

# RESPIRACION EN LAS PLANTAS.

Dr Sergio González Suárez

## 1.- Características generales de la respiración en vegetales:

- Procesos degradativos exergónicos donde parte de la energía liberada en estas reacciones se utiliza para formar ATP, NADH<sub>2</sub> y FADH<sub>2</sub>, estos dos últimos se transforman en la cadena respiratoria.
- Naturaleza de las oxidaciones biológicas:
  - a) Pérdida de electrones:  $Fe^{+2} - e \longrightarrow Fe^{+3}$  (oxid)  
(red)
  - b) Pérdida de Hidrógeno:  $AH_2 \longrightarrow A + 2H^+$
  - c) Ganancia de oxígeno:  $C + O_2 \longrightarrow CO_2$
- Por medio de estudios de fraccionamiento celular se ha demostrado que en las mitocondrias se encuentran:

Matriz: enzimas del ciclo del ácido tricarbóxico o ciclo de Krebs y de la  $\beta$  – oxidación en las crestas.

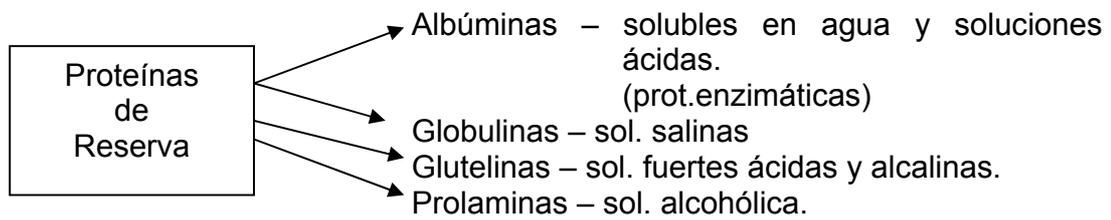
Membrana interna de las crestas: cadena respiratoria, succinico-deshidrogenasa y las enzimas de la fosforilación oxidativa acoplada.

## 2.- Vías degradativas de diferentes sustancias en las plantas.

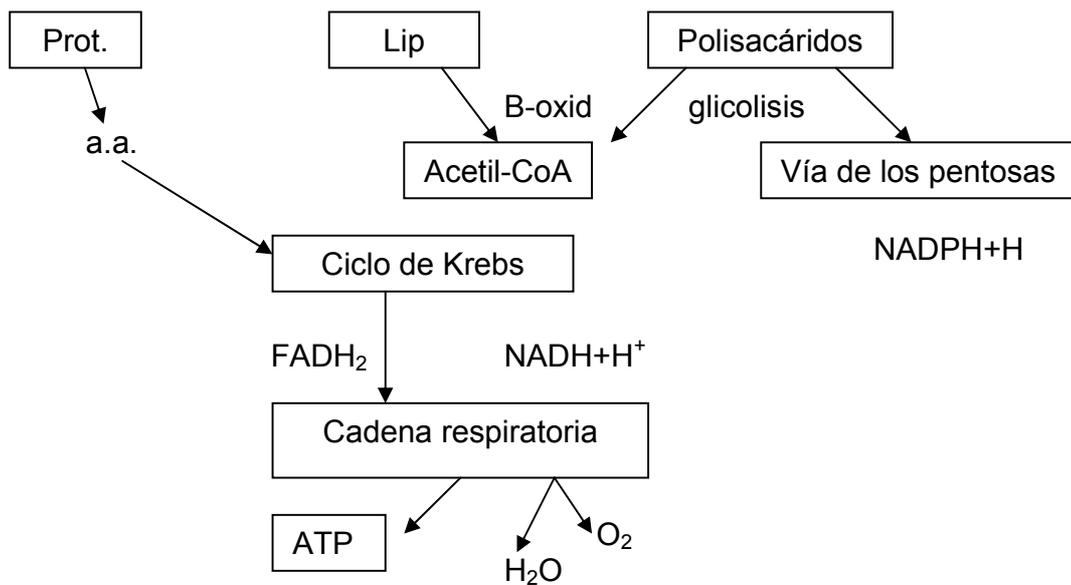
En las plantas se encuentran diferentes sustancias de reserva, veamos algunos ejemplos:

Composición química de algunas semillas de importancia económica (% de peso fresco)

<u>Semilla</u>	<u>Zona de reserva</u>	<u>Carb.</u>	<u>Contenido</u>	
			<u>Prot.</u>	<u>Lipídos</u>
Maíz	endospermo	51-74	10	5
Trigo	endospermo	60-75	13	2
Guisante	cotiledón	34-46	20	2
Maní	cotiledón	12-33	20-30	40-50
Soya	cotiledón	14	37	17
Higuereta	endospermo	0	18	64
Girasol	cotiledón	2	25	45-50



- Las grandes moléculas se degradan hasta las principales unidades componentes.
  - Polisacáridos → Hexosas y pentosas
  - Lípidos → Ac. grasos y glicerina
  - Proteínas → Aminoácidos
 con puntos comunes para la degradación vía glicolisis, ciclo de Krebs y cadena respiratoria que pueden resumirse.



El estudio de las oxidaciones biológicas y las vías degradativas de polisacáridos, lípidos y proteínas ha sido objeto de estudio de distintas asignaturas con anterioridad, por lo cual solo puntualizaremos algunos aspectos importantes de estas vías en las plantas.

### - 3.-Ciclo de Krebs (TCA)

El ciclo de Krebs o de los ácidos tricarbóxicos tiene algunas características diferenciales en las plantas:

- 1) En la reacción de la succinil-CoA sintasa se produce directamente ATP, mientras que en los animales se produce GTP:



- 2) Actividad de la enzima málica-NAD que cataliza la decarboxilación del malato:



Esta enzima permite a la mitocondria de plantas operar una vía alternativa para el metabolismo del PEP derivado de la glicolisis.

- El malato puede sintetizarse del PEP en el citosol vía PEP-carboxilasa y malato deshidrogenasa (MDH).
- El malato es transportado a la matriz mitocondrial vía transportador dicarboxilato sobre la membrana interna, que cataliza el intercambio electroneutral de malato y Pi. .
- En la matriz, la EM – NAD oxidasa el malato a piruvato, el cual es oxidado a su vez por el ciclo TCA.
- La presencia de EM – NAD<sup>+</sup> permite la oxidación completa de ácidos de 4 carbonos (malato, citrato y - cetoglutarato) en ausencia del piruvato.

Esta vía alternativa para el malato es importante ya que muchas plantas almacenan niveles significativos del malato en su vacuola central.

### 4.-Cadena respiratoria.

Las mitocondrias de plantas contienen algunos componentes no encontrados comúnmente en mitocondrias animales.

1. Complejo NADH–deshidrogenasa en la membrana interna, que facilita la oxidación del NADH citoplasmático y del NADPH.
2. Presencia de dos vías para oxidar el NADH de la matriz.
3. Vía alternativa para la reducción del oxígeno con oxidasa que es insensible a la inhibición por cianuro CN<sup>-</sup>, azida o CO (monóxido). Se plantea vía resistente al cianuro no encontrada en animales. Representa de un 10-25% y en algunos tejidos el 100%.

Esta vía, es inhibida por SHAM (ácido salicil hidroxámico).

Ejemplo: desarrollo floral en Aráceas, antes de la polinización se produce respiración alternativa, que eleva en 14°C la temperatura del espádice, sobre la

temperatura ambiente y se volatilizan compuestos (aminas) que atraen a los insectos polinizadores .

El ácido salicílico es la señal química responsable de iniciar estos eventos termogénicos, su concentración se incrementa 100 veces y alcanza valores de 1ug/g de peso fresco.

Parte de la energía se pierde en forma de calor cuando los electrones son disparadores a la vía alternativa

El incremento en la respiración parece ser debido a un incremento en la vía alternativa o resistente al cianuro del transporte electrónico.  
La aspirina (ácido acetil salicílico) incrementa la temperatura de la planta.

### 6.-Efectores del metabolismo respiratorio.

INHIBIDOR DE:	COMPUESTO:	ORIGEN:
Complejo I	Rotenona, Amital	Soya
Complejo II	Piericidin-A, gliceollin	
Complejo III	Malonato	
Complejo IV	Antimicina, myxothiazol	
Vía alternativa	Cyanida, azida, CO	
	disulfiram, benzhydroxamic Acid., m-chlorohydroxamic ac., Salicilhydroxamic ac. (SHAM)	
	8 hidroxiquinolina	
Fosforilación oxidativa (uncouplers)	dinitrofenol (DNP)	Pino
Potencial de membrana	pinosilvin monometileter	
Complejo V	FCCP, CCCP	
ATP (sinthetasa)	valinomicin + K	Streptomyces
	Oligomicina	Streptomyces

FCCP – carbonil-ciadina-p-trifluorometoxifenil hidrazona

CCCP – carbonil cianida-m-clorofenil hidrazona

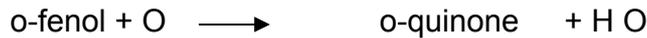
### - 7.-Oxidación a nivel de sustrato.

Las oxidasas son enzimas que catalizan la transferencia de electrones del sustrato al oxígeno molecular y producen agua o peróxido de hidrógeno como productos finales.

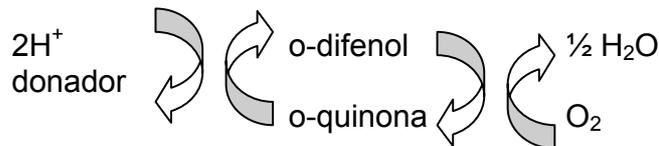
Por ej:               ac.glicólico-oxidasa  
                          flavin oxidasa  
                          fenol-oxidasa (fenolasa)

Veamos como ejemplo las fenoloxidasas.

- Participan en la degradación de aminoácidos a través del proceso redox de fenoles.
- Tienen Cu como cofactor de la proteína.
- Polifenoloxidasas: oxidan orto-difenoles y trifenoles a quinonas:



Se plantea que participan activamente en la respiración de las plantas, como un medio de transporte de electrones hacia el oxígeno



Estas enzimas son las responsables del oscurecimiento interno de los tejidos vegetales ante una lesión y quedar expuestos al aire.

Ej: plátanos, manzanas, boniato

Los productos oxidados oscuros protegen a la planta contra el ataque de microorganismos

## Interrelación de la respiración con otros procesos fisiológicos.

### 1. Germinación de la semilla.

Después del proceso de imbibición la semilla, que tiene distintas estructuras para almacenar sustancias de reserva, cuya composición y cantidad varía en los distintos tipos de semillas, comienza a germinar. Para que esto se logre es necesario que ocurran los siguientes eventos :

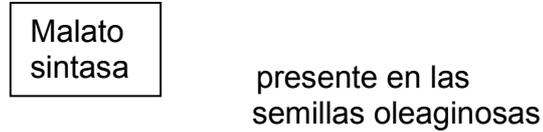
- Degradación de las sustancias de reserva en los sitios de almacenamiento.
- Translocación de los productos formados hacia el embrión.
- Utilización de las sustancias por el embrión para que ocurra la división celular y el embrión comience a crecer.

Las semillas pueden contener distintas concentraciones de carbohidratos, lípidos y/o proteínas como sustancias de reserva.

En las semillas oleaginosas (con reserva de lípidos) el ciclo del ácido glioxílico es particularmente importante, debido a que el Acetil-CoA proviene no solamente del ácido pirúvico, sino también de la degradación de los ácidos grasos, reacción que tiene lugar en las glioxisomas:



Esta reacción ocurre gracias a una isocitrato-liasa. El succinato sale del glioxisoma y pasa a las mitocondrias. Después ocurre que:  
 $\text{glioxilato} + \text{acetil-CoA} + \text{H}_2\text{O} \longrightarrow \text{Malato} + \text{CoA}$

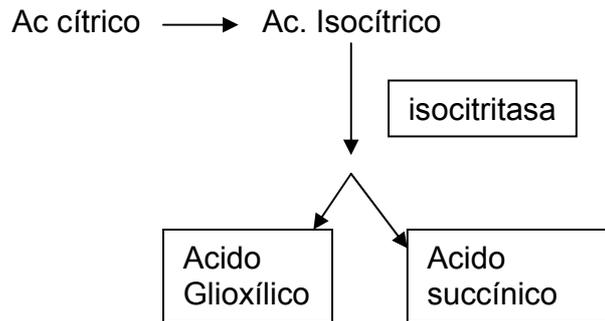


Mediante este proceso ocurre una rápida transformación de los lípidos en sacarosa. Esta vía se conoce como vía del ácido glioxílico o gluconeogénesis.

Se ha descrito que en semillas oleaginosas de girasol, calabaza y ricino, que al ocurrir la degradación de las grasas ocurre un incremento simultáneo de la sacarosa, vía reversión de la glicolisis para formar glucosa.

¿Cómo se explica este mecanismo?

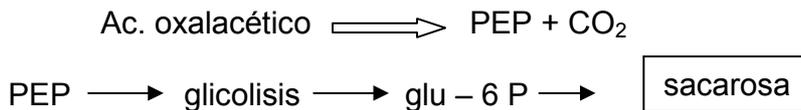
- La  $\beta$ -oxidación de los ácidos grasos produce una gran cantidad de Acetil-CoA.
- En el glioxisoma el Acetil-CoA se fija al ácido oxalacético formándose el ácido cítrico.



- El ácido glioxílico reacciona con otro Acetil-CoA y continúa el ciclo.
- El Ac.Succínico pasa a la mitocondria.



- El Ac. Oxalacético pasa al citoplasma.



- Se observa una estrecha relación:



- El exceso de Acetil-CoA es el responsable de activar la isocitritasa.

## 2. Cambios en la respiración durante la maduración de las frutas.

En numerosas frutas, durante el proceso de maduración se han detectado cambios espectaculares en los valores de la respiración en el fruto maduro, que incluyen un descenso seguido de un gran incremento de la respiración durante el tiempo de maduración. Después de producido el pico, la respiración cae nuevamente en la medida que los frutos están en la etapa de senescencia. Este tipo de comportamiento recibe el nombre de **respiración climatérica**. Esta curva o climaterio puede realizarse en un tiempo variable, según el tipo de fruto.

### **Cambios que tienen lugar durante la maduración de frutos**

<b>Tipo de Cambio</b>	<b>Consecuencias</b>	
Físico	Color	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Pérdida de clorofilas</li> <li>- Acumulación de carotenoides</li> <li>- Síntesis de antocianinas.</li> </ul>
	Textura	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Alteraciones en paredes celulares</li> <li>- Solubilización celulosa y pectinas</li> </ul>
	Aroma y sabor	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Degradación de almidón</li> <li>- Acumulación de azúcares</li> <li>- Producción de compuestos volátiles.</li> </ul>
Metabolismo	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Aumento respiratorio</li> <li>- Síntesis y liberación de etileno.</li> <li>- Metabolismo de almidón y ácidos orgánicos</li> <li>- Alteraciones en la regulación de rutas metabólicas.</li> </ul>	
Expresión génica	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Desaparición de mRNA<sub>s</sub> y proteínas sintetizadas antes de iniciarse la maduración.</li> <li>- Aparición de nuevos RNA específicos para la maduración.</li> <li>- Síntesis de novo de enzimas que catalizan los cambios que se producen durante la maduración.</li> </ul>	

Puede ocurrir el climaterio sobre el árbol o después de la cosecha. Son frutos climatéricos los mangos, plátanos, aguacates, manzanas, peras melocotones, etc. Los cítricos son frutos no climatéricos.

Conociendo las características del climaterio es posible desarrollar biotecnologías para la conservación de las frutas en atmósferas controladas de oxígeno, dióxido de carbono, bajas temperaturas, etc.

## Respiración de los órganos aislados o de las plantas completas.

La absorción de  $O_2$  y la producción de  $CO_2$  son los fenómenos globales mas evidentes que pueden medirse y determinar que un vegetal respira. Los grandes procesos fisiológicos que caracterizan la respiración están fundamentados sobre las mediciones de esos intercambios gaseosos.

### 1. Medida de los intercambios gaseosos respiratorios.

Para el estudio de la respiración de una planta entera o de un órgano entero (hoja, tubérculo, flor, fruto, etc) se emplea el método de la atmósfera renovable.

El material biológico se encierra en una cámara respiratoria por donde se hace circular una corriente de aire. Los contenidos de  $CO_2$  y  $O_2$  en el aire entrante o saliente de la cámara son medidos por los analizadores de gases. Por la diferencia entre los contenidos a la entrada y la salida, se determinan las cantidades de gas intercambiado entre la cámara y la atmósfera.

Las principales precauciones que se deben tener en cuenta en este caso son las siguientes:

- a) – el dispositivo experimental debe estar encerrado en una cámara a temperatura constante. Esto es debido a que la respiración varía mucho con la temperatura ambiente y las medidas no son confiables si no se realizan a temperatura constante.
- b) – La velocidad de la corriente de aire en la cámara debe simular lo mas posible a las condiciones naturales, no puede ser violenta.
- c) – La medición debe realizarse después de un tiempo de estabilización de la corriente de aire y del intercambio gaseoso.
- d) – La cámara debe ser de un tamaño preciso para disminuir al máximo el error en las mediciones.
- e) – Las mediciones deben hacerse en la oscuridad en el caso de las plantas completas o de los órganos verdes.

En el estudio de la respiración de tiras de tejidos, de organelos celulares aislados (suspensiones de mitocondrias, por ej.) o estructuras de pequeño tamaño (microorganismos, semillas, etc) se emplean otros aparatos y métodos:

- el aparato de Warburg (períodos largos)
- el polarógrafo (método amperométrico) para las reacciones instantáneas.

## 2. Magnitudes fisiológicas asociadas a la respiración (IR) y (QR).

### IR: intensidad respiratoria.

Se define como la cantidad de gas, intercambiado (CO<sub>2</sub> producido o O<sub>2</sub> absorbido) por unidad de tiempo y por unidad de materia respirante.

IR = mL O<sub>2</sub>/h/g de materia fresca

IR = mg CO<sub>2</sub>/24 horas/100 gramos de materia fresca

IR = ml O<sub>2</sub>/min/mg de nitrógeno proteico contenido en la materia respirante.

La respiración no se desarrolla de manera uniforme en todas las plantas, los órganos o los tejidos. La IR es una medida cuantitativa de la actividad respiratoria de un tejido dado y de su actividad metabólica general:

- las hojas tienen una IR elevada.
- los tejidos embrionarios (cambium); IR elevada
- los tejidos de reserva (raíz, endospermo) respiran menos Tabla 1.

También puede expresarse la IR en función del peso de nitrógeno proteico contenido en la materia respirante. Tabla 2.

### QR: Cociente respiratorio

Es una magnitud fisiológica que da un primer indicador cualitativo sobre la naturaleza de las combustiones respiratorias.

Se define QR como la relación entre la cantidad de CO<sub>2</sub> producido y la cantidad de O<sub>2</sub> absorbido en un tiempo dado, por una misma masa de materia respirante:

$$QR = \frac{\text{CO}_2 \text{ producido}}{\text{O}_2 \text{ absorbido}}$$

deben expresarse en las mismas unidades

El valor teórico del QR varía según la naturaleza del metabolito utilizado en la combustión respiratoria:

- ácido orgánico: (superior a 1)



- glúcido: (unidad: 1)



- Lípido: (menor que 1)

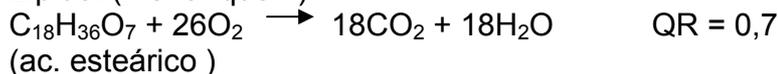


Tabla 1. Intensidad respiratoria de diversos tejidos vegetales.  
(mL O<sub>2</sub>/h/g materia fresca)

<u>Planta</u>	<u>Organo/tejido</u>	<u>IR</u>
Zanahoria	raíz	25
	hoja adulta	440
Fresno	tallo - floema	154
	cambium	233
	xilema	47
Espinaca	hoja	515
Manzana	parénquima de la pulpa	30
	cáscara	95
Grano de cebada (embebido en agua 15 h)	embrión	715
	endospermo	76

Tabla 2. Comparación de la IR de diversos tejidos del tallo de fresno.

<u>Tejido</u>	<u>IR</u> mL O <sub>2</sub> /h/g mat fresca	<u>IR</u> mL O <sub>2</sub> /h/mg de N proteico
Floema	167	112
Cambium	220	120
Xilema funcional	78	130
Xilema interno	31	76
Xilema de corazón	15	38

### 3. Factores de variación.

La respiración es un fenómeno fisiológico complejo en el que intervienen numerosas reacciones químicas, controladas cada una por las cantidades de sustrato disponible, las condiciones de pH o de la temperatura, la difusión de los gases, etc.

Los factores externos (temperatura, composición de la atmósfera, iluminación) controlan indirectamente la intensidad de la respiración, al igual que los factores internos propios de la planta (edad, estado de desarrollo), que influyen directamente sobre los ciclos metabólicos.

La respiración está controlada simultáneamente por muchos factores, de ellos los factores limitantes son la temperatura y la presión parcial de oxígeno.

#### A - Efecto de la temperatura.

Intensidad máxima a 40 °C, temperatura óptima para la actividad respiratoria de las plantas.

Numerosas plantas tienen una temperatura óptima entre 30-40°C. Las temperaturas más elevadas pueden desnaturalizar las proteínas

La respiración, al igual que otros procesos metabólicos es sensible a los cambios de temperatura.

- A temperaturas próximas a 0°C la Intensidad de la respiración se hace muy baja (Conservación de frutas y vegetales).
- Si la temperatura es muy alta se desnaturalizan las proteínas.
- Las temperaturas óptimas varían para las distintas especies; generalmente entre 35-45°C están los máximos.

#### B - CO<sub>2</sub>.

- Altas concentraciones de CO<sub>2</sub> disminuyen sensiblemente el proceso degradatorio. Ejemplo: Conservación de frutas y vegetales en bolsas con alta concentración de CO<sub>2</sub>.

#### C - Presión de O<sub>2</sub> en la atmósfera.

El oxígeno del medio que rodea a la planta (tanto el O<sub>2</sub> atmosférico como el gas disuelto en el agua para las plantas acuáticas) es considerado uno de los sustratos de las oxidaciones biológicas.

La respuesta depende de la disponibilidad de O<sub>2</sub>, límite que se obtiene o alcanza con un 20% de O<sub>2</sub> en el aire, para la mayor parte de las plantas terrestres. Esto significa que la intensidad respiratoria (IR) de las plantas terrestres es óptima a las concentraciones normales de O<sub>2</sub> en la atmósfera. Este es un ejemplo de la adaptación de las plantas al ambiente.

Las raíces de arroz normalmente sumergidas en los cultivos anegados, alcanzan su IR máxima en el entorno de un 6% de O<sub>2</sub> en el medio. Este es otro ejemplo de adaptación, la cantidad de O<sub>2</sub> disuelto en el agua es suficiente para el desarrollo normal de las raíces en el arroz.

Un aumento de la concentración de O<sub>2</sub> por encima del normal (20-21%) atmosférico no produce cambios significativos en la respiración, pero si favorece la fotorrespiración.

En condiciones de falta de oxígeno (anaerobiosis) las células fermentan sus reservas carbonadas y se pueden acumular productos tóxicos que pueden ocasionar la muerte del protoplasma.

#### D - Efecto simultáneo de la temperatura y la presión de oxígeno.

Existen efectos combinados de la temperatura y de la tensión de O<sub>2</sub> sobre la intensidad de la respiración de raíces de las plantas. Por ejemplo en las semillas de la cebolla, el O<sub>2</sub> es limitante entre 0-20% en el aire. La intensidad de la respiración aumenta en la medida que se incrementa la concentración de O<sub>2</sub> para una temperatura dada. A partir de los 35°C comienza la desnaturalización de las proteínas. Esto da lugar a una disminución de la intensidad respiratoria y por valores de QR anormales, superiores a 1.

#### E - Nutrición nitrogenada.

Las fuertes absorciones de nitrato por las raíces de las plantas están acompañadas por fuerte consumos de O<sub>2</sub>. La absorción de iones es un proceso activo y los transportadores presentes en las membranas de las células de la raíz consumen mucha energía.

Las concentraciones de O<sub>2</sub> para las cuales se obtienen las máximas absorciones varían de una planta a otra y de un tejido a otro.

Estos contenidos óptimos reflejan la adaptación de las plantas a su ambiente:

- las raíces subterráneas reducen su absorción por debajo de un 10-15% de O<sub>2</sub> entre las partículas del suelo.
- Arroz anegado puede ocurrir a niveles mas bajos 3-6%.
- En soluciones nutritivas las plantas necesitan una buena aereación continuamente. (Ejemplo: cultivo hidropónico).

#### F - Estado de desarrollo.

La edad de la planta, el estado de imbibición de los tejidos, la cantidad de células con sustancias de reserva, pueden influir sobre la IR. Se detecta en general una disminución de la IR de los tejidos a través del desarrollo.

En el envejecimiento pueden detectarse variaciones en la IR (maduración de las frutas, tejidos "in vitro", etc) donde puede detectarse un incremento en la IR. Esto ocurre cuando la IR se expresa en función del N-proteico de las proteínas activas (B) sin tener en cuenta el agua y las reservas.

#### G - Hidratación del protoplasma.

Si bien en la imbibición de la semilla se acelera notablemente la respiración, se ha detectado que en plantas sometidas a un estrés hídrico se incrementa la velocidad e intensidad de la respiración.

### H - Edad y tipo de tejido:

- Diferentes tipos de tejidos y órganos de la planta tienen diferentes velocidades de respiración, dependiendo de su actividad metabólica y su disponibilidad de oxígeno.
- En un órgano como la hoja ocurren cambios durante su desarrollo en la respiración:
  - es alta durante la expansión celular.
  - es menor y estable cuando la hoja está madurando y actúa fisiológicamente a plena capacidad.
  - se incrementa ligeramente y después disminuye durante la senescencia y muerte de la hoja.
- A lo largo del ciclo de vida de una planta hay cambios notables en la respiración:
  - dormancia o latencia de la semilla es mínima.
  - inhibición y germinación muy alta en las semillas, donde están las reservas, para producir abundante energía metabólica.
  - fase embrionaria: ápices de crecimiento necesitan mucha energía metabólica para su desarrollo.
  - fase juvenil también es alta.
  - maduración y senescencia: al final disminuye la respiración.

### Utilización de la energía respiratoria en el organismo vegetal.

Tres componentes principales se combinan para caracterizar la utilización por parte de la planta, de la energía producida globalmente en el proceso respiratorio:

- la **respiración de crecimiento**: energía utilizada por la biosíntesis ligada al crecimiento.
- la **respiración de mantenimiento**: energía utilizada para renovación de los componentes celulares.
- la **respiración para la absorción de los iones**: (este último puede estar comprendido en la respiración de mantenimiento).

Diversos autores han propuesto la siguiente ecuación para relacionar ambos conceptos

$$R = aP + bW$$

Donde:

R: IR de la planta entera

P: IF (intensidad fotosintética de la planta entera).

W: peso de materia seca de la planta entera

a,b: constantes de proporcionalidad.

aP: respiración de crecimiento, considerada proporcional a la cantidad de materia orgánica fijada por la fotosíntesis

bW: respiración de mantenimiento proporcional a la masa de la planta

Thornley en 1970 propuso otra ecuación:

$$R = \frac{\Delta S_r}{\Delta t} + \frac{\Delta S_m}{\Delta t}$$

donde:  $\Delta S_m$ : cantidad de sustrato consumido durante el intervalo de tiempo  $\Delta t$  para asegurar el mantenimiento del organismo.

$\Delta S_r$ : cantidad de sustrato consumido durante el mismo tiempo para asegurar el crecimiento (para la producción de una cantidad de materia seca  $\Delta W$ ).

- La cantidad total de sustrato consumido durante el tiempo  $\Delta t$  es:

$$\Delta S = \Delta W + \Delta S_r + \Delta S_m$$

- El rendimiento de la respiración  $Y_G = \frac{\Delta W}{\Delta W + \Delta S_r}$

- El coeficiente de mantenimiento de la respiración (m) está dado por la expresión:

$$m = \frac{1}{W} \cdot \frac{\Delta S_m}{\Delta t} \quad \text{ó} \quad \frac{\Delta S_m}{\Delta t} = mW$$

Esto significa que la cantidad de sustrato ( $\Delta S_m$ ) utilizada para el mantenimiento del organismo vegetal es proporcional a la masa (W) de materia seca.

Combinando todas estas expresiones, se arriba a la ecuación final:

$$R = \frac{(1-Y_G)}{Y} \cdot \frac{\Delta W}{\Delta t} + mW$$

La IR de la planta entera (R) puede ser expresada por gramo de materia seca (r):

$$r = \frac{R}{W} = \frac{(1 - Y_G)}{Y_G} \cdot \frac{1}{W} \cdot \frac{\Delta W}{\Delta t} + m$$

Esta ecuación muestra que tanto la tasa de crecimiento ( $\Delta W / W \cdot 1/\Delta t$ ) permanece constante, es decir que durante toda la fase de crecimiento exponencial, el rendimiento respiratorio ( $Y_G$ ), el coeficiente de mantenimiento (m) y la intensidad respiratoria (r) permanecen constantes.