

O expoente $\frac{3}{4}$ comanda a vida !

Luis Gustavo Mendes

Metabolismo x massa

Questão 1: Quem produz mais calor ao longo de dia, estando em repouso, um homem ou um rato ?

Questão 2: Quem tem a maior taxa de produção de calor por unidade de peso, um homem ou um rato ?

Metabolismo versus massa

Os biólogos se interessam pela relação entre o crescimento da **massa corporal** e o crescimento do **metabolismo basal** dos organismos vivos.

O metabolismo basal B é o consumo de oxigênio por unidade de tempo (medido em kcal/dia).

Rubner - 1883

- É preciso haver uma superfície de área A para as trocas de O_2 entre o organismo e o ambiente. Ou seja

$$B = \tau_1 \cdot A,$$

(τ_1 constante que não depende da massa).

- Por outro lado, a massa corporal M verifica

$$M = \tau_2 \cdot V.$$

- Mas $A = \tau_3 \cdot L^2$ enquanto $V = \tau_4 \cdot L^3$, onde L é uma medida de comprimento.

Rubner

Ou seja

$$B = \tau_5 \cdot L^2 \quad \text{e} \quad M = \tau_6 \cdot L^3.$$

Conclusão: não há Aranha - Godzilla !

Escalas log/log

A massa de um elefante é 10^{21} vezes a massa de uma ameiba.

Por isso, quando se plota M versus B se usa $\log_{10}(M)$ versus $\log_{10}(B)$.

Pois então se poder desfrutar da propriedade:

$$\log_{10}(a^k) = k \cdot \log_{10}(a).$$

Um experimento

Escolha um grupo de seres vivos qualquer. De preferência com bastante variabilidade de massa corporal.

Suponha que voce tem então sua lista

$$(\log_{10}(M_i), \log_{10}(B_i)), \quad i = 1 \dots k$$

e plote esse pontos.

Trace a Reta $y = a_0 \cdot x + b_0$ que minimiza a soma dos quadrados das distâncias verticais até esses k pontos.

Reta de ajuste

Para isso considere:

$$\phi(a, b) := \sum_{i=1}^k (a \cdot \log_{10}(M_i) + b - \log_{10}(B_i))^2,$$

e resolva as duas equações em (a, b) :

$$\frac{\partial \phi}{\partial a} = \frac{\partial \phi}{\partial b} = 0.$$

(note que isso é fácil, pois são duas equações **lineares** em (a, b)).

Kleiber - 1947

Se verifica **experimentalmente** (para k suficientemente grande, etc) que:

O coeficiente angular a_0 da reta de ajuste não depende do grupo de seres vivos escolhidos e vale:

$$a_0 = \frac{3}{4}.$$

Obs.: Como $\frac{3}{4} < 1$ há uma lentificação do metabolismo à medida que a massa corporal aumenta.

Evidências

M. Kleiber se baseia numa tabela de $k = 26$ pontos, com Massa M dada em kg e B dado em kcal/dia.

Da sua tabela: camundongo $(M, B) = (0.021, 3.6)$, gato $(M, B) = (3, 162)$ e vaca $(M, B) = (435, 8166)$.

Usando sua tabela, se obtém (conferi !)

$$a_0 = 0.7497881511 \sim \frac{3}{4}.$$

Evidências

No livro de Dawkins (2004) a lei de Kleiber é aplicada em três grupos:

- organismos unicelulares,
- organismos de sangue frio e
- de sangue quente.

Aí se vê que os coeficientes lineares b_0 das retas de ajuste mudam bastante.

Além disso ele usa a lei de Kleiber para estudar outra correlação: **massa cerebral** versus **massa corporal**.

Lei de Kleiber

Das retas de ajuste $\log_{10}(B) = \frac{3}{4} \log_{10}(M) + b$,
obtemos:

$$B = 10^b \cdot M^{\frac{3}{4}} = \tau \cdot M^{\frac{3}{4}}.$$

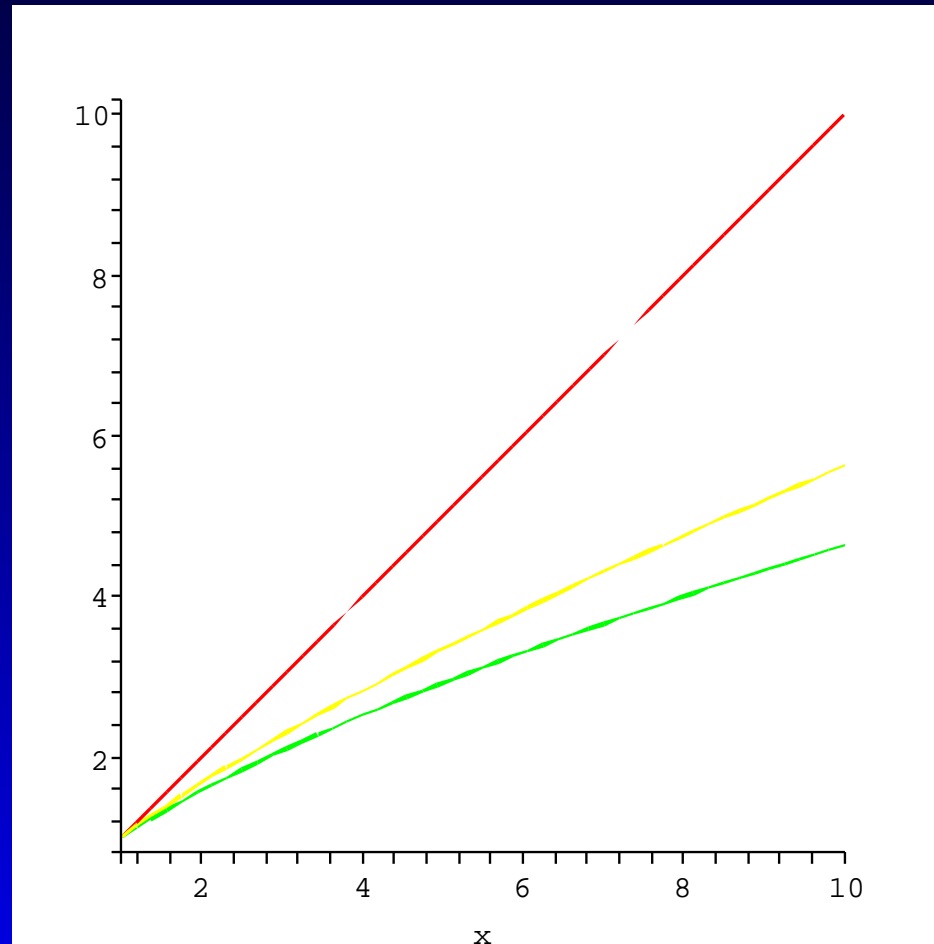
Vou introduzir a notação

$$B \propto M^{\frac{3}{4}}$$

para expressar a Lei de Kleiber.

Gráficos

$y = x$ (vermelho), $y = x^{\frac{2}{3}}$ (verde) e $y = x^{\frac{3}{4}}$ (amarelo).



WBE

Até 1997 não havia nenhuma justificação **teórica** da lei **experimental** de Kleiber.

Então o físico West e os biólogos Brown e Enquist trataram de **provar** a lei de Kleiber, em artigo publicado na Revista Science.

A idéia deles foi de que a **eficiência de um sistema metabólico** está intimamente relacionada à **eficiência do sistema respiratório/circulatório**.

WBE

A "demonstração" deles se baseou em:

- hipóteses sobre a geometria do sistema circulatório.
- hipóteses da física de fluidos, sobre a eficiência do processo de distribuição (ou seja, minimização das perdas, resistência, etc)

Impacto

WEB teve um grande impacto. Em 2004, R. Dawkins diz:

(...) A Lei de Kleiber, seja para plantas, animais ou até mesmo no nível do transporte dentro de uma única célula, encontrou finalmente sua base racional. Ela pode ser derivada da física e da geometria das redes de suprimento.(...)

Críticas

No entanto, houve críticas. Fora debates sobre as "contas" que fizeram, criticou-se

- que há hipóteses fortes sobre a geometria dos sistema circulatório (algumas retomaremos mais adiante)
- que o postulado de eficiência do sistema circulatório parece sugerir que a Evolução já acabou, já estaríamos otimamente adaptados ...

EAO

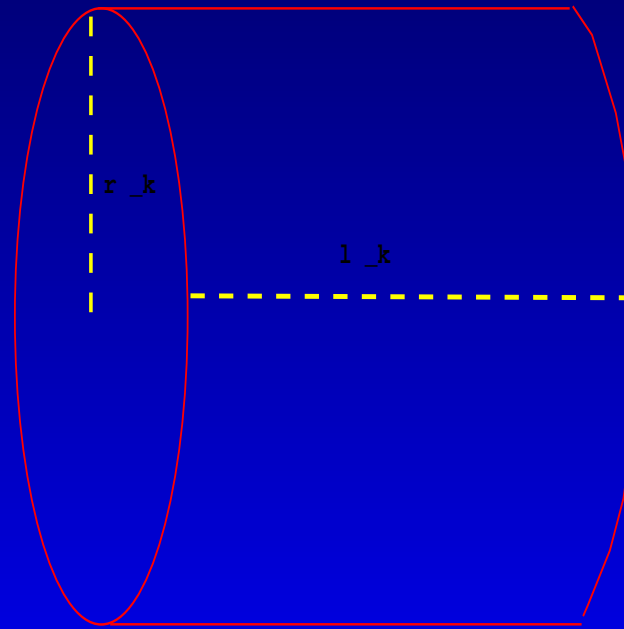
O artigo de Etienne, Apol e Olf, de 2006, esclarece quais as suposições de WBE, destaca pontos obscuros de WBE e permite dar uma versão "light" de WBE.

Seguirei EAO, mas visando apenas explicar algumas das muitas idéias de WBE, aquelas que dispensam a física dos fluidos.

Hipótese 1

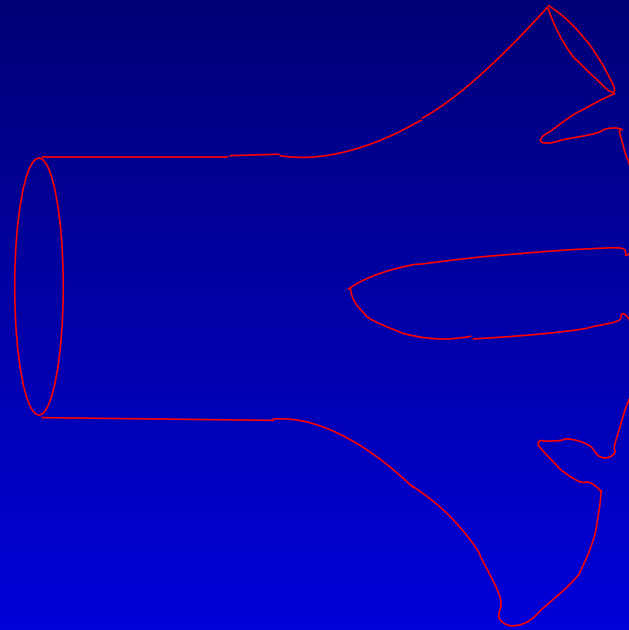
Hip. 1: Os sistemas circulatórios são **árvores**, onde:

- Cada ramo de ordem k pode ser considerado um cilindro, de comprimento l_k , cuja base é um disco de raio r_k .



Hipótese 1

- Há $1 =: N_1$ ramo de ordem 1 (a **aorta**), que se subdivide em $\nu_1 \geq 2$ ramos de ordem 2,
- cada ramo de ordem k se subdivide em $\nu_k \geq 2$ ramos de ordem $k + 1$. Há N_k ramos de ordem k .



Hipótese 1

- Observe que

$$N_k = \frac{N_k}{N_{k-1}} \cdot \dots \cdot \frac{N_2}{1} = \nu_{k-1} \cdot \dots \cdot \nu_1$$

Capilares

- o processo de ramificação da aorta em artérias e depois arteríolas continua até ramos finais, chamados de **capilares**.
- cuja ordem na ramificação será designada por C e cujo número total será N_C .

Capilares

- Saiba que as paredes dos capilares são unicelulares ! O diâmetro externo de um capilar é de 5 a 10 μm (micrômetros, $10^{-6}m$).
- Nos capilares se dão os processos físicos como difusão, osmose, etc. Através dos quais oxigênio / nutrientes passam para os tecidos enquanto gás carbônico/ dejetos passam para o sangue.
- esses dados dos capilares são praticamente universais.

Capilares

- Se sabe que no ser humano há ≈ 20 bilhões de capilares.
- As hemáceas humanas tem $8 \mu\text{m}$ de diâmetro. Para trafegarem pelos capilares elas formam fila indiana !
- Para se ver o grau de ramificação do sistema circulatório, a aorta de uma baleia pode chegar a 23 cm de diâmetro.

Relação com os Capilares

Como $\nu_k := \frac{N_{k+1}}{N_k}$, defino analogamente:

$$\lambda_k := \frac{l_{k+1}}{l_k} \quad \text{e} \quad \rho_k := \frac{r_{k+1}}{r_k}.$$

Relação com os capilares

Note que vale

$$r_k \cdot \rho_k \cdot \rho_{k+1} \cdots \rho_{C-1} = r_k \cdot \frac{r_{k+1}}{r_k} \cdots \frac{r_C}{r_{C-1}} = r_C,$$

Ou seja:

$$r_k = \frac{r_C}{\prod_{i=k}^{C-1} \rho_i}$$

e exatamente do mesmo jeito se obtém:

$$l_k = \frac{l_C}{\prod_{i=k}^{C-1} \lambda_i} \quad \text{e} \quad N_k = \frac{N_C}{\prod_{i=k}^{C-1} \nu_i}$$

Volumes

Imagine cada ramo cheio de sangue ou de seiva (sistema não-pulsátil ...).

Considere $\pi r_k^2 \cdot l_k$ o volume de cada ramo de ordem k .
A soma de todos os volumes de ramos de nível k é portanto:

$$V_{s,k} := N_k \cdot (\pi r_k^2 \cdot l_k) = \pi \frac{N_C \cdot r_C^2 \cdot l_C}{\prod_{i=k}^{C-1} \nu_i \rho_i^2 \lambda_i}.$$

Volume total

Logo o volume total no sistema

$$V_s := \sum_{k=1}^C V_{s,k}$$

é:

$$V_s = \pi N_C \cdot r_C^2 \cdot l_C \cdot \left(\sum_{k=1}^C \frac{1}{\prod_{i=k}^{C-1} \nu_i \rho_i^2 \lambda_i} \right).$$

S_1

Chame

$$S_1 := \sum_{k=1}^C \frac{1}{\prod_{i=k}^{C-1} \nu_i \rho_i^2 \lambda_i}.$$

Com essa notação temos:

$$V_s = \pi N_C \cdot r_C^2 \cdot l_C \cdot S_1.$$

A_k e \mathcal{E}_k

Considere

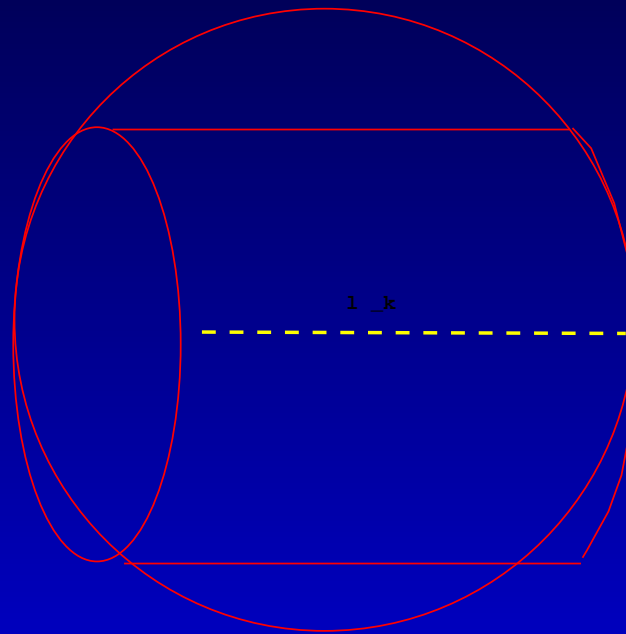
- A_k o quociente das somas de áreas de seções transversas dos ramos
- \mathcal{E}_k o quociente de somas de volumes de esferas cujos diâmetros são o comprimento dos ramos.

$$A_k := \frac{N_{k+1} \pi r_{k+1}^2}{N_k \pi r_k^2} = \nu_k \cdot \rho_k^2,$$

$$\mathcal{E}_k := \frac{N_{k+1} \frac{4}{3} \pi \left(\frac{l_{k+1}}{2}\right)^3}{N_k \frac{4}{3} \pi \left(\frac{l_k}{2}\right)^3} = \nu_k \cdot \lambda_k^3.$$

Esferas servidas

Essas esferas de volume $\frac{4}{3}\pi\left(\frac{l_k}{2}\right)^3$ serão os **volumes servidos pelos ramos.**



S_2

E agora defino outra grandeza:

$$S_2 := \sum_{k=1}^C \frac{1}{N_k^{1/3} \prod_{i=k}^{C-1} \mathcal{A}_i \cdot \mathcal{E}_i^{1/3}},$$

S_1 e S_2

Afirmação:

$$S_1 = N_C^{\frac{1}{3}} \cdot S_2$$

(só usar as definições).

Portanto:

$$V_s = \pi N_C^{\frac{4}{3}} \cdot r_C^2 \cdot l_C \cdot S_2.$$

Ou seja:

$$N_C = \left(\frac{V_s}{\pi r_C^2 \cdot l_C \cdot S_2} \right)^{\frac{3}{4}}$$

Hipótese 2

Essa hipótese faz mais sentido em sistemas não-pulsáteis, mas a tomo para simplificar a exposição:

Hip. 2 O metabolismo basal B é proporcional ao fluxo total pela aorta Q_1 :

$$B = \tau Q_1,$$

onde a constante τ não depende da massa M .

Hipótese 2

Se pode mostrar que a **incompressibilidade** do fluido (sangue/seiva) implica:

$$Q_1 = N_k Q_k, \quad \forall k = 1, \dots, C,$$

onde Q_k é fluxo em cada ramo de ordem k .

Logo:

$$B = \tau N_C Q_C$$

onde Q_C é o fluxo por cada capilar.

Hipótese 3

Obtemos da expressão anterior de N_C :

$$B = \tau Q_C \left(\frac{V_s}{\pi r_C^2 \cdot l_C \cdot S_2} \right)^{\frac{3}{4}}.$$

Em mamíferos, o volume de sangue ocupa 6 – 7
Há evidências experimentais para:

Hip. 3 $V_s = \eta M$, onde η **não** depende da massa M .
Ou seja:

$$B \propto Q_C \frac{M^{\frac{3}{4}}}{(r_C^2 \cdot l_C \cdot S_2)^{\frac{3}{4}}}.$$

Hipótese 4

O caráter universal dos capilares:

Hip. 4 As grandezas Q_C , r_C , l_C não dependem da massa M .

- Ou seja, os dados dos capilares de uma baleia e de um rato são essencialmente os mesmos !
- Deve estar ligado ao fato de que, a partir dos capilares, o sistema de distribuição só se baseia em processos físicos universais, como a difusão.

S_2 versus M

Ou seja, agora:

$$B \propto \frac{M^{\frac{3}{4}}}{(S_2)^{\frac{3}{4}}}.$$

EAO dão argumentos no sentido de que a dependência entre S_2 e M é negligenciável, o que concluiria a dedução da Lei de Kleiber.

Mas eu gostaria de seguir a exposição na linha do argumento original de WBE, pondo hipóteses (fortes) extra.

Hipótese 5

A suposição a seguir está ligada à diminuição da resistência ao fluxo de sangue/seiva:

Hip. 5 A soma das áreas das seções transversais é preservada a cada ramificação.

Ou seja :

$$A_k = 1, \quad \forall k = 1, \dots, C.$$

Hipótese 6

A hipótese a seguir diz que a soma de volumes de esferas servidas permanece constante:

Hip. 6 As quantidades $N_k \cdot \frac{4}{3}\pi\left(\frac{l_k}{2}\right)^3$ são preservadas nas ramificações.

Ou seja:

$$\mathcal{E}_k \equiv 1, \quad \forall k = 1, \dots, C.$$

Críticas

Esta última hipótese deu origem a muita controvérsia.

Como mostra EAO, as Hipóteses 5 e 6 são fortes, mas poderiam ser enfraquecidas pois em

$$S_2 = \sum_{k=1}^C \frac{1}{N_k^{1/3} \prod_{i=k}^{C-1} \mathcal{A}_i \cdot \mathcal{E}_i^{\frac{1}{3}}},$$

os \mathcal{A}_i e \mathcal{E}_i podem se compensar, mesmo que mudem a cada etapa.

Hipótese 7

Com as Hipóteses 5 e 6, S_2 se reduz a:

$$S_2 = \sum_{k=1}^C N_k^{-1/3}.$$

A hipótese a seguir diz que ou sempre há dicotomias, ou sempre tricotomias, etc:

Hipótese 7: $\nu_k = \nu$, $\forall k = 1, \dots, C$ (onde o Natural $\nu \geq 2$ não depende de M).

Número de ramificações

Portanto da Hipótese 7,

$$N_k = \nu^{k-1}, \quad k = 1 \dots C.$$

Por exemplo, em seres humanos, $N_C \approx 2 \times 10^{10}$, de onde obtemos:

$$\nu = 2 \Rightarrow C \approx 35 \quad \text{e} \quad \nu = 3 \Rightarrow C \approx 22.$$

Ou seja, chegamos da aorta ao capilar em 35 dicotomias !

Ou chegamos da aorta ao capilar em 22 tricotomias !

Soma geométrica

Então S_2 se transforma em soma geométrica:

$$S_2 = \sum_{k=1}^C N_k^{-1/3} =$$

$$= \sum_{k=1}^C \nu^{\frac{-(k-1)}{3}} =$$

$$= \frac{1 - \nu^{\frac{-C}{3}}}{1 - \nu^{\frac{-1}{3}}}.$$

S_2 como função de C

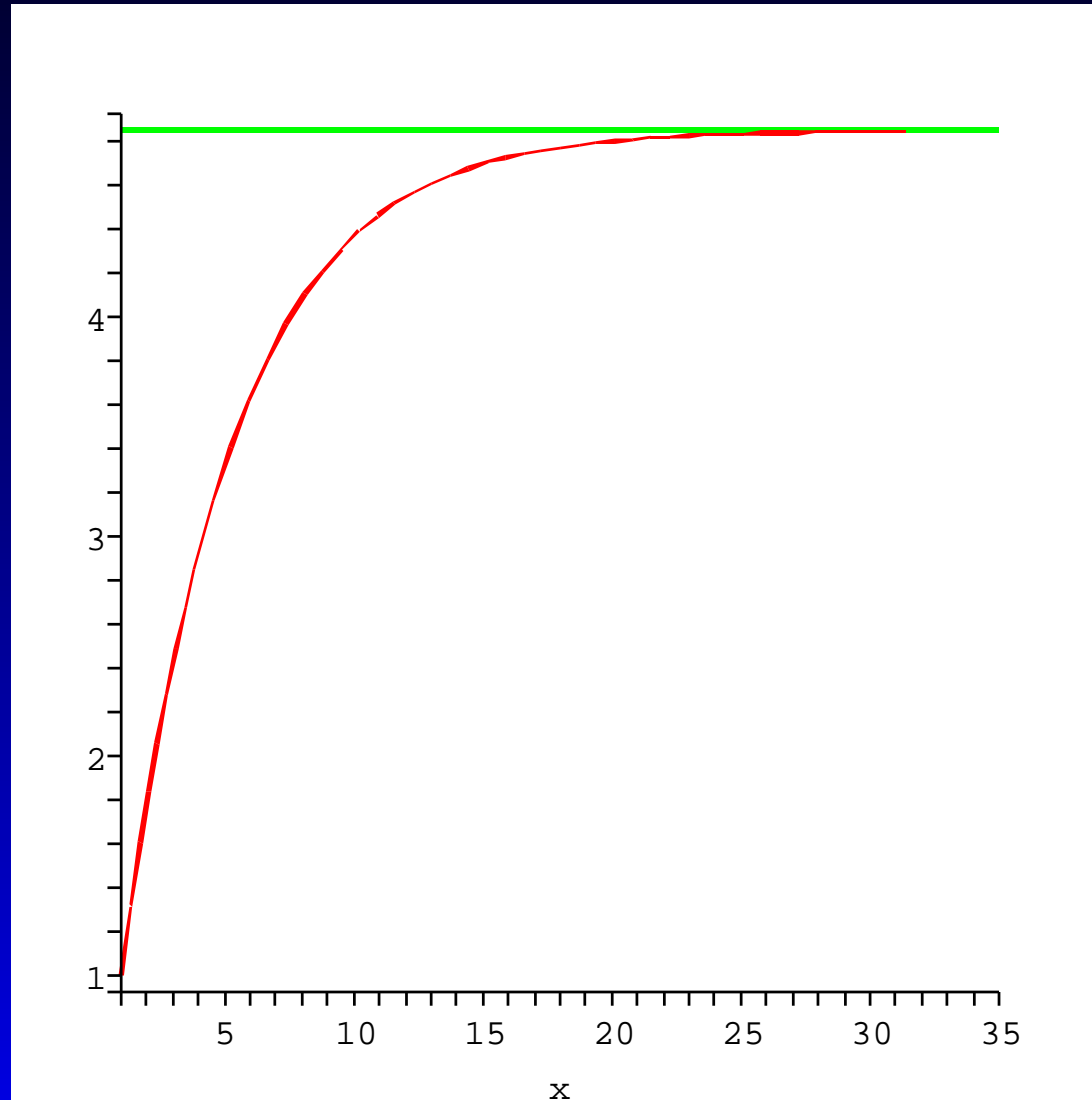
Agora precisamos ver que a dependência entre S_2 e o número de níveis C é **negligenciável**.

Vamos plotar $S_2 = S_2(C)$, bem como a assíntota horizontal:

$$y = \lim_{C \rightarrow +\infty} \frac{1 - \nu^{\frac{-C}{3}}}{1 - \nu^{\frac{-1}{3}}} = \frac{1}{1 - \nu^{\frac{-1}{3}}},$$

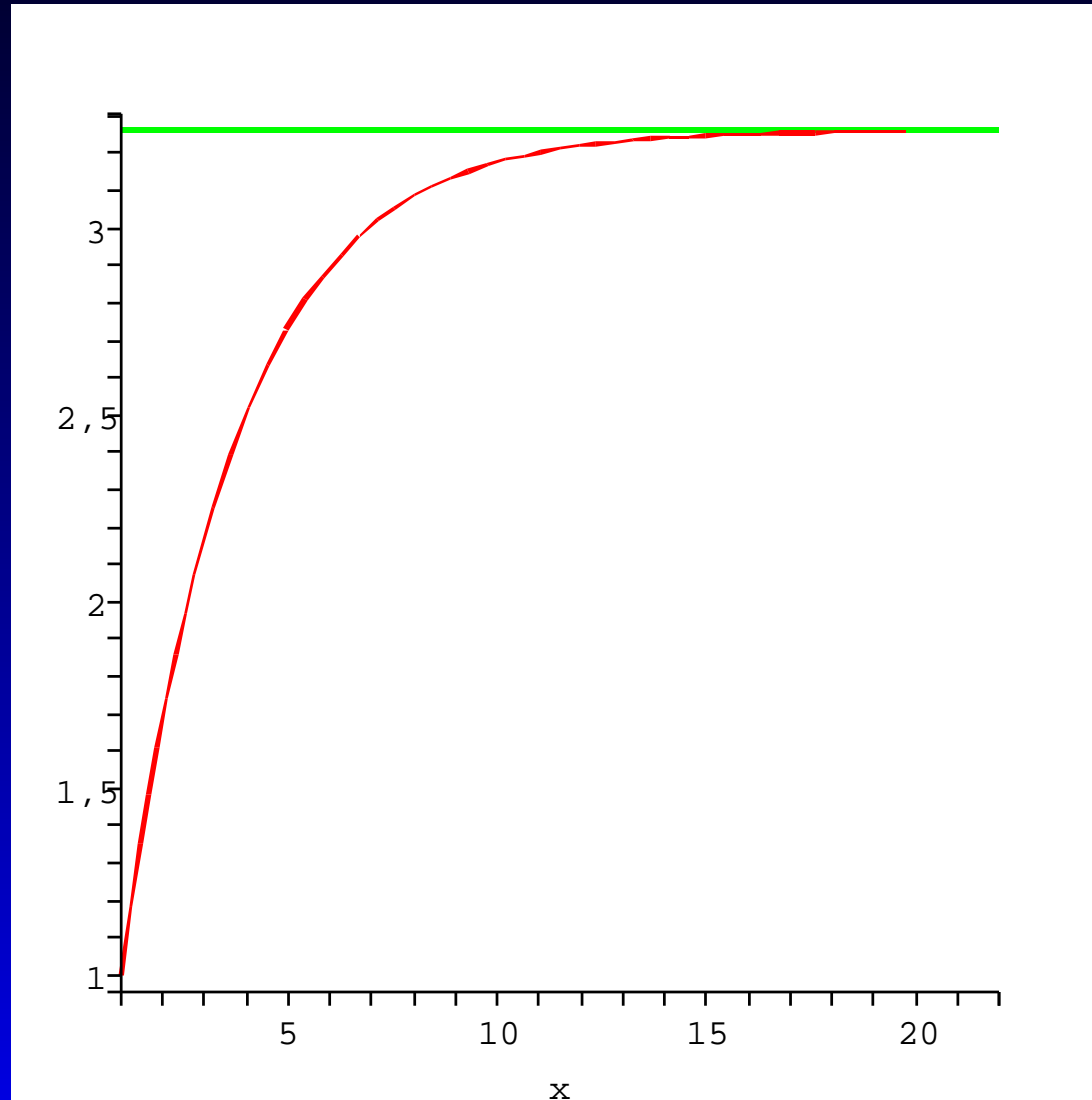
(onde $\nu^{\frac{-1}{3}} < 1$).

$$y = S_2(C), \text{ para } \nu = 2$$



Note que a escala no eixo y é menor que no eixo x .

$$y = S_2(C), \text{ para } \nu = 3$$



Note que a escala no eixo y é menor que no eixo x .

Conclusão

A **velocidade** com que $S_2 = S_2(C)$ se aproximam do limite é o que EAO consideram a **dependência negligenciável** entre S_2 e C .

E obtemos de

$$B \propto \frac{M^{\frac{3}{4}}}{(S_2)^{\frac{3}{4}}}$$

o resultado:

$$B \propto M^{\frac{3}{4}}.$$

Referências

- R. Dawkins, A grande história da Evolução, Companhia das Letras, 2009.
- M. Kleiber, Body size and metabolic rate, *Physiological Reviews*, vol. 27, n.4 , 1947.
- J. West, J. Brown, B. Enquist, A general model for the origin of allometric scaling laws in biology , *Science*, 1997.
- R. Etienne, M. Apol, H. Olf, Demystifying West, Brown, Enquist model of the allometry of metabolism , *Functional Ecology*, 2006.