Biofísica de la resistencia al flujo sanguíneo en el aparato circulatorio

Dr. PEDRO SOLIS CAMARA *
Dr. JOSE NEGRETE MARTINEZ ±

E STE ESTUDIO no abarca todos los artículos de biofísica relacionados con el tema, solamente expone el problema en términos generales aportando conceptos propios y haciendo ocasionalmente la crítica de algunos ya establecidos.

Deliberadamente hemos evitado mencionar el término resistencia periférica por ser un concepto inadecuado, como lo demuestran las consideraciones hechas durante el desarrollo del tema.

La exposición se ha dividido en dos capítulos que respectivamente se han titulado: "Resistencia al Flujo en Sistemas Físicos" y "Resistencia al Flujo en Sistemas Biológicos". El primer capítulo se ha incluido, a sabiendas de que contiene hechos muy conocidos que habitualmente citan los textos de Hidráulica, con la intención de ampliar en lo posible el número de lectores interesados, aportando, de entrada, las bases físicas necesarias para la discusión de la segunda parte.

Para evitar la repetición innecesaria del significado de los símbolos, ponemos inmediatamente después de esta introducción, una lista de ellos con el significado que se les da en el texto.

^{* +} Departamento de Fisiología de la Facultad de Ciencias.

SIMBOLOS

		Y .		
A =	área	Ra = resistencia a	iórtica	
D =	diámetro	Rcd = resistencia o	del corazón derecho	
d =	diferencial	Rp = resistencia	pulmonar	
E =	fuerza electromotriz	Rci = resistencia d	lel corazón izquierdo	
Ec =	energía de flujo (energía ciné-	Rt = resistencia t	otal	
	tica)	r = radio		
Ee =	energía de posición (energía es-	T = tensión tange	= tensión tangencial en la pared	
,	tática)	del vaso		
$E_p =$	energía de presión	t = tiempo		
	energía total	V = velocidad		
F =	pérdida de energía	Vc = velocidad ci	rítica	
g =	aceleración debida a la gravedad	$\beta = \text{conductanct}$.a	
h =	altura	• •	ia a la presión cero	
I =	intensidad		a a h presion cero	
	constante	<u> </u>		
	•	$arphi = ext{fuerza}$		
	longitud	$\nu = \text{densidad de}$	el líquido	
$L_0 =$	longitud inicial	$\eta = \text{viscosidad}$		
m =	masa	$\mu = \text{micras}$		
P =	presión	r -	ace.	
p =	peso	$\omega = $ ángulo de f	450	
Q =	flujo	= integral		
R =	resistencia	$\Sigma = sima$		
	TOISTOITOIA	<u> </u>		

T

RESISTENCIA AL FLUJO EN SISTEMAS FÍSICOS

Flujo de líquidos a través de tubos rígidos

Todo líquido en un sistema tiene una energía de posición, una¹¹ energía de flujo, y una energía de presión. La energía de posición o energía "estática" depende de la altura a la que se encuentra éste con relación al nivel energético que arbitrariamente denominamos como cero. La energía de flujo depende de la velocidad de la masa del líquido, esto es, de la energía cinética comunicada a dicha masa. La energía de presión depende de una fuente externa de energía que comunica su fuerza, de acuerdo con el principio de Pascal, en todas direcciones y sentidos. La energía total de un líquido que fluye en un tubo estará dada pues por la suma de estas energías:

$$Et = Ee + Ec + Ep$$

Si consideramos que la energía cinética es igual a ½ mV² y puesto que

$$m = p/g$$
,

se puede escribir:

$$Ec = pV^2/2g^2$$

y para la unidad de peso del líquido:

$$Ec = V^2/2g$$

De esta manera la energía total por unidad de peso del líquido puede expresarse como

$$Et = Ee + Ep + V^2/2g$$
 . (1)

La condición expresada en (1) sólo se cumpliría en un líquido ideal en el que no existiera fricción entre él y las paredes del tubo ni sus moléculas se friccionasen entre sí. Si se tratara de un líquido ideal que fluye en un tubo, la energía total del líquido sería igual en los puntos a y b de un sistema como el de la figura 1, pero tratándose de líquidos reales esta igualdad no se encuentra, pues en b es menor que en a, ya que parte de la energía se transforma en calor debido a la fricción.

La pérdida de energía entre a y b será igual a Et — Et' y puesto que

$$Et = Ee + Ep + V^2/2g$$
 y $Et' = Ee' + Ep' + (V')^2/2g$

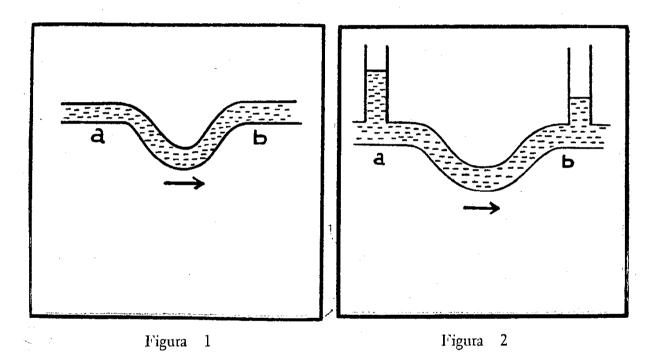
la pérdida de energía es

$$F = (Ee - Ee') + (Ep - Ep') + (\frac{V^2 - (V')^2}{2 g}).$$

Si como en el caso de la figura 1, los puntos a y b se encuentran al mismo nivel y en ellos las velocidades del líquido son iguales, entonces

$$F = Ep - Ep'$$

En otras palabras, la presión del líquido en a será mayor que la presión en b. Una forma de poner en evidencia esta pérdida de energía es intercalando dos tubos rígidos a niveles de los puntos a y b (fig. 2). Estos tubos, tubos piezométricos (del griego $\pi \mid \epsilon \in \omega = \text{yo presiono}$), se llenarán hasta un nivel determinado que será mayor en a que en b. La presión en el punto a será igual al peso de la columna del líquido del tubo piezométrico $A h \nu$ y por unidad de área será $h \nu$. simplemente. La altura alcanzada por el líquido es independiente del diámetro del tubo piezométrico. Debe entenderse que podría utilizarse en lugar de los tubos piezométricos cualquier otro sistema que midiera presiones.



La caída de presión entre los puntos a y b depende de los siguientes factores:

- a) De la velocidad del líquido circulante.
- b) De las características geométricas del tubo intercalado entre los dos puntos.
- c) De la viscosidad del líquido que fluye.
- d) De la dirección del movimiento de las moléculas del líquido.

a) Influencia de la velocidad del líquido circulante sobre la pérdida de energía entre los puntos a y b.

Si manteniendo los otros factores constantes aumentamos la velocidad de flujo, observaremos que se acentúa la diferencia entre las alturas del líquido en los tubos piezométricos (fig. 3), sin embargo, esto no quiere decir que la pérdida de energía entre el punto a y b sea mayor puesto que se conserva la relación porcentual entre uno y otro.

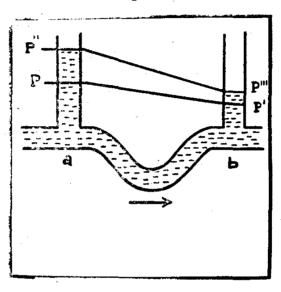


Figura 3

Si conocemos el primer nivel de velocidad (V) y el segundo nivel de velocidad (V') y consideramos que

$$\frac{P-P'}{V} = K y \frac{P''-P'''}{V'} = K$$

y puesto que

$$VA = Q$$

tenemos, si trabajamos con la unidad de área,

$$\frac{P-P'}{Q} = K y \frac{P'-P'''}{Q'} = K$$

y en términos generales:

$$P/Q = K$$

entendiendo por P la diferencia de presión entre dos puntos.

Esta ecuación es idéntica a la ley de Ohm (1828) que establece que en un conductor dado, la relación del potencial a la intensidad es constante. Lo que algebráicamente puede expresarse como

$$E/I = K$$

A esta constante se le ha llamado en electricidad resistencia y se le ha designado con la letra R, misma notación que se ha adoptado en hidrodinámica para significar la resistencia al paso de un líquido:

$$P/Q = R$$

El cociente de P/Q es el único criterio de resistencia en hemodinámica, aun cuando no siempre sea un valor constante para todos los valores de P y de Q. Definir la función que liga a P y Q en el aparato circulatorio y los factores que modifican esta función es el verdadero estudio hemodinámico de resistencia.

Obviamente, si quisiéramos definir la facilidad con la que un líquido transcurre por un sistema de tubos, esto es, su conductancia, tendríamos que expresarla simplemente como

$$\beta = 1/R$$
,

o bien,

$$\beta = Q/P$$

b) Influencia de las características geométricas del tubo intercalado entre los puntos a y b sobre la pérdida de energía.

Son dos las principales características geométricas que afectan la caída de presión entre dos puntos de un tubo por el que circula un líquido: la longitud y el área de sección.

Si los puntos a y b de la figura 2 se conectan mediante una tubería muy larga y se mantienen constantes los otros factores, la diferencia de presiones será mayor, de tal manera que

$$P/V = KL$$

Si no se modifica la longitud del tubo entre a y b, pero se disminuye su área de sección, la diferencia de presiones entre los dos puntos se acentúa de tal manera que

$$P/V = K_L L/\Lambda$$

Si queremos expresar esta fórmula, no en función de la velocidad lineal, sino en función del flujo, dividimos los dos términos de la ecuación entre A y nos queda

$$P/VA = K L/A^2$$

y puesto que Q = VA, tendremos que

$$P/Q = K_1 L/\Lambda^2$$

c) Influencia de la viscocidad del líquido que fluye entre los puntos a y b, sobre la pérdida de energía.

Si comparamos, manteniendo los otros factores constantes, la pérdida de presión entre a y b para el agua y otros líquidos, observamos que la caída de presión es mayor que la del agua para unos líquidos mientras que para otros es menor. La diferencia de caída de presiones entre un líquido y el agua, en un sistema de tubos dado, entre dos puntos definidos y para un mismo flujo, es igual a la viscosidad relativa de dicho líquido. Considerando este nuevo factor podemos escribir que

$$P/Q = \mathrm{K_2} \; \frac{\eta \; \mathrm{L}}{A^2}$$

Finalmente, si en un sistema cualquiera, como el que hemos venido utilizando, calculamos K_2 veremos que es igual a 8π con lo cual la ecuación anterior se transforma en

$$P/Q = \frac{8\pi\eta L}{\Lambda^2}$$

y puesto que

$$A^2 = \pi^2 r^4$$

tenemos

$$P/Q = \frac{8 \, \eta L}{\pi \, \mathrm{r}^4},$$

expresión algebraica de la conocida ley de Poiseuille³² (1841).

Si agrupamos los términos de tal manera que

$$P/Q = \frac{8 L}{\pi r4} \eta (2)$$

podremos afirmar que la resistencia es

$$R = \frac{8 L}{\pi r^4} \eta$$

que de acuerdo con algunos autores26 está integrada por dos factores.

Al primero de ellos $\frac{8 \text{ L}}{\pi \text{r4}}$ se le llama obstáculo y depende de las ca-

racterísticas geométricas del tubo y al segundo η se le llama viscosidad. Como veremos más adelante esta distinción de los factores que producen resistencia en un sistema, está justificada cuando se trata de saber, in vivo, si los cambios de resistencia se deben a cambios vasculares o a cambios de viscosidad de la sangre. Incidentalmente diremos aquí, que, despejando η de la fórmula de Poiseuille, podemos calcular la viscosidad absoluta de un líquido en un sistema de tubos. Dicha viscosidad tiene dimensiones de grms. seg./cm², por lo que 1 gr. seg./cm² es la unidad de viscosidad absoluta y ha recibido el nombre de Poise.

De la fórmula (2) podemos despejar a P de tal manera que

$$P = \frac{8 L}{\pi r 4} \eta Q$$

y si consideramos que

$$\frac{8L\eta}{\pi r^4} = K$$

$$P = KQ \tag{3}$$

Esta ecuación no es más que la expresión algebráica de la ley de Ohm (E=KI) por lo que al referirnos a ella en adelante, la designaremos como ley de Ohm-Poiseuille.

La ecuación (3) nos indica que si tabulamos en una gráfica presión contra flujo, obtendremos una línea recta que parte del origen y cuya pendiente (tangente del ángulo que forma la recta con el eje de las X) es igual a K. Esta relación se cumple si la geometría del sistema no cambia para los distintos flujos en un tubo rígido y si la viscosidad n

es también constante. Los líquidos que se comportan conforme a esta ecuación se les llama newtonianos o viscosos, ejemplos de estos son el agua, las soluciones salinas, el suero y el plasma, aunque estos dos últimos parecen desviarse ligeramente de la relación mencionada³. Aquellos líquidos que no siguen una relación lineal desde el origen se les ha llamado no newtonianos, como la pintura, la sangre, las soluciones de gelatina, etc.

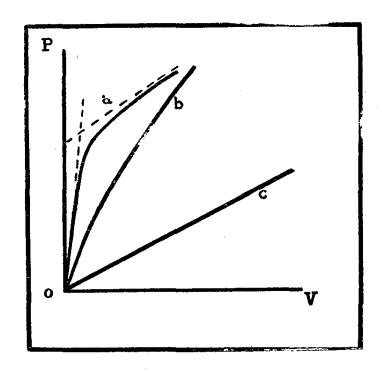


Figura 4. a) plástico. b) pseudoplástico. c) viscoso.

Las curvas de presión-flujo para los líquidos no newtonianos dependen mucho del tipo de viscosímetro que se utilice para su determinación. Para un viscosímetro de tipo capilar, los líquidos no newtonianos también llamados plásticos o cuerpos de Bingham siguen, en términos generales, la ecuación de Buckingham-Reiner que es esencialmente la de una hipérbola modificada para los valores bajos de flujo, y los líquidos llamados pseudo-plásticos una relación logarítmica (fig. 4).

Si utilizamos un viscosímetro tipo Couette⁸, ¹² cuyo principio es esencialmente el de dos cilindros coaxiales uno de los cuales se hace rotar uniformemente a la velocidad deseada mientras el otro registra la fuerza de torsión que le imprime el líquido colocado entre los dos cilindros; o bien el viscosímetro de esfera¹⁰, que mide la velocidad con

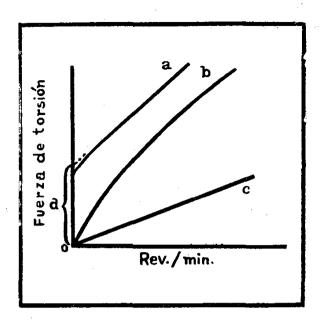


Figura 5. a) plástico. b) seudoplástico. c) viscoso. d) "yield value"

la que cae una esfera en el seno del líquido, determinando su viscosidad por medio de la ecuación de la ley de Stokes¹⁸.

$$V = \frac{2gr^2 (\nu' - \nu)}{9\eta}$$

se observa que para los líquidos plásticos la velocidad conserva una relación lineal con la fuerza, a partir de un valor límite que se conoce con el nombre de "yield value" (fig. 5). Creemos que esencialmente se trata de la misma relación hiperbólica que se encuentra en los viscosímetros capilares, con la circunstancia de que el valor de la fuerza tiende rápidamente a cero al disminuir la velocidad y que muy pronto la curva se hace asintótica con el eje de las fuerzas.

En cualquier caso, y para los propósitos que nos interesan, la resistencia es función del flujo o de la velocidad; así, tratándose de un líquido plástico y sin tomar en cuenta los parámetros reales de la curva, si dividimos entre Q la relación

$$P = \frac{Q}{QK + K'}$$

que expresamos la condición definida de una hipérbola, tendremos que

$$\frac{P}{Q} = \frac{1}{QK + K'} \quad ,$$

lo que nos indica, a grosso modo, que al aumentar la velocidad disminuye la resistencia a la fricción, lo que también se ha llamado disminución de la viscosidad aparente. Para un líquido semiplástico, al dividir entre Q la relación

$$P = KQm$$
,

que expresa su función logarítmica y donde m<1, tenemos:

$$\frac{P}{Q} = KQ - n \text{ o sea } \frac{P}{Q} = \frac{K}{Q^n}$$

donde n es igual a m-1, lo que también nos indica que al aumentar la velocidad disminuye el valor de la resistencia, o sea el valor de la viscosidad aparente.

Tres son los factores que probablemente intervienen en la disminución de la resistencia, o sea de la viscosidad aparente, por aumento de flujo de un líquido plástico o seudoplástico. Los tres han sido estudiados en líquidos en los que existe una suspensión de partículas no esféricas ya que se ha demostrado que las suspensiones de partículas esféricas no alteran la resistencia⁴¹. Estos factores son:

l. La orientación de las partículas con relación a la dirección del flujo.

La vieja objeción de von Kries²⁵, en contra de la idea de que el flujo de la sangre a través de los capilares sigue la ley de Poiseuille, se basa en la suposición de que los glóbulos rojos están sometidos a una rotación en el torrente sanguíneo, pero debido a su forma discoide y en virtud de las capas de fricción del plasma habrá mayor probabilidad de que un número grande de eritrocitos se encuentren orientados, en un momento dado, en el sentido de la corriente más que perpendicular a ella, puesto que la velocidad angular será más rápida a 90°, con relación a la corriente, que a 0° con relación a ella. Las medidas de impedancia eléctrica longitudinal durante la disminución de la resistencia al flujo de sangre¹¹ son coincidentes con la hipótesis de la orientación de los elementos formes, aun cuando resulta difícil de

explicar la invariabilidad de dicha impedancia cuando se instituye un fiujo turbulento.

2. La formación de agregados eritrocíticos.

La formación de agregados eritrocíticos, particularmente en forma de pilas de monedas, produce un flujo fundamentalmente axial de dichos elementos con la disminución consiguiente de la resistencia¹³, ¹⁴; sin embargo, se ha encontrado que la agregación de eritrocitos en diferentes especies no parece estar relacionada con la resistencia al flujo³⁹.

3. La distribución axial de elementos en suspensión.

Parece ser que un factor que puede disminuir la resistencia al flujo en un sistema de tubos es la distribución axial de las partículas suspendidas a condición de que no sean esféricas.

d) Influencia de la dirección del movimiento de las moléculas del líquido.

Las ecuaciones que hemos venido desarrollando hasta aquí pertenecen a las leyes que rigen el flujo laminar que consiste, esencialmente, en el desplazamiento de las moléculas del líquido paralelamente a la dirección de la corriente, aunque a distintas velocidades. Las moléculas del eje del tubo se desplazan más rápidamente que las de la periferia, vecinas a la pared del tubo. La distribución de las velocidades es tal que si las tabulamos en una gráfica en función de la distancia al eje del tubo (fig. 6) obtenemos un paraboloide de revolución³⁸.

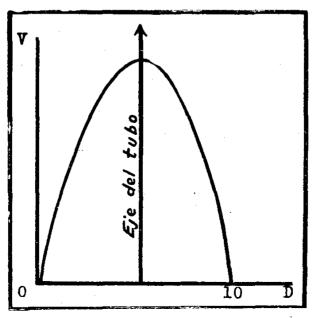


Figura 6

Cuando la velocidad media alcanza cierta magnitud el flujo laminar deja de existir, por la aparición de rizos y ondas en el seno del líquido, recibiendo entonces el nombre de flujo turbulento. Dicha magnitud es la denominada velocidad crítica.

El dispositivo de Reynolds (fig. 7) para el cálculo de esta velocidad, consiste de un recipiente con un tubo lateral de salida y un tubo más pequeño, proveniente de otro recipiente, por donde pasa colorante al tubo lateral. Mientras la velocidad en el tubo lateral no ha alcanzado la velocidad crítica el colorante se distribuye a manera de una cinta perfectamente visible, pero cuando la alcanza, se observa: primero la ondulación de la cinta, después la aparición de rizos y finalmente la tinción homogénea del líquido.

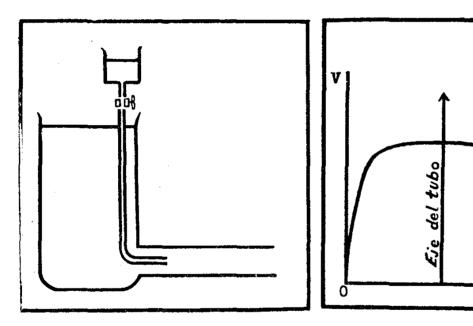


Figura 7. Modificado de Vennard⁴²

Figura S

En realidad se debe hablar de dos velocidades críticas una baja y otra alta correspondiendo las velocidades que se encuentran entre las dos a la llamada zona incierta⁴⁶.

No existe una velocidad crítica para cada líquido sino más bien una velocidad crítica para cada sistema de tal manera que

$$\frac{\eta K}{D\gamma} = Vc$$

La constante K, llamada número de Reynolds, se ha determinado experimentalmente y es igual a 2200 para la velocidad crítica baja. En el flujo turbulento la distribución de velocidades, con relación a la distancia al eje del tubo (fig. 8) varía desde una semicircunferencia hasta un trapezoide cuya base menor difiere poco de la mayor. En un tubo cilíndrico semejaría un cono truncado de aristas redondeadas.

La comparación de la distribución de velocidades en los flujos laminares y turbulentos pone bien claro el hecho de que en el flujo laminar, la resistencia depende principalmente de la fricción entre las capas del líquido, o sea de la viscosidad, mientras que en el flujo turbulento la resistencia depende más de la fricción entre las capas externas del líquido con la pared del tubo que lo contiene, es decir de la rugosidad de las paredes del tubo⁴⁶.

En el flujo turbulento las relaciones que ligan la caída de presión con la velocidad de flujo, en un sistema de tubos como el de la figura 2, son diferentes de la ley de Ohm-Poiseuille⁴⁶. Estas relaciones se pueden expresar de una manera general como:

$$P - P' = K - Vm - Vm$$

Si consideramos a $K L/D^n$ igual a una constante K_1 entonces

$$P-P' = K_i V^{in} \tag{4}$$

de donde se deduce que la caída de presión conserva una relación logarítmica con la velocidad, ya que

$$\log$$
. P-P' = \log . $K_1 + mlog$. V

es la ecuación de una línea recta,

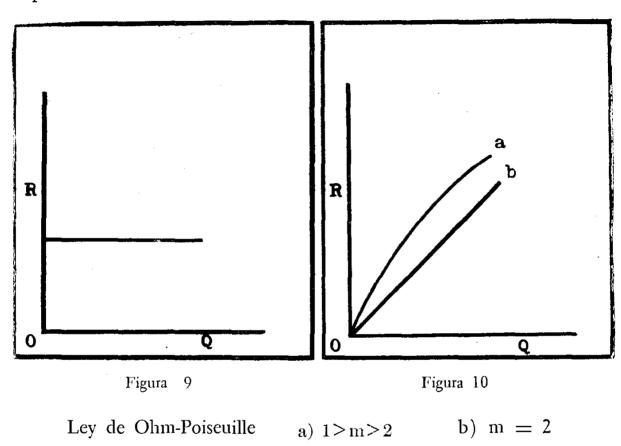
De acuerdo con la fórmula (4) la resistencia al flujo en este sistema de tubos es

$$\frac{P - P'}{V} = K_i V m - 1$$

lo que significa que, a diferencia de la ley de Ohm-Poiseuille, la resistencia no es constante, sino que depende fundamentalmente de la velocidad (figs. 9 y 10).

En realidad la fórmula (4) permite englobar una gran cantidad de fenómenos hemodinámicos dentro de ella y así la ley de Ohm-

Poiseuille es el caso particular en que el exponente m es igual a 1; otras situaciones hemodinámicas tales como la pérdida de presión por disminución o aumento súbito del diámetro y por cambios de dirección del tubo constituye un grupo de fenómenos que pueden ser descritos por dicha fórmula mediante la variación del coeficiente K y del exponente m⁴⁶.



Flujo de líquidos a través de tubos elásticos

Hasta aquí se ha venido hablando de las leyes que rigen la resistencia al flujo en tubos rígidos; sin embargo, para comprender los fenómenos relativos a la resistencia al flujo sanguíneo en el aparato circulatorio, es necesario el estudio de sistemas físicos formados de tubos elásticos. M. Gómez¹⁹ ha estudiado este factor en un sistema que consiste de un tubo de hule al que se le ha hecho una multitud de perforaciones en toda su superficie y se le ha cerrado por un extremo mientras por el otro se le hace pasar agua a una presión constante. La gráfica de presión-flujo obtenida por él se representa en la figura 11; de ella ha calculado el autor que la función de P con relación a Q es de na-

turaleza hiperbólica puesto que si tabulamos en una gráfica los valores de Q/P contra P se obtiene una relación lineal tal que

$$\beta = \beta o + mP$$

ecuación en la que m es la pendiente de la relación lineal resultante. Es evidente, de la ecuación (5), que la resistencia 1/B varía en

proporción inversa a la presión ———. Es fácil suponer que exista $\beta_0 + mP$

esta disminución de la resistencia en un sistema de este tipo ya que al aumentar la presión aumenta el diámetro de las perforaciones.

II

RESISTENCIA AL FLUJO EN SISTEMAS BIOLÓGICOS

Como se dijo en el capítulo anterior, la determinación de la manera como el flujo varía con relación a la presión constituye esencialmente el estudio de resistencia, puesto que de una ley cualquiera que relacione estas dos magnitudes, podemos calcular la resistencia como el cociente de P/Q.

Se ha encontrado, en general, dos tipos de curvas de presión-flujo el el aparato circulatorio: las de tipo reactivo¹⁵, ¹⁶ y los de tipo no reactivo²⁰.

Para flujos continuos en territorios vasculares circunscritos, como el de **b** femoral, se dan las llamadas curvas de tipo no reactivo como la representada en la figura 12. En ésta se pueden señalar dos hechos interesantes:

- 1. No se produce ningún flujo hasta un valor determinado de presión que se ha llamado presión crítica de apertura.
- 2. La concavidad de la curva mira hacia el eje de los flujos lo que indica, como veremos de inmediato, que la resistencia disminuye a medida que aumenta el flujo. Estas curvas de acuerdo con Green y Col.²⁰ pueden describirse satisfactoriamente como logarítmicas puesto que tabuladas en una gráfica de papel log log, dan razonablemente una línea recta. Si consideramos la curva como una función logarítmica entorces

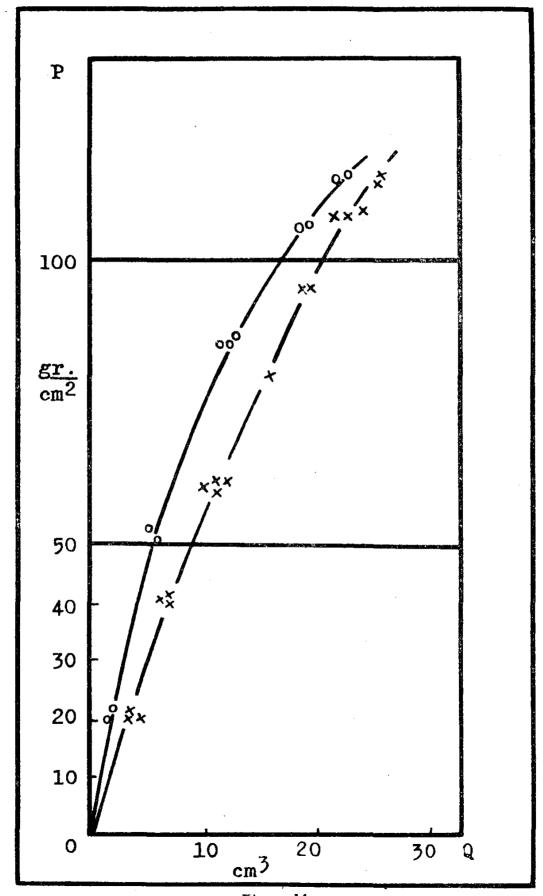


Figura 11

$$P = KQ^{m} \quad , \quad (6)$$

de la que, dividiendo los dos miembros de la ecuación entre Q, tenemos:

$$\frac{P}{Q} = \frac{KQ^{m}}{Q}$$

y por lo tanto:

$$\frac{P}{Q} = KQ^{-n}$$

ò sea

$$\begin{array}{ccc}
P & K \\
\hline
- & = - \\
Q & Q^n
\end{array}$$
 (donde $n = m-1$)

lo que nos indica que al aumentar el flujo disminuye la resistencia.

Los sistemas reactivos, como el territorio vascular del pulmón, responden de una manera diferente y en ellos la curva de presión-flujo

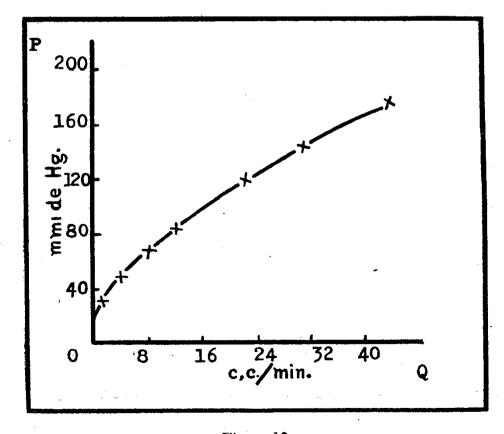


Figura 12

también se considera de tipo logarítmico solo que en la ecuación (6), que describe la curva, m es mayor que uno lo que significa que la resistencia aumenta al aumentar el flujo.

La explicación de las curvas de tipo no reactivo parece encontrarse, como en los sistemas físicos de tubos elásticos estudiados por Gó-

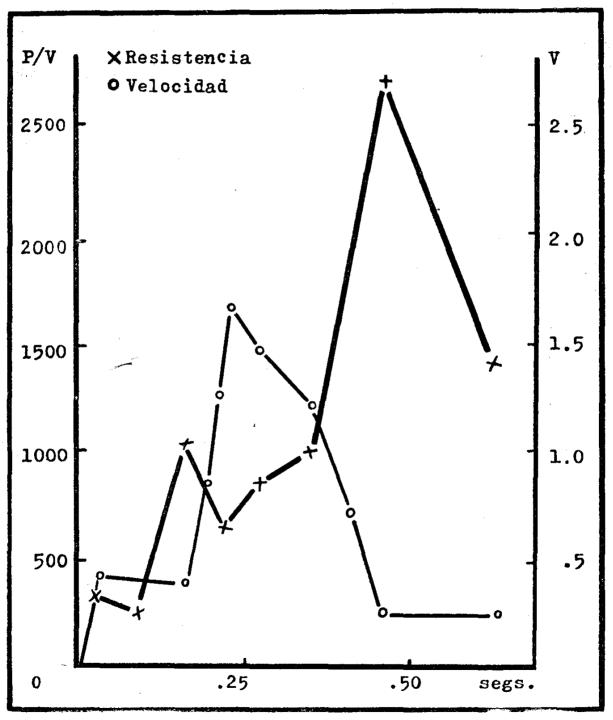


Figura 13. Inyección de solución de Ringer en el territorio de la femoral de un gato anestesiado con nembutal. Datos obtenidos de un registro ópico simultáneo de presión y velocidad.

mez¹⁹, en el aumento del calibre vascular que jugaría un papel muy importante y por sí mismo podría explicar el fenómeno. Si a esto añadimos el hecho de que existe una presión crítica de apertura, esto es que los capilares se colapsan a presiones pequeñas, queda reforzada la similitud con el modelo físico de Gómez. La discrepancia de la función que encuentra Gómez¹⁹ en sus tubos elásticos con la curva que se encuentra en el aparato circulatorio, deberá buscarse en la variación de la longitud de los vasos provocada por el aumento de presión y en la apertura de capilares a distintas presiones, dependiendo de sus características individuales de distensibilidad.

Las curvas de tipo reactivo se han explicado suponiendo que la fibra muscular lisa de los vasos reacciona a la presión aplicada disminuyendo su calibre con el consiguiente efecto de aumento de resistencia.

Los experimentos realizados por Negrete y Yankelewich³¹ ponen de manifiesto que los aumentos de resistencia que se producen durante la perfusión del territorio de la femoral, con velocidades de flujo que varían rápidamente con relación al tiempo, sólo pueden ser imputables a la contracción de la musculatura lisa de los vasos del territorio (Fig. 13). Estos experimentos hacen pensar que no existen, en sentido estricto, sistemas no reactivos y que los distintos territorios vasculares debían ser clasificados según su grado de reactividad.

Resulta interesante hacer notar que la naturaleza plástica de la sangre es un factor que tiende a reducir la resistencia a medida que aumenta el flujo, de manera que podemos considerarlo como un factor sinérgico en los sistemas poco reactivos y antagónico en los sistemas muy reactivos.

Resistencia al flujo intermitente

El hecho de que en el aparato circulatorio exista un flujo intermitente ha hecho pensar que la resistencia debía mejor ser considerada, por analogía con los circuitos eléctricos, como una impedancia mecánica³⁴.

La simple observación de una gráfica de pulso nos permite concluír que no se trata de una onda perteneciente a un sistema armónico simple (Fig. 14). Como se sabe todo fenómeno que presenta periodicidad puede ser considerado como el resultado de la suma y substracción de movimiento armónicos simples que tienen, cada uno de ellos, distintas

frecuencias y distintas intensidades³⁵. Un movimiento armónico simple es aquel que describe el curso temporal de un móvil que se desplaza en una circunferencia proyectando su excursión sobre uno de sus diámetros (fig. 15). Este movimiento, con relación al tiempo, es función

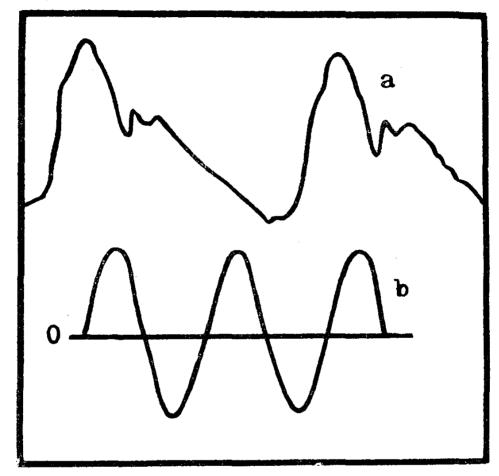


Figura 14. Modificación de Wiggers⁴³. A) Pulso en la subclavia, B) Movimiento armónico simple.

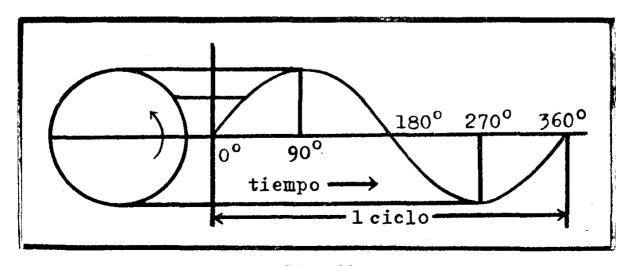


Figura 15

del seno del ángulo formado por el radio que sitúa al móvil, de tal manera que si describimos el movimiento en un sistema de coordenadas tenemos que

$$y = rsen\omega t$$

Para Alexander¹ las armónicas que integran la onda de pulso pueden ser explicadas en función de la formación de ondas reflejas que producirían puntos de resonancia con la consecuente formación de nodos y antinodos; esta situación produciría variaciones en la presión de la sangre sin cambios de flujo en los antinodos y variaciones de flujo sin cambios de presión en los nodos. De acuerdo con esto existirán cambios regionales de flujo dependiendo de los puntos de resonancia que se formen. Estas peculiaridades se han encontrado en el aparato circulatorio; Moniz²⁹ ha observado que el tiempo de circulación de la carótida externa es dos a tres veces mayor que el de la interna, circunstancia que según Malcolm²⁸ podría explicarse en virtud de que las numerosas ramas de la carótida externa actúan como puntos fijos que transforman a la arteria en un sistema de ondas estacionarias cortas con la correspondiente disminución de la velocidad de flujo. Probablemente la inversión del flujo sanguíneo en la arteria femoral, observada por Shipley, Gregg y Schroeder³⁶, tenga la misma explicación. Un análisis más completo de estos hechos lo ha realizado Randall³³, ³⁴ quien ha determinado las armónicas correspondientes a las curvas de presión y de flujo en la arteria femoral de perros con el objeto de determinar si existe una resistencia al flujo intermitente independiente de la resistencia al flujo conintermitente y para el flujo medio integrado a partir de la curva de flujo tinuó; ha encontrado que la resistencia instantánea difiere para el flujo intermitente33.

El flujo medio integrado se obtiene a partir del cálculo del área debajo de la curva de flujo, área que se puede conocer por planimetría o conociendo la función de la curva por el análisis de Fourier. En el

primer caso el flujo medio es igual a $\frac{A}{t-t}$ (fig. 16). En el segundo caso se integra Qdt y se divide entre la diferencia de tiempo.

$$Qm = \frac{\int_{t'}^{t} Q dt}{t - t'}$$

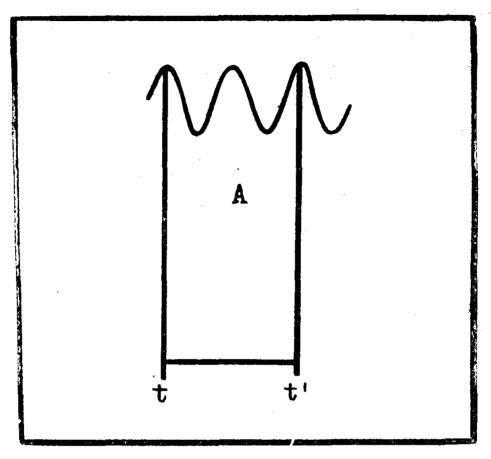


Figura 16

Sin entrar en detalles de las series de Fourier, que sirven para el análisis de las armónicas de un movimiento periódico, presentamos una gráfica de una curva semejante a un ciclo de flujo o de presión y la expresión gráfica de dos de sus armónicas fundamentales (fig. 17). El descomponer las curvas de presión o de flujo en sus armónicas principales permite el análisis victorial del sistema tal como se realiza en electrónica.

En el aparato circulatorio tenemos que considerar, por lo tanto, además de una resistencia de tipo friccional, una reactancia de tipo capacitivo (empleando la terminología eléctrica) representada por la elasticidad arterial y una reactancia de tipo inductivo representada por la inercia de la masa de sangre que se mueve intermitentemente en el aparato circulatorio. La resistencia total del sistema ha sido denominada por Randall impedancia mecánica.

No solamente la resistencia al flujo intermitente es menor con relación a la del flujo continuo, sino que dentro de los valores de frecuencia ensayados por Randall ,existe una frecuencia en la cual la resistencia es mínima (fig. 18); en otras palabras, empleando la terminología

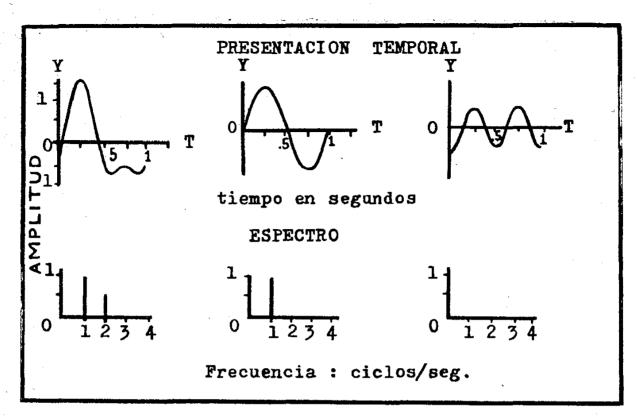


Figura 17

eléctrica, existe una verdadera resonancia mecánica en el aparato circulatorio, resonancia que corresponde a un sistema en el que la reactancia inductiva representada por la inercia de la masa de sangre que se mueve y la reactancia capacitiva representada por la elasticidad arterial, se encuentran en serie y ambas a su vez en paralelo con la resistencia de tipo lineal equivalente a la resistencia friccional del lecho vascular. En el modelo eléctrico del sistema (fig. 19) la corriente producida por un generador de alterna, que representaría al corazón, se deriva hacia un condensador (reactancia capacitiva) en serie con un choque (reactancia inductiva) y una resistencia ohmica (R₂) y éstos, a su vez, en paralelo con otra resistencia ohmica (R₁). El modelo hidráulico del mismo sistema (fig. 20) consiste de un tubo por el que se esta haciendo pasar una corriente de líquido proveniente de una bomba pulsante. El líquido se deriva, a través de un estrechamiento (R₂), hacia un recipiente que es en realidad un fuelle sobre el cual gravita un peso determinado. En el extremo del tubo existe otro estrechamiento (R₁) que comunica al tubo con el exterior. La reactancia capacitativa del sistema depende de la capacidad del fuelle y la inductiva de la masa que gravita sobre él. Los estrechamientos son resistencias de tipo friccional³⁴.

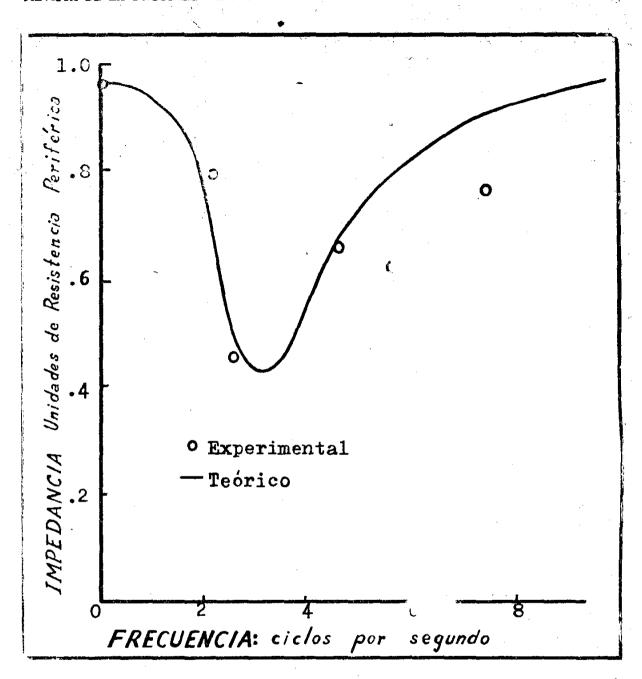


Figura 18

La significación fisiológica de la impedancia mecánica del aparato circulatorio requiere una experimentación dirigida hacia establecer su importancia, ya que las variaciones de flujo y presión en el sistema arterial se realizan sobre un gran componente de flujo continuo; sin embargo, no cabe duda, que en aquellas condiciones patológicas en que las variaciones de flujo son grandes, este factor debe tener una considerable importancia.

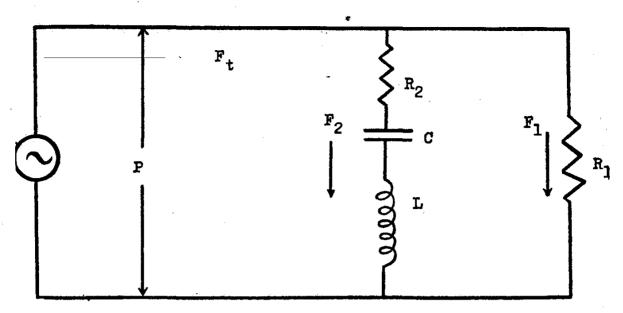


Figura 19. Modelo eléctrico.

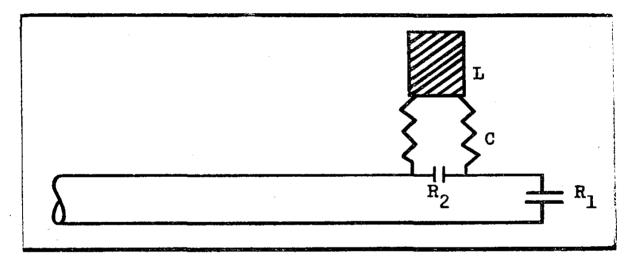


Figura 20. Modelo Hidráulico.

Resistencia periférica en función de las características geométricas y estructurales del aparato circulatorio.

En virtud de que en el aparato circulatorio las arterias se ramifican hasta capilares muy finos y de acuerdo con la ley de Poiseuille, el factor 8L

será cada vez más importante, particularmente porque dismi-

nuirá el radio de los tubos. Esta disminución no puede esperarse que sea súbita, dada las características anatómicas de la ramificación, sino paulatina de tal manera que no podemos decir que la resistencia radica a un determinado nivel del aparato circulatorio. Debemos tener presente,

además, que una buena parte de la resistencia en el aparato circulatorio depende del sistema venoso, como ya lo había postulado Bazett² desde 1947.

Una simplificación que nos permite comprender el aumento de resistencia por ramificación es considerar que el aparato circulatorio se ramifica súbitamente en una serie de capilares paralelos que finalmente van a integrar súbitamente una vena; cada uno de los capilares integrantes de la ramificación puede considerarse como una resistencia en paralelo con los otros capilares. De acuerdo con las leyes de suma de resistencias en paralelo, el recíproco de la resistencia total, representada por los capilares, es igual a la suma de los recíprocos de las resistencias individuales⁴⁰:

$$\frac{1}{Rt} = \frac{1}{R_1} + \frac{1}{R_2} + \frac{1}{R_3}$$
 ...etc. o bien $\beta t = \beta_1 + \beta_2 + \beta_3$...etc.

Suponiendo que cada una de las resistencias tuviera características geométricas iguales, y que la viscosidad y la longitud fueran igual a la unidad entonces

$$\beta = \left(\frac{\pi r 4}{8}\right) n \quad (7)$$

Si este sistema tuviera el radio medio de la aorta $(1.25\text{cm}) \beta$ sería igual, de acuerdo con la fórmula anterior, a 0.9 y si tuviera el radio medio de un capilar $(0.5\text{m}_{\mu}) \beta$ sería igual a 2.4 por 10^{-16} . Estos datos de un sistema tan simple resultan interesantes por las siguientes consideraciones:

- 1. Si existiera una red con el suficiente número de capilares (10-16) para igualar la conductancia de la aorta la resistencia en todo el sistema permanecería constante, pero puesto que existe una resistencia en el aparato circulatorio, a pesar de la gran ramificación de los vasos, parece ser que tal circunstancia no se da.
- 2. Debe esperarse que exista una relación inversa entre el número de capilares abiertos y la resistencia.
- 3. La relación entre el número de capilares y la resistencia seguiría una relación hiperbólica puesto que, para elementos iguales, $\frac{\pi r^{\frac{1}{2}}}{8}$

se puede considerar como una constante K, por lo que la ecuación (7) se puede escribir:

$$\frac{1}{R} = Kn$$

de donde

$$R = \frac{1}{Kn}$$

que es la definición de una hipérbola (XY= K).

La curva de presión-flujo puede ser integrada, de acuerdo con el modelo anterior, como un caso más complicado en el que las características geométricas de cada uno de los capilares difieren, como una población con una distribución normal al azar. De ser así, la curva ya no seguirá una relación hiperbólica, puesto que ahora

$$\frac{1}{R} = \sum \frac{\pi r^4}{8L}$$

suma que es una función de frecuencia acumulativa de las características geométricas de los capilares y que en términos generales podría describirse como una curva en s itálica. Ahora bien, si tenemos en cuenta que cuando los capilares se abren no siguen la ley de Ohm-Poiseuille, sino que en ellos la presión y el flujo guardan una relación hiperbólica, semejante a la del modelo físico de Gómez, debe esperarse, que la curva de presión flujo, en un sistema de capilares elásticos, sea de tipo distributivo modulado por una relación hiperbólica.

La forma logarítmica con la que hasta ahora se han expresado las curvas de presión-flujo, resulta una manera cómoda, pero definitivamente imprecisa, para la determinación de sus características, por lo que sería conveniente un estudio experimental tendiente a analizar, con detalle, la ecuación que liga la presión con el flujo teniendo en consideración las postulaciones teóricas que hemos desarrollado en este capítulo.

Elasticidad de las paredes vasculares

Puesto que una de las características que determinan las curvas de presión-flujo, en los territorios vasculares, es la elasticidad de los vasos, resulta interesante conocer las características elásticas de cada uno de los elementos anatómicos que constituyen su pared.

El concepto común de elasticidad es el recíproco del concepto físico, por lo que algunos autores prefieren referirse a él como distensibilidad, para evitar la multiplicidad de acepciones.

Para expresar desde un punto de vista físico la elasticidad o su recíproco, la distensibilidad, se recurre como medida al módulo de Young para la elasticidad longitudinal y a su recíproco, el módulo de Gnuoy⁹, para la distensibilidad.

Una banda de hule es un material poco elástico, porque tiene un módulo de Young bajo, pero es muy distensible, porque tiene un módulo de Gnuoy alto. Inversamente el vidrio es un material muy elástico, pues tiene un módulo de Young muy alto y es muy poco distensible, porque tiene un módulo de Gnuoy bajo.

Si estiramos un material en sentido longitudinal dentro de los límites elásticos, o sea, si lo estiramos con una fuerza tal que cuando se libere recupere su condición inicial, podremos ver que cualquier aumento de fuerza ejercido sobre él produce un alargamiento proporcional, por lo que

$$\Delta \varphi = \mathbf{K} \Delta \mathbf{L}.$$

La fuerza necesaria para producir un alargamiento igual a $\triangle L$ será tanto menor cuanto mayor sea la longitud de la tira, de tal manera que

$$\Delta \varphi = K_1 \frac{\Delta L}{L_0}$$

Asi mismo, la fuerza necesaria para producir un alargamiento igual $a \triangle L$ será tanto mayor cuanto mayor sea el área de sección de dicha tira, de manera que

$$\Delta \varphi = \mathbf{K_2} \, \frac{\Delta \mathbf{L}}{\mathbf{Lo}} \mathbf{A}$$

y si arreglamos los términos, tenemos:

$$\frac{\Delta \varphi}{A} = K_2 \frac{\Delta L}{Lo}$$

expresión algebraica de la ley de Hook, en la que K2 es lo que se conoce con el nombre de módulo de Young. Si graficamos los incrementos de

tensión por unidad de área $(\frac{\Delta \varphi}{A})$ contra los incrementos de longitud

por unidad de longitud ($\frac{\Delta L}{Lo}$) tendremos, como expresión, una línea Lo recta cuya pendiente es el módulo de Young (Fig. 21).

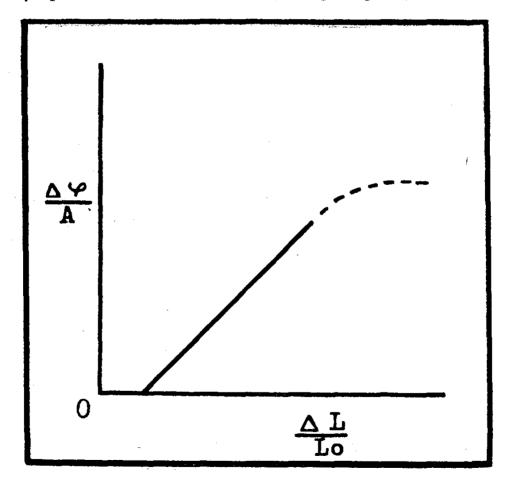


Figura 21

Si al estirar un material aumentamos mucho la fuerza de tracción, llega un momento en que se produce una desviación de la relación lineal de la ley de Hook, produciéndose alargamientos no elásticos que más o menos rápidamente conducen a la rotura cuando la tracción se sigue incrementando.

La elasticidad relativa de los distintos elementos que integran la pared de los vasos y de la de otros materiales puede apreciarse en la tabla I. En esta tabla se han arreglado los materiales por orden decreciente de su módulo de Young, pudiéndose apreciar, en el sentido vertical, los materiales ordenados del menos al más distensible.

TABLA I

Substancia	Módulo de Young, dinas/cm²	Referencia
Acero	2×10^{12}	(21)
Cobre	12×10^{11}	(21)
Madera (roble)	1×10^{11}	(21)
Fibras de colágeno	1×10^{11}	(6)
Hule	4 x 10 ⁷	(21)
Fibras elásticas	3 x 106	(23)
Músculo liso	1×10^5 (contraído)	(4)
·	6 x 104 (relajado)	(5)
Endotelio	Despreciable	(30)

Corresponden los valores de mayor distensibilidad al músculo liso y a las células del endotelio; en otras palabras, estos presentan una menor fuerza de oposición a la deformación elástica.

Puesto que frecuentemente se utilizan modelos vasculares de hule resulta interesante hacer notar que el tejido colágeno es 100 veces menos distensible que el hule y las fibras elásticas 10 veces más.

Si consideramos que la estructura histológica, en lo referente a la proporción relativa de endotelio, tejido elástico, tejido conjuntivo y muscular, varía desde las grandes arterias hasta las grandes venas, (fig. 22) se comprende que las propiedades elásticas de cada una de las porciones del aparato circulatorio sean diferentes. La curva de incrementos de tensión contra incrementos de longitud, en un fragmento de vaso dado, resulta afectada por la proporción relativa de estos componentes, y es así que en el caso de las arterias de tamaño medio, en las que existe una proporción semejante de tejido conectivo y elástico, dicha curva no sigue la ley ya descrita, sino que a presiones altas sufre una desviación

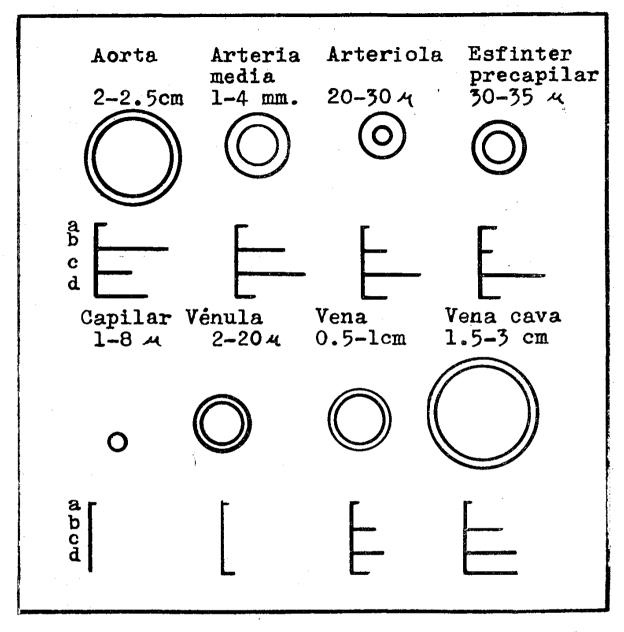


Figura 22. Modificado de Alan C. Burton (9). a) Tejido endotelial, b) Tejido elástico, c) Músculo liso, d) Tejido colágeno.

(fig. 21). Esta desviación parece indicar que al ser estirada una arteria lo es inicialmente a expensas del tejido elástico, pero que, a altas tensiones, entra en juego el tejido colágeno⁹. Esto lleva implícito una suposición adicional, y es que el tejido colágeno comienza a ser estirado solamente cuando se ha alcanzado una longitud determinada por estiramiento; en otras palabras, el tejido colágeno actuará como un manguito relativamente inextensible que manifestaría sus propiedades elásticas solamente a tensiones altas.

Por lo anterior resulta explicable que la curva de presión-flujo tienda, en su porción terminal, hacia una relación lineal, como la que correspondería a un tubo rígido.

Resulta necesario hacer hincapié en que, aun cuando el módulo de Young para el músculo liso es relativamente alto durante la contracción⁴, no se sostiene ante una presión constante, pues baja a valores cercanos a los del módulo de este tejido en reposo (propiedades plásticas del músculo liso). Esto nos hace concederle poca importancia como factor de mantenimiento tensional.

Papel del músculo liso en el mantenimiento tensional activo de las paredes vasculares.

Debemos considerar que en un vaso sanguíneo existen dos fuerzas antagónicas: la fuerza ejercida por la presión del líquido contenido en él y la tensión de la pared de dicho vaso. Una ecuación que relaciona estas magnitudes fue dada desde 1841 por Laplace²⁷ y es la siguiente:

$$T = Pr$$

Imaginémonos por un momento un vaso cuyas paredes no ofrecieran resistencia a la deformación (módulo de Gnuoy infinito), entonces, si aplicamos exteriormente una presión ligeramente mayor que la interior, el tubo se cerraría totalmente; en cambio, si la presión exterior fuera ligeramente menor que la interior, el radio del tubo crecería indefinidamente. Esta condición, que plantea la ecuación de Laplace, resulta un problema mecánico interesante ya que el músculo liso puede aumentar la tensión del vaso por contracción, aún cuando no puede mantenerla contra una presión constante debido a su bajo módulo de Young: por tanto, de no existir un tejido elástico que rectifique el radio del sistema hasta un nivel determinado, no podría concebirse una graduación de la respuesta de la arteria por contracción muscular; este hecho parece bien claro en los esfínteres precapilares en los que el tejido elástico es escaso y donde parece encontrarse una condición particular en la que el vaso sólo puede estar completamente abierto o completamente cerrado⁴³.

Según Burton(9), la potencia del músculo para actuar contra presiones relativamente altas, se multiplica debido a que el tejido colágeno actúa como un sistema de palancas que realiza este efecto.

Papel de las células endoteliales en la resistencia

Es un hecho frecuentemente mencionado que la pared endotelial de los vasos es perfectamente lisa. Esta característica no parece tener, por lo menos en condiciones fisiológicas, significación alguna en la resistencia, ya que el flujo a través de los vasos es fundamentalmente de tipo laminar y la velocidad relativa de la capa de líquido que se mueve con relación a la capa endotelial es tan pequeña, que su contribución a la resistencia es despreciable sin embargo, la tersura de la pared del vaso adquiere gran importancia hemodinámica en cualquier situación normal o patológica en que se produzca flujo turbulento.

Por otra parte, en los pequeños vasos, la obturación completa depende del cambio de las células endoteliales de su forma plana a una forma redondeada, debido a la reducción de la circunferencia del vaso por la contracción de los músculos lisos¹⁷.

Un resumen de los principales hechos que se reportan en esta sección se puede ver en la figura 23.

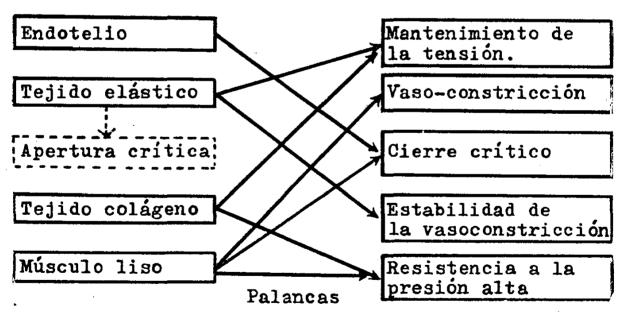


Figura 23. Modificado de Alan C. Burton (9).

Conclusiones

Del tratamiento que en este trabajo se ha dado a biofísica de la resistencia saltan a la vista los grandes beneficios que se pueden obtener utilizando la metodología de los circuitos eléctricos, para la solución de problemas en este campo; sin embargo, un tratamiento riguroso de circuitos equivalentes requiere el empleo de un sistema congruente de

unidades mecánicas estrictamente equivalente, en su manipulación matemática y física, a las unidades eléctricas.

Si bien la ley de Ohm-Poiseuille resulta una expresión que nos permite calcular la resistencia al flujo en un sistema de tubos rígidos, la naturaleza del fluído que corre por las arterias y las características físicas de éstas, hacen que sea totalmente inaplicable en condiciones fisiológicas, a menos que se quiera hacer una estimación muy gruesa de dicha magnitud.

La resistencia al flujo de sangre en el aparato circulatorio no es un valor constante e independiente del flujo, como se puede deducir de las curvas de presión-flujo. La función que liga esta resistencia con el flujo, no ha sido hasta ahora claramente definida. En este trabajo se propone, por consideraciones puramente teóricas, que dicha curva sea inicialmente una función distributiva de frecuencia acumulativa que va transformándose progresivamente hacia una relación hiperbólica.

Los factores que intervienen en el cambio de la resistencia hemodinámica son los siguientes:

- a) Factores geométricos
- b) Elasticidad
- c) Contracción del músculo liso
- d) Masa y velocidad de sangre
- e) Frecuencia cardíaca
- f) Viscosidad
- a) Factores geométricos: La idea de separar de la fórmula de Poiseuille la viscosidad aparente de aquella parte a la cual se ha denominado obs

 8 L
- táculo (-----) no resulta útil, ya que estos dos factores cambian al r^4

aumentar el flujo de una manera no calculable a partir, únicamente, de los datos de la curva de presión-flujo.

La policotomización de las arterias hasta los capilares y la integración hasta venas, representa una condición geométrica del circuito circulatorio periférico todavía no definida suficientemente como para ser sometida a un análisis matemático; sin embargo, en una primera aproximación, puede considerársele como un conjunto de capilares en paralelo. El tratamiento teórico de esta primera aproximación nos permite llegar a conclusiones muy interesantes: la primera de ellas es que la

resistencia de una porción del aparato circulatorio, existe debido a que el número de elementos en paralelo que constituyen los capilares, no llega a ser suficientemente grande como para que la suma de sus conductancias individuales sea igual a la conductancia de la arteria de dicho territorio; la segunda es que la curva de presión-flujo es de carácter distributivo con una modulación hiperbólica.

Otra característica geométrica que debe tomarse en cuenta, al hablar de la resistencia que presenta todo el aparato circulatorio al flujo sanguíneo, es el conocimiento ya establecido de que los diferentes territorios circulatorios no se encuentran en serie entre si, sino que algunos se encuentran en paralelo (fig. 24).

La resistencia total es un problema difícil de calcular porque la bomba cardíaca derecha y la izquierda están conectadas en serie y desco-

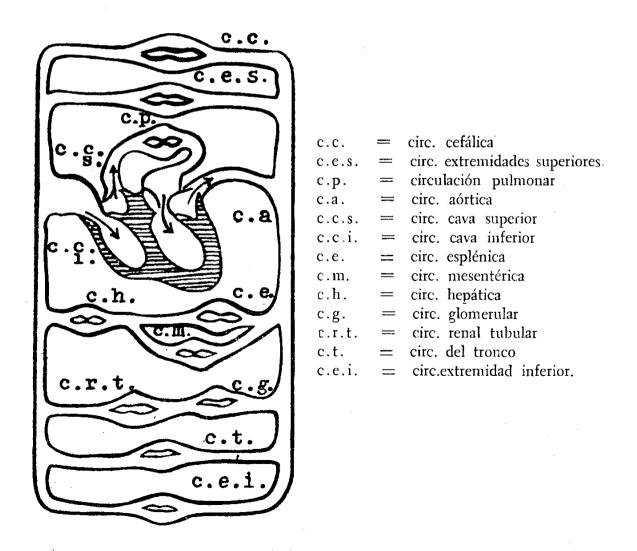


Figura 24

nocemos la resistencia al flujo propia de cada una de ellas; sin embargo, de una manera puramente cualitativa podemos decir que

$$Rt = Ra + Rcd + Rp + Rci$$

De acuerdo con lo anterior, el aparato circulatorio puede representarse como un circuito eléctrico²², considerando al corazón derecho y al izquierdo como dos generadores de corriente alterna, con sus respectivos rectificadores y a los territorios pulmonares y aórtico como resistencias variables colocadas en serie en el circuito (Fig. 25). La distensibilidad y la inercia de la masa de sangre estarían representadas por los condensadores e inductores respectivamente y las válvulas venosas por un rectificador.

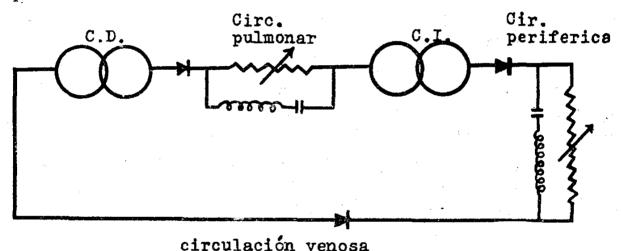


Figura 25

- b) Elasticidad. La elasticidad de los elementos constitutivos del aparato circulatorio interviene en la resistencia al flujo de tres maneras: 1. Por modificar el calibre y la longitud de los vasos. 2. Por conferir una reactancia capacitiva al sistema y, 3. Por mantener el equilibrio mecánico que permite una contracción gradual del músculo liso de las paredes arteriolares.
- c) Contracción del músculo liso de los vasos. Es bien conocido el hecho de que la contracción del músculo liso de los vasos modifica la resistencia y que la contracción de dichos músculos está sometida a su vez al control del sistema nervioso simpático.
- d) Masa y velocidad de la sangre. Parece ser que la masa de sangre sometida a un cambio de velocidad por actividad cardíaca, representa un factor de resistencia que puede considerarse desde el punto de vista biofísico como una reactancia inductiva mecánica.

e) Frecuencia cardíaca. La frecuencia de la contracción cardíaca es un factor que modifica la resistencia puesto que ésta es función de aquella. Randall encontró, a determinada frecuencia, una zona de resonancia en la que la resistencia es mínima. De acuerdo con esto y con el modelo propuesto por él, la resistencia total al flujo, debería llamarse impedancia mecánica.

La significación fisiológica de la impedancia mecánica al flujo sanguíneo no ha sido todavía determinada; sin embargo, es de esperarse teóricamente que el cálculo de resistencia a base de este concepto tenga una gran importancia en condiciones patológicas tales como la insuficiencia valvular y la arterioesclerosis.

f) Viscosidad. Dada la naturaleza plástica de la sangre, las variaciones de viscosidad que presenta con relación al flujo, son un factor de extraordinaria importancia en la resistencia.

Gómez considera que un factor que debe tomarse en cuenta, para determinar las características elásticas del aparato circulatorio, es la viscosidad propia de las paredes arteriales, o sea la fricción entre las distintas capas histológicas y moleculares que integran la pared.

g) Naturaleza del flujo. En determinadas condiciones fisiológicas, como en el ejercicio muscular intenso²⁴, el cambio de flujo laminar a turbulento puede modificar la resistencia³⁷.

Agradecemos al doctor Leopoldo Nieto Casas, del Instituto de Física de la Facultad de Ciencias de la U. N. A. M., la revisión que se sirvió hacer de los aspectos físicos y matemáticos que contiene este trabajo.

REFERENCIAS

- 1. Alexander, R. S.: The genesis of the aortic standing wave. Circulation Research, 1953, 1: 145-151, 1953.
- 2. Bazett, H. C.: Control of capillary pressure. Am. J. Physiol. 149: 389-399, 1947.
- 3. Bingham E. C., y Roepke, R. R.: The rheology of the blood. J. Gen. Physiol. 28:79-93, 1944.
- 4. Bozler, E.: Analysis of the properties of smooth muscle. Cold Spring Harbor Symp., Quant. Biol. 4: 260-266, 1936.
- 5. Bozler, E.: Mechanical properties of smooth muscle. J. Cell & Comp. Physiol. 18: 385-391, 1941.
- 6. Buck R. C.: (Datos no publicados): Citado por Alan C. Burton.
- 7. Buck R. C. y Haynes R. A.: (Trabajos no publicados) Citado por Alan C. Burton.

- 8. Brundage, J. T.: Blood and Plasma Viscocity determined by the method of concentric cylinders. Amer. J. Physiol. 110: 659-665, 1934.
- 9. Burton, A. C.: Relation of structure to function of the tissues of the wall of blood vessels. Physiol. Rev. 34: 619-642, 1954.
- 10. Copley, A. L.; Krchma, L. C. y Whitney, M. E.: Humoral reology. J. Gen. Physiol. 26:49-64, 1942.
- 11. Coulter, A. N. Jr. y Pappenheimer, J. R.: Turbulence in flowing blood. Amer. J. Physiol. 159: 401-408, 1949.
- 12. Eirich R. F.: Rheology. Academic Press Inc., Publishers, Nueva York, 1958.
- 13. Fähraeus, R.: The suspension stability of the blood. Physiol. Rev. 9: 106-241, 1929.
- 14. Fähraeus, R. y Lindqvist, T.: The viscosity of the blood in narrow capillary tubes. Amer. J. Physiol. 96: 562-568, 1931.
- 15. Fokow, B.: A study of the factors influencing the tone of denervated blood vessels perfused at various pressures. Acta Physiol. Scand. 27: 99-117, 1953,
- 16. Folkow, B.: A critical study of some methods used in investigations of the blood circulation. Acta Physiol. Scand. 27:118-129, 1953.
- 17. Glasser, O.: Medical Physics. The Year Book Publishers. Inc., Chicago, 1944.
- 18. Glasstone S.: Elementos de Físico-Química. Editorial Médico Quirúrgica. Buenos Aires, 1952.
- 19. Gómez M. D.: Hemodynamique et Angiocinetique. Hermann & Cie, Editeurs, París, 1941.
- 20. Green, H. D.; Lewis, R. N.; Nickerson, N. D. y Heller, A. L.: Blood flow, Peripheral Resistance an Vascular Tonus, with Observations on the Relation-ship Between Blood Flow and Cutaneous Temperature. Amer. J. Physiol., 141:518-536, 1944.
- 21. Handbook of Chemistry and Physics 1950-51 Chemical Rubber Publishing Co. Cleveland, Ohio. U.S.A.
- 22. Harreveld A. y Shadle O.W.: On Hemodynamics. Arch. Internat. Physiol. 59: 165-182, 1951.
- 23. Hass, G. M.: Elasticity and tensible strength of elastic tissue isolated from the human aorta. Arch. Path. 34: 971-981, 1942.
- 24. Jerard W. y Burton A. C.: Demonstration of Hemodynamic Principles in particular of turbulent and streamline flow. J. Appl. Physiol. 4: 620-622, 1952.
- 25. Kries, J. von.: In Beitrage zur Physiologie. Leipzig, F. C. W. Vogel, 1887. (Citado por Harold Lemport).
- 26. Lamport H.: En Hemodynamics del Textbook of Physiology Fulton F.J.W.B. Saunders Company, Filadelfia y Londres, 1955.
- 27. Laplace, P. S.: 'Mechanique Celeste', vol. 10 (Citado por Alan C. Burton).
- 28. Malcolm, J. E.: Blood Pressure Sounds and their meanings, Charles C. Thomas. Londres, 1957.
- 29. Moniz, E.: "L'Angiographie Cérébrale" París, Masson et Cie, 1934.
- 30. Nagel, A.: Die mechanischen Eigenschaften der Kapiller wand und ihre Bezeihungen zum Bindegewebslager. Ztschr. F. Zellforsch u. mikr. Anat. 21: 376-387, 1934.

- 31. Negrete M. J. y Yankelevich N. G.: (Datos no publicados), 1958.
- 32. Poiseuille, J. L.; Mémories présentés par divers savans a l'acad. Sci. de l'Institut de France, 1941, 7: 105-175; idem, 1846, 9: 433-544 (citado por Harold Lamport).
- 33. Randall J. E. y Stacy R. W.: Pulsatile and Steady Pressure Flow relations in the vascular bed of the hind leg of the dog. Am. J. Physiol. 185: 315-354, 1956.
- 34. Randall J. E. y Stacy, R. W.: Mechanical impedance of the dog's hind leg to pulsatile blood flow. Am. J. Physiol. 187: 94, 1956.
- 35. Randall, J. E.: Elements of Biophysics, The Year Book Publishers Inc., Chicago, 1958.
- 36. Shipley, R. E.: Gregg, D. E. v Schroeder, E. F.: Experimental study of flow patterns in various peripheral arteries. Amer. J. Physiol., 138: 718-730, 1943.
- 37. Solís-Cámara V. P. y Negrete M. J.: Resistencia por turbulencia al flujo intermitente. Segundo Congreso Nacional de Ciencias Fisiológicas: 101-102; 1959.
- 38. Staehelin R. y Müller A.: Experimentelles zur Hydromechanik und Hämodynamick. 39: 157-209, 1924.
- 39. Swank, R. L.: Effect of high fat feeding on viscosity of the blood. Science, 120: 427-428, 1954.
- 40. Timble H. W.: Basic Electricity for communications. John Wiley & Sons, Inc. Nueva York y Londres, 1943.
- 41. Vand, V. J.: Viscosity of solutions and suspensions. Phys. Chem., 52: 277-299, 1948.
- 42. Vennard K. J.: Elementary fluid mechanics. J. Wiley, Nueva York, 1954.
- 43. Walder, D. N.: Arteriovenous anastomoses of the human stomach. Clin. Sc. II: 59-71, 1952.
- 44. Whitfield I. C.: And Introduction to electronics for Physiological workers, MacMillan & Co. LTD. Londres y Nueva York, 1959.
- 45. Wiggers C. J.: Circulatory Dynamics. Grune & Stratton; Nueva York, 1952.
- 46. Williams K. H.: Handbook of Hydraulics. McGraw Hill Book Company, Inc. Nueva York y Londres, 1918.