 años, mientras que no ocurre así en edades inferiores, reflejando el cambio en la pendiente de la curva el cambio de forma. A partir de los 7 años, la curva se convierte en una recta de pendiente 1. Medawar (1945).

Otro ejemplo tiene que ver con la fuerza muscular que, como sabemos, es proporcional a la sección transversal de los músculos, es decir a una superficie. Para organismos isométricos la fuerza muscular debe, por lo tanto, ser proporcional al volumen elevado a la potencia  $\frac{2}{3}$ . Como la masa es proporcional al volumen, deberíamos encontrar una relación del tipo:

$$F_{musc} = kM^{\frac{2}{3}}$$

$$\log F_{musc} = \log k + \frac{2}{3} \log M$$

Ahora la pendiente de la recta que relaciona los logaritmos de las dos magnitudes, fuerza muscular y masa total, debe ser  $2/3$  para seres de forma semejante. Y dicha relación es, justamente, la que se encuentra cuando se comparan, por ejemplo, los récords mundiales de halterofilia con el peso corporal de las personas que los han ostentado, como puede verse en la figura 6.9.



**Fig. 6.9.** a) Récords mundiales de halterofilia en función de la masa corporal del atleta. P representa la suma de pesos levantados en las dos modalidades del levantamiento (arrancada y dos tiempos). M es la masa corporal que delimita cada categoría de levantador. El exponente alométrico predicho teóricamente es 0,67. b) Longitud de un segmento de pata en función de la masa corporal para cucarachas de la especie *Periplaneta americana*. La pendiente de la recta en el diagrama logarítmico es aproximadamente igual a 0,33. Prange (1977).

Para animales isométricos, la longitud de los miembros, o de un segmento de los mismos, tiene que ser, por su parte, proporcional a  $V^{1/3}$ , que, a su vez, es proporcional a  $M^{1/3}$ , siendo  $M$  la masa corporal, tal como puede comprobarse en el ejemplo de la figura 6.9.b.

### 6.3.2 Relaciones de escala alométricas

Como ya hemos observado, hay seres vivos que tienen una forma semejante aunque de distinto tamaño, es decir, son isométricos, como los individuos de una misma especie o de especies próximas. Es el caso de varias especies de roedores, de cuadrúpedos emparentados con el caballo o los elefantes africano y asiático, pero lo normal es que tengan formas distintas, por lo que las comparaciones isométricas no son válidas de forma estricta. No obstante, existe una enorme cantidad de expresiones similares a la (6.9) que relacionan parámetros característicos de los organismos y que se cumplen de forma bastante precisa aun cuando éstos no sean semejantes. Dichas relaciones, que tienen una forma funcional del mismo tipo que las isométricas pero con exponentes que no se derivan de la semejanza geométrica entre los cuerpos, reciben el nombre de alométricas, o leyes de escala en general, y tienen la forma:

$$y = y_0 x^a \quad (6.12)$$

donde  $y$  es uno de estos parámetros,  $x$  es otro, normalmente la masa del ser vivo,  $y_0$  es una constante multiplicativa que depende de la especie o grupos de especies considerados (en algunos casos es prácticamente la misma para todos los organismos) y  $a$  es un exponente que nos dice cómo varía el parámetro  $y$  con la variable de referencia  $x$ . El valor del parámetro  $y$  cuando la variable  $x$  es igual a 1 es, precisamente,  $y_0$ . En particular, la relación entre superficie y volumen es una de estas leyes de escala en la que el exponente es:

$$a = \frac{2}{3} \approx 0,67$$

La densidad de los cuerpos de todos los animales es aproximadamente la misma, del orden de la densidad del agua, por lo que la relación entre masa y volumen es la misma para todos ellos y podemos utilizar indistintamente ambas magnitudes como variable independiente, mientras que en los vegetales la densidad puede variar notablemente de unas especies a otras. Por lo tanto, en el caso de los animales, podemos escribir la relación (6.9):

$$S = S_0 M^{0,67} \quad (6.13)$$

donde  $S$  es la superficie del animal,  $M$  su masa y  $S_0$  es una constante para cada grupo de animales de forma parecida. Podemos encontrar  $S_0$  a partir de la relación entre superficie y volumen  $S = KV^{0,67}$ , sabiendo que  $M = V \times \rho$ , donde  $\rho$  es la densidad corporal que tomaremos, para los animales, igual a la del agua,  $\rho = 1.000 \text{ kg/m}^3$ . Por lo tanto, en el Sistema Internacional de unidades (superficie en  $\text{m}^2$  y masa en  $\text{kg}$ ):

$$S_0 = \frac{S}{M^{0,67}} = \frac{S}{(\rho V)^{0,67}} = \frac{K}{\rho^{0,67}} = \frac{K}{100}$$

Se han hecho multitud de observaciones experimentales de la relación entre superficie y masa para una gran variedad de organismos. En todos los casos, en grupos de organismos de forma similar, los resultados se ajustan perfectamente a la expresión (6.13). Para los animales, el coeficiente  $S_0$  es del orden de 0,10 en metros cuadrados cuando la masa se expresa en kilogramos, con oscilaciones del orden del 20 por ciento sobre este valor. El valor concreto de este coeficiente varía, naturalmente, en función de la forma de los animales, por ejemplo vale 0,084 para las ovejas, 0,11 para las personas y 0,12 para las serpientes. Un caso que se aleja notablemente del promedio es el de los murciélagos, que tienen una enorme cantidad de superficie de piel en las extremidades delanteras, para los que el coeficiente  $K$  vale cerca de 0,60.

Si Gulliver midiera 1,70 m y pesara 70 kg, tendría una superficie corporal  $S = 0,11 \times 70^{0,67} \approx 1,90 \text{ m}^2$ , mientras que un liliputiense medirá unos 17 cm, tendrá una superficie corporal cien veces menor, es decir,  $0,019 \text{ m}^2 = 190 \text{ cm}^2$  y pesará mil veces menos, unos 70 g. Nótese que un roedor de ese tamaño pesa aproximadamente lo mismo que el liliputiense aunque su forma es distinta.

Una ecuación del tipo:

$$y = y_0 M^a \quad (6.14)$$

no es, en sentido estricto, correcta desde el punto de vista dimensional, ya que  $y_0$  no puede tener las mismas dimensiones que  $y$  (a menos que  $a = 0$ ). Lo correcto sería escribirla en la forma:

$$y = y_0 \left( \frac{M}{M_0} \right)^a \quad (6.15)$$

siendo  $y_0$  el valor que toma el parámetro  $y$  para un valor de la masa igual a  $M_0$ . Sin embargo, tomando  $M_0$  igual a la unidad llegamos a la expresión simplificada (6.14), pero ésta sólo tendrá sentido numéricamente si se especifica el valor de  $M_0$  y se expresa  $M$  en unidades de  $M_0$ , que se toma normalmente igual a 1 kg o a 1 g, dependiendo de los casos. Veremos en lo que sigue muchos ejemplos de manejo de este tipo de ecuaciones.

Como ya hemos dicho antes, la representación gráfica de las relaciones alométricas es muy cómoda si en los ejes representamos los logaritmos de las variables  $y$  y  $M$ . En efecto, tomando logaritmos en los dos miembros de la ecuación (6.14), resulta:

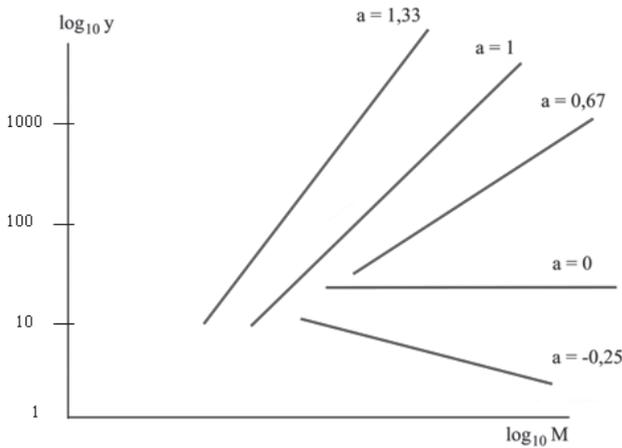
$$\log y = \log y_0 + a \log M \quad (6.16)$$

Se trata, por tanto, de una recta cuya pendiente es, precisamente, el exponente  $a$ . Es indiferente tomar logaritmos decimales o neperianos, dado que la relación lineal que resulta es la misma, pero suelen utilizarse logaritmos decimales porque permiten leer más fácilmente los valores de las variables  $y$  y  $M$  en los gráficos.

No siempre este tipo de relaciones tiene un significado claro. Cuando se analizan empíricamente sólo tienen interés si el exponente  $a$  es constante para un rango muy amplio de valores de la masa o para un grupo muy grande de organismos. O cuando es constante excepto en algunos puntos de discontinuidad que muestran la existencia de cambios cualitativos en la organización y funciones de un ser vivo. Sólo en estos casos nos referiremos a la existencia de una ley de escala o relación alométrica. Y aun cuando pueda establecerse la existencia de una relación de este tipo, no siempre es posible

interpretarla y encontrar la razones funcionales, físicas o fisiológicas que la generan. Cuando se consigue, como veremos en lo sucesivo, su esclarecimiento permite comprender mejor la influencia de las leyes físicas y del entorno sobre la organización del ser vivo.

Existen ejemplos de relaciones alométricas con toda clase de valores del exponente. Si  $a$  es negativo, quiere decir que el parámetro  $y$  disminuye con la masa corporal y se representa en el diagrama logarítmico por una recta de pendiente negativa. Un ejemplo de este caso es el ritmo cardíaco de un animal, que es menor cuanto mayor es su tamaño y satisface una relación alométrica con exponente  $a \approx -0,25$ .



**Fig. 6.10.** Relaciones alométricas del tipo  $y = y_0 M^a$  para distintos valores del exponente  $a$  en un diagrama logarítmico.

Cuando el valor del exponente es cero, nos encontramos con un parámetro que no depende de la masa del animal y es constante, como por ejemplo la masa de hemoglobina por unidad de volumen de sangre en los animales o el tamaño de la mayoría de sus células, y se representa mediante una línea horizontal (pendiente cero). Cuando  $a$  es positivo pero menor que uno, estamos ante una característica que aumenta con la masa pero a un ritmo menor que proporcional. Es el caso de la superficie corporal, asociada a un exponente  $a = 0,67$ , o el ritmo metabólico, asociado a un exponente  $a = 0,75$ . Cuando  $a = 1$ , nos encontramos ante una propiedad del organismo que es estrictamente proporcional a la masa, como por ejemplo la masa del corazón o el volumen de la sangre en los mamíferos, que son una fracción fija de la masa corporal. Por último, hay parámetros que aumentan más rápidamente que la masa, como ocurre con el peso del esqueleto de los mamíferos, asociado a un exponente  $a$  mayor que 1, en concreto, en este caso,  $a = 1,09$ .

Probablemente la primera relación alométrica descubierta empíricamente, a finales del siglo XIX, se refiere al tamaño del cerebro de distintos animales en función de su tamaño corporal. Se observa que, en los mamíferos, la masa del cerebro es una fracción cada vez menor de la masa del cuerpo y se ajusta a una ecuación del tipo:

$$M_{\text{cerebro}} = kM^{0,67}$$

es decir, se comporta de una forma similar a la superficie corporal. Desde entonces se han hecho muchas mediciones con distintas clases de animales y el exponente se sitúa siempre alrededor de ese valor de 0,67. Eso no quiere decir que el tamaño del cerebro en comparación con el del cuerpo sea el mismo en todos los animales, lo que sólo sería cierto si el parámetro  $k$  fuese el mismo para todas las especies; en realidad  $k$  toma valores distintos para distintos grupos de animales. Lo que ocurre es que la variación con el tamaño corporal es universal y se ajusta a una relación alométrica con un exponente del orden de 0,67.

Tabla 6.2. Cerebro y masa corporal para distintos grupos de animales	
Grupo	Masa del cerebro
Humanos	(0,08–0,09) $M^{0,66}$
Monos antropomorfos	(0,03–0,04) $M^{0,66}$
Otros primates	(0,02–0,03) $M^{0,66}$
Mamíferos en promedio	0,01 $M^{0,70}$
Aves	(0,001–0,008) $M^{0,66}$
Reptiles	(0,0002–0,0005) $M^{0,67}$

En la tabla 6.2 la masa corporal debe expresarse en kilogramos (es decir,  $M_0$  en la expresión (6.15) es 1 kg) y la masa del cerebro resulta también en kilogramos. Vemos que para un mamífero que pese 1 kg, el cerebro supone, en promedio, un 1 por ciento de su peso corporal, es decir, 10 g, mientras que si pesa 100 kg, el cerebro llegará a:

$$M_{\text{cerebro}} = 0,01 \times 100^{0,66} \approx 0,21 \text{ kg} = 210 \text{ g}$$

El cerebro de este mamífero será más grande pero en relación con la masa corporal será más pequeño, supondrá tan sólo un 0,21 por ciento. Para una

persona de 100 kg, el cerebro pesará 8 veces más, aproximadamente 1,7 kg, es decir, un 1,7 por ciento de la masa corporal. En la tabla puede observarse que el tamaño relativo del cerebro varía mucho de un grupo de animales a otro. Por ejemplo, para la misma masa del cuerpo, un humano tiene un cerebro más del doble de grande que el de un mono antropomorfo, unas cuatro veces mayor que el del resto de los primates, unas ocho veces mayor que el promedio del de los mamíferos y muchísimo mayor que el de aves y reptiles (siempre a tamaño corporal constante). El cerebro de los dinosaurios ha podido ser estudiado a partir de un análisis cuidadoso de los cráneos fósiles y la conclusión es que el tamaño relativo de sus cerebros coincide con el de los actuales reptiles. Sin embargo, a pesar de estas enormes diferencias, el exponente que determina cómo varía en función del tamaño es universal, lo que indica que los mecanismos que acomodan el tamaño del cerebro en función de la escala corporal para los distintos grupos de animales deben ser también universales.

#### 6.4 El tamaño del esqueleto

El esqueleto es un conjunto de estructuras rígidas que proporcionan sostén a los animales, manteniendo su forma e impidiendo que colapsen bajo la acción de su propio peso (en algunos animales, como los gusanos, la forma se mantiene debido a la tensión de los fluidos corporales y la acción de los músculos). También sirven como segmentos rígidos en los que se insertan los músculos y actúan como palancas para generar movimiento. En los vertebrados, el esqueleto es interno, pero en muchos invertebrados, como los artrópodos, el esqueleto consiste en segmentos de forma más o menos tubular en los que se contienen los órganos y tejidos del animal. En cualquier caso, **el esqueleto debe ser lo suficientemente fuerte como para sostener el cuerpo y, lo que es más importante, resistir las tensiones y los impactos que se producen al moverse, caer o saltar**. El problema es que el aumento de su resistencia implica el aumento de su peso, y este aumento puede llegar a dificultar por completo el movimiento. Se impone, pues, un compromiso entre fortaleza y ligereza que es distinto para cada clase de animales. Un coral, por ejemplo, es prácticamente sólo esqueleto: su protección es muy efectiva pero a cambio de que el animal sea inmóvil. Algo similar ocurre con las tortugas: tienen mucha protección y poca movilidad.

Las restricciones impuestas al esqueleto de los animales terrestres son distintas a las de los animales marinos debido a que en estos últimos el empuje de Arquímedes, como veremos en el capítulo 13, compensa casi exactamente la atracción gravitatoria, lo que hace que no estén sometidos a las mismas fuerzas que sobre tierra firme. Los animales marinos más grandes, en particular, colapsarían bajo su propio peso si no estuvieran sumergidos en el agua.

### 6.4.1 Las proporciones de los huesos

Consideremos las patas de un animal, no importa que sea bípedo o cuadrúpedo, como columnas que deben sostener al cuerpo. **La tensión de rotura (o esfuerzo de rotura) depende de su sección transversal, mientras que el peso que deben soportar depende del volumen total del cuerpo.** También podría depender de la naturaleza del hueso si los huesos de unos animales fueran intrínsecamente más resistentes que los de otros, pero **la estructura del material con el que están hechos todos los huesos de los vertebrados es la misma**, lo que implica que su esfuerzo de rotura (fuerza por unidad de superficie) es también el mismo, unos  $170 \text{ MN/m}^2$  en extensión y unos  $220 \text{ MN/m}^2$  en compresión, por término medio, es decir,  $(1,7-2,2) \times 10^8 \text{ Pa} = (1,7-2,2) \times 10^4 \text{ N/cm}^2$ , se trate del hueso de una musaraña o el de un elefante. Sobre la resistencia de los materiales biológicos trataremos más adelante, en el capítulo 16.

Si todos los animales tuvieran las mismas proporciones, sea cual fuere su masa, las dimensiones lineales de los huesos variarían como  $M^{0,33}$ , en una relación de escala puramente geométrica. Ahora bien, la resistencia de un hueso depende de su sección. Si las dimensiones de un animal aumentan en un cierto factor, pongamos 3, su peso aumenta como el cubo de dicho factor, es decir, se hace 27 veces más grande. Si los huesos del animal aumentan su tamaño en la misma proporción sin variar su forma, entonces su sección transversal aumentará en un factor 9, y serán menos resistentes en comparación con la carga que deben sostener. Los animales más grandes colapsarían al sostenerse sobre miembros con huesos cada vez menos resistentes en relación con su peso y, por lo tanto, la relación de escala proporcional o isométrica (también llamada geométrica) no es posible.

Para que la resistencia relativa sea la misma, la sección de los huesos tendría que aumentar como el peso del animal, un factor 27 en el ejemplo anterior, lo que implica que la dimensión transversal (por ejemplo el diámetro) debe aumentar como  $M^{0,5}$  (de forma que la sección transversal fuera proporcional a la masa corporal), mientras que la longitud seguiría aumentando como  $M^{0,33}$ . En nuestro ejemplo, mientras los huesos aumentan su longitud en un factor 3, su diámetro debería aumentar en un factor  $\sqrt{27} \approx 5,2$ ; **los huesos de los animales grandes se hacen, así, más gruesos y más robustos comparados con los de los animales más pequeños**, como puede observarse en la figura 6.11 cuando se comparan a la misma escala animales de tamaño muy distinto. Se trata de un hecho fácilmente comprobable en la naturaleza cuya razón, como hemos visto, es fácil de comprender en términos de la variación de la resistencia de los huesos y el peso de un animal en función de su tamaño.



**Fig. 6.11.** Mosca, perro y elefante representados como si tuvieran el mismo tamaño. Nótese la diferencia en el grosor relativo de las extremidades.

Así, si la forma de los huesos respondiera únicamente a la necesidad de sostener el peso del cuerpo de forma estática, las relaciones de escala para sus dimensiones, que expresan la llamada semejanza estática, serían:

$$d \propto M^{0,5} \quad (6.17)$$

$$l \propto M^{0,33} \quad (6.18)$$

donde  $d$  es la dimensión transversal del hueso y  $l$  su dimensión longitudinal. La masa total de los huesos que sirven para sustentar el cuerpo sería, por lo tanto:

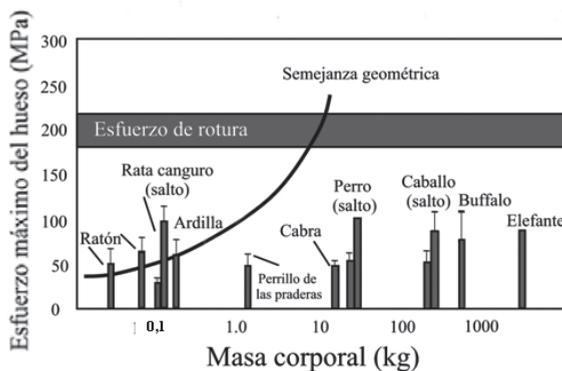
$$M_{\text{huesos}} \propto d^2 l \propto M^{0,5 \times 2} M^{0,33} = M^{1,33} \quad (6.19)$$

es decir, la masa de dichos huesos aumentaría más rápidamente que la masa total del cuerpo y ocuparía cada vez una fracción mayor de la misma.

Ya Galileo, a principios del siglo XVII, llegó a esta conclusión al razonar acerca de los efectos de la gravitación sobre los cuerpos. El cambio de forma de los huesos para conservar su capacidad de sostener el cuerpo es, por lo demás, evidente si comparamos el diámetro relativo a la longitud de los huesos de animales de tamaño muy distinto, o visualizando un animal como el elefante a un tamaño igual al de un perro, como en la figura 6.11. Exactamente el mismo fenómeno ocurre en el caso de columnas que soportan la carga de un edificio, o los tallos que soportan el peso de una planta: cuanto mayor sea ésta más robusta tiene que ser la columna o el tallo.

**Pero no es su capacidad para sostener el cuerpo de forma estática el factor primordial en la variación de las proporciones de los huesos: la condición decisiva es la resistencia a las flexiones y los impactos que se producen durante la locomoción.** En efecto, durante la carrera o el salto las extremidades de los animales están sometidas a fuerzas que se derivan de las rápidas aceleraciones y deceleraciones y al impacto contra el suelo. Los esfuerzos máximos soportados en la práctica por animales de muy distintos tamaños, desde ratones de unas pocas decenas de gramos hasta los elefantes,

resultan ser muy parecidos, situándose entre los  $50 \text{ MN/m}^2$  y los  $100 \text{ MN/m}^2$ , como puede verse en la figura (6.12), llegando hasta los  $150 \text{ MN/m}^2$  en los casos de movimiento más violento, ya cerca de los límites de rotura mencionados anteriormente. La resistencia de los huesos responde, así, a las exigencias que plantea la locomoción tomando un valor no muy lejano al experimentado realmente en los casos más extremos. Las frecuentes lesiones en el galope de los caballos de carreras o en los ejercicios de los deportistas son un indicio de que están cerca del límite permitido por la estructura ósea.



**Fig. 6.12.** Esfuerzo máximo en los huesos de las extremidades durante la carrera (y el salto, en el caso de la rata canguro, el perro y el caballo) en función de la masa corporal. La curva representa la variación de dicho esfuerzo si las proporciones de los huesos se modificaran de acuerdo con la semejanza geométrica. Biewener (1990).

La relación entre el esfuerzo de rotura y los esfuerzos máximos experimentados durante la locomoción es una medida del factor de seguridad estructural de que dispone el animal, entre 2 y 4 según los casos. Nótese que este factor no puede acercarse demasiado a la unidad porque, antes de que se produzca la rotura del hueso, pueden producirse daños y deformaciones permanentes que impidan al miembro afectado cumplir con su función. **Para los animales más pesados mantener este factor de seguridad implica poseer huesos más robustos, de diámetro cada vez más grande en proporción con la longitud, lo que implica un mayor coste energético en su formación, mantenimiento y transporte.** Debe llegarse, así, a un compromiso entre el coste de la rotura, que puede ser fatal para la integridad del organismo, o bien leve si la reparación es fácil o no compromete gravemente el conjunto de las funciones vitales, y el del aumento de masa necesario para asegurar su solidez.

Las fuerzas que debe soportar la estructura ósea son siempre proporcionales al peso del animal. Iguales al peso cuando el animal está en reposo, tal y como se

ha considerado en la derivación de la semejanza estática, y del orden del doble o el triple del peso cuando se produce el impacto de las extremidades contra el suelo en la carrera o el salto. El esfuerzo, por lo tanto, será proporcional a la masa dividida por la sección de los segmentos óseos que sufren esas fuerzas, es decir:

$$\sigma = \frac{F}{S} \propto \frac{M}{d^2} \quad (6.20)$$

y para el caso de la semejanza geométrica:

$$\sigma_{geom} \propto \frac{M}{M^{\frac{2}{3}}} = M^{\frac{1}{3}} \quad (6.21)$$

En la figura (6.12) se representa, además de los datos experimentales para distintos animales, el esfuerzo dado por la expresión (6.21), asociado a la semejanza geométrica y se ve que aumenta por encima del límite de rotura para masas del orden de unos pocos kilogramos.

**Observación.** En la figura (6.12) la escala de los esfuerzos es lineal mientras que la de la masa corporal es logarítmica, es decir, se representa  $\sigma$  en función de  $\log M$ :

$$\sigma_{geom} = kM^{\frac{1}{3}} = k \times 10^{\frac{1}{3} \log M}$$

y, por esta razón, la curva crece exponencialmente en la representación gráfica. La constante  $k$  es tal que el esfuerzo máximo se fija igual a 50 MN/m<sup>2</sup> para una masa  $M = 0,1$  kg.

Vemos, por lo tanto, que para animales de masa pequeña, la semejanza geométrica en los huesos basta para garantizar un factor de seguridad suficiente entre los esfuerzos máximos y el límite de rotura, lo que implica que, para este tipo de animales, los huesos pueden mantener las mismas proporciones, aproximadamente, al variar la masa corporal. Por su parte, la semejanza estática, representada por las expresiones (6.17-18), asegura que el esfuerzo máximo no crezca con la masa, ya que:

$$\sigma_{est} \propto \frac{M}{d^2} \propto \frac{M}{M} = \text{constante}$$

pero, a cambio, implica huesos de un gran diámetro, muy pesados, lo que aumenta su coste energético y limita la movilidad. Es lo que ocurre en animales muy pesados, del orden de centenares de kilogramos, con extremidades verticales y poca agilidad. Para los animales de masas intermedias, existe una posibilidad menos costosa en el diseño de sus extremidades, llamada semejanza elástica.

La idea básica para comprender la semejanza elástica parte de considerar que las cargas que sufren las extremidades cuando se apoyan en el suelo durante la carrera crean un momento que tiende a flexionar dichas extremidades y, al flexionarse, aumenta la distancia en perpendicular entre el punto de flexión y la línea de aplicación de la carga, tal como puede verse en la figura 6.13, con lo que el momento aumenta también y el animal se derrumbaría si no tuviera un mecanismo que lo contrarreste.



**Fig. 6.13.** Sobre la extremidad de un animal actúa su peso creando un momento respecto de la rótula que tiende a flexionarla. Cuando aumenta el ángulo de flexión aumenta también la distancia en perpendicular entre la rótula y la línea del peso, lo que implica que aumenta su momento y se acentúa la tendencia a la flexión. Ésta se detendrá sólo si el músculo extensor crea un momento contrario que lo contrarreste.

Dicho mecanismo es la propia fuerza de recuperación elástica de los huesos, o bien la de los músculos extensores de la extremidad (el grupo cuádriceps en los mamíferos), cuya fuerza al contraerse se opone a la flexión creando un momento de sentido contrario. La extensión del músculo, que se trata como un muelle elástico cuya tensión muscular es proporcional al alargamiento relativo, depende de las dimensiones transversales del hueso, lo que impone ciertas condiciones sobre éstas. El resultado es que la respuesta elástica de los miembros a las tensiones producidas en la marcha requiere que las proporciones varíen según las expresiones:

$$d \propto M^{\frac{3}{8}} \quad (6.22)$$

$$l \propto M^{\frac{1}{4}} \quad (6.23)$$

es decir:

$$d \propto l^{\frac{3}{2}} \quad (6.24)$$

lo que implica un robustecimiento de los huesos a medida que el tamaño crece, ya que el diámetro crece más rápidamente que la longitud, aunque de una forma menos exagerada que como sucede en el caso de la semejanza estática. Nótese que, en este caso, la masa de los huesos resulta proporcional a la masa corporal. El conjunto de las expresiones (6.22-24) es lo que se conoce como semejanza elástica para los huesos de los animales en función de su peso.

En el capítulo 16 se hace una descripción completa de las propiedades elásticas de los biomateriales y, en particular, se demuestra la relación (6.23) a partir del estudio de los límites de rotura por pandeo de una varilla vertical obligada a flexionar por la acción de un peso actuando sobre ella.

### El factor de seguridad frente a la rotura

Ya hemos visto anteriormente que la forma de garantizar un factor de seguridad suficiente es mantener el valor de los esfuerzos máximos sufridos por los huesos de las extremidades aproximadamente constantes para todas las masas corporales. Para masas intermedias, desde unos cientos de gramos hasta unos cientos de kilogramos, la variación en el tamaño de los huesos se ajusta a la semejanza elástica en la que  $d \propto M^{0,35-0,40}$  (el exponente es del orden de  $\frac{3}{8} = 0,375$ ), lo que implica que, **para extremidades con una misma conformación y orientación**, el esfuerzo máximo tendría la siguiente dependencia con la masa:

$$\sigma \propto \frac{M}{d^2} \propto \frac{M}{M^{0,7-0,8}} = M^{0,2-0,3}$$

Pero, **al tiempo que aumenta la masa, también aumenta la verticalidad de las extremidades de los animales**. Puede demostrarse que, según se hace más vertical la posición de las extremidades, el esfuerzo máximo tiende a ser una constante en función de la masa corporal. Así, **los problemas mecánicos de sustentación y movimiento son, en consecuencia, la causa de que la posición sobre las patas de un animal sea más erguida cuanto más masivo es éste**. En un elefante, son prácticamente verticales, como ocurre también para los caballos o las vacas, mientras que las de un perro están naturalmente más flexionadas y más todavía en el caso de un ratón. El factor de seguridad frente a los impactos sufridos durante la locomoción, para masas comprendidas entre unos 100 gramos y unos 300 kilogramos, se mantiene aumentando ligeramente el diámetro de los huesos más allá de lo requerido por la semejanza geométrica ( $\sim M^{0,375}$  frente a  $M^{0,33}$ ) de acuerdo con las relaciones de la semejanza elástica y, sobre todo, adoptando una postura más vertical.

El problema es que, cuando la posición es completamente vertical, todo aumento suplementario en la masa corporal tiene que ser compensado, necesariamente, con el aumento del diámetro de los huesos de las extremidades, haciéndose claramente más robustos, de acuerdo con la semejanza estática. Esto es lo que ocurre para animales, existentes o ya extinguidos, por encima de unos pocos cientos de kilogramos. Para los animales de masa muy pequeña, por debajo de unos 100 gramos, el problema es el contrario. No tienen, en la práctica, problemas de esfuerzo debido a su pequeño peso corporal, mientras que una variación del diámetro de sus huesos según la relación de semejanza elástica disminuiría gravemente su rigidez. Así, la semejanza geométrica garantiza el factor de seguridad apropiado, según puede verse en la figura (6.12), y permite que, para pequeños tamaños, sus huesos no disminuyan demasiado rápidamente de diámetro haciéndolos muy frágiles.

Hay, por lo tanto, tres regímenes de variación del diámetro de los huesos (medida de su robustez) en función de la masa. Para animales muy ligeros, de menos de unos 100 gramos, el problema es asegurar la rigidez, lo que se consigue con variaciones moderadas del diámetro en función de la masa, con un exponente alométrico del orden de 0,33. Para animales intermedios, entre unos 100 gramos y unos 300 kilogramos, el problema de la rigidez disminuye y aumenta el de la seguridad frente a esfuerzos en los impactos, por lo que el diámetro de los huesos de las extremidades crece algo más rápidamente, según el exponente predicho por la semejanza elástica, entre 0,35 y 0,40, y el fenómeno adaptativo más importante es el de la progresiva verticalización de las extremidades. Por último, para animales muy grandes, en los que no se puede ganar seguridad variando la posición de las extremidades porque éstas son ya verticales, la variación del diámetro de los huesos se ajusta más a una relación del tipo de la de la semejanza estática, con un exponente cercano a 0,5 y las consiguientes limitaciones de su movilidad.

Ahora bien, la naturaleza y composición de los biomateriales son muy estables y es poco frecuente su transformación evolutiva. Una importante consecuencia de lo que hemos visto en esta sección es que, utilizando los mismos materiales (el hueso, en este caso) es posible resolver muchos de los problemas surgidos como consecuencia del aumento de masa corporal, y del consiguiente riesgo de rotura del material óseo, mediante el cambio en la forma y configuración de los órganos y miembros (extremidades, en este caso).

En los grandes árboles la relación entre el diámetro del tronco y su longitud responde también a la semejanza elástica, es decir,  $d \propto l^{3/2}$ , y por las mismas razones. Deben ser capaces de contrarrestar torsiones generadas por fuerzas proporcionales a su peso por medio de la resistencia elástica

del tronco, lo que implica que su diámetro crezca más rápidamente que la longitud. Así, los árboles de porte similar se hacen proporcionalmente más robustos a medida que son más altos, tal y como se verá en detalle en el capítulo 16.

Por el contrario, los mohos del fango, diminutos organismos de unos pocos milímetros de longitud, que tienen forma de alfileres que sostienen en su extremo superior una espora, tienen las mismas proporciones independientemente del tamaño. Son, por lo tanto, isométricos y no presentan el engrosamiento relativo del diámetro respecto de la altura, lo que prueba que las cargas que soportan no son significativas debido a su masa minúscula, y que otro tipo de fuerzas, como las derivadas de la ósmosis o la tensión superficial son más importantes que las tensiones elásticas que puedan sufrir..

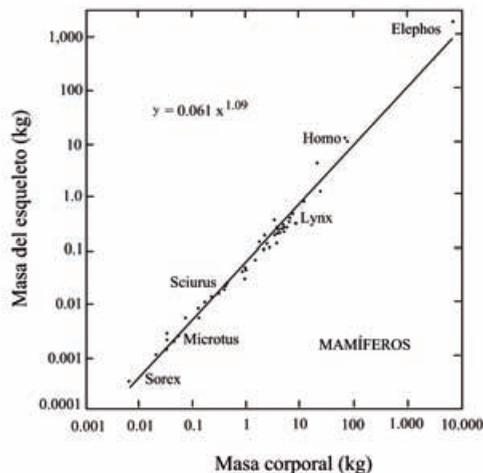
#### 6.4.2 La masa relativa del esqueleto

Se han hecho muchos estudios empíricos sobre las dimensiones relativas de los huesos y su dependencia con la masa corporal. Como hemos visto anteriormente, para un rango muy grande de masas, el diámetro se ajusta a una relación alométrica con un exponente comprendido entre 0,35 y 0,40, llegándose hasta 0,33 y cerca de 0,50 para masas corporales muy pequeñas o muy grandes, respectivamente. Pero la dependencia del diámetro con la longitud sólo se ajusta a la expresión  $d \propto l^{2/3}$  para el caso de los ungulados. En el resto de los mamíferos, el diámetro aumenta siempre más rápidamente que la longitud, y ésta depende de la masa de acuerdo con un exponente próximo a 0,33.

El resultado es que la variación de la masa ósea en función de la masa corporal está caracterizada por un exponente algo superior a la unidad pero lejos del 1,33 predicho por la relación de semejanza estática. De la comparación de esqueletos de mamíferos cuyo peso se extiende desde menos de 10 gramos a unas 5 toneladas (un factor del orden de un millón), se sigue que el exponente es del orden de 1,09 con un error de  $\pm 0,04$ :

$$M_{esq}(\text{mamíferos}) \approx 0,09 M^{1,09} \quad (6.25)$$

con ambas masas expresadas en kilogramos. Según esta expresión, un animal de 1 kg de peso tiene un esqueleto que pesa aproximadamente 90 gramos (9 por ciento), mientras que el esqueleto de una persona de 70 kg pesa unos 9,2 kg (13 por ciento) y el de un elefante de 5 toneladas pesaría unos 970 kg (19 por ciento).



**Fig. 6.14.** Masa del esqueleto en función de la masa corporal para mamíferos. Prange *et al.* (1979).

Nótese que en la figura 6.14, el coeficiente de la relación alométrica es 0,061 y no 0,09 como en la expresión (6.24). La razón es que los datos de la figura se obtuvieron a partir de huesos secos de colecciones de museos. Los estudios hechos comparando el peso de los huesos frescos (en el animal vivo) y secos llevan a la conclusión de que, de forma general, el peso de los huesos secos debe ser incrementado en un 50 por ciento para obtener el de los huesos frescos.

En cuanto a las aves, es conocido el hecho de que los huesos de las alas son huecos y, por lo tanto, más ligeros que los de las extremidades de animales terrestres del mismo tamaño. Pero lo que es menos conocido es que los huesos de las patas son más robustos al tener que absorber el impacto al aterrizar en el suelo, resultando en una masa del esqueleto del mismo orden que la de los mamíferos. En efecto, las medidas realizadas dan la siguiente ley de escala para las aves:

$$M_{esq}(aves) \approx 0,10M^{1,07}$$

prácticamente indistinguible de la expresión anterior para mamíferos.

En el caso de los mamíferos acuáticos y los peces, la información disponible es muy modesta, de forma que los ajustes realizados tienen menos solidez que en el caso de los mamíferos terrestres, pero la conclusión que parece desprenderse de los datos es que el exponente de la relación alométrica es próximo a 1, es decir, la masa del esqueleto varía proporcionalmente a la masa del cuerpo y no se hace más robusto, lo cual es bastante lógico dado que en el agua no necesitan soportar el peso del animal y que no hay fuerzas de

impacto asociadas a la locomoción. Por ejemplo, en el caso de las ballenas, teniendo en cuenta únicamente especímenes adultos, la relación entre masa del esqueleto y masa corporal es:

$$M_{esq} (\text{mamíferos acuáticos}) \approx 0,11 M^{1,02}$$

muy próxima a la proporcionalidad. En el caso de los peces, la relación entre ambas masas es también próxima a la proporcionalidad y, además, el coeficiente  $k$  es claramente menor que en los mamíferos.

## 6.5 La carga, el salto y la carrera

Consideremos ahora algunas características que dependen de la fuerza muscular. Ya vimos en el capítulo 2 que la fuerza por unidad de sección que es capaz de desarrollar el músculo esquelético de un animal es, para casi todos ellos, constante e igual a unos  $300 \text{ kN/m}^2$ . La fuerza total depende, por lo tanto, de la sección transversal del músculo.

### 6.5.1 Fuerza relativa de un animal

Llamamos fuerza relativa de un animal al peso que puede levantar por la acción de sus músculos dividido por su propio peso. El peso máximo que se puede sostener contra la gravedad terrestre depende de la fuerza muscular y ésta de la sección total de los músculos que intervienen en dicha acción, mientras que el propio peso del animal es proporcional a su volumen. Si  $d$  es el diámetro muscular y  $V$  el volumen total, la fuerza relativa  $f$  será:

$$f \propto \frac{d^2}{V} \propto \frac{d^2}{d^2 l} = \frac{1}{l}$$

Consideremos ahora dos animales semejantes pero de diferente tamaño, tales que la relación entre las dimensiones lineales sea  $k$ :

$$L_2 = kL_1$$

La razón entre las fuerzas relativas de ambos será:

$$\frac{f_2}{f_1} = \frac{d_2^2 \times V_1}{d_1^2 \times V_2} = \frac{k^2 \times d_1^2 \times V_1}{d_1^2 \times k^3 \times V_1} = \frac{1}{k}$$

donde se ha utilizado la relación  $V_2 = k^3 V_1$ . Una hormiga tiene una fuerza relativa del orden de 3, es decir, es capaz de cargar un peso hasta tres veces superior al suyo propio y, por esta razón, se le considera un animal especialmente fuerte. Consideremos una hormiga de longitud igual a  $1 \text{ cm}$

aproximadamente y un animal con la misma forma de la hormiga pero del tamaño de un elefante, es decir, de unos 4 metros de longitud. La razón isométrica será:

$$k = \frac{L_2}{L_1} = \frac{4}{0,01} = 400$$

y su fuerza relativa resulta:

$$f_2 = \frac{f_1}{k} = \frac{3}{400} = 0,0075$$

Es decir, este hipotético animal no podría levantar un peso ni siquiera equivalente al 1 por ciento del suyo propio. La forma de una hormiga corresponde, por lo tanto, a la de un animal muy débil para la carga, aunque su pequeño tamaño hace que su fuerza relativa sea grande. Si imaginamos una hormiga con las dimensiones de un elefante, enseguida nos damos cuenta de su debilidad. Un elefante real puede cargar hasta un 25 por ciento de su peso:

$$f_2 = 0,25$$

Para conseguir llegar a este valor, los miembros del elefante tienen que ser mucho más gruesos con relación al conjunto del cuerpo que los de la hormiga. Veamos cuánto más gruesos. El grosor de la pata de una hormiga es del orden de 0,1 mm, por lo que un elefante con las mismas proporciones que una hormiga tendría patas de  $400 \times 0,01 \text{ cm} = 4 \text{ cm}$  de grosor, mucho más delgadas que las de los elefantes reales. Para conseguir la fuerza relativa real, el cociente entre los diámetros de las extremidades debe satisfacer la ecuación:

$$\frac{f_2}{f_1} = \frac{0,25}{3} = \left(\frac{d_2}{d_1}\right)^2 \left(\frac{V_1}{V_2}\right)^3 = \left(\frac{d_2}{d_1}\right)^2 \frac{1}{(400)^3}$$

de donde:

$$\frac{d_2}{d_1} \simeq 2.300$$

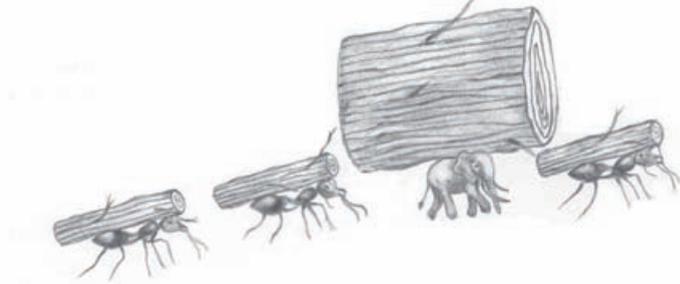
lo que nos da un diámetro  $d_2 = 2.300 \times d_1 = 23 \text{ cm}$ , más próximo a su valor real, es decir, unas extremidades unas 6 veces más gruesas que las de una hormiga de su tamaño. **Contrariamente a la opinión popular, un elefante es mucho más fuerte, relativamente a sus dimensiones, que una hormiga**, aunque su gran volumen hace que la fuerza relativa sea menor.

***Ejemplo.** Sabiendo que la fuerza relativa de un elefante es 0,25 puede calcularse la fuerza relativa de un animal con forma de elefante pero del*

tamaño de una hormiga. Como la relación entre las dimensiones lineales es 400, tenemos:

$$f_1 = k \times f_2 = 400 \times 0,25 \approx 100$$

Es decir, un animal de esas características ¿podría levantar un peso 100 veces superior al suyo!



**Fig. 6.15.** Fuerza relativa de dos animales con el mismo tamaño (el de una hormiga) pero con formas distintas (de elefante y de hormiga).

### 6.5.2 El salto

En el salto en vertical un animal se da impulso con las patas saltadoras a lo largo de un cierto recorrido  $s$  proporcional a la longitud  $l$  de éstas. En el salto en carrera hay, además de este impulso, una transformación de energía cinética en energía elástica en los tendones y ligamentos que incrementa la altura a la que puede ascenderse, pero cuando se salta a partir de una posición estática, el único mecanismo que puede utilizarse es la fuerza muscular,  $F_{musc}$ , contra el suelo para extender las extremidades previamente contraídas. El trabajo realizado por dicha fuerza muscular,  $W$ , se transforma en la energía cinética que adquiere el cuerpo del animal en el momento de despegar del suelo. Por lo tanto, debe cumplirse:

$$\frac{1}{2} Mv^2 = W = F_{musc} \times s \propto F_{musc} \times l \quad (6.26)$$

Ahora bien, la fuerza es proporcional a la sección transversal  $S$  del músculo que interviene en el salto:

$$F_{musc} \times l \propto S \times l \propto V_{musc} \propto M_{musc} = \mu M \quad (6.27)$$

donde  $\mu$  es la fracción de la masa corporal  $M$  que corresponde a los músculos de las extremidades saltadoras. Llamando  $\alpha$  al trabajo hecho por unidad de masa muscular en una contracción y sustituyendo en la ecuación (6.26), obtenemos:

$$\frac{1}{2}Mv^2 = W = \alpha M_{musc} = \alpha\mu M$$

$$v = \sqrt{2\alpha\mu}$$

y la altura alcanzada, prescindiendo del rozamiento con el aire, tal y como vimos en el capítulo 1, será:

$$h = \frac{v^2}{2g} = \frac{\alpha\mu}{g} \quad (6.28)$$

donde  $g$  es la aceleración de la gravedad.

**La altura alcanzada no depende, por lo tanto, de la masa total del cuerpo, sino sólo de la fracción de ésta, que corresponde a los músculos que intervienen en el salto.** En animales similares, por ejemplo canguros de diferentes tamaños, o ranas de diferentes tamaños, dicha fracción  $\mu$  es la misma y, como el trabajo por unidad de masa muscular depende de la estructura de las sarcómeras y los puentes entre filamentos, que son prácticamente iguales para todos ellos, resulta que animales de muy distinto tamaño pero de forma parecida saltan, efectivamente, la misma altura.

Esta sorprendente conclusión, a la que ya hicimos referencia en el primer capítulo, se verifica experimentalmente con bastante exactitud. Más aún, los músculos saltadores suponen una fracción de la masa corporal que no varía demasiado de unos animales a otros, lo que implica que la altura a la que pueden llegar los animales al saltar tampoco varía demasiado. Por eso se entiende que una pulga de 1 mm de tamaño sea capaz de saltar unos 20 cm en vacío, tan sólo una tercera parte de lo que alcanza una persona, de 1,70 m de altura y con una masa unas 100 millones de veces superior. En el caso de la pulga el salto supone 200 veces su propio tamaño mientras que en una persona es del orden de un tercio de su propia altura. Ya hemos visto que animales como el gálago alcanzan alturas de hasta 2 metros, lo que se debe esencialmente a que poseen patas con músculos que equivalen a una fracción desproporcionadamente alta de su masa corporal, como puede verse en la figura 6.16.



**Fig. 6.16.** *Galago senegalensis* con una cría. Nótese la robustez de sus extremidades posteriores en relación con las dimensiones del cuerpo, lo que le permite alcanzar enormes alturas en el salto vertical.

Estimemos lo que puede llegar a saltar una persona que, como hemos visto, es representativo de lo que pueden hacer otros muchos animales. Según vimos, el trabajo medio por unidad de masa muscular en una contracción es de unos  $60 \text{ J/kg}$ . Por otra parte, la masa de las dos piernas es del orden del 30 por ciento de la masa corporal y los músculos suponen el 40 por ciento de dicha masa, lo que da un valor del 12 por ciento para dichos músculos. Si interviene el 70 por ciento de esos músculos en el salto, el parámetro  $\mu$  será igual a  $0,12 \times 0,70 = 0,084$ . Por lo tanto:

$$h \approx \frac{60 \times 0,084}{9,8} = 0,51 \text{ m}$$

que es el orden de magnitud de la altura máxima alcanzada en el salto vertical por una persona sin entrenamiento especial.

Como puede verse en la expresión (6.28), los parámetros que pueden influir en la altura del salto,  $\alpha$  y  $\mu$ , dependen de la morfología de cada animal. El trabajo por unidad de masa muscular puede aumentarse aumentando la longitud de contracción muscular, pero es seguramente la fracción de la masa corporal que corresponde a los músculos usados en el salto el factor que admite mayor variación. Para muchos animales la habilidad para el salto resulta crucial para defenderse de los predadores o para capturar sus presas. En estos casos, es ventajoso que  $\mu$  sea grande, pero su valor tiene un límite impuesto por el gasto metabólico necesario para mantenerlos en actividad y la

necesidad de que existan otros órganos en el cuerpo capaces de proporcionar la energía necesaria para realizar las funciones vitales, incluida la locomoción y el salto. De ahí que no pueda crecer demasiado, aunque en los gálagos, por ejemplo, es notablemente mayor que en los humanos. En el caso de animales muy pequeños, como la pulga, ya vimos en el primer capítulo que existe una limitación adicional debido a que no es posible contraer los músculos con la rapidez requerida, lo que se contrarresta parcialmente con elementos elásticos que son capaces de dispararse como muelles a gran velocidad.

Puede refinarse este análisis teniendo en cuenta que, dejando aparte casos excepcionales como el de los gálagos, el parámetro  $\mu$  aumenta ligeramente con la masa corporal, lo que implica que la velocidad de despegue depende de dicha masa. Los estudios cuantitativos en insectos muestran, efectivamente, una dependencia alométrica del tipo:

$$v \propto M^{0,05} \quad (6.29)$$

$$h = \frac{v^2}{2g} \propto M^{0,1} \quad (6.30)$$

con un exponente, como se ve, muy pequeño, cercano al valor  $a = 0$ , que daría un valor estrictamente constante de la velocidad de despegue. Por lo tanto, aun con un análisis más preciso, **puede concluirse que la altura que alcanzan animales de la misma estructura corporal es prácticamente constante, independiente de su masa.**

### 6.5.3 La carrera

#### El coste energético de desplazarse

Nos interesaremos ahora por la velocidad con que pueden moverse los animales y la dependencia con la masa corporal. Empezaremos considerando animales con la misma forma que sólo se diferencian en el tamaño, aunque veremos que las relaciones obtenidas pueden generalizarse. Para recorrer una cierta distancia  $L$ , por ejemplo un metro o un kilómetro, un animal debe dar un número de pasos, tal que su producto por la longitud de cada paso sea igual a la distancia considerada. Por lo tanto, el número de pasos  $n$  que hay que dar para recorrer la unidad de distancia será inversamente proporcional a la longitud de cada paso  $l_{\text{paso}}$ , que es, a su vez, proporcional a la longitud de la extremidad  $l$ :

$$n = \frac{1}{l_{\text{paso}}} \propto \frac{1}{l} \propto M^{-0,33} \quad (6.31)$$

donde hemos tenido en cuenta que la longitud de las extremidades, que es una dimensión lineal, es proporcional al volumen (y por lo tanto a la masa) elevado a  $1/3$ . Aunque esta relación isométrica es sólo cierta para animales semejantes, lo cierto es que se cumple experimentalmente para animales de formas muy diversas. Así, para todos los mamíferos, incluyendo insectívoros, primates, roedores y otros, el exponente de la relación de escala entre la longitud de las patas y la masa corporal es de este orden, mientras que en los bóvidos se aproxima más a 0,25, como vimos anteriormente.

Ya sabemos, por otra parte, que el trabajo muscular  $W$  realizado en un paso es proporcional a la masa del músculo y ésta, a su vez, proporcional a la masa total del cuerpo. El trabajo realizado en recorrer la unidad de distancia,  $W/L$ , será, por lo tanto, igual al trabajo hecho en cada paso (proporcional a la masa corporal) multiplicado por el número de pasos necesarios para cubrir dicha unidad de distancia:

$$\frac{W}{L} \propto M \times n \propto M \times M^{-0,33} = M^{0,67} \quad (6.32)$$

y si consideramos el trabajo realizado por unidad de longitud y por unidad de masa, tendremos:

$$\frac{W}{LM} \propto M^{-0,33} \quad (6.33)$$

lo que implica que la cantidad de trabajo requerido para mover un kilogramo de masa corporal a lo largo de un kilómetro es menor cuanto mayor sea la masa total, según muestra la ecuación (6.33), aunque la cantidad absoluta de trabajo, igual a la de energía consumida, para mover todo el cuerpo aumenta con la masa de éste como muestra la ecuación (6.32).

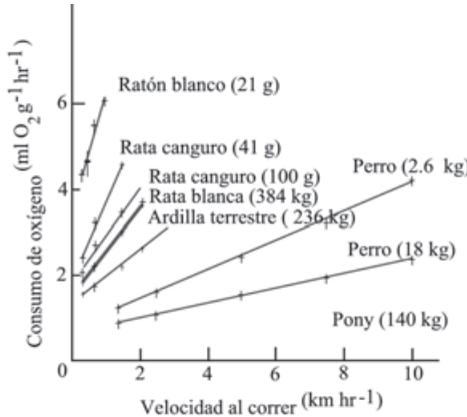
Este trabajo se desarrollará a un ritmo que dependerá de la velocidad a la que se mueva el animal. Experimentalmente se ha medido la cantidad de oxígeno consumida por distintos animales, por unidad de masa y de tiempo, en función de la velocidad a la que se desplazan. Recordemos del capítulo 5 que consumir 1 litro de  $O_2$  es equivalente a gastar 20.000  $J$ , o lo que es lo mismo:

$$1 \text{ ml}O_2 \Leftrightarrow 20 \text{ J} \quad (6.34)$$

El resultado de las observaciones está resumido en la figura 6.17, en la que se representa dicho gasto de energía en función de la velocidad para un conjunto de mamíferos con masas que difieren hasta en un factor mil. Obsérvese que la pendiente de cada recta es, justamente, la energía por

unidad de masa corporal y de distancia, ya que es igual al cociente de ordenadas por abscisas:

$$pendiente = \frac{W / (M \times \Delta t)}{L / \Delta t} = \frac{W}{LM}$$



**Fig. 6.17.** Consumo de oxígeno en función de la velocidad de desplazamiento para algunos mamíferos de distintos tamaños. Taylor *et al.* (1970).

**Observación.** La pendiente obtenida directamente del gráfico puede expresarse en unidades del SI del siguiente modo:

$$1 \frac{mlO_2 / (g \times hora)}{km / hora} = 1 mlO_2 / (g \times km) = \frac{20}{10^{-3} \times 10^3} J / (kg \times m) = 20 J / (kg \times m)$$

Lo que se observa en el gráfico es que la pendiente, es decir, el consumo energético por unidad de masa corporal y unidad de distancia, se hace cada vez más pequeño al aumentar la masa total del animal, y se ajusta aproximadamente a la relación de escala (6.33) con el exponente  $-0,33$ . Nótese que las rectas de la figura representan la potencia metabólica (energía consumida por unidad de tiempo) necesaria para moverse,  $P_{mov}$ , a una cierta velocidad  $v$ , por unidad de masa y, dado que la pendiente es proporcional a  $M^{-0,33}$ , resulta:

$$\frac{P_{mov}}{M} \propto M^{-0,33} \times v$$

$$P_{mov} \propto M^{0,67} \times v$$

Se han realizado también medidas directas del gasto energético por unidad de masa corporal y distancia recorrida, resumidas en la tabla 6.3, que muestran que, efectivamente, el gasto energético por unidad de masa y de longitud recorrida se ajusta bien a una dependencia en  $M^{-0,33}$ , pero no sólo

para mamíferos, sino para una clase muy amplia de animales terrestres, que comprende aves, reptiles e, incluso, hormigas.

Tabla 6.3. Coste energético del desplazamiento en función de la masa corporal		
Fuente	Número de especies	Coste energético $lO_2 / (kg \times km)$
Paladino y King (1979)	52 mamíferos, aves y reptiles	$0,55 \times M^{-0,32}$
Fedak y Seeherman (1979)	69 mamíferos, aves y reptiles	$0,56 \times M^{-0,28}$
Jensen y Holm-Jensen (1980)	72 mamíferos, aves, reptiles y hormigas	$0,76 \times M^{-0,35}$
Taylor <i>et al.</i> (1982)	62 mamíferos y aves	$0,53 \times M^{-0,32}$

Es interesante observar que el parámetro  $k$  en la expresión:

$$\frac{W}{LM} = kM^a$$

es muy parecido en todos ellos, lo que implica que un animal de un peso dado, por ejemplo un kilogramo, consume la misma cantidad de energía, independientemente de la velocidad, para desplazarse por tierra una cierta distancia, sea de la clase que sea, en particular, sea bípedo o cuadrúpedo, mamífero, ave o reptil, como puede verse en la tabla 6.3. Esto parece indicar que todos ellos han evolucionado hasta alcanzar **el grado óptimo de gasto energético por unidad de masa y de longitud recorrida necesario para moverse**, determinado por la capacidad de los músculos para producir trabajo, aproximadamente la misma para todos. Todo lo demás, la estructura de las extremidades, el modo de locomoción, la forma del cuerpo, etc., es secundario.

Nótese que lo que se mide en estos experimentos es el consumo de energía total. No sólo el que se destina a la función muscular sino también el asociado al resto de las funciones vitales. Por eso en la figura 6.17 las rectas que dan la potencia metabólica en función de la velocidad no pasan por el origen; también cuando  $v = 0$  es preciso gastar energía. Experimentalmente, el término correspondiente a  $v = 0$  es superior a la potencia metabólica basal, porque corresponde a la tasa metabólica en reposo pero en estado de vigilia y en posición de marcha. Tomaremos, en lo que sigue, dicho término igual a la tasa metabólica en reposo multiplicada por 1,5, que es un valor promedio medido para una gran cantidad de grupos de animales. La potencia metabólica

total en función de la velocidad, para un animal dado, tendrá, por lo tanto, la siguiente forma:

$$P = A_1 + A_2 v \quad (6.35)$$

donde  $A_1$  y  $A_2$  son dos constantes cuyo valor es distinto para cada grupo de animales.

En el capítulo siguiente veremos que la potencia metabólica en reposo también satisface una ley de escala con un exponente  $a = 0,75$ , de forma que la expresión (6.34) puede ahora generalizarse para grandes grupos de animales de diferente masa y escribirse como:

$$P = k_1 M^{0,75} + k_2 M^{0,67} v \quad (6.36)$$

$$\frac{P}{M} = k_1 M^{-0,25} + k_2 M^{-0,33} v \quad (6.37)$$

De la tabla 6.3 se sigue que el parámetro  $k_2$  en las ecuaciones (6.36-37) toma el valor:

$$k_2 \simeq (0,53 \sim 0,76) lO_2 / (kg \times km)$$

con la masa expresada en kilogramos. Cambiando ahora a unidades de SI:

$$k_2 \simeq (0,53 \sim 0,76) lO_2 / (kg \times km)^{-1} \times \frac{20.000 J / lO_2}{1.000 m / km} \simeq (11-15) J / (kg \times m) \quad (6.38)$$

o, de forma equivalente:

$$k_2 = (11 - 15) W/kg \times (m/s)^{-1}$$

**Observación.** Para una persona de 70 kg, la expresión (6.35) muestra que la potencia metabólica total, cuando se mueve a la velocidad de 1 m/s, es igual a la potencia en reposo, que es del orden de 80 W, multiplicada por 1,5, más el término proporcional a la velocidad. Tomando un valor para  $k_2 = 11 W/kg \times (m/s)^{-1}$ , resulta:

$$P \simeq 80 \times 1,5 + 11 \times 70^{0,67} \times 1 = 310 W$$

que es un valor que se ajusta a la tabla de potencias metabólicas del capítulo precedente.

Otra cosa distinta sucede cuando consideramos la locomoción acuática y la aérea. Los animales acuáticos tienen una densidad parecida a la del agua, es decir, una flotabilidad neutra, y no necesitan gastar energía para mantener la posición. Sin embargo, deben vencer la resistencia del agua al movimiento debida a la fricción y a las turbulencias, por lo que han desarrollado formas fusiformes, muy parecidas en todos los organismos acuáticos, que minimizan

dicha resistencia. El coste energético del desplazamiento en el agua es, por lo tanto, menor que para el desplazamiento terrestre, en un factor próximo a 10, y la dependencia con la masa tiene un exponente menor, del orden de  $a = 0,25$ . Empíricamente se ha comprobado que para los peces:

$$\frac{W}{LM} (\text{acuáticos}) \simeq 1,4 \times M^{-0,25} J/(kg \times m)$$

donde se puede comprobar que el coeficiente de la relación alométrica es unas diez veces inferior al de la relación equivalente para animales terrestres, que, de acuerdo con la expresión (6.38), es del orden de 11-15  $J/(kg \times m)$ .

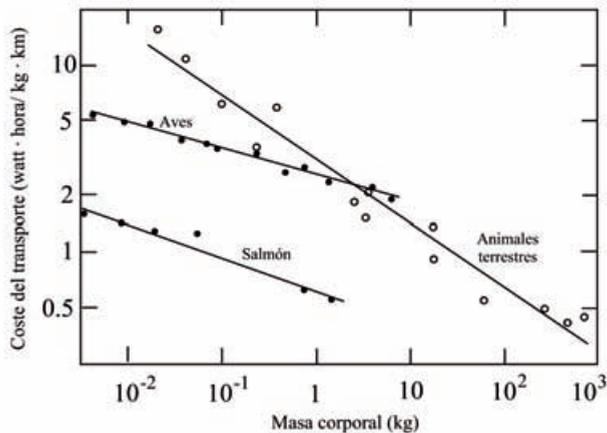
En lo que se refiere a los animales voladores, es mucho más difícil obtener datos precisos. Además, las formas de vuelo son muy variadas, combinando el planeo, la suspensión y diversas clases de aleteo. Aun así se han hecho algunos estudios empíricos sobre el coste energético de volar y el resultado, incluyendo aves, murciélagos e insectos, es intermedio entre la locomoción terrestre y la acuática, siendo la dependencia con la masa similar a la de los peces. En realidad, la potencia desarrollada por los animales voladores para desplazarse es parecida a la de los que se mueven sobre tierra. Al contrario que en el agua, en el aire es preciso mantenerse mediante un esfuerzo continuado, utilizando la superficie de las alas y las corrientes creadas por el movimiento de éstas para generar la fuerza de sustentación necesaria, tal como veremos en el capítulo 14. Pero la velocidad de vuelo que optimiza el esfuerzo de locomoción en aire es siempre superior a la de la carrera para animales de tamaño semejante, por lo que es inmediato entender que **el coste energético por unidad de distancia recorrida es menor en los que vuelan que en los que se desplazan sobre tierra, ya que necesitan un intervalo de tiempo menor (y, por lo tanto, una cantidad de energía menor a potencia constante) para recorrer la misma distancia.** El resultado promedio es:

$$\frac{W}{LM} (\text{voladores}) \simeq 5,4 \times M^{-0,23} J / (kg \times m) \quad (6.39)$$

donde, al igual que en los casos anteriores, la masa  $M$  se expresa en kilogramos. Como vemos en la expresión (6.39), la energía consumida por unidad de masa y distancia en las aves es del orden de la mitad de la consumida por los animales de locomoción terrestre.

Todos los datos sobre el coste energético del desplazamiento se encuentran resumidos en el gráfico de la figura 6.18. Puede verse que, debido a la diferencia en los exponentes que regulan la variación del consumo energético en función de la masa, **volar resulta más económico que moverse en tierra**

para masas pequeñas, pero a partir de una masa del orden de los 3 a 10 kg el vuelo se hace más costoso, por lo que las grandes aves ya no son voladoras, o bien se apoyan sobre todo en el planeo a favor de columnas de aire ascendente. Una de las aves más grandes capaces de volar es la avutarda de Kori (*Ardeotis kori*), que puede llegar a pesar unos 13 kg y que sólo vuela ocasionalmente distancias cortas, lo que parece indicar que hay un tamaño máximo para animales voladores alrededor del punto de cruce de las dos líneas de coste energético. Mantenerse suspendido en el aire como un helicóptero requiere de un intenso aleteo y su coste energético es mucho mayor que el del vuelo normal, por lo que sólo los pájaros más pequeños, como el colibrí, que pesa unos 3 g, y la mayoría de los insectos voladores, pueden conseguirlo.



**Fig. 6.18.** Coste de desplazamiento en función de la masa corporal medido como la energía consumida por kilogramo de masa y por kilómetro recorrido para animales que corren, vuelan y nadan. Greenewalt (1977).

Por otro lado, también llegarán a cruzarse las líneas que describen el coste energético de moverse en el agua y sobre tierra, de forma que, por razones puramente energéticas, a partir de una cierta masa sería más económica la locomoción terrestre, pero en este caso empiezan a aparecer otros factores que hacen imposible la vida en tierra para grandes tamaños corporales, esencialmente la necesidad de sostenerse en la gravedad terrestre y resistir las tensiones y los impactos durante el movimiento, como hemos visto, y también, como veremos en el capítulo siguiente, la dificultad para evacuar el calor generado en el metabolismo. En cualquier caso, el cruce se produciría para valores gigantescos de la masa. Así, para todo el intervalo posible de masas corporales, **el movimiento en el agua es más económico que en tierra firme.**

**Ejemplo.** Puede encontrarse la masa corporal a partir de la cual, por razones puramente energéticas, sería más económico moverse en tierra que en el agua, que es el punto de cruce de las líneas asociadas al consumo energético en ambos medios:

$$1,4 \times M^{-0,25} = 11 \times M^{-0,33}$$

$$M = \left( \frac{11}{1,4} \right)^{\frac{1}{0,08}} \approx 10^{11} \text{ kg} = 10^8 \text{ T}$$

Una consecuencia general de este apartado es que aumentar de tamaño reduce el coste energético de la locomoción por unidad de masa y distancia, lo que podría ser una de las razones de la tendencia evolutiva a dicho aumento.

### Subir pendientes

En el movimiento sobre una superficie plana ya vimos que el gasto energético tiene como finalidad mover pendularmente las extremidades mientras el conjunto del cuerpo se desplaza a velocidad constante, permitir la oscilación del centro de masas y cubrir las pérdidas de energía en los contactos con el suelo. Cuando se sube una cuesta se produce, además, un incremento en la energía potencial del cuerpo que es proporcional a la masa y a la altura subida:

$$U = Mgh$$

Elevar  $1 \text{ kg}$  a  $1 \text{ m}$  de altura cuesta  $9,8 \text{ J}$  de energía mecánica, lo que, teniendo en cuenta un rendimiento muscular del orden del 25 por ciento, equivale a un gasto energético de unos  $40 \text{ J}$ , es decir,  $2 \text{ ml}$  de  $O_2$ . La energía gastada por unidad de masa corporal para desplazarse horizontalmente una cierta distancia disminuye como  $M^{-0,33}$ , mientras que en vertical es constante ( $\frac{U}{M} = gh$ ). Por otro lado, la tasa metabólica en reposo por unidad de masa también disminuye como  $M^{-0,25}$ , lo que implica que, según se hace más grande un animal, más le cuesta, relativamente a la cantidad de energía de la que dispone, aumentar su energía potencial al subir una pendiente. Si  $P_{\text{vert}}$  es la potencia necesaria para ascender una cuesta con una componente vertical de la velocidad igual a  $v_z$ , tendremos

$$P_{\text{vert}} = 4 \times \frac{d(Mgh)}{dt} = 4Mgv_z \simeq 40Mv_z \quad (6.40)$$

donde  $P_{\text{vert}}$  resulta en vatios si la masa se expresa en kilogramos y la velocidad en  $\text{m/s}$ . El factor 4 viene del hecho de que es necesario consumir una cantidad de energía unas cuatro veces mayor que la energía mecánica producida de

forma efectiva por los músculos. Si  $P_B$  es la tasa metabólica en reposo, o basal, veremos en el capítulo siguiente que para los mamíferos se ajusta a una expresión del tipo:

$$P_B = 3,4M^{0,75}$$

en vatios, con la masa expresada en kilogramos. Así, la relación entre ambas es:

$$\frac{P_{vert}}{P_B} = \frac{4gv_z}{3,4} M^{0,25} = 11,5M^{0,25}v_z \quad (6.41)$$

Podemos comparar también la potencia necesaria para moverse en vertical con la que encontramos en la sección anterior para el movimiento en horizontal:

$$\frac{P_{vert}}{P_{hor}} = \frac{4Mgv_z}{11M^{0,67}v_{hor}} = 3,6M^{0,33} \frac{v_z}{v_{hor}} \quad (6.42)$$

Si consideramos la ascensión por una cuesta del 15 por ciento de pendiente, a una velocidad de unos 5 km/h, la componente vertical de la velocidad,  $v_z$ , resulta ser de 0,21 m/s. Los resultados de los dos cocientes que aparecen en las expresiones (6.41-42) para animales de diferentes masas pueden verse en la tabla 6.4.

<b>Tabla 6.4. Potencia relativa necesaria para subir una pendiente</b>			
<b>Animal</b>	<b>Masa corporal</b>	$\frac{P_{vert}}{P_B}$	$\frac{P_{vert}}{P_{hor}}$
ratón	10 g	0,76	0,12
ardilla	100 g	1,4	0,25
persona	70 kg	7,0	2,1
caballo	600 kg	12	4,4
elefante	5.000 kg	20	8,9

Para un ratón de 10 g de masa y para una ardilla de 100 g, el aumento de potencia metabólica para ascender la pendiente es menor o del orden de la necesaria para mantenerse en actividad normal y, por lo tanto, inapreciable.

Por el contrario, para una persona de 70 kg, para un caballo de 600 kg y para un elefante de 5 toneladas, la potencia metabólica necesaria para ascender una pendiente moderada es ya muy superior a la tasa metabólica en actividad normal y a la necesaria para moverse en horizontal. Así, para un animal de pequeño tamaño, como un ratón o una ardilla, el trabajo necesario para ascender una cierta altura es una fracción pequeña de la energía total consumida y no hay mucha diferencia entre moverse sobre un plano o subiendo, lo que les permite trepar verticalmente con facilidad. Por el contrario, para un animal de gran tamaño, la energía necesaria para elevar su cuerpo a lo largo de una pendiente supone un incremento enorme de la energía que debe consumir y de ahí las dificultades que tienen animales como vacas, caballos o elefantes para desplazarse sobre pendientes.

## 6.6 Ejercicios propuestos

**Ejercicio 6.1** *Lord Rayleigh, en 1915, imaginó las estrellas como esferas líquidas oscilantes que se mantenían como cuerpos compactos por la propia atracción gravitatoria de la materia que las conforma. Los parámetros esenciales son, en este contexto, la masa, el radio y la constante de Newton G. Encontrar, mediante el análisis dimensional, la dependencia con estos parámetros de la frecuencia de vibración de dichos cuerpos.*

$$\text{Sol.: } v = k' \sqrt{G \frac{M}{V}} = k' \sqrt{G\rho}$$

*Es decir, la frecuencia de vibración no depende separadamente de la masa y el radio de la estrella, sino sólo de la densidad.*

**Ejercicio 6.2** *En el contexto de las teorías que buscan integrar la Relatividad y la Física Cuántica, existen tres constantes universales básicas que son la velocidad de la luz  $c$ , la constante de Newton  $G$  y la constante de Planck  $\hbar$ , cuyo significado veremos en el capítulo 23 al introducir algunas nociones de Física Atómica y Nuclear. El valor de  $\hbar$  es de  $1,05 \times 10^{-34}$  Js, es decir, tiene dimensiones de momento angular,  $ML^2T^{-1}$ . Existen, en este contexto, una longitud y un tiempo función de estas constantes, llamadas longitud y tiempo de Planck, cuyo valor debe poseer un significado fundamental. Encontrar la expresión genérica de estos parámetros y su valor aproximado tomando la constante sin dimensiones que aparece en ambas expresiones igual a 1.*

$$\text{Sol.: } l_{\text{Planck}} = k \left( \frac{G\hbar}{c^3} \right)^{\frac{1}{2}} \approx 10^{-35} \text{ m}; t_{\text{Planck}} = \frac{L_P}{c} \approx 10^{-43} \text{ s}$$

A la increíblemente pequeña distancia  $l_{\text{planck}}$ , las interacciones entre partículas elementales sólo podrán describirse mediante teorías, todavía no descubiertas, que unifiquen la Relatividad y la Física Cuántica; y entre el Big Bang, que representa el momento inicial en la historia del Universo, y  $t_{\text{planck}}$  resulta imposible entender, mientras no dispongamos de dichas teorías, los fenómenos físicos que tuvieron lugar en ese intervalo de tiempo.

**Ejercicio 6.3** Encontrar la relación entre superficie y volumen de un cilindro cuya base tiene radio  $R$  y de altura  $h$ . Encontrar los límites en el caso de una moneda de espesor cero ( $h \rightarrow 0$ ) y de un cilindro muy alargado que tiende a un hilo ( $h \rightarrow \infty$ ).

$$\text{Sol.: } S = 2,93 \frac{1+z}{z^{0,67}} V^{0,67}, \text{ siendo } z = \frac{h}{R}$$

Cuando  $h \rightarrow 0$ ,  $S/V^{0,67} \rightarrow \infty$  (el volumen tiende a cero pero no la superficie)

Cuando  $h \rightarrow \infty$ ,  $S/V^{0,67} \rightarrow \infty$  (la superficie y el volumen tienden a cero, pero el volumen lo hace más rápidamente)

**Ejercicio 6.4** Considérese una serpiente cuya forma aproximada es un cilindro de un metro de largo con una sección de dos centímetro de radio. Encontrar la relación entre la superficie y el volumen.

$$\text{Sol.: } S \approx 11 \times V^{0,67}$$

**Ejercicio 6.5** Para el caso de un cilindro, encontrar la relación entre altura y radio (el valor de  $z$ ) que minimiza la relación  $S/V^{0,67}$ .

$$\text{Sol.: } z = 2, \text{ es decir, } h = 2R$$

$$\text{Para este caso, } S = 5,54 \times V^{0,67}$$

**Ejercicio 6.6** El área de un cono es  $S = \pi R^2 + \pi Rl$ , donde  $R$  es el radio de la base y  $l$  la longitud de la generatriz. El volumen es  $V = \frac{1}{3} \pi R^2 h$ , donde  $h$  es la altura. Teniendo en cuenta que  $l^2 = R^2 + h^2$ , calcular la relación entre superficie y volumen de un cono en función de la variable  $z = \frac{h}{R}$  que sirve para caracterizar su forma.

$$\text{Sol.: } S = 3,05 \frac{1 + \sqrt{1+z^2}}{z^{\frac{2}{3}}} V^{\frac{2}{3}}$$

Lo mismo que en el caso del cilindro, cuando  $z$  tiende a cero (cono rechoncho que tiende a confundirse con su base) o a infinito (cono muy alargado que tiende a convertirse en un hilo), la constante  $k = 3,05 \frac{1 + \sqrt{1 + z^2}}{z^{\frac{2}{3}}}$  tiende a infinito, debido a la rápida anulación del volumen en comparación con la superficie. Calcular el valor de  $z$  que minimiza  $k$  y el valor mínimo de  $k$ , es decir, la relación entre superficie y volumen para los conos tales que, para un volumen dado, su superficie es máxima.

Sol.:  $z = 2\sqrt{2} \approx 2,83$ ;  $S = 6,10 \times V^{0,67}$

Se comprueba, por lo tanto, que la constante  $k$  para un cono es superior a la del cilindro óptimo y, desde luego, a la de la esfera.

**Ejercicio 6.7** Si un gato tiene una fuerza relativa igual a 1 y un tigre es similar pero tres veces más grande, calcular la fuerza relativa de este último.

Sol.:  $f = 0,33$

**Ejercicio 6.8** Un gálago es capaz de elevar su centro de masas 2 m en salto vertical. Suponiendo que sea capaz de contraer los músculos de forma que éstos desarrollan un trabajo de 100 J/kg, calcular la proporción de su masa corporal que corresponde a los músculos saltadores.

Sol.: 19,6 por ciento

**Ejercicio 6.9** Calcular: a) la potencia metabólica que tiene que desarrollar un atleta de 60 kg que es capaz de correr la maratón (42,195 km) en 2 h y 15 min; b) la energía consumida en kilocalorías. Si en el resto del día en el que corre la carrera, su tasa metabólica es la media para una persona de ese peso (unos 120 W), calcular, c) el aporte de energía que tienen que tener los alimentos ingeridos ese día (tómese  $k_2 = 11$  en la expresión (6.38)).

Sol.: a)  $P \simeq 1000$  W; b)  $E = 1.940$  kcal; c)  $E = 4.190$  kcal

**Ejercicio 6.10** Una liebre de 3 kg es capaz de correr en llano de forma sostenida a una velocidad de 10 m/s. Calcular: a) la potencia metabólica que tiene que desarrollar. Si asciende por una pendiente del 15 por ciento y desarrolla la misma potencia, calcular: b) la velocidad a la que se desplaza. Consideremos ahora un galgo de 20 kg. Calcular: c) la velocidad a que puede desplazarse en llano suponiendo que la relación de velocidades se ajusta a la expresión  $v \propto M^{0,18}$  y d) la potencia metabólica que necesita desarrollar para moverse a esa velocidad en llano. Suponiendo que la potencia se mantiene constante, calcular, e) la velocidad a la que se desplaza el galgo por esa misma pendiente. (tómese  $k_2 = 11$  en la expresión (6.38))

Sol.: a)  $P_{liebre} = 240 \text{ W}$ ; b)  $v_{liebre} = 5,6 \text{ m/s}$ ; c)  $v_{galgo} = 13,8 \text{ m/s}$ ;  
 d)  $P_{galgo} = 1.180 \text{ W}$ ; e)  $v_{galgo} = 5,6 \text{ m/s}$

## 6.7 Referencias

Alexander, R. McN. "Allometry in the limb bones of mammals from shrews (*Sorex*) to elephant (*Loxodonta*)". *J. Zool. Lond.* **189** (1979) 305

Alexander, R. McN. "Allometry in the leg muscles of mammals". *J. Zool. Lond.* **194** (1981) 539

Alexander, R. McN. *Locomotion in Animals*. Blackie, 1982

Alexander, R. McN. "Hovering and Jumping: Contrasting Problems in Scaling". En *Scaling in Biology*, editado por J. H. Brown y G. B. West, Oxford University Press, 2000

Biewener, A. A. "Bone strength in small mammals and bipedal birds: Do safety factors change with body size?". *J. Exp. Biol.* **98** (1982) 289

Biewener, A. A. "Locomotion stresses in the limb bones of two small mammals: the ground squirrel and chipmunk". *J. Exp. Biol.* **103** (1983) 131

Biewener, A. A. "Scaling Body Support in Mammals: Limb Posture and Muscle Mechanics". *Science* **245** (1989) 45

Biewener, A. A. "Biomechanics of mammalian terrestrial locomotion". *Science* **250** (1990) 1097

Biewener, A. A. "Scaling of Terrestrial Support: Differing Solutions to Mechanical Constraints of Size". En *Scaling in Biology*, editado por J. H. Brown y G. B. West, Oxford University Press, 2000

Brett, J. R. "The relation of size to rate of oxygen consumption and sustained swimming speed of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*)". *J. Fish. Res. Bd. Canada* **22** (1965) 1491

Fedak, M. A. & Seeherman, H. J. "Reappraisal of energetics of locomotion shows identical cost in bipeds and quadrupeds including ostrich and horse". *Nature* **282** (1979) 713

Greenewalt, C. H. "The energetics of locomotion -Is small size really disadvantageous?". *Proc. of the Amer. Philosophical Society* **121** (1977) 100

Gregory, W. K. *Evolution emerging. A survey of changing patterns from primeval life to man*. MacMillan, 1951

- Hemmingsen, A. M. "Energy metabolism as related to body size and respiratory surfaces, and its evolution". *Reports of the Steno Memorial Hospital and Nordisk Insulin Laboratorium* **9** (1960) 6
- Jensen, T. F. & Holm-Jensen, I. "Energetic cost of running of workers of three ant species...". *J. Comp. Physiol.* **137** (1980) 151
- Lietzke, M. H. "Relation between Weight-Lifting Totals and Body Weight". *Science* **124** (1956) 486
- McMahon, T. "Size and Shape in Biology". *Science* **179** (1973) 1201
- McMahon, T. "Allometry in biomechanics: limb bones in adult ungulates". *American Naturalist* **109** (1975) 547
- McMahon, T. "The mechanical design of trees". *Scientific American* **233** (1975) 92
- McMahon, T. & Bonner, J. T. *Tamaño y Vida*. Labor, 1986
- Medawar, P. B. "Size, shape and age". En *Essays on growth and form presented to D'Arcy Thompson*. Oxford Clarendon Press, 1945.
- Paladino, F. V. & King, J. R. "Energetic cost of terrestrial locomotion: biped and quadruped runners compared". *Rev. Can. Biol.* **38** (1979) 321
- Prange, H. D. "The scaling and mechanics of arthropod exoskeletons". En *Scale effects in animal locomotion*. T. D. Pedley (ed.), Academic Press, 1977
- Prange, H. D. *et al.*: "Scaling of skeletal mass to body mass in birds and mammals". *American Naturalist* **113** (1979) 103
- Schmidt-Nielsen, K. *Scaling: Why is animal size so important?*. Cambridge University Press, 1984
- Taylor, C. R. *et al.* "Scaling of energetic cost of running to body size in mammals". *Amer. J. Physiol.* **219** (1970) 1104
- Taylor, C. R. "Running up and down hills: some consequences of size". *Science* **178** (1972) 1096
- Taylor, C. R. *et al.* "Energetics and mechanics of terrestrial locomotion. I. Metabolic energy consumption as a function of speed and body size in birds and mammals". *J. Exp. Biol.* **97** (1982) 1
- Thompson, D'Arcy W. *On Growth and Form*. Cambridge University Press, 1917

# Capítulo 7. El metabolismo y las leyes de escala

Los seres vivos necesitan consumir energía para realizar todas sus funciones vitales: mantener activos sus órganos, impulsar los distintos fluidos corporales, mantener los potenciales celulares y las bombas iónicas de las membranas, moverse, etc. Esa energía la adquieren en forma de energía química contenida en los alimentos y liberada, principal aunque no únicamente, a través de procesos de oxidación. El metabolismo es el conjunto de procesos que sirven para transformar esa energía química en energía utilizable por el organismo, y **llamamos tasa o ritmo metabólico a la cantidad de energía por unidad de tiempo consumida por un organismo para poder atender a todas sus funciones, es decir, una cantidad con dimensiones de potencia**. Como ya vimos en el capítulo 5, una forma fácil de cuantificar la tasa metabólica es medir la cantidad de oxígeno consumido por unidad de tiempo puesto que la oxidación de hidratos de carbono y otras moléculas energéticas genera, en promedio,  $20 J$  de energía por mililitro de  $O_2$  consumido. La identificación entre tasa metabólica y el ritmo de consumo de oxígeno no es completamente exacta, ya que existen formas de metabolismo anaerobio en las que hay transformación de energía pero no consumo de oxígeno. No obstante, en todos los organismos pluricelulares y en la mayoría de los unicelulares el metabolismo es aerobio, es decir, basado en el consumo de oxígeno, excepto en momentos muy cortos de esfuerzo intenso. Así pues, para la inmensa mayoría de los seres vivos ambos conceptos son equivalentes y así los consideraremos.

En el caso de los organismos dotados de movimiento el ritmo metabólico cambia con su grado de actividad. Para el caso de que se encuentren en completo reposo, es decir, sin gasto alguno en mover el cuerpo ni tampoco en mantener el tono postural típico de la situación de actividad normal, la cantidad de energía consumida por unidad de tiempo se llama tasa metabólica basal o, mejor, por las razones expuestas en el capítulo 5, tasa metabólica en reposo. Esta tasa metabólica se mide para el animal en completo reposo,

en un entorno térmico neutral (mantener la temperatura corporal en un ambiente demasiado frío o demasiado caliente requiere un consumo de energía suplementario) y en un estado posabsortivo del animal (la digestión requiere también incrementar el ritmo metabólico). Cuando el animal se mueve, la tasa metabólica aumenta y puede llegar a superar un valor del orden de diez veces la tasa en reposo, mientras que a lo largo de una jornada el gasto de energía es un promedio entre los correspondientes al reposo y a los distintos niveles de actividad motora, denominándose, a veces, como tasa metabólica de campo. Llamamos tasa metabólica específica a la tasa metabólica por unidad de masa corporal, es decir, al consumo de energía por unidad de tiempo y de masa.

## 7.1 La ley de Kleiber

### 7.1.1 La regla de la superficie

Ya desde principios del siglo XIX, como consecuencia del establecimiento de la ley de la conservación de la energía, se sabía que debe haber una cierta relación entre el ritmo de consumo energético y la masa corporal. En efecto, la tasa metabólica se refleja en la velocidad con que se mueven órganos internos como el corazón y los pulmones, en el aporte de productos alimenticios a todas las células del organismo y, como veremos, al ritmo de toda la actividad vital, incluidos la reproducción y el envejecimiento. Así, si todos los animales tuvieran el mismo grado de actividad metabólica, es decir, mismo consumo energético por célula, mismo ritmo cardíaco, etc., la tasa metabólica específica (por unidad de masa) tendría que ser la misma o, lo que es equivalente, la tasa metabólica tendría que crecer de forma proporcional a la masa corporal. Por otra parte, toda la energía consumida, excepto una pequeña parte que se transforma en energía mecánica de desplazamiento, se disipa al entorno en forma de calor. Ahora bien, la velocidad de disipación, para tejidos orgánicos de propiedades similares, depende del área de la superficie corporal y ésta no varía proporcionalmente a la masa, sino, como sabemos del capítulo precedente, a  $M^{0.67}$ .

Así, a medida que los animales ganaran en tamaño tendrían cada vez más dificultades para disipar el calor generado y llegarían a asfixiarse. Desde luego, un cambio de forma que aumente la superficie corporal más rápidamente que la potencia  $\frac{2}{3}$  de la masa tendería a aliviar el problema, pero para diferencias

enormes de masa como la existente entre un ratón y un elefante esta corrección no puede colmar la considerable diferencia entre generación y disipación

de calor. Por otra parte, el aumento relativo de superficie corporal para los animales pequeños implica una pérdida de calor más rápida y eficaz, lo que debe contrarrestarse con un metabolismo acelerado respecto de los animales grandes. Este razonamiento llevó, a mediados del siglo XIX, a formular una especie de regla, conocida como la regla de Bergmann, según la cual en los climas fríos los animales de sangre caliente tienden a ser de mayor tamaño que sus parientes próximos que viven en climas cálidos a fin de minimizar las pérdidas de calor. Una regla llena de excepciones, que ha suscitado grandes controversias.

La conclusión es que **la tasa metabólica en los animales, sea cual sea su especie, tiene que aumentar más lentamente que la masa, lo que implica que la tasa específica disminuye con la masa corporal**. Esta conclusión se verifica empíricamente con la simple observación de los ritmos vitales de un animal grande, vaca, caballo o elefante, con el de uno pequeño, ratón o ardilla. Todos los procesos fisiológicos y el ritmo con el que deben alimentarse los primeros son visiblemente más lentos que en los segundos, tal y como se concluye del simple argumento que relaciona consumo y disipación de energía. Lo más intuitivo es pensar que la tasa metabólica en reposo es proporcional a la superficie corporal, es decir:

$$P_B \propto M^{0,67}$$

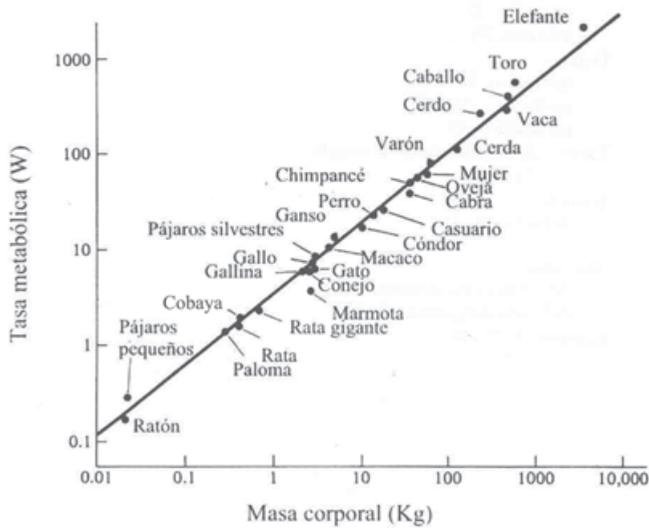
$$\frac{P_B}{M} \propto M^{-0,33}$$

De esta forma, todos los animales tendrían la misma facilidad para disipar la energía consumida a cambio de que su metabolismo fuera considerablemente más lento a medida que su tamaño creciera.

### 7.1.2 La ley de Kleiber

Estimar la tasa metabólica basal de un animal es una tarea complicada que requiere, en primer lugar, medir el consumo de oxígeno y, en segundo lugar, definir las condiciones en las que debe hacerse; normalmente en completo reposo, en un entorno térmico neutral y en estado posabsortivo, lo que se consigue una vez transcurrido un lapso de tiempo después de la última comida, que debe ser tanto más prolongado cuanto más grande es el animal. A veces los investigadores extrapolan las mediciones realizadas en otras condiciones y obtienen así el valor de la tasa en reposo, pero hay, en todos los casos, una incertidumbre experimental que es preciso considerar. En 1932, Max Kleiber, un químico agrícola suizo que trabajaba

en la Universidad de California, en Davis, recopiló todos los datos existentes sobre ritmo metabólico en reposo de mamíferos, desde ratas de unos 150 g a venados de unos 700 kg (es decir, un intervalo en el que el valor más alto equivale a más de 4.000 veces el más bajo) y encontró una relación alométrica, pero no con un exponente igual a 0,67 como se espera de la regla de la superficie, sino igual a 0,75. Recuérdese que las relaciones alométricas se visualizan mejor en diagramas con escala logarítmica, por lo que la figura 7.1, que muestra la ley de Kleiber, y la mayoría de las contenidas en este capítulo son de ese tipo.



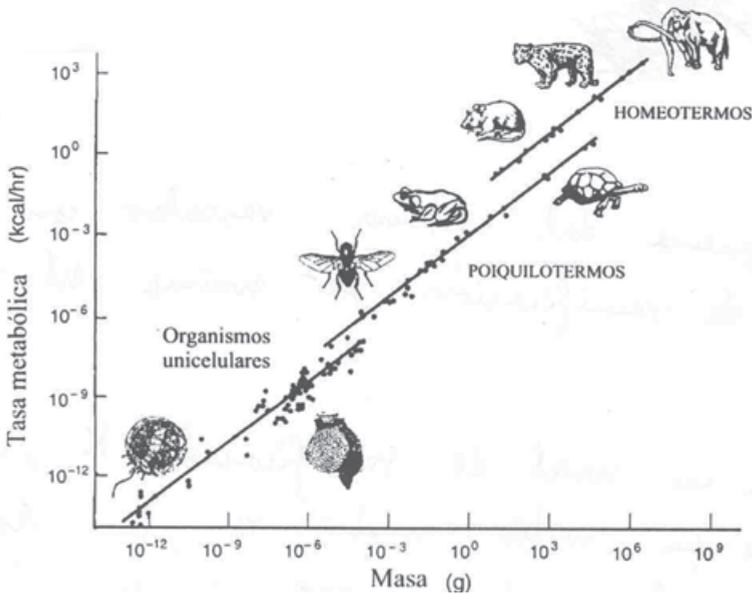
**Fig. 7.1.** Tasa metabólica en reposo para mamíferos y aves en un estudio experimental publicado poco después de que se formulase la ley de Kleiber. Benedict (1938), adaptada de Schmidt-Nielsen (1984).

El resultado que obtuvo es:

$$P_B \propto M^{0,74}$$

Y dadas las incertidumbres a que hemos hecho referencia, el mismo Kleiber pensó que el valor del exponente 0,74 era indistinguible, desde el punto de vista experimental, de 0,75, que es el valor aceptado y utilizado universalmente. A partir de ese momento se sucedieron las medidas sobre la tasa metabólica de multitud de organismos y los resultados confirmaron la llamada ley de Kleiber. Tan sólo seis años después de haberse publicado su primer artículo, ya se había ampliado la relación de datos hasta ratones de unos 10 gramos y elefantes de 5 toneladas, incluyendo aves, como puede verse en el gráfico de la figura 7.1. Se han estudiado también reptiles, peces,

plantas vasculares y microorganismos y, **en todos los casos, el exponente de la relación entre tasa metabólica en reposo y masa corporal es del orden de 0,75.**



**Fig. 7.2.** Tasa metabólica en reposo en función de la masa corporal para tres grandes grupos de organismos. Las líneas corresponden a relaciones alométricas con exponente 0,75 pero con diferentes constantes de normalización. Hemmingsen (1960).

En 1961, el mismo Kleiber consideró que la expresión más fiable de la tasa metabólica en reposo para mamíferos era:

$$P_B = 70 \times M^{0,75} \text{ kcal/día}$$

con  $M$  expresado en kilogramos. Las dificultades experimentales y la variabilidad de las condiciones en las que se mide el ritmo metabólico hacen que no sea posible distinguir el exponente 0,75 de 0,73 o 0,76, pero lo que está demostrado con certeza es que no es 0,67 como se había creído razonando a partir de la superficie corporal y la disipación del calor generado en el metabolismo. Los resultados suelen expresarse, como hizo Kleiber, en kcal/día, pero, puesto que se trata de una magnitud con dimensiones de potencia, es interesante también darlos en vatios mediante la siguiente fórmula de conversión:

$$1 \text{ kcal/día} = \frac{4,183 \times 10^3 \text{ J}}{24 \times 3.600 \text{ s}} = 0,0484 \text{ W}$$

Así, la relación de Kleiber para mamíferos resulta ser:

$$P_B = 3,4 \times M^{0,75} \text{ W} \quad (7.1)$$

cuando la masa  $M$  se expresa en kilogramos. Lo que para una persona de 70 kg equivale a unos 82 W (1.700 kcal/día), para un ratón de 20 gramos a unos 0,18 W (3,7 kcal/día) y para un elefante de 5 toneladas a unos 2.000 W (41.000 kcal/día). Es frecuente también expresar la tasa metabólica en unidades de ml de  $O_2$  consumidos por segundo:

$$P_B = 3,4 \times M^{0,75} \text{ W} = \frac{3,4 \text{ J / s}}{20 \text{ J / ml}O_2} \times M^{0,75} = 0,17 \times M^{0,75} \text{ ml}O_2 / \text{s}$$

Cuando la tasa metabólica se expresa en ml  $O_2/s$ , muchos textos utilizan la notación  $VO_2$ , o velocidad de consumo de oxígeno, de forma que el consumo basal de oxígeno para mamíferos sería:

$$VO_2 = 0,17 \times M^{0,75} \text{ ml}O_2/s$$

**Ejemplo.** Si el factor de escala lineal entre Gulliver y un liliputiense es de 10, la relación entre sus masas es 1.000. Pero la ración de comida diaria de Gulliver no es de 1.000 raciones liliputienses, como se tiene tendencia a pensar, ya que la superficie de Gulliver es sólo 100 veces superior a la de un liliputiense y le resultaría imposible disipar el calor resultante de un metabolismo mil veces más intenso. De acuerdo con la regla de la superficie, le deberían bastar  $1.000^{2/3} = 100$  raciones, lo que resulta en un ritmo vital mucho más lento que el de los comparativamente bulliciosos liliputienses. De acuerdo con la ley de Kleiber, la cantidad de comida necesaria para Gulliver debería ser equivalente a  $1.000^{0,75} = 178$  raciones liliputienses. Su ritmo vital será más lento, pero no tanto como el que se deriva de la ley de la superficie. Aun así, tendrá un remanente de calor difícil de disipar a través de su superficie. Por lo tanto, no es verosímil que puedan existir organismos de dimensiones tan diferentes con la misma forma. Lo normal sería que un organismo como el de Gulliver hubiera desarrollado una forma tal que su superficie corporal fuera mayor que la que tendría en caso de ser una simple copia ampliada de un liliputiense (por ejemplo, con las orejas más grandes o con formas menos redondeadas) o estuviera menos protegida por el pelo (o la ropa).

La tasa metabólica específica se obtiene de forma inmediata:

$$\frac{P_B}{M} = 3,4 \times M^{-0,25} \text{ W/kg}$$

que nos indica que el ritmo metabólico por unidad de masa disminuye cuando la masa corporal aumenta. Un elefante necesita consumir en reposo  $0,4 W$  por kilogramo de su masa, mientras que una persona necesita  $1,2 W$  por kilogramo y un ratón  $9 W$  por kilogramo.

La ley de Kleiber tiene un significado estadístico claro pero no es una descripción precisa de las propiedades de los organismos individuales. Incluso hay grupos de organismos que se desvían de la línea de regresión alométrica. Así, los mamíferos más pequeños, como las musarañas de unos gramos, tienen un metabolismo algo superior al predicho por la ecuación (7.1), debido a que experimentan una rápida pérdida de calor propia de un cuerpo cuya relación masa/superficie es extremadamente pequeña; y lo mismo ocurre con los mamíferos marinos, focas y ballenas, por ejemplo, seguramente debido a que necesitan un gasto superior de energía para mantener la temperatura corporal en el agua fría. Los animales adaptados a la vida en el desierto, por el contrario, tienen un ritmo metabólico menor que el “normal” seguramente también por razones de adaptación al medio.

Los grandes grupos de animales como los mamíferos, los reptiles, los peces y otros, tienen ritmos metabólicos muy distintos para la misma masa corporal. En general, **los animales poiquilotermos (de temperatura corporal variable) tienen una tasa metabólica basal mucho menor que la de los homeotermos (de temperatura corporal constante) a igualdad de masa**, lo que se traduce en valores muy distintos del coeficiente que aparece en la relación alométrica, pero si se comparan animales de distintos tamaños dentro de un mismo grupo, la variación de la tasa metabólica con la masa se ajusta siempre al exponente  $0,75$ , como se comprueba en la figura 7.2. En resumen, dicho exponente describe de forma aproximada y comprensiva la variación de la tasa metabólica con el tamaño para un enorme espectro de seres vivos, desde microorganismos unicelulares hasta las ballenas, cubriendo cerca de 18 órdenes de magnitud (un factor de  $10^{18}$ ) en masa corporal.

Las relaciones alométricas en general, y la de Kleiber en particular, expresan de modo simple regularidades en los seres vivos, que son los sistemas más complejos que existen. De hecho, son prácticamente los únicos ejemplos de leyes cuantitativas universales en biología que afectan al conjunto de los organismos y, como veremos, su origen debe situarse en principios muy generales comunes a todos ellos.

Un ejemplo interesante y verificable de la ley de Kleiber es el cambio en la tasa metabólica de los bebés. En efecto, mientras el feto está en el interior del cuerpo de la madre, desde el punto de vista metabólico se comporta como

un órgano de ésta y la tasa metabólica específica es la que corresponde a una masa corporal de unos 70 kg, es decir,  $70 \times 70^{-0.25} = 24 \text{ kcal}/(\text{día} \times \text{kg})$ . Inmediatamente después de nacer sigue manteniendo ese mismo ritmo metabólico, pero la actividad energética de las mitocondrias de sus células, así como la de los aparatos circulatorio y respiratorio, aumenta hasta llegar a situarse, tras un intervalo del orden de 36 horas, en un ritmo que es el que le corresponde de acuerdo con la ley de Kleiber. Para un bebé de 3 kg, sería  $70 \times 3^{-0.25} = 53 \text{ kcal}/(\text{día} \times \text{kg})$ , lo que supone más que duplicar su tasa metabólica específica.

En las aves, pueden distinguirse dos grandes grupos, los paseriformes, como los gorriones o las palomas, y los no paseriformes, como los pingüinos o las avestruces. Los primeros tienen masas generalmente pequeñas, desde pinzones de unos 6 gramos hasta cuervos de cerca de un kilogramo, mientras que los segundos cubren un rango de masas mucho mayor, desde los colibríes de unos 3 gramos hasta las avestruces de cerca de 100 kilogramos. La tasa metabólica en reposo para ambos grupos se ajusta a relaciones alométricas con un exponente del orden de 0,75, pero el coeficiente es distinto. Para los no paseriformes la tasa metabólica es indistinguible de la de los mamíferos, mientras que en el caso de los paseriformes casi duplica la de los mamíferos a igualdad de masa.

Medir la tasa metabólica de los poiquilotermos, como los reptiles, los anfibios o los peces, es todavía más difícil que en los animales de temperatura corporal constante, ya que cambia notablemente en función de la temperatura ambiente, la estación del año, la hora del día, las reservas de alimento y muchos otros factores externos. Lo único que puede hacerse es unificar las condiciones en las que se hacen las observaciones experimentales. Aun así, hay una enorme dispersión de resultados, con exponentes en la relación alométrica que relaciona tasa metabólica y masa que varían entre 0,6 y 1,0, lo que refleja las dificultades inherentes a las medidas de la tasa metabólica en estos grupos de animales. En todo caso, el coeficiente  $k$  en la expresión  $P_B = kM^a$ , que equivale a la tasa metabólica en reposo para un animal de 1 kg de masa, es muy inferior al que corresponde a mamíferos o aves. En el caso de los reptiles es del orden de 3 a 4 kcal/día (de 0,15 a 0,19 W), es decir, un factor 20 veces menor que para los mamíferos.

### 7.1.3 Derivación de la ley de Kleiber

Cabe preguntarse por la razón de que el metabolismo de los animales se ajuste a una relación alométrica con un exponente del orden de 0,75 y no a la simple regla de la superficie con un exponente 0,67. Como veremos más

adelante, la emergencia del valor  $3/4$  dará lugar a que aparezcan multitud de leyes alométricas con exponentes múltiplos de  $1/4$ . Este hecho y la universalidad de la ley de Kleiber sugieren que se debe a la existencia de condiciones muy básicas comunes a todos los seres vivos que actúan a lo largo de todo el proceso evolutivo.

Durante mucho tiempo, la única explicación fue cualitativa, en el sentido de que dicho exponente representa una especie de compromiso entre la tendencia a que el calor generado por el metabolismo se disipe a través de superficies que crecen isométricamente con el tamaño, lo que llevaría al exponente  $0,67$ , y la tendencia a que el metabolismo asegure un ritmo vital elevado, independiente del tamaño, lo que llevaría a un exponente igual a  $1$ .

Otra posibilidad es que, en realidad, la tasa metabólica sea la suma de dos términos, uno con exponente  $0,67$ , que sería el asociado al metabolismo de mantenimiento de las funciones vitales, que variaría de acuerdo con la regla de la superficie, y otro con un exponente  $1$ , asociado al entorno gravitatorio en el que los animales han debido evolucionar. La fuerza gravitatoria es proporcional a la masa y, por lo tanto, habría una parte del metabolismo, que dependería de la masa con un exponente  $1$  necesario para contrarrestar la acción de la gravedad. Se trata de una posibilidad dudosa y sin ninguna apoyatura experimental, que no consideraremos en lo que sigue, aunque, como veremos, hay derivaciones de la ley de Kleiber que incorporan ingredientes similares.

### El modelo de McMahon

En 1973 McMahon propuso una explicación esencialmente mecánica del exponente de Kleiber. Empezó estudiando las dimensiones de los huesos de las extremidades para poder resistir el peso del organismo y también las tensiones elásticas generadas durante el movimiento. Ya sabemos del capítulo precedente que eso implica que las dimensiones de dichas extremidades no pueden variar isométricamente, sino que si llamamos  $l$  a su longitud y  $d$  a su diámetro, deben ajustarse a una relación de semejanza elástica del tipo:

$$d \propto l^{\frac{3}{2}}$$

Si la masa de las extremidades es una fracción de la masa corporal, ésta será, por lo tanto:

$$M \propto d^2 l \propto d^2 d^{\frac{2}{3}} = d^{\frac{8}{3}}$$

de donde:

$$d \propto M^{\frac{3}{8}}$$

Ahora bien, la potencia desarrollada por los músculos es proporcional a la fuerza muscular y a la velocidad de contracción. Esta última es aproximadamente la misma para músculos homólogos en diferentes organismos, por lo que la diferencia neta entre unos animales y otros, en cuanto a potencia muscular se refiere, radica en la fuerza que, como sabemos, es proporcional a la superficie transversal del músculo:

$$P \propto d^2 \propto \left( M^{\frac{3}{8}} \right)^2 = M^{\frac{3}{4}}$$

Si hacemos la hipótesis de que esta expresión describe la potencia desarrollada por toda la masa muscular, todos los procesos metabólicos que sirven para proveer de energía a los músculos deben ajustarse a la misma expresión en función de la masa corporal, lo que daría como resultado que la tasa metabólica satisfaga la ley de Kleiber.

Una de las consecuencias de esta derivación es que muchas variables metabólicas relacionadas con el suministro de energía a los músculos, como las relacionadas con la circulación de la sangre o el intercambio de aire en los pulmones, deben comportarse de forma análoga, como veremos en lo que sigue. Por otra parte, la derivación se apoya en un gran número de hipótesis no bien establecidas y en las proporciones de las extremidades que se derivan de la semejanza elástica, que, como sabemos, sólo se aplican con cierta exactitud a algunos grupos de mamíferos.

### El modelo fractal

En 1997, West, Brown y Enquist propusieron una explicación teórica de la ley de Kleiber basada en las propiedades de la red de suministro energético que todo ser vivo debe poseer. En efecto, las unidades del metabolismo son ciertos orgánulos celulares, en particular las mitocondrias, pero tanto los alimentos como el oxígeno deben ser allegados a todas las células del cuerpo mediante una red ramificada cuyos ejemplos más característicos son el sistema circulatorio para los animales o el sistema vascular para las plantas. Los mecanismos de bombeo, por su parte, son muy diferentes, desde la bomba muscular pulsante que es un corazón, en los animales, hasta los gradientes de concentración y presión de vapor que generan la circulación de fluidos en las plantas, pero hay ciertas características universales que las redes deben satisfacer y que están en la

base del comportamiento del metabolismo en función de la masa corporal. Las hipótesis básicas son:

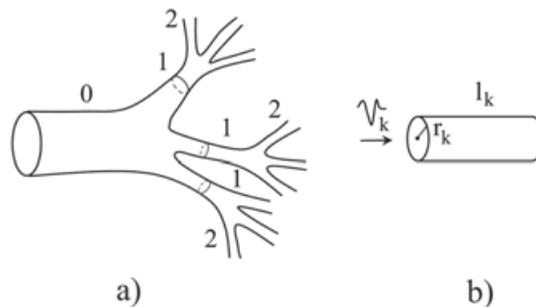
a) La red de distribución está ramificada de forma que llega a cubrir todo el volumen del organismo.

b) La última rama, en la que se realiza el intercambio directo de nutrientes con las células (los capilares en el sistema circulatorio de los animales y los peciolos del sistema vascular de las plantas) tiene un diámetro fijo. Esta condición, verificada experimentalmente, se deriva del hecho, ya comentado, de que el tamaño de los seres vivos varía porque varía el número de células que los componen, no el tamaño de éstas, que es el mismo en todos los casos, tanto las receptoras de oxígeno como los glóbulos rojos.

c) Los organismos han evolucionado de forma que han minimizado la energía requerida para efectuar el transporte a través de la red.

De estos principios, que combinan condiciones físicas y geométricas, se deduce que los sistemas vasculares tienen una estructura fractal, es decir, que las pautas de ramificación se repiten indefinidamente en cada nivel, así como un conjunto de relaciones que comprende, de forma significada, la ley de Kleiber. No especificaremos aquí los detalles de la demostración, pero sí cuáles son los resultados que se van derivando de los principios enunciados más arriba y cómo se combinan para dar la forma de la tasa metabólica.

Empezaremos describiendo los rasgos más generales de la red de transporte. Se trata de un conjunto de conductos, que consideraremos cilíndricos, que se va bifurcando de forma que el tamaño de los conductos resultantes de la bifurcación es cada vez más pequeño.



**Fig. 7.3.** a) Esquema del sistema vascular con dos niveles de ramificación por encima del nivel básico. b) En un nivel de ramificación  $k$ , cada conducto tiene un radio medio  $r_k$ , una longitud media  $l_k$  y la sangre circula por su interior a una velocidad  $v_k$ .

En el caso de los animales, los primeros niveles son vasos sanguíneos de diámetro grande que se van estrechando en las sucesivas ramificaciones, mientras

que en las plantas los vasos anchos son, en realidad, conjuntos paralelos de conductos estrechos, que se van separando en conjuntos con menos vasos cada vez, pero, desde el punto de vista del volumen de fluido transportado, ambas conformaciones son equivalentes.

Que la configuración resultante sea fractal significa en este caso que, en cada nivel de ramificación, el número de conductos,  $n$ , en que se divide un conducto del nivel precedente es siempre el mismo ( $n \approx 3$  en los mamíferos), y que la relación entre longitud y la anchura de los conductos derivados respecto de las del conducto madre sean también parámetros constantes, independientes del nivel de ramificación.

Además de demostrarse, a partir de estos principios, que la tasa metabólica es proporcional a  $M^{0,75}$ , se obtienen otros resultados interesantes, como que el número total de capilares de un animal crece también con  $M^{0,75}$ , o que el número de ramificaciones, desde la aorta a los capilares, es proporcional al logaritmo de la masa corporal, de forma que para un ratón hay unas 16 ramificaciones mientras que para una ballena, cuya masa corporal es 10 millones de veces superior, llega casi a 30 ramificaciones y en los humanos es del orden de 22. También se puede demostrar, en el marco de este modelo, que el radio de la aorta es proporcional a  $M^{3/8}$  y que la presión arterial y la velocidad de la sangre en la aorta es independiente de la masa corporal. Esta conclusión es en verdad asombrosa. En efecto, la aorta de una ballena es un cilindro de cerca de 30 cm de diámetro, mientras que la de una musaraña tiene un diámetro del orden de dos décimas de milímetro y, sin embargo, la velocidad de la sangre y la presión arterial es aproximadamente la misma en los dos casos, observándose en la práctica muy poca dependencia con la masa, apenas un exponente del orden de 0,07 y 0,03, respectivamente. Pueden encontrarse los resultados experimentales acerca de las variables vasculares mencionadas y su comparación con las predicciones del modelo en la siguiente tabla:

<b>Tabla 7.1. Relaciones alométricas para ciertas variables del sistema circulatorio</b>		
Variable cardiovascular	Exponente predicho	Exponente medido
Radio de la aorta, $r_0$	0,375	0,36
Velocidad de la sangre en la aorta, $v_0$	0	0,07
Volumen de sangre, $v_f$	1	1,00
Número de capilares, $N_R$	0,75	No hay datos
Presión arterial	0	0,03
Tasa metabólica, $P_B$	0,75	0,75

Una consecuencia claramente incorrecta de este modelo es que predice que la velocidad del fluido es la misma en cada nivel de vaso, desde la aorta a los capilares. Obviamente esta condición no se cumple en los últimos niveles (que corresponden a los vasos más estrechos). En efecto, la sangre circula por la aorta a una velocidad del orden de decenas de centímetros por segundo, mientras que en los capilares, para que el intercambio de nutrientes con las células sea eficaz, esta velocidad ha debido reducirse a milímetros por segundo. El origen de esta discrepancia es que, en una primera aproximación, no se tiene en cuenta el carácter pulsátil del flujo sanguíneo y, sobre todo, la viscosidad en el movimiento de la sangre. Al incorporar estos dos factores, se observa que en los primeros niveles, correspondientes a los vasos más anchos, sus efectos son menores y se conserva la velocidad en cada ramificación, mientras que en los niveles de conductos más estrechos aparece una resistencia a la circulación que hace que la velocidad vaya disminuyendo. Por ejemplo, en los humanos, la velocidad permanece aproximadamente constante en las ocho o diez primeras ramificaciones y disminuye a partir de ese punto. El tratamiento más detallado y completo del flujo sanguíneo muestra que el hecho de que las condiciones enunciadas más arriba sean válidas para los primeros niveles de vascularización basta para preservar las consecuencias globales, en particular la ley de Kleiber. En el capítulo 14 se verá con detalle cómo afecta la viscosidad a la pérdida de velocidad en los vasos más estrechos.

Puede hacerse un desarrollo similar para el sistema vascular de las plantas y el resultado es el mismo. La tasa metabólica depende alométricamente de la masa de la planta con un exponente igual a 0,75.

Una de las dificultades que tienen los dos modelos anteriores es que, al centrarse en un único fenómeno que controla las capacidades metabólicas, hace difícil entender las distintas pautas de consumo energético, por ejemplo el mínimo que corresponde al metabolismo basal o en reposo y el que corresponde al máximo esfuerzo muscular. En efecto, si una única causa limita la tasa metabólica en reposo, es difícil entender que ésta pueda aumentar en situación de máxima actividad porque tendría que desbordar un límite que ya está actuando en el reposo.

Así, se han propuesto modelos en los que se estudia el proceso metabólico en detalle, combinando el comportamiento de cada uno de los pasos; por ejemplo la ventilación pulmonar, el trabajo cardíaco, la circulación, el intercambio celular, el transporte intracelular, la síntesis de ATP y de proteínas, el mantenimiento de los potenciales iónicos, etc. Por ejemplo, Darveau *et al.*, en 2002, llegan, para el reposo, a un exponente global cuyo valor es del orden de 0,75, de acuerdo con la evidencia experimental, pero en el caso de máximo esfuerzo no sólo varía la constante  $k$ , que se multiplica por diez, aproximadamente, respecto de su valor

en el reposo, sino que el exponente  $a$  es del orden de 0,88, próximo al valor experimental de 0,85.

La existencia de varios modelos para explicar desde un punto de vista teórico la dependencia de la tasa metabólica con la masa es una indicación de que se trata de un problema no resuelto de forma convincente. Los distintos modelos suponen métodos de aproximación diferentes que, seguramente, habrá que tener en cuenta en una explicación más consolidada del fenómeno, pero en estos momentos la cuestión sigue siendo debatida y objeto de numerosos trabajos de investigación. El modelo fractal, por su parte, aunque sólo sea una aproximación parcial al problema y conceptualmente esté más relacionado con la tasa metabólica en actividad que con la de reposo, incorpora elementos comunes a todos los organismos pluricelulares que ayudan a entender la universalidad de la ley de Kleiber.

#### 7.1.4 La tasa metabólica máxima

La tasa metabólica necesaria para mantener el máximo de esfuerzo aeróbico, por ejemplo en carrera o en vuelo a la máxima velocidad sostenida que sea posible, depende, como hemos mencionado en el párrafo precedente, de la capacidad del sistema respiratorio y cardiovascular para mantener un flujo continuo de oxígeno desde el entorno a las mitocondrias celulares.

En mamíferos, dicha tasa metabólica es del orden de 10 veces la que corresponde al reposo. Estudios experimentales realizados por Taylor y Weibel en 1981 para 22 especies dieron como resultado un ritmo metabólico:

$$P_{\text{máx}} \simeq 38 \times M^{0,81} W \quad (7.2)$$

con la masa expresada en kilogramos. La inclusión de datos existentes en la literatura para 23 especies más modificó el exponente promedio hasta llevarlo a un valor del orden de 0,85. En la expresión (7.2) se aprecia que la tasa máxima para un animal de un kilogramo es 38 vatios, unas 11 veces superior a los 3,4 vatios de la tasa metabólica en reposo para esa misma masa. Para una persona de 70 kg, el factor es algo superior debido a que el exponente alométrico es más grande que el que aparece en la tasa metabólica en reposo. Aplicando la fórmula (7.2), resulta una tasa máxima de unos 1.200 W, unas 15 veces superior a la tasa en reposo (80 W), que es del orden de la reseñada en la tabla 5.2 para el pedaleo sostenido a gran velocidad.

Sin embargo, hay excepciones notables a esta conclusión. Como ya hemos visto en el capítulo 5, los atletas de primer nivel mundial, con un entrenamiento intensivo, son capaces de alcanzar un nivel metabólico máximo superior, lo mismo que las variedades de caballos y perros que han experimentado un largo

proceso de selección para poder sostener velocidades muy elevadas. En general, los animales domésticos tienen una tasa metabólica máxima que puede ser muy superior a la media de las especies naturales, por ejemplo en el caso de los animales corredores, o bien muy inferior, como en el caso del ganado criado para dar carne o leche. Como también vimos en el capítulo 5, pueden desarrollarse tasas metabólicas muy superiores durante intervalos de tiempo muy cortos (del orden de segundos) en esfuerzos basados en el metabolismo anaerobio.

Las aves alcanzan, en promedio, una tasa metabólica máxima superior, comparativamente, a la de los mamíferos, con una constante multiplicativa en la relación alométrica del orden de 15 veces mayor que la de reposo. Los murciélagos, por su parte, comparten este parámetro con las aves y constituyen otra excepción en los mamíferos.

### 7.1.5 El metabolismo de los tejidos

Es interesante examinar dónde se produce la disminución del ritmo metabólico específico (por unidad de masa) según aumenta la masa corporal, tal como reflejan las leyes de escala estudiadas hasta ahora. Hay unos pocos órganos muy activos metabólicamente que son los que, en reposo, acaparan la mayor parte de la energía consumida. Por ejemplo, **el corazón, los riñones, el cerebro, el hígado y el bazo suponen apenas el 8 por ciento de la masa corporal en una persona y, sin embargo, consumen cerca de las tres cuartas partes de la potencia metabólica en reposo**, mientras que la otra cuarta parte se consume en el 92 por ciento restante de la masa corporal, compuesta por los músculos, tendones, esqueleto, piel, tejido adiposo y otros.

Podría pensarse, por lo tanto, que la tasa metabólica específica disminuye porque disminuye el tamaño relativo de los órganos más activos. Pero el examen de los datos disponibles no permite llegar a esa conclusión.

Tabla 7.2. Masa relativa de los distintos órganos corporales		
Órgano	Masa en función de la masa corporal (en kg)	Porcentaje de la masa corporal ( $\frac{M_{\text{órgano}}}{M} \times 100$ )
Corazón	$0,006 \times M$	0,6
Riñones	$0,007 \times M^{0,85}$	$0,7 \times M^{0,15}$
Cerebro	$0,009 \times M^{0,67}$	$0,9 \times M^{-0,33}$
Pulmones	$0,01 \times M$	1
Hígado	$0,03 \times M^{0,87}$	$3 \times M^{-0,13}$
Masa muscular	$0,40 \times M$	40

El único órgano cuyo tamaño disminuye en relación con la masa corporal de forma clara es el cerebro, mientras que los riñones y el hígado lo hacen a un ritmo inferior al de la disminución de la tasa metabólica. El corazón, los pulmones y los músculos representan un porcentaje fijo de la masa total, independientemente del tamaño.

Así pues, **el decrecimiento del ritmo metabólico específico proporcionalmente a  $M^{-0.25}$  no se debe a una disminución de ese orden en la masa de los órganos más activos, sino al decrecimiento de la actividad metabólica de los tejidos que conforman dichos órganos.** Ahora bien, la actividad metabólica puede ser correlacionada con el número de mitocondrias por unidad de volumen en las células y con la concentración de enzimas metabólicas relacionadas con la actividad mitocondrial. Ambas variables han sido medidas en función de la masa corporal observándose esa disminución. Así, la densidad de mitocondrias en el hígado (número de mitocondrias por unidad de masa del órgano) ha sido estudiada en mamíferos de tamaños muy distintos llegándose a la conclusión de que:

$$\frac{n_{\text{mitocondrias}}}{M_{\text{hígado}}} \propto M^{-0,10}$$

de donde se sigue que:

$$n_{\text{mitocondrias}} \propto M_{\text{hígado}} \times M^{-0,10} \propto M^{0,87} \times M^{-0,10} = M^{0,77}$$

lo que muestra que el equipamiento metabólico de los distintos tejidos se corresponde con las necesidades energéticas del organismo, que se ajustan a la ley de Kleiber, combinando el volumen del tejido con su actividad metabólica específica.

## 7.2 El suministro energético

Hemos visto cuáles son las necesidades energéticas de los organismos en función del tamaño. Para cubrirlas hay que aportar nutrientes y oxígeno a través de complicados sistemas y este aporte debe también acomodarse al ritmo de consumo que expresan las relaciones de escala. Repasaremos ahora cómo se produce esta adecuación en el sistema respiratorio y en el circulatorio.

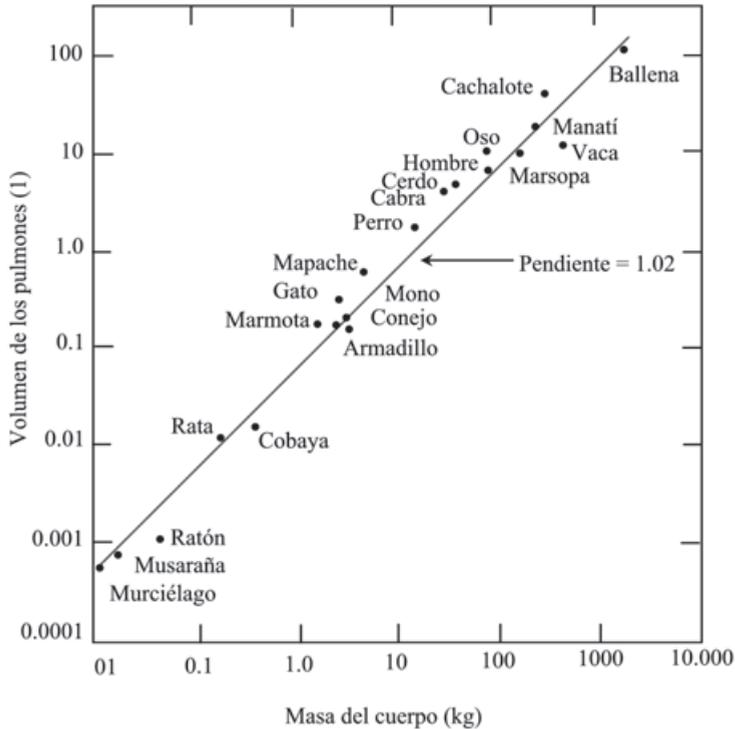
### 7.2.1 Los pulmones y el suministro de oxígeno

Ya sabemos que el consumo de oxígeno es, para los organismos aerobios, proporcional al de energía. Así, si la potencia metabólica específica

disminuye en función de la masa del animal como  $M^{-0,25}$ , de esa misma forma deberá comportarse el suministro de oxígeno al organismo. Ya hemos visto que este fenómeno no puede derivarse de una disminución relativa del tamaño de los pulmones cuando aumenta la masa corporal ya que éstos suponen una fracción constante del cuerpo. Pueden verse algunas otras características de la respiración en reposo en mamíferos en la tabla 7.3 con datos de Stahl (1967).

<b>Tabla 7.3.- Parámetros del sistema respiratorio en función de la masa corporal</b>		
<b>Parámetro</b>	<b>Variación con <math>M</math> (en kg)</b>	<b>Resultado para <math>M = 70</math> kg</b>
Capacidad total	$57 \times M^{1,03}$	4.500 ml
Volumen por inhalación	$7,7 \times M^{1,04}$	640 ml
Ritmo de ventilación	$0,38 \times M^{0,80}$	11 l/min
Frecuencia de respiración	$53 \times M^{-0,26}$	17 inhal/min
Ritmo de consumo de oxígeno	$11,6 \times M^{0,76}$	293 ml $O_2$ /min

La última línea de la tabla expresa sencillamente la ley de Kleiber, mientras que las dos primeras reflejan el hecho de que el volumen de aire bombeado por los pulmones en cada inhalación es proporcional a la masa corporal, puesto que los exponentes 1,03 y 1,04 son prácticamente equivalentes a 1, en correspondencia con el hecho de que también lo es la masa de los propios pulmones. Si dividimos, además, la segunda por la primera, encontramos que el volumen de aire en cada inhalación es una fracción constante de la capacidad total, aproximadamente 1/7, desde un ratón a un elefante. Por lo demás, los pulmones de todos los mamíferos tienen las mismas propiedades elásticas y extraen, además, la misma fracción de oxígeno, aproximadamente un 3 por ciento del volumen de aire respirado.



**Fig. 7.4.** Volumen de los pulmones, en litros, en función de la masa corporal. La pendiente de la recta es indistinguible de 1, es decir, el volumen de los pulmones representa una fracción constante de la masa del cuerpo. Tenney y Remmers (1963).

Lo que genera la diferencia en el aporte de oxígeno al organismo es la frecuencia de respiración, muy grande en el caso de los animales pequeños y muy pequeña en los animales grandes, con una dependencia de la masa igual a la de la tasa metabólica específica.

En las aves, el sistema respiratorio es muy distinto al de los mamíferos, lo que se traduce en que las constantes multiplicativas en la tabla precedente varían considerablemente, y la eficacia extractora de oxígeno en cada inhalación es algo superior, del orden del 4 por ciento del volumen del aire respirado. Pero los exponentes alométricos son iguales, lo que hace que la explicación de la variación del suministro de oxígeno en función de la masa sea la misma que para los mamíferos: **se relaciona exclusivamente con el ritmo respiratorio y no con el tamaño de los pulmones, que es proporcional a la masa corporal, ni a sus propiedades, que son las mismas con independencia del tamaño del animal.**

### 7.2.2 *La circulación de la sangre*

#### **La capacidad de transporte del sistema circulatorio**

Una vez extraído el oxígeno del aire en los pulmones, es preciso transportarlo a través del torrente sanguíneo hasta las células que lo van a consumir. De nuevo podemos preguntarnos por las razones de la variación de la cantidad de oxígeno transportada en función de la masa corporal. El oxígeno se fija en los pulmones a una molécula, la hemoglobina, contenida en los glóbulos rojos de la sangre, y luego es liberado en los capilares. Así, la capacidad de transporte de oxígeno depende de la concentración de hemoglobina y ésta resulta ser la misma para todos los mamíferos: entre 130 y 150 gramos de hemoglobina por litro de sangre, contenidos en los glóbulos rojos, que representan alrededor de un 45 por ciento de la sangre, siendo el resto plasma.

Un aumento en el número de glóbulos rojos implica aumentar la capacidad de transporte de oxígeno, pero se traduce en un aumento de la viscosidad, de forma que la concentración de hemoglobina presente en todos los mamíferos es el resultado evolutivo de un compromiso: optimizar la capacidad de transporte de oxígeno sin aumentar la viscosidad de la sangre hasta un punto en el que el corazón tenga que hacer un trabajo imposible o peligroso. En este aspecto, como en la mayoría de los relacionados con los seres vivos, hay algunas excepciones: los mamíferos más pequeños y los organismos que viven en ambientes de gran altitud, escasos de oxígeno, sobrepasan los 150 gramos de hemoglobina por litro de sangre. La razón por la que muchos atletas se entrenan en altitud es, precisamente, conseguir que el organismo responda a la escasez de oxígeno ambiental aumentando la concentración de hemoglobina en la sangre, lo que, según hemos visto, genera un efecto colateral peligroso como es la sobrecarga del corazón.

Tampoco el tamaño de los glóbulos rojos depende del tamaño del organismo. En los mamíferos su diámetro varía entre  $5 \mu m$  y  $9 \mu m$  (del orden de  $7,5 \mu m$  para los humanos), sin ninguna correspondencia con la masa corporal, lo que implica que el diámetro de los capilares, adaptado al paso de los glóbulos rojos, es universal, el mismo para un ratón y un elefante. En las aves los glóbulos rojos son ligeramente más grandes y en reptiles y anfibios su tamaño es mayor.

La capacidad de transporte de oxígeno en sangre es, por lo tanto, la misma para todos los mamíferos con unas pocas excepciones. La cantidad total de hemoglobina en un organismo será igual a su concentración multiplicada por el volumen total de sangre, pero éste es aproximadamente proporcional a la masa del cuerpo:

$$V_{\text{sangre}} \simeq 66 \times M \text{ ml}$$

donde la masa se expresa en kilogramos. Para una persona de 70 kg, el volumen de sangre en el cuerpo se sitúa entre los 4,5 y los 5 litros, mientras que para un elefante de 5 toneladas es unos 350 litros. Como la densidad del cuerpo es del orden de la de la sangre, de esta expresión se sigue que la sangre ocupa un volumen que es entre un 6 y un 7 por ciento del volumen corporal en todos los casos. También en este punto hay excepciones. Los mamíferos buceadores presentan un volumen de sangre sistemáticamente más grande que el de otros mamíferos del mismo tamaño. Se trata de una nueva adaptación a un modo de vida que exige almacenar oxígeno durante periodos de tiempo largo, lo que se consigue aumentando el volumen de la sangre, que se usa como depósito.

En resumen, la cantidad total de hemoglobina en un organismo es proporcional a la masa del cuerpo y no puede dar cuenta de la dependencia en el ritmo de oxígeno transportado.

## El corazón

### La frecuencia cardíaca

Para mover la sangre a través del sistema circulatorio existe un órgano, el corazón, que actúa como bomba capaz de impulsar la sangre por la red de conductos y hacer llegar con ella a todos los rincones del cuerpo el oxígeno, los nutrientes, las hormonas, el calor, los residuos del metabolismo, etc. La capacidad de impulso del corazón depende de su tamaño, del volumen de sangre que mueve en cada contracción y de la frecuencia de latido. En la tabla 7.4 se da la dependencia con la masa corporal de algunos parámetros del sistema circulatorio, medida experimentalmente, según Li (2000). Obsérvese que los exponentes asociados a la presión arterial y al radio de la aorta, 0,03 y 0,36, coinciden aproximadamente con los derivados en la sección 7.1.3, 0,0 y  $3/8 = 0,375$ .

Tabla 7.4. Parámetros del sistema circulatorio en función de la masa corporal		
Parámetro	Variación con $M$ (en kg)	Resultado para $M = 70 \text{ kg}$
Frecuencia cardíaca	$220 \times M^{-0,27}$	70 <i>puls/min</i>
Vol. de sangre por impulso	$0,66 \times M^{1,05}$	57 <i>ml</i>
Presión arterial	$89 \times M^{0,03}$	100 <i>mm de Hg</i>
Radio de la aorta	$0,21 \times M^{0,36}$	0,97 <i>cm</i>
Longitud de la aorta	$17 \times M^{0,31}$	63 <i>cm</i>
Masa del corazón	$0,0066 \times M^{0,98}$	0,42 <i>kg</i>

El corazón, como ya hemos visto, representa aproximadamente un 0,6 por ciento de la masa corporal para los mamíferos, independientemente del tamaño del animal, excepto, como veremos, para el caso particular de los extremadamente pequeños. El volumen de sangre impulsada en cada contracción es proporcional al volumen del corazón y, por lo tanto, también a la masa del cuerpo. Ambas afirmaciones se ven corroboradas en la tabla 7.4. Los exponentes de la relación alométrica para el volumen de sangre en cada impulso y para la masa del corazón son 1,05 y 0,98, a todos los efectos prácticos iguales a 1, que es el valor que equivale a la proporcionalidad con la masa corporal.

Por el contrario, donde hay una variación clara con la masa corporal es en la frecuencia cardíaca, que disminuye según una relación alométrica con un exponente aproximadamente igual a 1/4:

$$f_{card}(mamíferos) \approx 220 \times M^{-0,27} \text{ pulsaciones por minuto} \quad (7.3)$$

Es decir, **la disminución del ritmo específico (por unidad de masa) de transporte de oxígeno y nutrientes, conforme a la ley de Kleiber, se explica enteramente mediante la frecuencia cardíaca y no mediante ninguna otra característica estructural del corazón o de la sangre.** Todas ellas, menos la frecuencia cardíaca, son constantes, independientes del tamaño del animal. Ocurre en este caso exactamente lo mismo que para el suministro de oxígeno, que, según hemos visto en el apartado anterior, depende enteramente de la frecuencia respiratoria.

La ecuación que da la frecuencia cardíaca en función de la masa corporal predice que el corazón de una persona de 70 kg late en reposo con una frecuencia de unas 70 pulsaciones por minuto, mientras que el de un elefante de 5 toneladas late a 22 pulsaciones por minuto y el de una rata de 100 g a unas 410 pulsaciones por minuto.

El problema es que en los animales más pequeños, como las musarañas (un ejemplar de *Suncus etruscus* adulto pesa unos 2,5 g, mientras que uno de *Sorex cinereus* se sitúa entre los 3 g y los 4 g), el ritmo cardíaco tendría que ser enorme, unas 1.050 pulsaciones por minuto para una masa de 3 gramos. Por razones que veremos al considerar la regulación de la temperatura corporal, estos animales incansables, que no paran de moverse e ingerir alimento, tienen una tasa metabólica todavía mayor que la que les correspondería por su masa diminuta. Por lo tanto, a igualdad de todos los otros factores, su corazón debería latir a la inconcebible frecuencia de más de 2.000 pulsaciones por minuto.

El corazón necesita un tiempo mínimo para contraerse, expulsar sangre, relajarse y llenarse de nuevo de sangre para impulsarla de nuevo. Hay, por

lo tanto, **un límite inferior en el tiempo entre dos latidos sucesivos, que se estima en unos 50 milisegundos**, por debajo del cual es imposible que el corazón complete el ciclo, lo que se traduce en un límite superior a la frecuencia cardíaca. Este límite es, por lo tanto, de  $1/0,050 = 20$  pulsaciones por segundo o, lo que es equivalente, 1.200 pulsaciones por minuto. La frecuencia cardíaca más grande observada en musarañas al máximo de actividad es, en efecto, de unas 1.300 pulsaciones por minuto, lo que implica que en reposo tiene que ser menor, situándose, de hecho, alrededor de las 600 pulsaciones por minuto.

Por lo tanto, para hacer frente a las necesidades de su metabolismo, los mamíferos más pequeños no pueden incrementar la frecuencia cardíaca, como hacen todos los demás, con arreglo a la expresión (7.3). Es preciso que alguno de los otros factores sea claramente distinto, y este factor resulta ser el tamaño del corazón. En los animales minúsculos, el corazón es comparativamente el triple de grande que en el resto de los mamíferos, suponiendo un 1,7 por ciento, aproximadamente, de la masa corporal. Así, en el extremo inferior de la escala de tamaños aparece una cierta discontinuidad, ya que las necesidades metabólicas no se cubren simplemente aumentando el ritmo cardíaco como en todos los demás, al alcanzarse un límite infranqueable, sino que tiene que ser complementado con el aumento relativo del corazón.

En las aves, ocurre algo muy parecido. El tamaño del corazón es proporcional al del cuerpo, pero mayor que en los mamíferos, un 0,8 por ciento aproximadamente. La frecuencia cardíaca es, por su parte, algo menor a igualdad de masa con los mamíferos, pero varía en función de la masa corporal con la misma ley alométrica:

$$f_{card}(aves) \approx 160 \times M^{-0,25} \text{ pulsaciones por minuto} \quad (7.4)$$

Nótese que la combinación de mayor capacidad del corazón y menor frecuencia hace que la cantidad de sangre movida por unidad de tiempo en aves y mamíferos sea similar, de conformidad con una tasa metabólica también similar. También en el caso de las aves más pequeñas, en los colibríes concretamente (los ejemplares de *Selasphorus scintilla* pesan algo menos de 3 gramos), ocurre el mismo fenómeno que en los mamíferos. Estas aves diminutas llegan hasta el límite de la frecuencia cardíaca de unas 1.300 pulsaciones por minuto en los momentos de máximo esfuerzo y necesitan un corazón unas tres veces más grande que el que les correspondería por su tamaño si pudieran aumentar su frecuencia cardíaca de acuerdo con la regla general, hasta llegar a suponer un 2,4 por ciento de la masa corporal. Sólo así pueden subvenir a sus necesidades metabólicas.

Los murciélagos tienen características metabólicas parecidas a las de las aves y el tamaño de su corazón, a una masa corporal dada, se parece más al de las aves que al de los mamíferos. Y también en los casos de murciélagos diminutos, como el *Pipistrellus pipistrellus*, que pesa apenas 5 gramos, su corazón es el doble del que le “correspondería” en función de su tamaño.

En los mamíferos marsupiales el corazón es también una fracción constante de la masa del cuerpo y el ritmo cardíaco se ajusta a una expresión del tipo:

$$f_{card}(marsupiales) \approx 110 \times M^{-0.25} \text{ pulsaciones por minuto} \quad (7.5)$$

es decir, se comporta como en el resto de los animales de sangre caliente, con el mismo exponente alométrico pero distinta constante de proporcionalidad. El valor de esta última en la ecuación (7.5) muestra que, a igualdad de masa, la frecuencia cardíaca es del orden de la mitad que en el resto de los mamíferos, lo que implica que su tasa metabólica sea también menor.

Los reptiles y anfibios tienen un corazón menor en comparación con el de los animales de sangre caliente, entre un 0,4 y un 0,5 por ciento de la masa corporal. Su tasa metabólica específica se ajusta también a la ley de Kleiber a través del cambio de ritmo cardíaco, aunque en los animales de sangre fría éste depende considerablemente de las condiciones ambientales. Lo mismo ocurre en el caso de los peces, cuyo corazón es todavía más pequeño, aproximadamente un 0,2 por ciento de su masa total.

En el máximo de actividad, los mamíferos pueden llegar a aumentar su ritmo cardíaco en un factor entre dos y tres (las musarañas apenas pueden llegar a un factor dos). En las aves, el factor es de ese mismo orden, aunque se ha observado que las palomas pueden multiplicar el número de pulsaciones en reposo por un factor próximo a seis en los momentos de máximo esfuerzo. Sin embargo, la tasa metabólica máxima llega a ser hasta 15 veces la del reposo, lo que implica que a este aumento deben contribuir otros factores, además del aumento del ritmo cardíaco. Éstos son el aumento de la presión arterial, que puede duplicarse, y la fracción de oxígeno que los músculos son capaces de extraer de la sangre en los momentos de gran esfuerzo, que supone un factor suplementario del orden de tres respecto de la eficacia extractora en situación de reposo.

El trabajo que hace el corazón al mover una cierta cantidad de sangre a lo largo de una distancia  $l$  será:

$$W = F \times l = p \times S \times l = p \times V$$

donde  $p$  es la presión que el corazón es capaz de ejercer, igual a la fuerza que imprime a la sangre dividida por la sección transversal total de los conductos por los que la impulsa, de forma que  $F = p \times S$ . Por otro lado,  $V = S \times l$  es el volumen de sangre desplazado en un latido (más adelante se verá con detalle la noción de presión y su aplicación al caso del sistema circulatorio). La sangre es impulsada a través de la aorta y de la arteria pulmonar, pero la presión en esta última es del orden del 20 por ciento de la de la aorta, por lo que, dado que el volumen de sangre tiene que ser el mismo, el trabajo que hace el corazón es, salvo una corrección del 20 por ciento, el que necesita para impulsar la sangre a través de la arteria aorta.

La presión en la aorta es cíclica y varía según esté el corazón en fase de sístole o de diástole, de forma que consideraremos, para simplificar, la presión media. Como ya vimos en una sección anterior, la presión media en la aorta es una constante en todos los mamíferos, desde los ratones a los elefantes, con un valor igual a  $1,3 \times 10^4 \text{ N/m}^2 \approx 0,13 \text{ atmósferas} \approx 100 \text{ mm de Hg}$ . En realidad, esta presión es lo que definiremos más adelante como presión manométrica, igual a la diferencia entre la presión del fluido (en este caso la sangre) y la presión atmosférica, exterior al conducto por el que se mueve, que es de una atmósfera. La presión total en el interior de la aorta es, por tanto, igual a  $1,13 \text{ atm} = 880 \text{ mm de Hg}$ , en todo caso igual para todos los mamíferos. Como el volumen de sangre expulsado en un latido es proporcional a la masa, deducimos que el trabajo que realiza el corazón en cada latido es proporcional también a la masa corporal. Y como la frecuencia de latido es proporcional a  $M^{-0,25}$ , la potencia cardíaca (trabajo realizado por unidad de tiempo) será proporcional a  $M^{-0,75}$ , de nuevo en consonancia con la ley de Kleiber.

### El tiempo de circulación

La diferencia en la concentración de oxígeno de la sangre es de  $50 \text{ ml}$  por litro de sangre entre la más rica y la más pobre en oxígeno. Por lo tanto, para proporcionar al organismo una cantidad  $X$  de oxígeno, expresada en litros, es preciso movilizar:

$$\frac{X}{0,050} = 20X \text{ litros de sangre} \quad (7.6)$$

Dado que la tasa metabólica en reposo para mamíferos, medida en vatios, es  $3,4 \times M^{0,75}$ , de acuerdo con la expresión (7.1), podemos encontrar fácilmente el volumen de oxígeno que es preciso consumir por minuto:

$$VO_2 = 3,4 \times M^{0,75} \text{ J / s} \times 60 \text{ s / min} = \frac{204 \times M^{0,75} \text{ J / min}}{20 \text{ J / mlO}_2} = 0,0102 \times M^{0,75} \text{ mlO}_2 / \text{min}$$

y para estimar la cantidad de sangre que hay que desplazar hay que multiplicar el volumen de oxígeno por 20, de acuerdo con la expresión (7.6). Así, la cantidad de sangre movilizada por el corazón es del orden de:

$$\frac{\Delta V_{\text{sangre}}}{\Delta t} \approx 0,2 \times M^{0,75} \text{ litros de sangre por minuto} \quad (7.7)$$

que se aproxima mucho al resultado obtenido en medidas directas de volúmenes de sangre impulsados por el corazón. Para una persona de 70 kg, la expresión (7.7) nos dice que su corazón moviliza  $0,2 \times 70^{0,75} \approx 4,8$  litros de sangre por minuto; es decir, la totalidad de la sangre de una persona recorre el circuito sanguíneo en un tiempo del orden de un minuto. Se llama, justamente, **tiempo de circulación al tiempo que tarda toda la sangre de un animal en completar la circulación y, por lo tanto, renovar su contenido de oxígeno.** Su expresión general será:

$$\Delta t = \frac{\Delta V_{\text{sangre}}}{\frac{\Delta V_{\text{sangre}}}{\Delta t}} = \frac{0,066 \times M}{0,2 \times M^{0,75}} = 0,33 \times M^{0,25} \text{ minutos} = 20 \times M^{0,25} \text{ segundos}$$

que nos indica que una musaraña de 3 gramos hace circular la totalidad de su sangre en unos 4 segundos, mientras que un elefante tarda algo menos de 3 minutos. Por supuesto que si se está haciendo ejercicio en lugar de estar en reposo, el tiempo de circulación disminuye y puede llegar a ser la quinta parte de su valor en reposo.

### 7.3 El tiempo biológico

Como ya hemos visto, la frecuencia respiratoria o cardíaca de los animales más pequeños es muy grande, así como la velocidad con que mueven sus extremidades, mientras que ocurre todo lo contrario en los animales grandes. Estas diferencias están ligadas a las diferentes tasas metabólicas específicas y se reflejan en muchas otras variables relacionadas con el tiempo: tiempo de gestación, de madurez sexual y de vida. Así, el tiempo fisiológico tiene una relación con el tiempo físico distinta para cada organismo, dependiendo básicamente de la masa corporal.

A partir de la frecuencia cardíaca de los mamíferos podemos calcular la duración de cada latido del corazón en función de la masa corporal expresada en kilogramos:

$$t_{latido} = \frac{1}{f_{card}} = \frac{1}{220} M^{0,27} \text{min} = 0,27 \times M^{0,27} \text{seg} \quad (7.8)$$

y lo mismo puede hacerse para el tiempo entre dos inhalaciones al respirar:

$$t_{inhal} = \frac{1}{f_{resp}} = \frac{1}{53} M^{0,26} \text{min} = 1,1 \times M^{0,26} \text{seg} \quad (7.9)$$

La tasa metabólica específica es proporcional a  $M^{-0,25}$ , por lo que el “tiempo metabólico”, definido como el tiempo que se tarda en consumir una cierta cantidad de energía por unidad de masa corporal, será proporcional al inverso de la tasa específica y se comportará también como  $M^{0,25}$ . El tiempo fisiológico se puede definir a partir del ritmo metabólico, o de circulación sanguínea o de extracción de oxígeno, o de consumo y renovación de alguna sustancia básica como una hormona o la glucosa. Todos estos procesos están ligados, como hemos visto en las secciones precedentes, y por esa razón, sea cual sea su definición, **el tiempo fisiológico es una función creciente de la masa y, más en concreto, proporcional a  $M^{0,25}$ .**

El hecho de que todos los tiempos tengan el mismo comportamiento permite encontrar relaciones entre ellos en las que se cancela la dependencia en la masa. Por ejemplo, a partir de las expresiones (7.8-9), la razón entre las frecuencias cardíaca y respiratoria en los mamíferos será:

$$\frac{f_{card}}{f_{resp}} = \frac{220 \times M^{0,27}}{53 \times M^{0,26}} \approx 4,2 \quad (7.10)$$

Es decir, en todos los mamíferos, independientemente de su masa, la frecuencia cardíaca es igual a la respiratoria multiplicada por un factor cuyo valor es del orden de 4,2 a 4,5. Lo mismo ocurre con las aves, pero el factor es del orden de 9.

Consideremos ahora el tiempo medio de vida de un animal. Se trata de un concepto difícil de definir con precisión. En efecto, no es lo mismo la vida media de un animal en la naturaleza, sujeto a la acción de predadores, falta de alimento o calamidades naturales, que en cautividad, donde no se da ninguna de estas contingencias. Por otra parte, en condiciones naturales el tiempo de vida máximo que alcanzan algunos individuos dista mucho del promedio de la especie a la que pertenecen. Aun con todas estas dificultades, puede afirmarse que la duración de la vida aumenta con la masa e, incluso, se ha cuantificado esta relación para mamíferos y aves en cautividad:

$$t_{vida}(mamíferos) \approx 12 \times M^{0,20} \text{ años} \quad (7.11)$$

$$t_{vida}(aves) \approx 28 \times M^{0,19} \text{ años} \quad (7.12)$$

donde la masa  $M$  se expresa en  $kg$ . Para animales en la naturaleza, la duración promedio de su vida es notablemente menor que lo que resulta de las expresiones (7.11-12). Como puede verse, mamíferos y aves muestran una dependencia con la masa similar, pero la comparación de los coeficientes indica que las aves viven aproximadamente 2,3 veces más que los mamíferos a igualdad de masa. Un mamífero de  $1 kg$  tiene una vida media de unos 12 años, mientras que un ave del mismo tamaño alcanza los 28 años. Según esta expresión, un perro de  $30 kg$  vivirá, por término medio, 23 años, y un elefante, unos 65 años. La vida media para una persona de  $70 kg$  resultaría ser menor de 30 años, que es entre un medio y un tercio de su valor real, por lo que los humanos son una excepción a la regla, excepción que quizá esté relacionada con el gran tamaño de su cerebro.

Es difícil saber si la diferencia entre los exponentes de las ecuaciones (7.11-12) y el exponente típico de todos los tiempos fisiológicos, 0,25, es real o se debe a imprecisiones en la definición y medida de la vida media. Es muy probable que se deban únicamente a este último factor y se ajusten, en realidad, al exponente universal 0,25.

Si ése fuera el caso, resultaría que **el número de latidos del corazón o de inhalaciones al respirar es una constante independiente de la masa de los organismos**. En efecto, el número de latidos, por ejemplo, será igual al tiempo total de vida dividido por el tiempo que dura un latido:

$$N_{latidos} = \frac{t_{vida}}{t_{latido}} = \frac{12 \times 365 \times 24 \times 3600 \times M^{0,20}}{0,27 \times M^{0,27}} \approx 1,4 \times 10^9$$

donde hemos expresado el tiempo de vida en segundos y hemos despreciado el exponente residual de la masa. Así, los corazones de un elefante y de un ratón de 20 gramos laten aproximadamente el mismo número de veces a lo largo de sus vidas, pero a ritmos muy diferentes. Lo mismo ocurre con el número de inhalaciones:

$$N_{inhal} = \frac{t_{vida}}{t_{inhal}} = \frac{12 \times 365 \times 24 \times 3600 \times M^{0,20}}{1,1 \times M^{0,26}} \approx 3,4 \times 10^8$$

Se ha discutido mucho acerca de la longevidad de la vida humana en comparación con la del resto de los mamíferos. Como esa excepcionalidad coincide con una encefalización también excepcional en los humanos, ha llegado a proponerse que la duración promedio de la vida está correlacionada con el tamaño relativo del cerebro más que con la masa corporal. Conclusión que contradice lo que ocurre en las aves, con una vida media más larga y cerebros más pequeños. La realidad es que no se sabe por qué los humanos se apartan de la regla de forma tan notable y, si hay alguna relación con el tamaño del cerebro, cuáles puedan ser los mecanismos causantes de la excepcionalidad.

## 7.4 Ejercicios propuestos

**Ejercicio 7.1** *Los elefantes africano y asiático son animales que se pueden considerar isométricos. Los machos del elefante africano pueden llegar a pesar 6 toneladas y tener una altura en cruz del orden de 3,5 metros, mientras que los del elefante asiático llegan hasta las 4 toneladas de peso y los 3 metros de altura en cruz. Así, el factor de isometría en masas es del orden de  $6/4 = 1,5$ , mientras que en dimensiones lineales será:*

$$\frac{L_2}{L_1} = \left( \frac{M_2}{M_1} \right)^{0,33} = 1,5^{0,33} \approx 1,145$$

donde los subíndices 1 y 2 corresponden a la especie africana y a la asiática, respectivamente. Como puede verse, la relación entre dimensiones lineales es la que existe aproximadamente entre las alturas máximas de los dos tipos de animales. Las tasas metabólicas en reposo cumplirán la regla de Kleiber:

$$\frac{P_2}{P_1} = \left( \frac{M_2}{M_1} \right)^{0,75} = 1,5^{0,75} \approx 1,355$$

mientras que si fueran exactamente isométricos la relación entre sus superficies corporales sería:

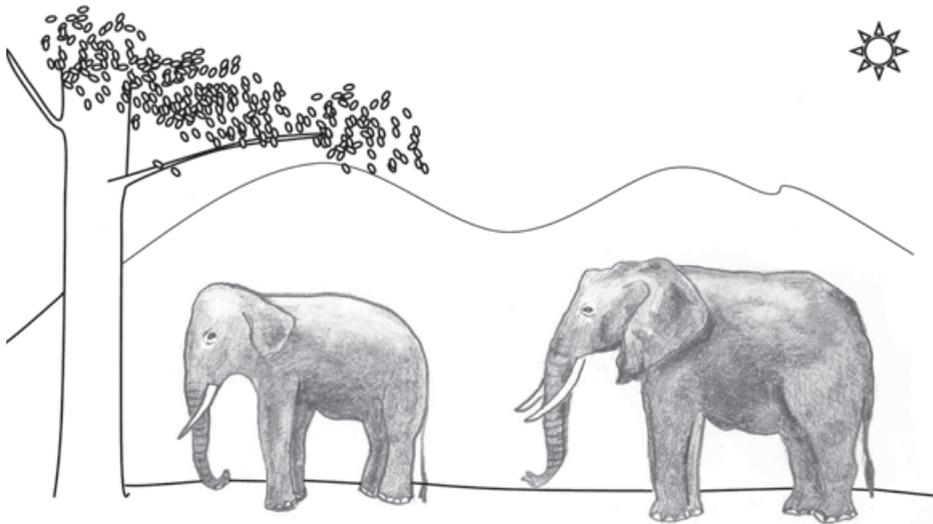
$$\frac{S_2}{S_1} = \left( \frac{M_2}{M_1} \right)^{0,67} \approx 1,312$$

de forma que si el elefante asiático tiene la superficie adecuada para disipar el calor que genera su metabolismo, el elefante africano generaría proporcionalmente más calor que el que podría disipar a través de la suya. Así que sería lógico que hubiera una cierta modificación en la forma

que aumentara la superficie corporal del africano respecto del asiático. Podemos estimar cuál debería ser esa superficie “suplementaria”:

$$S_2 = 1,355 \times S_1 = (1,312 + 0,043) \times S_1 = 1,312 \times S_1 + 0,043 \times S_1$$

donde el primer sumando es la superficie del elefante asiático ampliada isométricamente hasta las dimensiones del africano, mientras que el segundo término representa la superficie “suplementaria” para ser capaz de evacuar el calor generado. Si la superficie de un elefante asiático es de unos  $30 \text{ m}^2$ , el aumento del metabolismo según la relación alométrica de Kleiber implica que la superficie del elefante africano debe aumentar hasta los  $1,355 \times 30 = 40,7 \text{ m}^2$ , que se componen de  $1,312 \times 30 = 39,4 \text{ m}^2$ , correspondientes al aumento de escala, más  $0,043 \times 30 = 1,3 \text{ m}^2$  suplementarios. Ahora bien, ambas variedades de elefantes son muy similares excepto en las orejas, mucho mayores en la variedad africana, en una cantidad del orden de la necesaria para proporcionarle esa superficie “suplementaria”.



**Fig. 7.5.** Elefante africano y asiático. Nótese la diferencia en la superficie de las orejas.

**Ejercicio 7.2** Un elefante de 5 toneladas de masa come unos 250 kg al día de vegetales (aproximadamente un 5 por ciento de su propia masa). Suponiendo que la tasa metabólica de campo (promedio durante un día) sea un 50 por ciento superior a la tasa metabólica basal, estimar la capacidad energética media del alimento ingerido.

Sol.: 25 kcal/100 gramos de alimento

**Ejercicio 7.3** Suponiendo que un conejo de 1 kg coma el mismo tipo de alimento vegetal que el elefante del problema anterior, calcular cuánto debe ingerir por día para cubrir su tasa metabólica de campo. Hacer lo mismo para una rata de 50 g.

Sol.: Conejo: 0,42 kg/día (42 % de su masa);

Rata: 45 g/día (90 % de su masa)

**Ejercicio 7.4** Si una persona ingiere una media de 600 g de alimento al día y su tasa metabólica de campo es también un 50 por ciento superior a la tasa metabólica basal, calcular la capacidad energética media de dicho alimento.

Sol.: 400 kcal/100 gramos de alimento

**Ejercicio 7.5** Sea una persona de 70 kg de masa. Suponiendo que su tasa metabólica de campo es un 50 por ciento superior a la tasa metabólica en reposo, a) calcular la cantidad de oxígeno consumida por minuto para cubrir sus necesidades energéticas; b) suponiendo que su frecuencia respiratoria sea de 18 inhalaciones por minuto y que extrae oxígeno en cada una de ellas en una cantidad que supone el 3 por ciento del aire inhalado, calcular la cantidad de aire inhalado en cada inhalación; c) si la persona vive 80 años, calcular la cantidad total de aire inhalado a lo largo de su vida.

Sol.: a) 360 mlO<sub>2</sub>/min; b) 670 ml/inhal; c) 507.000 m<sup>3</sup>

**Ejercicio 7.6** A partir de la presión media en la aorta de una persona de 70 kg, y del volumen de sangre impulsado en cada latido, calcular la potencia consumida por el corazón para generar el flujo sanguíneo.

Sol.:  $P = 7,5 W$  ( $\sim 9\%$  de  $P_B$ )

**Ejercicio 7.7** Hacer el mismo cálculo para una rata de 100 g de peso.

Sol.:  $P = 0,045 W$  ( $\sim 7,5\%$  de  $P_B$ )

## 7.5 Referencias

Benedict, F. G. *Vital Energetics: A Study in Comparative Basal Metabolism*. Carnegie Institute of Washington, 1938

Cyr, H. "Individual Energy Use and Allometry of Population Density". En *Scaling in Biology*, editado por J. H. Brown y G. B. West. Oxford University Press, 2000

Damuth, J. "Population Density and Body Size in Mammals". *Nature* **290** (1981) 699

- Darveau, Ch-A. *et al.* "Allometric cascade as a unifying principle of body mass on metabolism". *Nature* **417** (2002) 166
- Hemmingsen, A. M. "Energy metabolism as related to body size and respiratory surfaces, and its evolution". *Reports of the Steno Memorial Hospital and Nordisk Insulin Laboratorium* **9** (1960) 6
- Kleiber, M. "Body size and metabolism". *Hilgardia* **6** (1932) 315
- Kleiber, M. "The Fire of Life: An Introduction to Animal Energetics". Wiley, 1961
- Li, John K-J. "Scaling and Invariants in Cardiovascular Biology". En *Scaling in Biology*, editado por J. H. Brown y G. B. West. Oxford University Press, 2000
- McMahon, T. & Bonner, J. T. "Tamaño y Vida". *Scientific American*, 1983
- Schmidt-Nielsen, K. "Scaling: Why is animal size so important?". *Cambridge University Press*, 1984
- Stahl, W. R. "Scaling of respiratory variables in mammals". *J. Appl. Physiol.* **22** (1967) 453
- Tenney, S. M. & Remmers, J. E. "Comparative quantitative morphology of the mammalian lung: diffusing area". *Nature* **197** (1963) 54
- Taylor, C. R. & Weibel, E. R. "Design of the mammalian respiratory I. Problem and strategy". *Resp. Physiol.* **44** (1981) 1
- West, G. B., Brown, J. H. & Enquist, B. J. "A General Model for the Origin of Allometric Scaling Laws in Biology". *Science* **276** (1997) 122
- West, G. B., Brown, J. H. & Enquist, B. J. "The Origin of Universal Scaling Laws in Biology". En *Scaling in Biology*, editado por J. H. Brown y G. B. West. Oxford University Press, 2000



# Apéndice A.

## Lista de tablas

Tabla 1.1 Nombres y abreviaturas de múltiplos y submúltiplos

Tabla 1.2 Características del salto de algunos animales

Tabla 3.1 Algunos valores del coeficiente de rozamiento

Tabla 3.2 Velocidades límite en aire para algunos objetos

Tabla 5.1 Algunas unidades de energía

Tabla 5.2 Tasa metabólica (para una persona de unos 70 kg) asociada a algunas actividades

Tabla 6.1 Masa y tamaño de distintos organismos

Tabla 6.2 Cerebro y masa corporal para distintos grupos de animales

Tabla 6.3 Coste energético del desplazamiento en función de la masa corporal

Tabla 6.4 Potencia relativa necesaria para subir una pendiente

Tabla 7.1 Relaciones alométricas para ciertas variables del sistema circulatorio

Tabla 7.2 Masa relativa de los distintos órganos corporales

Tabla 7.3 Parámetros del sistema respiratorio en función de la masa corporal

Tabla 7.4 Parámetros del sistema circulatorio en función de la masa corporal



## Apéndice B. Alfabeto griego

Letra	Minúscula	Mayúscula
Alfa	$\alpha$	
Beta	$\beta$	
Gamma	$\gamma$	$\Gamma$
Delta	$\delta$	$\Delta$
Épsilon	$\varepsilon$	
Zeta	$\zeta$	
Eta	$\eta$	
Theta	$\theta$	$\Theta$
Iota	$\iota$	
Kappa	$\kappa$	
Lambda	$\lambda$	$\Lambda$
Mu	$\mu$	
Nu	$\nu$	
Xi	$\xi$	$\Xi$
Pi	$\pi$	$\Pi$
Ro	$\rho$	
Sigma	$\sigma$	$\Sigma$
Tau	$\tau$	
Upsilon	$\upsilon$	$\Upsilon$
Fi	$\varphi$	$\Phi$
Chi	$\chi$	
Psi	$\psi$	$\Psi$
Omega	$\omega$	$\Omega$



# Apéndice C. Constantes fundamentales

Magnitud	Símbolo	Valor	Unidades
Velocidad de la luz en el vacío	$c$	$2,99792458 \times 10^8$	$\text{ms}^{-1}$
Constante Newton Gravitación	$G$	$6,67259 \times 10^{-11}$	$\text{m}^3 \text{kg}^{-1} \text{s}^{-2}$
Masa del electrón	$m_e$	$9,1093897 \times 10^{-31}$	kg
Masa del protón	$m_p$	$1,6726231 \times 10^{-27}$	kg
Masa del neutrón	$m_n$	$1,6749286 \times 10^{-27}$	kg
Unidad de masa atómica $1 \text{ u.m.a.} = \left(\frac{1}{12}\right) m(^{12}\text{C})$		$1,66053873 \times 10^{-27}$ 931,49	Kg MeV/c <sup>2</sup>
Cociente masas protón/electrón	$m_p / m_e$	1836,153	
Número de Avogadro	$N_A$	$6,0221367 \times 10^{23}$	$\text{mol}^{-1}$
Temperatura punto triple del agua	$T_r$	273,16	K
Constante de Boltzmann	$k_B$	$1,380658 \times 10^{-23}$	$\text{JK}^{-1}$
	$k_B$	$8,617385 \times 10^{-5}$	$\text{eV K}^{-1}$
Constante de los gases	$R = N_A k_B$	8,31451	$\text{J mol}^{-1} \text{K}^{-1}$
Constante de Stefan-Boltzmann	$\sigma$	$5,6704 \times 10^{-8}$	$\text{W m}^{-2} \text{K}^{-4}$
Carga elemental	$e$	$1,60217733 \times 10^{-19}$	C
Constante de Faraday	$F = e N_A$	96485,309	$\text{C mol}^{-1}$

Permeabilidad magnética del vacío	$\mu_0$	$4\pi \times 10^{-7}$	$\text{N A}^{-2}$
Permitividad dieléctrica del vacío	$\varepsilon_0 = 1/(\mu_0 c^2)$	$8,854187817 \times 10^{-12}$	$\text{N}^{-1} \text{m}^{-2} \text{C}^2$
Constante de Coulomb	$K_E = 1/(4\pi\varepsilon_0)$	$8,987552 \times 10^9$	$\text{N m}^2 \text{C}^{-2}$
Constante de Planck	$h$	$6,6260755 \times 10^{-34}$	$\text{J s}$
	$h$	$4,1356692 \times 10^{-15}$	$\text{eV s}$
	$h/2\pi$	$1,05457266 \times 10^{-34}$	$\text{J s}$
Magnetón de Bohr	$\mu_B$	$9,2740154 \times 10^{-24}$	$\text{J T}^{-1}$
Radio de Bohr	$R_B$	$5,29177249 \times 10^{-11}$	$\text{m}$

---





# Apéndice E. Vectores

## 6.1 Caracterización de un vector

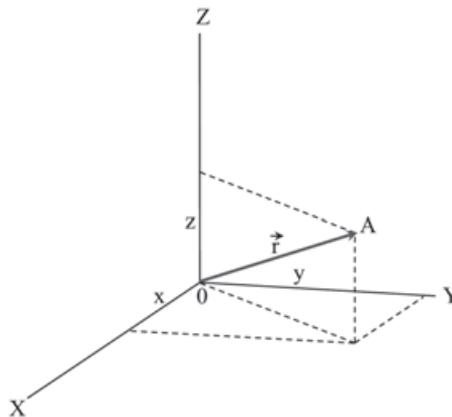
### 6.1.1 Coordenadas cartesianas

La proyección del vector posición sobre los ejes de coordenadas son sus componentes cartesianas (cuando no se diga otra cosa, se entenderá que las componentes de un vector son las cartesianas), de forma que podemos representarlo mediante el símbolo  $\vec{r}$ , o bien mediante las componentes:

$$\vec{r} = (x, y, z)$$

A lo largo de todo el libro, se consideran únicamente magnitudes vectoriales que se derivan del vector posición, como son la velocidad, la aceleración, el momento o el momento angular, entre otras, o vectores que caracterizan fuerzas. Puede generalizarse, no obstante, el concepto de vector a un número arbitrario de coordenadas, pero nosotros nos limitaremos a los de tres componentes. En general:

$$\vec{a} = (a_x, a_y, a_z) \quad (\text{E.1})$$



**Fig. E.1.** Vector posición y sus componentes respecto de un sistema de referencia. Las coordenadas cartesianas del punto A son las tres componentes  $x, y, z$ .

### 6.1.2 Módulo

Denotaremos el módulo de un vector  $\vec{a}$  mediante el mismo símbolo sin flecha, en este caso  $a$ , o bien usando la notación  $|\vec{a}|$ . De la figura E.1 es inmediato comprobar, aplicando el teorema de Pitágoras, que el módulo de un vector está relacionado con sus componentes de la siguiente forma:

$$a^2 = a_x^2 + a_y^2 + a_z^2 \quad (\text{E.2})$$

Y para el caso del vector posición:

$$r^2 = x^2 + y^2 + z^2 \quad (\text{E.3})$$

### 6.1.3 Coordenadas polares

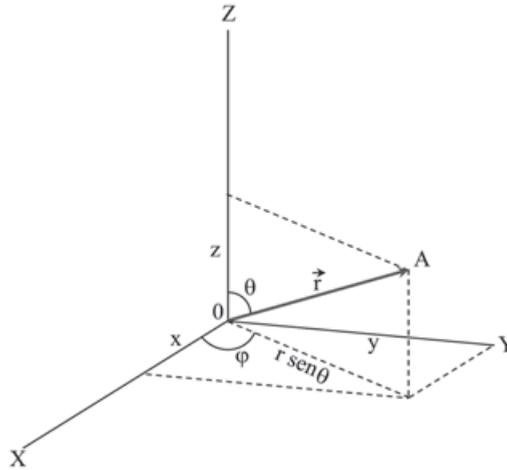
Llamaremos ángulo polar,  $\theta$ , al que forma el vector posición con el eje  $Z$  y azimutal,  $\varphi$ , al que forma la proyección de dicho vector sobre el plano  $XY$  con el eje  $X$ , tal como puede verse en la figura E.2. Utilizando las magnitudes trigonométricas (ver el Apéndice F), resulta:

$$x = r \operatorname{sen} \theta \cos \varphi \quad (\text{E.4})$$

$$y = r \operatorname{sen} \theta \operatorname{sen} \varphi \quad (\text{E.5})$$

$$z = r \cos \theta \quad (\text{E.6})$$

A los tres parámetros, módulo, ángulo polar y ángulo azimutal ( $r, \theta, \varphi$ ), se les llama coordenadas polares y, en consecuencia, un vector puede caracterizarse por sus componentes cartesianas o, de forma equivalente, por sus componentes polares. Nótese que, a partir de las ecuaciones (E.4-6), se recupera la relación (E.3) entre el módulo y las componentes cartesianas. La caracterización de un vector por sus coordenadas polares es útil cuando se tratan problemas con simetría esférica, es decir, problemas en los que las magnitudes fundamentales sólo dependen de la distancia a un cierto punto, que se toma como origen de coordenadas. En ese caso, la coordenada relevante es el módulo  $r$  del vector posición y no sus componentes cartesianas.



**Fig. E.2.** Coordenadas polares del punto A:  $r, \theta, \varphi$ .

A partir de las ecuaciones de transformación (E.4-6), es inmediato encontrar las transformaciones inversas:

$$r = \sqrt{x^2 + y^2 + z^2} \tag{E.7}$$

$$\operatorname{tg} \varphi = \frac{y}{x} \tag{E.8}$$

$$\cos \theta = \frac{z}{\sqrt{x^2 + y^2 + z^2}} \tag{E.9}$$

**Ejemplo.** Sea el vector posición  $\vec{r} = (\sqrt{2}, \sqrt{2}, 2)$ . Las coordenadas polares de ese punto serán:

$$r = \sqrt{2 + 2 + 4} = 2\sqrt{2}$$

$$\operatorname{tg} \varphi = \frac{\sqrt{2}}{\sqrt{2}} = 1; \quad \varphi = 45^\circ$$

$$\cos \theta = \frac{2}{2\sqrt{2}} = \frac{1}{\sqrt{2}}; \quad \theta = 45^\circ$$

### 6.1.4 Coordenadas cilíndricas

Un problema tiene simetría cilíndrica o, equivalentemente, axial cuando la coordenada relevante es la distancia a un eje. En ese caso, es conveniente escoger el sistema de referencia de forma que el eje Z coincida con el eje de

simetría, siendo el origen, en consecuencia, un punto perteneciente a dicho eje. La caracterización más adecuada del vector posición para este tipo de problemas es mediante la distancia  $\rho$  al eje de simetría, la coordenada  $z$  y el ángulo azimutal entre la proyección del vector posición sobre el plano perpendicular al eje  $Z$  y un eje fijo, contenido en dicho plano, que podemos escoger como eje  $X$ .

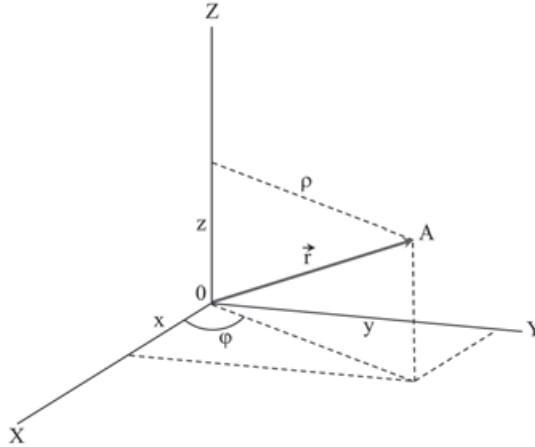


Fig. E.3. Coordenadas cilíndricas del punto A:  $\rho$ ,  $\phi$ ,  $z$ .

La relación entre coordenadas cartesianas y cilíndricas es evidente en la figura E.3:

$$x = \rho \cos \phi \quad (\text{E.10})$$

$$y = \rho \operatorname{sen} \phi \quad (\text{E.11})$$

$$z = z \quad (\text{E.12})$$

La relación entre el módulo del vector y las componentes cilíndricas puede deducirse inmediatamente de las ecuaciones (E.10-12):

$$r^2 = \rho^2 + z^2 = x^2 + y^2 + z^2$$

La transformación inversa será:

$$\rho = \sqrt{x^2 + y^2} \quad (\text{E.13})$$

$$\operatorname{tg} \phi = \frac{y}{x} \quad (\text{E.14})$$

**Ejemplo.** Sea el vector posición  $\vec{r} = (1, \sqrt{3}, 2)$ . Sus coordenadas cilíndricas serán:

$$\rho = \sqrt{1+3} = 2$$

$$\operatorname{tg}\varphi = \sqrt{3}; \quad \varphi = 60^\circ$$

$$z = 2$$

## 6.2 Operaciones con vectores

### 6.2.1 Igualdad de vectores

Dos vectores,  $\vec{a}$  y  $\vec{b}$  son iguales si lo son en módulo, dirección y sentido:

$$\vec{a} = \vec{b}$$

o, de forma equivalente, si tienen iguales sus tres componentes:

$$a_x = b_x$$

$$a_y = b_y$$

$$a_z = b_z$$

en cualquier sistema de coordenadas. Es obvio que si las componentes cartesianas de dos vectores son iguales también lo son las componentes polares y cilíndricas.

### 6.2.2 Multiplicación por un número

Si  $\lambda$  es un número cualquiera, el producto de ese número por un vector  $\vec{a}$  es otro vector  $\vec{b}$ :

$$\vec{b} = \lambda \vec{a}$$

tal que sus tres componentes cartesianas cumplen las siguientes relaciones:

$$b_x = \lambda a_x$$

$$b_y = \lambda a_y$$

$$b_z = \lambda a_z$$

de donde se sigue que el módulo de  $\vec{b}$  es también igual al módulo de  $\vec{a}$  multiplicado por  $\lambda$ :

$$b = \sqrt{b_x^2 + b_y^2 + b_z^2} = \sqrt{\lambda^2 a_x^2 + \lambda^2 a_y^2 + \lambda^2 a_z^2} = \lambda \sqrt{a_x^2 + a_y^2 + a_z^2} = \lambda a$$

De la definición de multiplicación de un vector  $\vec{a}$  por un número  $\lambda$  se sigue que el resultado es otro vector en la misma dirección que  $\vec{a}$  pero con un módulo que es igual al de éste multiplicado por  $\lambda$ . Dos vectores proporcionales (tales que uno es igual al otro multiplicado por un número) son, por lo tanto, paralelos y viceversa, dos vectores paralelos son siempre proporcionales. Cuando la constante de proporcionalidad  $\lambda$  es negativa, los vectores tienen sentido contrario, mientras que tienen el mismo sentido si es positiva.

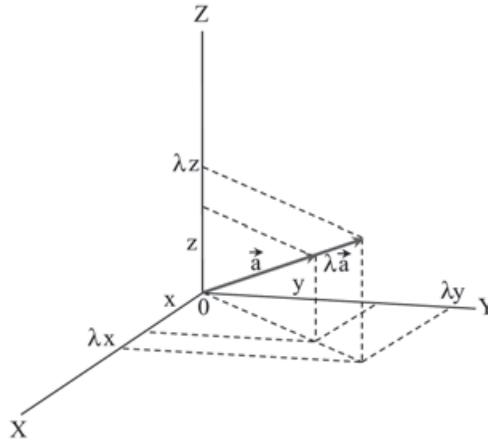


Fig. E.4. Multiplicación de un vector  $\vec{a}$  por un número  $\lambda$ .

A partir de las expresiones que dan la transformación entre coordenadas polares y cilíndricas en función de las cartesianas, (E.7-9), (E.13-14), se deduce que los parámetros  $r$ ,  $\rho$  y  $z$  resultan multiplicados por el número  $\lambda$ , mientras que los ángulos  $\theta$  y  $\varphi$  permanecen constantes.

### 6.2.3 Suma de vectores

Se dice que un vector  $\vec{c}$  es igual a la suma de dos vectores  $\vec{a}$  y  $\vec{b}$ :

$$\vec{c} = \vec{a} + \vec{b}$$

si cada una de sus componentes es igual a la suma de las componentes de los vectores sumandos:

$$c_x = a_x + b_x \quad (\text{E.15})$$

$$c_y = a_y + b_y \quad (\text{E.16})$$

$$c_z = a_z + b_z \quad (\text{E.17})$$

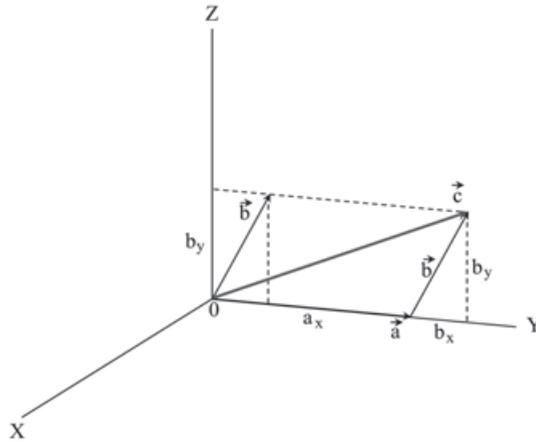


Fig. E.5 Suma de vectores,  $\vec{c} = \vec{a} + \vec{b}$ .

La interpretación geométrica de la suma de vectores es sencilla. En efecto, puesto que la igualdad entre vectores equivale a la igualdad entre sus componentes en cualquier sistema de referencia, tomemos un sistema en el que uno de los ejes, por ejemplo el  $Y$ , coincida con la dirección del vector  $\vec{a}$  y en el que el vector  $\vec{b}$  esté contenido en el plano  $YZ$ , tal y como se muestra en la figura E.5. Es inmediato darse cuenta de que el vector suma es la diagonal del paralelogramo formado a partir de los dos vectores sumando. Por eso a esta regla se la conoce como regla del paralelogramo y para cualquier sistema de referencia, la suma de dos vectores puede obtenerse siempre gráficamente a partir de esta regla. Para hacer todavía más sencilla su aplicación, suele ser conveniente trasladar paralelamente uno de los vectores de forma que su origen coincida con el extremo del otro. La suma es el vector que va del origen del primero al extremo del segundo, como puede comprobarse en la figura E.5.

La suma de un número cualquiera de vectores se generaliza trivialmente a partir de las expresiones (E.15-17), añadiendo en los segundos miembros las componentes de todos los vectores sumando. Gráficamente, es conveniente sumar primero dos vectores con ayuda de la regla del paralelogramo, luego sumar el resultado obtenido a un tercer vector y así sucesivamente.

La combinación de la multiplicación de un número por un vector y la suma de vectores permite definir una operación llamada combinación lineal de vectores:

$$\vec{c} = \lambda \vec{a} + \mu \vec{b}$$

que equivale, en componentes, a:

$$c_x = \lambda a_x + \mu b_x$$

$$c_y = \lambda a_y + \mu b_y$$

$$c_z = \lambda a_z + \mu b_z$$

Gráficamente, debemos primero dibujar los vectores  $\lambda \vec{a}$  y  $\mu \vec{b}$  a partir de  $\vec{a}$  y  $\vec{b}$ , simplemente multiplicando los módulos y dejando invariable la dirección en cada uno de ellos, y luego sumarlos con ayuda de la regla del paralelogramo. De esta regla se sigue inmediatamente que cualquier combinación lineal de dos vectores es un vector que se encuentra en el plano definido por ambos (ver la figura E.6).

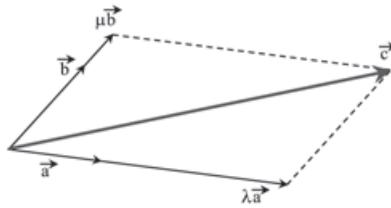


Fig. E.6. Combinación lineal de vectores,  $\vec{c} = \lambda \vec{a} + \mu \vec{b}$ .

#### 6.2.4 Vectores unitarios

Llamamos vector unitario a cualquier vector cuyo módulo sea igual a la unidad. Puede obtenerse el vector unitario en la dirección de un vector cualquiera  $\vec{a}$  simplemente multiplicándolo por el inverso de su módulo:

$$\vec{u}_a = \frac{1}{a} \vec{a} \quad (\text{E.18})$$

que equivale, en componentes, a:

$$u_{a,x} = \frac{a_x}{a}$$

$$u_{a,y} = \frac{a_y}{a}$$

$$u_{a,z} = \frac{a_z}{a}$$

y es inmediato comprobar que su módulo es igual a 1:

$$|\vec{u}_a|^2 = \frac{1}{a^2} (a_x^2 + a_y^2 + a_z^2) = \frac{a^2}{a^2} = 1$$

**Ejemplo.** Sea el vector:

$$\vec{a} = (1, \sqrt{3}, 2)$$

El vector unitario en la dirección de  $\vec{a}$  será:

$$\vec{u}_a = \frac{1}{2\sqrt{2}} \vec{a} = \left( \frac{1}{2\sqrt{2}}, \frac{\sqrt{3}}{2\sqrt{2}}, \frac{1}{\sqrt{2}} \right)$$

Hay tres vectores de especial importancia, conocidos como  $\vec{i}$ ,  $\vec{j}$ ,  $\vec{k}$ , que son unitarios y tienen direcciones a lo largo de los tres ejes coordenados X, Y, Z. Sus componentes son, por definición:

$$\vec{i} = (1, 0, 0)$$

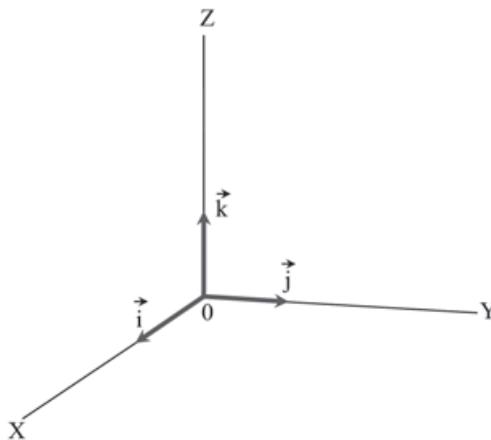
$$\vec{j} = (0, 1, 0)$$

$$\vec{k} = (0, 0, 1)$$

y de la definición de combinación lineal de varios vectores es obvio que todo vector  $\vec{a}$  se puede expresar de la siguiente forma:

$$\vec{a} = a_x \vec{i} + a_y \vec{j} + a_z \vec{k} \tag{E.19}$$

siendo  $a_x, a_y, a_z$  sus componentes cartesianas. Un conjunto de tres vectores, tales que cualquier vector puede escribirse como una combinación lineal de los tres, forma lo que se llama una base del espacio vectorial. Por lo tanto, el conjunto  $\{\vec{i}, \vec{j}, \vec{k}\}$  es una base.



**Fig. E.7.** Vectores unitarios,  $\vec{i}, \vec{j}, \vec{k}$ .

Los vectores unitarios se representarán, en general, mediante la letra  $u$ . Por ejemplo, los vectores unitarios a lo largo de los ejes coordenados pueden simbolizarse como  $u_x, u_y, u_z$ , aunque, por razones históricas, en este caso particular ya hemos visto que se suelen representar como  $i, j, k$ .

### 6.2.5 Producto escalar

Llamamos producto escalar de dos vectores  $\vec{a}$  y  $\vec{b}$  a la cantidad que resulta de multiplicar los módulos de ambos vectores entre sí y por el coseno del ángulo que forman:

$$\vec{a} \cdot \vec{b} = ab \cos \theta \quad (\text{E.20})$$

donde  $a$  y  $b$  son los módulos de ambos vectores y  $\theta$  es el ángulo que forman entre ellos (comprendido entre  $0^\circ$  y  $180^\circ$ ). De la definición se sigue que:

$$\vec{a} \cdot \vec{b} = \vec{b} \cdot \vec{a}$$

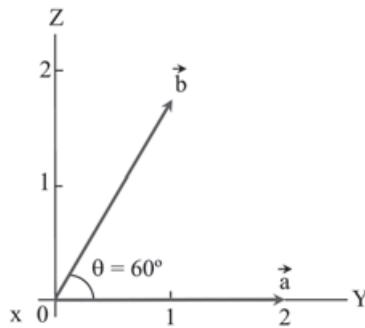


Fig. E.8. Los vectores  $\vec{a} = (0,2,0)$  y  $\vec{b} = (0,1,\sqrt{3})$ .

Nótese que los dos factores de esta operación son vectores, mientras que el resultado es un escalar, es decir, una cantidad que se expresa con un sólo número.

**Ejemplo 4.** Sean los vectores  $\vec{a} = (0,2,0)$  y  $\vec{b} = (0,1,\sqrt{3})$ . Ambos están en el plano YZ, y en la figura E.8 puede verse fácilmente que si  $\theta$  es el ángulo que forman, entonces  $\cos \theta = \frac{1}{2}$ , es decir,  $\theta = 60^\circ$ . Por lo tanto, su producto escalar será:

$$\vec{a} \cdot \vec{b} = 2 \times 2 \times \cos 60^\circ = \frac{4}{2} = 2$$

Para el caso de vectores paralelos,  $\theta = 0$ , lo que implica que  $\cos \theta = 1$ , y el producto escalar es simplemente el producto de los módulos. En particular,

un vector es siempre paralelo a sí mismo, por lo que el producto escalar de un vector por sí mismo es igual a su módulo al cuadrado:

$$\vec{a}^2 = \vec{a} \cdot \vec{a} = a^2$$

Por el contrario, el producto escalar de dos vectores perpendiculares es cero debido a que  $\theta = \frac{\pi}{2}$  y  $\cos \frac{\pi}{2} = 0$ . Para ángulos menores que  $\frac{\pi}{2}$  el producto escalar es una cantidad positiva, mientras que para ángulos comprendidos entre  $\frac{\pi}{2}$  y  $\pi$  el producto escalar es una cantidad negativa. En particular, si son paralelos pero tienen sentidos opuestos, el ángulo que forman será  $\theta = \pi$  y en ese caso,  $\vec{a} \cdot \vec{b} = -ab$ . Los productos escalares entre los vectores unitarios  $\{\vec{i}, \vec{j}, \vec{k}\}$  son:

$$\vec{i} \cdot \vec{i} = \vec{j} \cdot \vec{j} = \vec{k} \cdot \vec{k} = 1 \quad (\text{E.21})$$

$$\vec{i} \cdot \vec{j} = \vec{i} \cdot \vec{k} = \vec{j} \cdot \vec{k} = 0 \quad (\text{E.22})$$

por lo que se dice que dicha base es ortonormalizada: los vectores son ortogonales dos a dos y cada uno de ellos está normalizado, es decir, es unitario. Ahora, utilizando las ecuaciones (E.21-22) se puede expresar el producto escalar de dos vectores en función de las componentes:

$$\vec{a} \cdot \vec{b} = (a_x \vec{i} + a_y \vec{j} + a_z \vec{k}) \cdot (b_x \vec{i} + b_y \vec{j} + b_z \vec{k}) = a_x b_x + a_y b_y + a_z b_z \quad (\text{E.23})$$

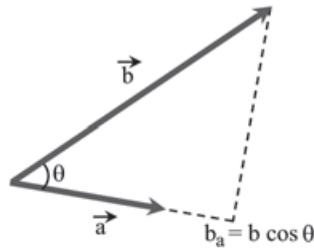
De la expresión anterior se sigue que una forma de encontrar el ángulo que forman es calculando su producto escalar en función de las componentes y dividiendo el resultado por el producto de los dos módulos:

$$\cos \theta = \frac{1}{ab} \vec{a} \cdot \vec{b} \quad (\text{E.24})$$

**Ejemplo.** Retomando el ejemplo anterior, sin necesidad de ninguna representación gráfica podríamos encontrar el ángulo entre los dos vectores  $\vec{a}$  y  $\vec{b}$ :

$$\cos \theta = \frac{0 \times 0 + 2 \times 1 + 0 \times \sqrt{3}}{2 \times 2} = \frac{1}{2}$$

$$\theta = \arccos \frac{1}{2} = 60^\circ$$



**Fig. E.9.** Producto escalar de dos vectores y proyección  $b_a$  del vector  $\vec{b}$  sobre la dirección del vector  $\vec{a}$ .

La proyección  $b_a$  del vector  $\vec{b}$  sobre el  $\vec{a}$  es:

$$b_a = b \cos \theta$$

por lo que puede considerarse el producto escalar como el resultado de multiplicar el módulo de un vector por la proyección del otro sobre el primero. Esta propiedad nos permite calcular la componente  $b_a$  de un vector  $\vec{b}$  sobre la dirección definida por otro vector,  $\vec{a}$ . En efecto:

$$b_a = b \cos \theta = \vec{u}_a \cdot \vec{b} = \frac{1}{a} \vec{a} \cdot \vec{b} = \frac{a_x b_x + a_y b_y + a_z b_z}{\sqrt{a_x^2 + a_y^2 + a_z^2}}$$

### 6.2.6 Producto vectorial

El producto vectorial de dos vectores  $\vec{V} = \vec{a} \times \vec{b}$  es otro vector con las siguientes propiedades:

Su dirección es la normal al plano que contiene a los dos vectores que se multiplican.

Su sentido es el que marca la regla del sacacorchos al mover el primer factor hacia el segundo a lo largo del camino más corto. Por lo tanto, el producto vectorial no es conmutativo, cambiando de signo su resultado si cambia el orden de los factores.

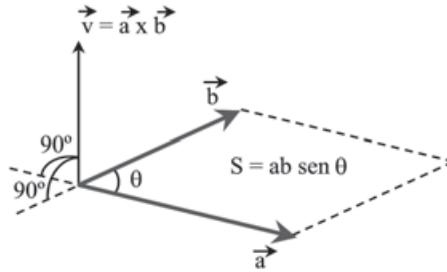


Fig. E.10. Producto vectorial de dos vectores,  $\vec{v} = \vec{a} \times \vec{b}$ .

Su módulo es igual al producto de los módulos de los dos factores multiplicado por el seno del ángulo que forman (siempre comprendido entre  $0^\circ$  y  $180^\circ$ ):

$$|\vec{a} \times \vec{b}| = ab \times \text{sen} \theta \tag{E.25}$$

De aquí se deduce que el módulo del producto vectorial es máximo para vectores perpendiculares ( $\theta = \frac{\pi}{2}$ ), mientras que es cero para vectores paralelos o antiparalelos ( $\theta = 0, \pi$ ). En la figura E.10 puede verse que el módulo del producto vectorial de dos vectores es igual al área del paralelogramo que se puede formar con ambos vectores como lados.

**Ejemplo 6.** Para los dos vectores del ejemplo anterior, puesto que ambos están contenidos en el plano YZ, su producto vectorial será un vector a lo largo del eje X. Al llevar el vector  $\vec{a}$  sobre el  $\vec{b}$  a lo largo del camino más corto, realizamos una rotación en el sentido contrario a las agujas del reloj, por lo que, según la regla del sacacorchos, el sentido del producto vectorial será el del semieje X positivo. Su módulo será:

$$|\vec{a} \times \vec{b}| = 2 \times 2 \times \text{sen} 60^\circ = 4 \frac{\sqrt{3}}{2} = 2\sqrt{3}$$

De acuerdo con la definición de producto vectorial, los productos vectoriales entre los elementos de la base son:

$$\vec{i} \times \vec{i} = \vec{j} \times \vec{j} = \vec{k} \times \vec{k} = 0$$

$$\vec{i} \times \vec{j} = \vec{k}; \quad \vec{j} \times \vec{i} = -\vec{k}$$

$$\vec{j} \times \vec{k} = \vec{i}; \quad \vec{k} \times \vec{j} = -\vec{i}$$

$$\vec{k} \times \vec{i} = \vec{j}; \quad \vec{i} \times \vec{k} = -\vec{j}$$