

Principio de Margalef y Ley de Kleiber: su consistencia con la segunda ley de la termodinámica y la deriva natural

Margalef Principle and Kleiber Law: its consistency with the second law of thermodynamics, and the natural drift

Jorge Barragán,¹
Sebastián Sánchez²

Barragán, Jorge; Sánchez, Sebastián, Principio de Margalef y Ley de Kleiber: su consistencia con la segunda ley de la termodinámica y la deriva natural. 54, 17-21, 2012

RESUMEN

El estudio de la relación entre la tasa metabólica basal y la masa desarrollada por los seres vivos pone de manifiesto que la masa total de los organismos aumenta más, que lo que disminuye su capacidad metabólica con el correr del tiempo.

Los seres vivos serían entonces cada vez más eficientes para generar estructura, con la cada vez más exigua energía que disipan por unidad de masa. Una creciente eficiencia en la administración de la información y la energía es notable en los seres vivos con el correr del tiempo.

ABSTRACT

The study of the relationship between basal metabolic rate and mass developed by living things, shows that the total mass of bodies increases more what metabolic capacity decreases over time. Living beings would then be increasingly efficient to generate structure, with the increasingly meager energy dissipated per mass unit. Increasing efficiency in the management of information

Palabras clave: tasa metabólica basal, peso, auto organización.

Key words: basal metabolic rate, weight, self organization.

Recibido: 5 de Enero de 2012, aceptado: 24 de Abril de 2012

¹ Cátedra de Histología y Embriología. UNSAM. Rosario. Argentina, jbgamero@tutopia.com.

² Cátedra de Histología y Embriología. UNSAM. Rosario. Argentina, chulosanchez@hotmail.com.

and energy is remarkable in living organisms with the passage of time.

INTRODUCCIÓN

La correlación entre Tasa Metabólica Basal (TMB) y masa corporal para diferentes especies, formalizada por Max Kleiber, es una poderosa herramienta para estimar la relación entre la capacidad de disipar energía y la capacidad de generar estructura con la energía disipada, conocida como Principio de Margalef (Sánchez y Barragán, 2010; Wang *et al.*, 2001; Flos, 2005). Sin embargo, puede que sea necesario revisar la expresión de la Ley de Kleiber para corroborar de manera adecuada su capacidad para representar esta relación. En su expresión más simple, la misma propone que la tasa metabólica es igual a una constante taxonómica multiplicada por la masa elevada a la potencia 0.75 (Morgado *et al.*, 2006; Gerber, 2009; McDonald *et al.*, 2006; West *et al.*, 1999).

Más allá del valor del exponente (Kozłowski y Konarzewski, 2004; Kozłowski y Konarzewski, 2005), se reconoce que comparados con los grandes organismos, los pequeños presentan una tasa metabólica más elevada (Dawkins, 2004) que la esperable para su masa. Al observar los gráficos que representan la Ley de Kleiber con una pendiente positiva, resulta que cuanto mayor es la masa, mayor es la TMB.

Es un hecho incontrovertible que cuanto mayor es la masa, mayor es la TMB: disipa más energía un elefante que un ratón (figura 1)

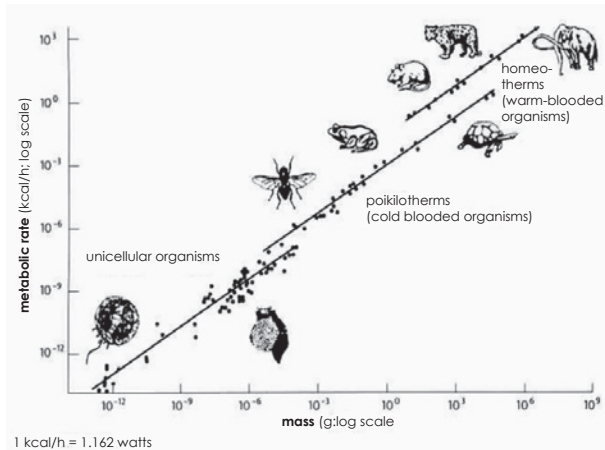


Figura 1. Expresión gráfica de la Ley de Kleiber con sus tres rectas parciales (Hemmingsen, 1960).

(Hemmingsen, 1960). Pero, ¿es eso lo que nos dice la Ley de Kleiber? No. Lo que nos dice es que, por ejemplo, la célula de una coliflor presenta una TMB relativa a su masa, mayor que la célula de una secuoya (Dawkins, 2004).

¿De dónde resulta entonces una pendiente positiva? Pues resulta de comparar la evolución de la masa total desarrollada por el organismo, con la TMB que corresponde a esa masa total o peso vivo (PV) del organismo.

Debemos preguntarnos, ¿qué ocurriría si comparáramos la evolución de la TMB/unidad de masa, con la de la masa total del organismo? Incluso debemos ser más precisos, y referirnos a la "Unidad de Masa Metabólicamente Activa" o UMMA, que es la masa comprometida en la generación de energía. Durante el curso de la vida de un organismo multicelular complejo como el ser humano, el peso seco (PS) representa a la UMMA mejor que el simple PV, o el peso vivo metabólico o PVM (PV elevado a la 0.75) (Sánchez y Barragán, 2011).

Sin embargo, en el caso de compararse la TMB/unidad de masa de organismos de diferentes especies se debe tener en cuenta que, si se trata de individuos de la misma edad relativa (por ejemplo: todos adultos), y que se hallan en la misma recta parcial de Kleiber, el porcentaje de agua es el mismo en todos ellos. Bajo estas condiciones, la consideración del PS como factor de cambio constante (el mismo porcentaje de agua) introduce una severa distorsión, y organismos con gran diferencia de masa corporal acaban teniendo similares TMB/unidad de masa. Lo

mismo ocurre con el PVM, otro factor de cambio constante, pues en términos absolutos (gramos, o kilos) no es lo mismo elevar a la 0.75 el peso de un ratón, que el de una vaca. Considerar el PVM también aproxima los valores de TMB/unidad de masa de especies con grandes diferencia de peso, como una vaca y un ratón (McDonald et al., 2006). Considerar la TMB/kg de PV en el caso de las especies evita distorsiones.

El caso es distinto si se considera la TMB/unidad de masa durante la vida de cualquier organismo en forma individual, con independencia de la especie a la que pertenezca, ya que el porcentaje de agua varía durante el curso de la vida de cualquiera de ellos. Se debe considerar entonces el PS como UMMA, ya que al variar el porcentaje de agua no es igual considerar el kg de PV, que el kg de PS. Nuevamente, la eventual consideración del PVM como UMMA introduciría distorsión. Y ello se debe a que el PVM es un factor de cambio constante (potencia 0.75) para diferentes valores de PV, cuando lo que en realidad ocurre es que nos encontramos ante un factor de cambio variable (el porcentaje de agua a diferentes edades).

Otro aspecto importante de la representación gráfica de la Ley de Kleiber es que se debe considerar el transcurso del tiempo. Implícito en el curso de la evolución del tamaño de los organismos al graficar la ley, quizá deba hacerse explícito. Los unicelulares son los primeros en surgir, y luego hacen su aparición los multicelulares, los que a su vez crecen en tamaño y complejidad. Y lo mismo ocurre durante el desarrollo de un organismo multicelular individual, con independencia de la especie a la que pertenezca: primero hay células, luego tejidos y, finalmente, se desarrollan órganos, aparatos y sistemas, al paso que se incrementa la masa total.

Debemos notar entonces que si consideramos la evolución de la masa y la TMB correspondiente a la masa total desarrollada por cada organismo en forma individual, con el transcurso del tiempo se incrementa la disipación de energía. Esta observación es inconsistente con la declinación de la capacidad metabólica que ocurre al avanzar la edad: el porcentaje de agua en el organismo es elocuente al respecto, ya que disminuye con el correr del tiempo.

Siendo los seres vivos sistemas termodinámicamente abiertos, no tienen problema alguno

en incrementar su masa y lograr una mayor disipación de energía.

Pero si el incremento de la TMB con el tiempo se debe al aumento de la masa, deberíamos poder expresar la relación entre TMB y tamaño corporal en términos que revelen la inexorable disminución de la capacidad metabólica por unidad de masa que ocurre con el paso del tiempo.

Un último punto de interés es que dado que tanto en el desarrollo individual como en la evolución de las especies surgen primero las células y luego las asociaciones de células, que a su vez aumentan en complejidad y tamaño respecto de aquéllas; es probable que si se expresa la Ley de Kleiber en los mismos términos (TMB/unidad de masa), las relaciones entre la masa total y la TMB/unidad de masa en el curso de la vida de un individuo se correspondan en algún grado con las halladas para diferentes especies. Tal es nuestra hipótesis, y nos planteamos los siguientes objetivos:

1. Verificar la relación entre TMB y tamaño corporal para diferentes especies, en términos de evolución del PV y la TMB/kg de PV.
2. Describir la Ley de Kleiber haciendo explícita la declinación de la capacidad metabólica por unidad de masa, que ocurre en los seres vivos con el correr del tiempo.
3. Verificar la relación entre TMB y tamaño corporal en el curso del desarrollo individual humano, en términos de evolución del PS y la TMB/kg de PS.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se procedió al análisis de tablas y gráficos con datos acerca de la capacidad para disipar energía, y desarrollo de masa corporal para diferentes especies.

Para simplificar el estudio se consideraron datos acerca de nueve especies con diferentes pesos y tasas metabólicas (Morgado *et al.*, 2005; McDonald *et al.*, 2006; De Costa y Rol de Lama, 2009) (ver tabla 1).

Es preciso hacer notar que en el caso de la comparación entre especies se tomaron datos sobre PV y TMB/kg de PV, ya que no hay diferencias en el porcentaje de agua entre individuos de diferentes especies con la misma edad relativa (por ejemplo, adultos), y que se encuentran en la misma recta parcial de Kleiber.

Tabla 1. Peso vivo y TMB por kg de peso vivo en diferentes especies

Especie	Peso Vivo total (kg)	TMB/ kg PV (kcal)
<i>Sorex minutus</i>	0.004	278.30
<i>Mus musculus</i>	0.3	95.60
<i>Felis silvestris catus</i>	2.5	55.60
<i>Canis lupus familiaris</i>	12	37.60
<i>Homo sapiens</i>	70	24.14
<i>Bos Taurus</i>	500	16.25
<i>Equus caballus</i>	650	13.80
<i>Loxodonta africana</i>	4000	8.80
<i>Balaenoptera musculus</i>	100000	3.9

Nota: en la misma se aprecia que cuanto mayor es el peso del organismo, tanto menor es su tasa metabólica por unidad de peso.

Los datos acerca de TMB/unidad de masa y masa corporal durante el desarrollo de un organismo en forma individual, proceden de tablas correspondientes a la especie humana (Sánchez y Barragán, 2011) (ver tabla 2).

No ocurre lo mismo en el caso de un individuo. El porcentaje de agua varía con la edad, y debe tenerse en cuenta entonces el PS y la TMB/kg de PS, como lo muestra la tabla 2. Los datos se analizaron aplicando el test de correlación de Pearson (r), y en la representación gráfica se incluyó el indicador R^2 .

RESULTADOS

Los gráficos se construyeron con los logaritmos de las variables en ambos ejes, como es habitual en las descripciones de la Ley de Kleiber, y así se aprecia en la figura 2.

En la expresión habitual de la Ley de Kleiber la pendiente es positiva debido a que los paráme-

Tabla 2. Peso seco y TMB por kg de peso seco en el ser humano

Peso y TMB Edad	Peso Seco (kg)	TMB/kg Seco (kcal)	Peso Vivo (Kg)	TMB/Kg Vivo (Kcal)
0.0 – 0.05	1.4	228	6	53,3
0.5 – 1.0	2.9	172	9	55,5
1 - 3	4.6	160	13	56,9
4 - 6	7.6	125	20	47,5
7 - 10	10.9	103	28	40,3
11 - 14	18.0	80	45	35,0
15 - 18	27.7	63	66	26,6
19 - 24	30.9	57	72	24,7
25 - 50	34.7	51	79	22,7

Nota: las columnas de PS y TMB/kg Seco, evidencian que cuanto mayor es el peso, tanto menor es la tasa metabólica. No se aprecia lo mismo si se observan las columnas de PV y TMB/kg Vivo: ambas aumentan hasta cumplidos los tres años de edad.

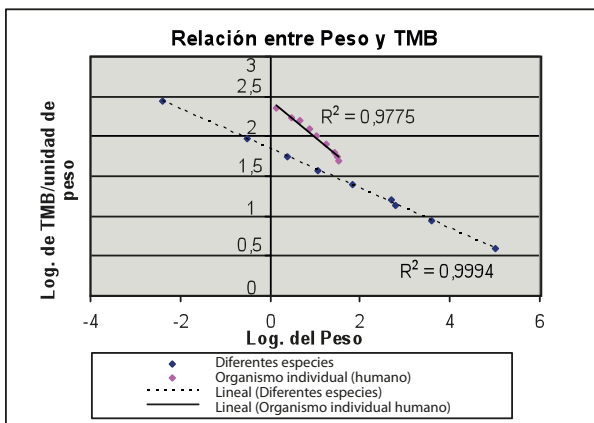


Figura 2. Relación entre peso corporal total y TMB/kg de peso en ambos niveles (PV en la recta de las especies y PS en la recta que corresponde al organismo humano). En la medida que aumenta el peso total decrece la TMB/kg de peso. Basado en datos de las tablas 1 y 2.

tros utilizados son los mismos, desde los primeros gráficos de Kleiber (Kleiber, 1947) hasta la actualidad: masa total (PV) y TMB.

Pero si se interviene sobre el modelo comparando la masa corporal total, con la TMB/UMMA, la pendiente resulta negativa, y compatible con las descripciones del consumo de oxígeno/unidad de masa en diferentes especies (Schmidt-Nielsen, 1984).

Si en la descripción gráfica de la Ley de Kleiber ajustada por unidad de masa se incorporara un eje de evolución del tiempo, sería fácil apre-

ciar que al avanzar el tiempo decae la capacidad metabólica. No ocurriría lo mismo si se incorporara un eje de evolución del tiempo, en la descripción gráfica de la Ley de Kleiber no ajustada por unidad de masa.

El test de Pearson arrojó un valor de $r = -0.9997$ ($n = 9$, $p < 0.001$) para la correlación entre PV y TMB/kg de PV en las especies estudiadas, y $r = -0.9886$ ($n = 9$, $p < 0.001$) para la correlación entre PS y TMB/kg de PS durante la vida de un humano.

DISCUSIÓN

La descripción gráfica habitual de la Ley de Kleiber expresa el incremento de la actividad metabólica que se observa en los seres vivos con el transcurrir del tiempo. Como ya se dijo, por tratarse de sistemas termodinámicamente abiertos los seres vivos no tienen problema alguno en incrementar su masa, y lograr así una mayor disipación de energía. Sin embargo, una descripción como esa no pone de manifiesto la declinación de la capacidad metabólica que se observa en los mismos con el transcurrir del tiempo si se considera la TMB/unidad de masa.

Desde el punto de vista termodinámico, tan válido es expresar la relación entre la actividad metabólica y la masa generada considerando la TMB/masa total, que teniendo en cuenta la TMB/unidad de masa.

Pero sólo la expresión que considera la TMB/unidad de masa pone de manifiesto la declina-

ción de la capacidad metabólica que sufren los seres vivos, que se aprecia en la gradual declinación de su porcentaje de agua.

Esta observación no debe pasar desapercibida, ya que revela la creciente eficiencia de los organismos para incrementar su masa, en mayor medida que lo que decae su capacidad metabólica por unidad de masa.

Si ambos casos, el de la evolución de las especies y el desarrollo individual, admiten la misma descripción de la relación entre TMB/unidad de masa y masa total generada, es probable que ambos sean expresión de un mismo y único proceso: la evolución en el tiempo de la capacidad de generar estructura con la energía disipada.

Cuando Varela y Maturana (2003) se refieren a la evolución en términos de "deriva natural", destacan que lo que evoluciona es la forma en que se presenta la organización autopoietica. El presente estudio podría ser un aporte en tal sentido.

CONCLUSIONES

Se verifica con claridad la relación entre la evolución de la tasa metabólica basal y el desarrollo de masa corporal, tanto en el nivel de las especies como en forma individual.

Puede resultar de interés con vista a futuros estudios de mayor profundidad y precisión, hacer notar que la tasa metabólica basal y la masa están relacionadas a través de leyes de escala.

LITERATURA CITADA

- DAWKINS, R., *El cuento del antepasado*. España: Ed. Antoni Bosch, 2004.
- FLOS, J., El concepto de información en la ecología margalefiana. *Ecosistemas*, 14(1): 7-17, 2005.
- HEMMINGSEN, A., Energy metabolism as related to body size and respiratory surfaces, and its evolution. *Reports of the Steno Memorial Hospital*, 4: 1 -110, 1960.
- KLEIBER, M., Body size and metabolic rate. *Physiological Reviews* 27 (4): 511-541, 1947.
- KOZLOWSKI, J.; KONARZEWSKI, M., Is West, Brown and Enquist's model of allometric scaling mathematically correct and biologically relevant? *Functional Ecology*, 18: 283-9, 2004.
- KOZLOWSKI, J.; KONARZEWSKI, M., West, Brown and Enquist's model of allometric scaling again: the same questions remain. *Functional Ecology*, 19: 739-743, 2005.
- MATURANA, H.; VARELA, F., *De máquinas y seres vivos*. Argentina: Ed. Lumen, 2003.
- McDONALD, P.; EDWARDS, R.; GREENHALGH, J.; Morgan C., *Nutrición animal*. España: Ed. Acribia, 2006.
- MORGADO, E.; GÜNTHER, B.; COCIÑA, M., Relaciones entre el metabolismo oxidativo y la obesidad. Parte 1. *Revista chilena de ciencia y clínica*, 3: 43-52, 2006.
- SCHMIDT-NIELSEN, K., *Scaling: why is animal size so important?* Gran Bretaña: Cambridge University Press, 1984.
- WEST, G.; ENQUIST, B.; BROWN, J., The fourth dimension of life: fractal geometry and allometric scaling of organisms. *Science*, 284: 1677-1679, 1999.
- WANG, Z.; O'CONNOR, T.; HESHKA, S.; HEYMSFIELD, Nutritional Methodology: The Reconstruction of Kleiber's Law at the Organ Tissue Level. *The Journal of nutrition*, 131(11): 2967-70, 2001

Diccionario

- DE COSTA J.; ROL DE LAMA, M., Estudio de la tasa metabólica de los mamíferos: efectos del tamaño corporal y de la temperatura ambiental. Universidad de Murcia. España. Facultad de Biología. Departamento de Fisiología. 2009. Disponible en <http://www.um.es/fisfar/Alometrafo.pdf>.
- Gerber, W., Física en las Ciencias Forestales. Leyes Universales. Teoría. Instituto de Física, Universidad Austral, Valdivia, Chile 12.10. 2009. Disponible en: <http://downloads.gphysics.net/UACH/Forestal/UACH-Fisica-en-las-Ciencias-Forestales-2-5-Leyes-Universales-Teoria.pdf>.
- MORGADO, E.; GÜNTHER, B.; COCIÑA, M., Rango homeostático del metabolismo oxidativo: 60 años de fisiometría integrativa. *Revista médica de Chile*. v.133 n.3. Versión impresa ISSN 0034-9887. 2005. Disponible en: http://www.scielo.cl/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0034-98872005000300013.
- SÁNCHEZ, S.; BARRAGÁN, J., Evolución del peso y el metabolismo basal en varones: su relación con el principio de Margalef: Análisis de tablas. *Aleph Zero*, núm. 58. México. 2010. Disponible en: <http://hosting.udlap.mx/profesores/miguela.mendez/alephzero/index.html>.
- SÁNCHEZ, S.; BARRAGÁN, J., El peso metabólicamente activo: entre la ley de Kleiber y la segunda ley de la termodinámica. *Revista Argentina de Endocrinología y Metabolismo*, 48(3): 136-142, 2011. Disponible en: www.raem.org.ar/numeros/2011/3/136-142Endo3-Barragan.pdf.