

Locomoção terrestre e demanda metabólica: uma revisão histórica

Terrestrial locomotion and metabolic demand: a historical review

José Guilherme Chaui-Berlinck

Departamento de Fisiologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, Rua do Matão tr. 14, 321, 05508-090, São Paulo, SP, Brasil

Contato do autor: jgcb@usp.br

Resumo. O estudo da locomoção em meio terrestre, ou seja, sobre um substrato sólido, trouxe dois grandes enigmas quanto à energética do deslocamento. Um destes diz respeito à existência de velocidades preferenciais de deslocamento para cada tipo de passada (andar, trotar, correr), e se tais velocidades estão relacionadas a uma economia de energia. O segundo diz respeito ao que causa a demanda energética para o deslocamento, pois, supostamente, a energia cinética vertical do centro de massa é convertida a potencial, e vice-versa, além de não haver uma movimentação do substrato como ocorre no nado e no vôo. O presente artigo apresenta, sob o viés do autor, um apanhado cronológico de 40 anos de pesquisa na área, com os resultados e interpretações dadas no que tange aos dois enigmas acima citados.

Palavras-chave. *Energética; deslocamento; velocidade preferencial; aparelho locomotor; sistema músculoesquelético.*

Abstract. The studies of terrestrial locomotion, that is, to move using a solid substrate basis, brought out two grand energetics puzzles. One is in regard of the existence of preferential speeds in each stride (walk, trot, run), and whether these speeds are related to some economy in energy. The other is related to the very nature of the energy demand during locomotion, since it is assumed that kinetic and potential energies of the center of mass interchange into each other. Besides, in opposition to flight and to swim, there is no movement of the substrate itself. The present manuscript presents, under the bias of the author, a chronological review of 40 years of research in the area, covering topics regarding the two enigmas cited above.

Keywords. *Energetic; displacement; preferential speed; locomotor apparatus; locomotor system.*

Recebido 22mar12

Aceito 11abr13

Publicado 15jan14

Introdução

É notado que vertebrados se deslocam com velocidades preferenciais dentro de um determinado padrão de passada, como, por exemplo, trote ou galope, e que, aparentemente, estas velocidades são as que minimizam o gasto energético do deslocamento. Mais ainda, existe uma relação linear entre a velocidade de deslocamento e o gasto metabólico.

Curiosamente, por outro lado, a que se relaciona o gasto para deslocamento no substrato terrestre não é completamente claro. Enquanto que a locomoção em substratos fluidos, i.e., ar ou água, implica em causar o deslocamento de uma massa do meio, e, portanto, identifica-se para onde a energia foi transferida, no caso do substrato sólido tal identificação não é patente. Além disso, a energia para elevar o centro de massa a cada passada é devolvida ao sistema nos intervalos nos quais o centro de massa desce e, desta forma, também aí não parece residir o cerne do gasto metabólico para o deslocamento.

O presente artigo pretende apresentar, de maneira

cronológica, uma série histórica de mais de 40 anos de estudos relacionados a estes problemas, dentro de uma perspectiva comparativa, na busca de uma explicação para as relações de custo metabólico, velocidade e tamanho corpóreo para o deslocamento em substrato sólido.

1968

Um dos primeiros estudos que parece ter trazido à tona a questão da velocidade preferencial de locomoção foi o de Menier e Pugh, em 1968. Neste estudo, os autores mediram o consumo de oxigênio em cinco atletas enquanto estes se locomoviam a diferentes velocidades, sendo que os deslocamentos eram andando ou correndo (Figura 1).

Na maioria dos animais, e, particularmente, em aves e mamíferos, a energia dos alimentos é transferida aos processos orgânicos utilizando oxigênio. Desta maneira, em grande parte das situações, a medida do consumo de oxigênio por um organismo é uma estimativa de seu gasto energético, sendo denominada por calorimetria indireta.

No experimento realizado por Menier e Pugh, nota-

-se que a transição do andar para o correr acontece na velocidade na qual o gasto energético dos dois tipos de passada é similar, sendo que, em velocidades mais baixas que esta, correr seria mais custoso que andar e, em velocidades mais altas, andar se torna mais custoso que correr (Figura 1). Isto sugere que, de alguma maneira, os sistemas de controle orgânicos possam perceber a velocidade na qual deva ser efetuada a transição entre os tipos de passada.

Desta forma, o estudo em seres humanos abriu duas questões. Uma relacionada a porque as diferentes passadas teriam gastos diferentes. Outra relacionada a como o organismo detecta a velocidade para transição.

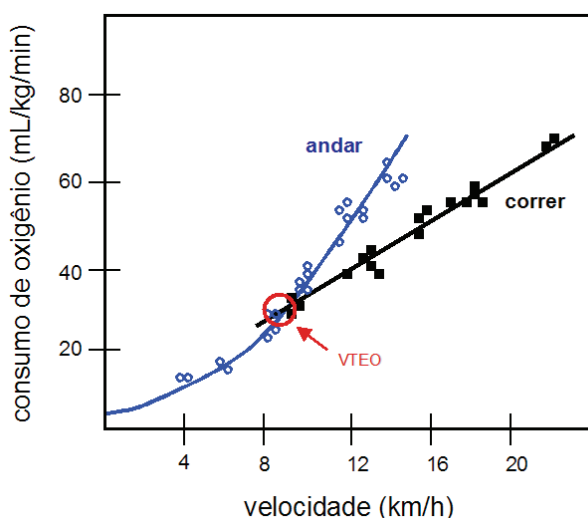


Figura 1. Consumo de oxigênio em função da velocidade de locomoção. Os dados foram obtidos em cinco atletas masculinos. Em azul, dados para o andar. Em preto, dados para o correr. As linhas são, apenas, ilustrativas, pois não foi feito nenhum ajuste estatístico no original. Note a velocidade na qual andar e correr têm gasto energético similar (ao redor de 10 km/h, círculo vermelho). Esta velocidade será denominada, em anos mais adiante, por Velocidade de Transição Energeticamente Ótima (VTEO). A figura foi elaborada com base na figura apresentada em Menier e Pugh, 1968.

1981

Hoyt e Taylor, em 1981 publicam um estudo, semelhante ao de Menier e Pugh citado acima, porém utilizando cavalos treinados a se locomover com diferentes tipos de passada (andar, trotar, galopar) sobre esteiras rolantes. O gasto energético foi contabilizado, através do consumo de oxigênio, para diferentes velocidades nas diferentes passadas. Em escala ampla, o gasto energético manteve uma relação linear com a velocidade de deslocamento, apesar de que, dentro de cada tipo de passada, afora correr, o consumo de oxigênio tem uma faixa de variação não linear (Figura 2A). Por outro lado, quando os resultados são expressos em gasto por unidade de distância percorrida, emerge, claramente, a relação não linear entre a demanda energética nos diferentes tipos de passada (Figura 2B), à semelhança do obtido para humanos (descrito na seção anterior).

A partir destes resultados, os autores concluem que cavalos, assim como humanos, mudam de passada e selecionam velocidades dentro de cada tipo de passada de modo a minimizar o gasto energético. Neste contexto, citam que observações de manadas em deslocamento sugerem que tal tipo de fenômeno possa ser de caráter geral em animais terrestres.

Num outro enfoque, considerando o gasto energético em larga escala, Hoyt e Taylor concluem que parece ser útil continuar a usar uma relação linear única para a relação entre o consumo de oxigênio e a velocidade de deslocamento em estudos comparativos da energética da locomoção. Assim, as questões surgidas com o estudo de Menier e Pugh continuam abertas, e agora se estendem a um grupo maior de animais.

1982

O grupo de C. R. Taylor publica, no ano de 1982, um conjunto de 4 artigos sob o tema “Energética e Mecânica da Locomoção Terrestre”. O primeiro destes artigos, acerca do consumo de energia como uma função da velocidade e do tamanho corpóreo em aves e mamíferos, é dedicado à questão de que a energia consumida pelos músculos na corrida é utilizada na transformação de energia química em mecânica (Taylor et al., 1982).

A.V.Hill, ganhador do prêmio Nobel de 1922 junto a Otto Fritz Meyerhof pelos trabalhos relacionados à energética da contração muscular, apresentou, na década de 1950, um conjunto de análises quanto à locomoção. O estudo do grupo de Taylor toma tais análises como ponto de partida. Nestas, Hill define que há três propriedades básicas de músculos esqueléticos independentes de tamanho corpóreo: (1) força máxima por área de seção; (2) trabalho máximo por unidade de massa; (3) eficiência máxima na conversão de energia. Hill conclui, segundo citado no estudo de Taylor e colaboradores, que animais pequenos devem consumir mais energia por unidade de massa para manter uma mesma velocidade que um grande, pois cada grama consome o mesmo e realiza o mesmo trabalho, mas o pequeno tem que dar muito mais passos. Taylor e seus associados, Heglund e Maloiy, têm, então, como objetivos, estender a análise a uma ampla variação de massas corpóreas e velocidades de deslocamento e obter um modelo de escala da relação “energia x massa x velocidade”.

A partir de dados obtidos para mamíferos e aves de deslocamento terrestre (ou seja, não se trata de voo), com massas corpóreas da ordem de 10^1 a 10^6 gramas, os autores estabelecem a seguinte relação entre demanda metabólica (\dot{E}_{metab} , em unidades de watts), massa corpórea (M_b , em kg) e velocidade (u , em $m \times s^{-1}$):

$$\frac{\dot{E}_{metab}}{M_b} = 10,7 \cdot M_b^{-0,316} \cdot u + 6,03 \cdot M_b^{-0,303} \quad (1)$$

O segundo termo do lado direito da equação (1) representa a taxa metabólica basal. O primeiro termo é o que contém a relação do gasto energético com a velocidade. Como preconizado no estudo de Hoyt e Taylor, 1981, citado anteriormente, tal relação se apresenta como linear.

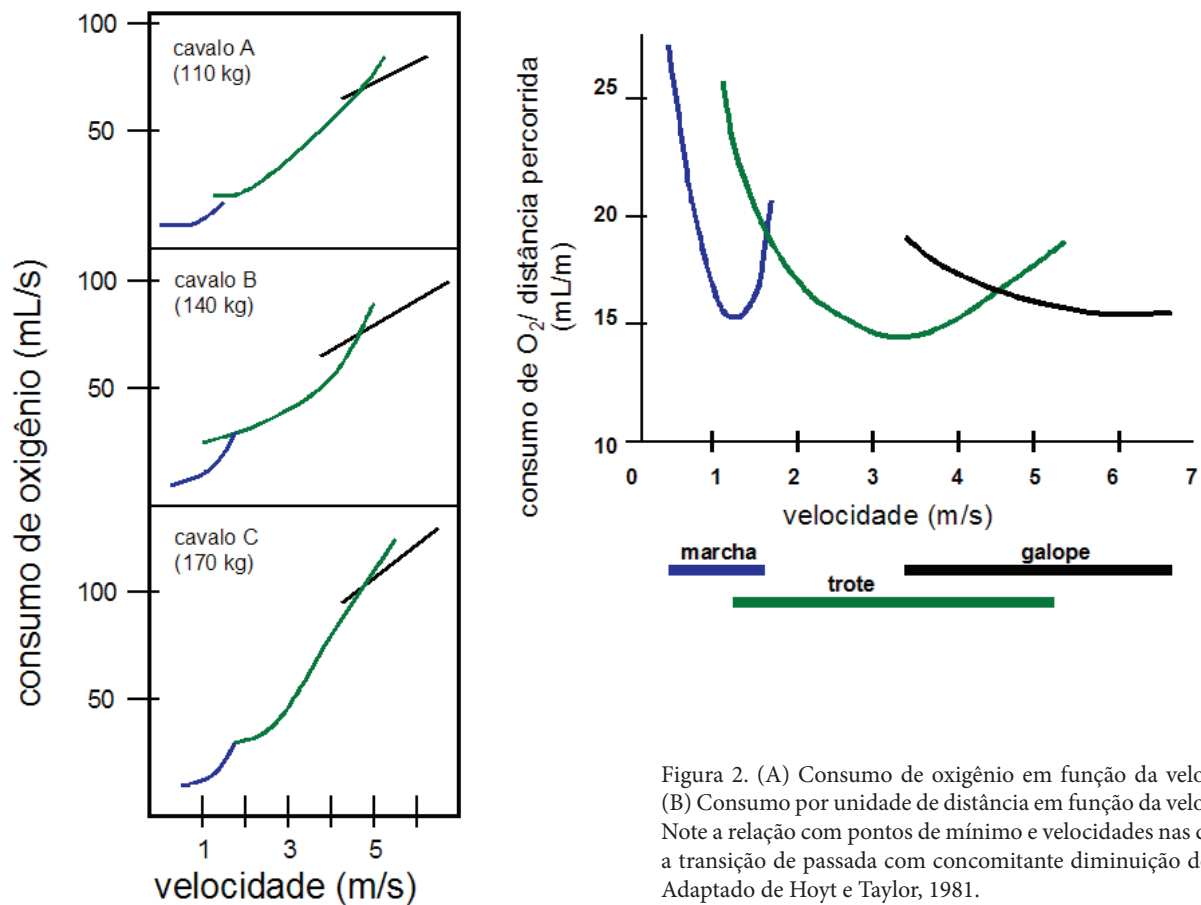


Figura 2. (A) Consumo de oxigênio em função da velocidade. (B) Consumo por unidade de distância em função da velocidade. Note a relação com pontos de mínimo e velocidades nas quais há a transição de passada com concomitante diminuição do gasto. Adaptado de Hoyt e Taylor, 1981.

A demanda metabólica está expressa, na equação (1), por unidade de massa corpórea (i.e., $\dot{E}_{\text{metab}}/M_b$). Note que, portanto, o custo para locomoção, *por unidade de massa*, se torna menor para animais maiores, dado o expoente negativo da massa corpórea (-0.316). Tal resultado confirma a previsão de A. V. Hill acerca de que animais menores têm um custo proporcionalmente maior para se locomover.

Utilizando os dados da demanda energética na transição entre o trote e o galope para os animais de diferentes tamanhos, o grupo obteve mais um importante resultado, ilustrado através da Tabela I. Nesta tabela, nota-se que a demanda energética na transição entre passadas é aproximadamente a mesma, independentemente da massa corpórea (última coluna): algo ao redor de 5 joules por passo por kg. Portanto, A. V. Hill fez uma previsão corre-

ta: a eficiência da contração muscular é independente do tamanho corpóreo (veja, contudo, mais abaixo).

Através deste valor constante de 5J/kg/passo, obtido na transição entre o trote e o galope, os autores definem o que chamam de “velocidade fisiologicamente equivalente”. Esta velocidade seria, então, a velocidade na qual haveria uma similaridade no processo de locomoção, independentemente de tamanho, e permitiria comparações adequadas.

Um segundo artigo, de 1982, intitulado “Mudanças de energia cinética dos membros e corpo como função da velocidade e tamanho em aves e mamíferos”, Fedak e colaboradores examinam a hipótese formulada por Hill (1950), Gray (1968) e Hildebrand (1974) – ver estudos citados por Fedak et al. (1982) –: a maior parte da energia consumida para manter uma velocidade constante é

Tabela I. Energia consumida por passo por unidade de massa para quadrúpedes de diferentes tamanhos na velocidade de transição trote-galope (adaptada de Taylor et al., 1982).

Massa corpórea (kg)	Velocidade na transição trote-galope (m/s)	Frequência de passos na transição trote-galope (passos/s)	Energia metabólica consumida por kg por passo (J/kg/passo)
0.01	0.51	8.54	5.59
1.00	1.53	4.48	5.00
100	4.61	2.35	5.53

utilizada para mover os membros em relação ao tronco. O que se busca é a relação linear do consumo de energia com a velocidade e a diminuição do custo específico de transporte com o aumento da massa corpórea, resultados oriundos do estudo anterior (ver equação (1)).

Dada a hipótese de que a energia consumida seria para manter a movimentação dos membros em relação ao tronco, a potência consumida seria proporcional à velocidade elevada a um certo coeficiente k , e o valor de k estaria entre 2 e 3. Para testar a hipótese, bem como obter dados a respeito da energia cinética dos membros durante a locomoção, foram utilizadas setes espécies, com massa corpórea entre 44g e 98kg. Os animais foram treinados a correr em diferentes velocidades e foram filmados e a energia cinética estimada a partir de pesagens de secções.

A relação obtida para a taxa de variação da energia cinética total em relação à velocidade foi a seguinte:

$$\frac{\dot{E}_{KE,tot}}{M_b} = 0,478 \cdot u^{1,53} \quad (2)$$

(as unidades são as mesmas da equação (1)). Desta maneira, nota-se que a relação não é linear e, portanto, não é a energia cinética dos membros (em relação ao tronco) que explica a linearidade da demanda metabólica com a velocidade. Mais ainda, o coeficiente de 1,53 se encontra fora da faixa prevista por Hill, Gray e Hildebrand, o que reforça a idéia de que não é a energia cinética, isoladamente, o principal componente da demanda metabólica para locomoção.

Num terceiro estudo publicado (Heglund et al., 1982a), o grupo aborda o trabalho requerido para elevar e reacelerar o centro de massa durante um passo - $E_{CM,tot}$. A seguinte relação foi obtida:

$$\frac{\dot{E}_{CM,tot}}{M_b} = 0.685 \cdot u + 0.072 \quad (3)$$

A relação, apesar de linear, não explica a relação da demanda total com a massa corpórea (equação (1)).

A partir dos resultados, os autores chegam a um conjunto de conclusões.

O andar de pequenos bípedes utiliza mecanismo similar ao pendular de grandes animais, e há até 70% de reaproveitamento da energia mecânica. O correr de pequenos quadrúpedes tem mesma relação força-velocidade que o de grandes. Há, contudo, uma importante diferença, que é a recuperação de energia. Como os quadrúpedes pequenos aterrissam com os membros dianteiros e se lançam com os traseiros, pouca energia pode ser reaproveitada.

Quanto ao componente da energia relacionada ao centro de massa, concluem que a $E_{CM,tot}$ cresce linearmente com a velocidade, porém seu incremento não explica as relações de escala do custo metabólico total. Por unidade de massa, a relação da $E_{CM,tot}$ com a velocidade é independente da massa corpórea (equação (3)). Desta maneira, o aumento da amplitude de oscilação de energia do centro de massa com o aumento do tamanho é compensado por uma diminuição na frequência das passadas.

No último dos artigos publicados nesta série no Journal of Experimental Biology (Heglund et al., 1982b),

o grupo se dedica às mudanças de energia mecânica total. Partindo do pressuposto de que a energia mecânica total (E_{mec}) é a soma de três componentes, i.e., a energia cinética dos membros, a energia do centro de massa e a energia elástica dos elementos músculo-esqueléticos, os autores tecem as seguintes considerações:

Músculos antagonistas são responsáveis por menos de 15% do trabalho total

Perdas pela viscosidade do ar são desprezíveis

Perdas por fricção contra o solo são nulas

A eficiência muscular é a razão E_{mec}/E_{metab}

Se os músculos operam numa eficiência ótima, então $E_{mec} \propto E_{metab}(M_b, u)$

Os autores afirmam que o componente elástico músculo-esquelético não é simples de ser mensurado diretamente. Então, irão partir do pressuposto de que este componente é nulo e que, portanto, toda a energia mecânica provem da obtenção química direta, sem acúmulo elástico para reaproveitamento. Os resultados obtidos para a eficiência mecânica da locomoção estão ilustrados na Figura 3. Nota-se, portanto, que a eficiência é maior para animais maiores e que tal eficiência varia com a velocidade. Portanto, de fato, A.V.Hill chegou à conclusão certa (a respeito do trabalho muscular máximo por passada por massa) por vias erradas: a eficiência não se mantém constante. Animais menores parecem acumular menor quantidade de energia elástica no sistema músculo-esquelético - as causas precisam ser melhor exploradas.

Assim, os autores concluem:

- A força muscular para aumentar a velocidade precisa ser gerada e decair mais rapidamente : isto é obtido pelo recrutamento de fibras rápidas com ciclagem mais rápida das pontes cruzadas

- Animais menores têm uma maior quantidade de fibras rápidas: isto poderia ajudar a explicar o expoente -0.3 (veja equação 1) de escala com a massa corpórea no

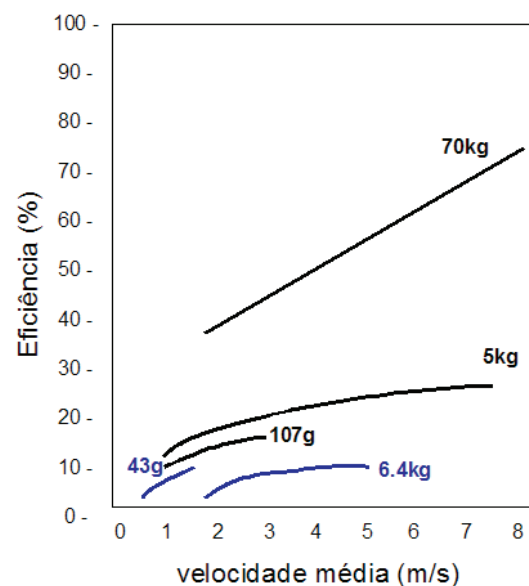


Figura 3. Eficiência mecânica em função da velocidade para animais de diferentes massas corpóreas (indicadas na figura). Em azul, aves, em preto, mamíferos. Adaptado de Heglund et al., 1982b, citado anteriormente.

custa de locomoção

- Em contrações isométricas, mais de 30% da energia é gasta no bombeamento de Ca^{++} : se tal custo for o mesmo para cada contração por grama de músculo então há um aumento de demanda com velocidade e massa paralelo à frequência de passadas

Como ápice desta série de estudos, os autores concluem que a taxa de geração de energia mecânica não parece explicar a relação de velocidade e massa corpórea com a demanda metabólica da locomoção (Heglund et al., 1982b). Ou seja, os autores concluem que ainda não conseguiram estabelecer uma relação causal para a relação expressa pela equação (1). Os autores sugerem que os custos de ativação muscular e geração de força possam ser os fatores explicativos, mas o tema fica aberto para estudos posteriores.

1985 -1989

Em 1985, Myers e Steudel voltam a abordar a questão da energia cinética dos membros em relação ao tronco. Consideram importante variar as características inerciais dos membros, mantendo os demais fatores relacionados à energética da locomoção, constantes. Desta forma, medem o consumo de oxigênio em seres humanos com alterações da massa de membros, centro de massa e momento de inércia, visando discriminar o efeito de cargas no custo de elevar e acelerar o centro de massa do efeito no custo de acelerar e desacelerar os membros.

Os autores notam que há um progressivo aumento da demanda metabólica conforme a carga é colocada mais distalmente nos membros (entre a cintura pélvica e o tornozelo), e o mesmo vale em relação à massa adicionada (Figura 4). Portanto, diferentemente das conclusões do grupo de Taylor em 1982, concluem que o custo para acelerar e desacelerar os membros tem uma alta relevância no custo total da locomoção em função da velocidade.

Em 1988, Perry e colaboradores, entre os quais se encontram Heglund e Taylor, procuram abordar a seguin-

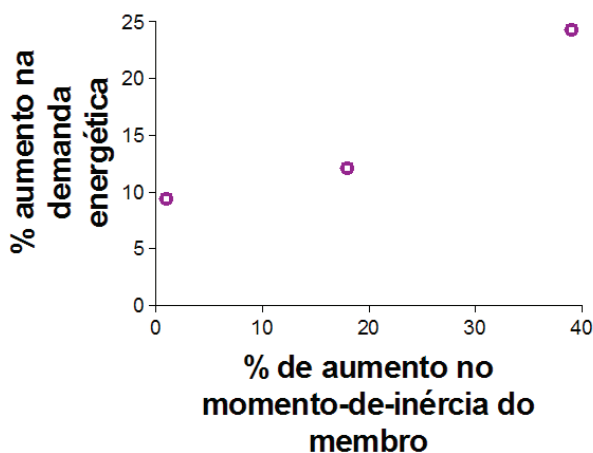


Figura 4. Aumento percentual da demanda energética em função do aumento percentual de massa nos membros. Note como a demanda tem um importante componente oriundo da energia cinética dos membros. Adaptado de Myers e Steudel, 1985.

te problemática: por que existem as velocidades preferenciais nos diferentes animais? Para tentar elucidar a questão, fazem medidas em plataforma de força e filmagem da movimentação do membros com o objetivo de estimar as forças presentes nos músculos.

Os resultados obtidos indicam que, nas velocidades preferenciais, o estresse muscular equivale a 1/3 do estresse isométrico máximo que o músculo sustenta (Figura 5). Assim, os autores sugerem que este fator (1/3) seja a referência para o controlador, resultando, então, na velocidade preferencial de cada animal, apesar de que possam manter picos semelhantes ao isométrico em máxima velocidade. Sugerem, ainda, que isto seja um fator de segurança para permitir o uso prolongado do sistema locomotor.

Ainda em 1988, Heglund e Taylor publicam um outro artigo, desta vez com os objetivos de estudar como a faixa de velocidades muda com a massa corpórea em dois quadrúpedes em trote e galope, como a frequência de passos muda com a velocidade e como a frequência muda com a massa corpórea em valores equivalentes de velocidade numa dada passada.

Nas velocidades preferenciais equivalentes, apesar de que a taxa de trabalho mecânico por unidade de massa ser a mesma, os animais menores consomem muito mais energia pois a frequência de passos é muito maior. Estes são resultados oriundos de estudos anteriores, já mencionados. Além disso, o custo para gerar força (por unidade de tempo, por unidade de massa) é proporcional à velocidade de encurtamento e independente do trabalho

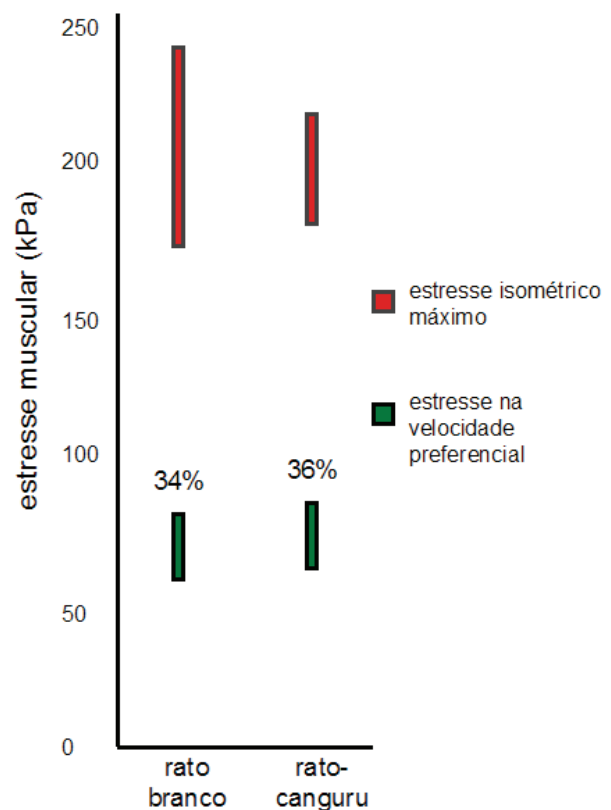


Figura 5. Estresse muscular (em kPa) no rato branco e no rato-canguru medidos na velocidade preferencial de deslocamento (verde) e na condição de esforço isométrico máximo (vermelho).

realizado pelo músculo. Desta maneira, Heglund e Taylor (1988) colocam, como hipótese, que os custos para ativar os músculos e para gerar uma unidade de força em uma unidade de tempo numa unidade de massa são diretamente proporcionais à frequência de passos nas velocidades equivalentes.

Os resultados indicam que as velocidades preferenciais são proporcionais à massa corpórea elevada ao expoente de 0,21, enquanto a frequência de passos é proporcional à massa elevada a -0,14. Afora a velocidade mínima de trote, as demais velocidades têm um gasto por passo e por unidade de massa que é independente da massa corpórea. Logo, o gasto total se torna linearmente dependente da frequência de passos do animal.

Combinando as escalas da velocidade preferencial com a de frequência de passo, obtém-se:

$$\text{distância (m) por passo} \propto M_b^{+0.33}$$

Ou seja, a distância percorrida por passo é, na velocidade preferencial, linearmente proporcional ao tamanho linear do animal (e.g., altura).

Concluem, então, que, de fato, parece ser o custo associado a ativar/desativar o músculo (potenciais de ação, bombas de Ca^{++} e Na^+/K^+) e para gerar força (formação/desligamento das pontes cruzadas actina-miosina) o responsável pelo aumento do gasto com a frequência de passos.

1990 - 1994

Karen Steudel, em 1990, volta a abordar a questão do custo para movimentação dos membros, em dois estudos. No primeiro (Steudel, 1990a), através da colocação de massas tanto no dorso quanto nos membros, a autora obtém que a adição da massa nos membros causa uma elevação na demanda proporcionalmente maior que a adição ao dorso. Desta maneira, volta a insistir que o custo para movimentação dos membros em relação ao tronco é um componente importante na demanda total da locomoção.

No segundo estudo (Steudel, 1990b), a autora divide o trabalho mecânico em dois componentes, o interno e o externo ($W_{\text{mec}} = W_{\text{ext}} + W_{\text{int}}$). O trabalho externo é o trabalho para elevar e acelerar o centro de massa. O trabalho interno é o trabalho para mover os membros em relação ao centro de massa. Como obtido pelo grupo de Taylor, em 1982, W_{ext} e E_{metab} são lineares com a velocidade (equações (1) e (3)). Este mesmo grupo ressaltou, ainda, que o W_{int} é não linear com a velocidade (equação (2)), mas, no estudo do grupo (Fedak et al., 1982) o trabalho interno não se mostrou relevante no custo total da locomoção. A autora coloca, então, como hipótese, que o trabalho interno (i.e., mover os membros em relação ao centro de massa) é substancial, porém desacoplado do trabalho total em uma faixa de velocidades.

Nos seus experimentos de 1990, Steudel utiliza cães com diferentes massas adicionadas tanto ao dorso quanto aos membros, e os animais correm em diversas velocidades. Os experimentos foram elaborados de maneira a diferenciar entre um baixo custo de trabalho interno (C_{int}), mensurado através da medida direta do consumo de oxigênio

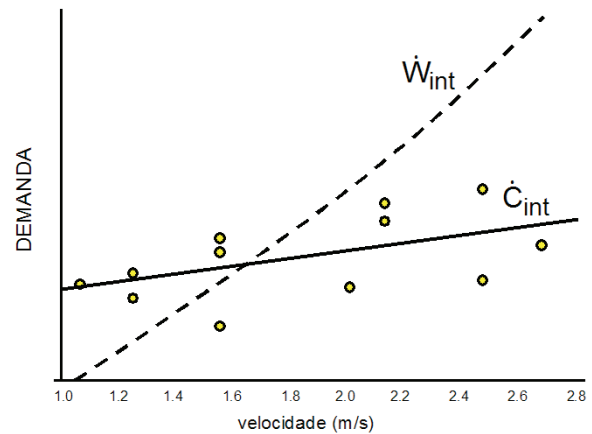


Figura 6. Demanda energética em função da velocidade. O custo do trabalho interno (C_{int}), medido através do consumo de oxigênio, é representado pelos círculos amarelos (dados empíricos). A linha cheia representa um ajuste, cuja inclinação não é significativamente diferente de zero. A linha tracejada é a estimativa, feita através da equação (2), do trabalho interno. Note que os dados não são adequadamente descritos através da função W_{int} . Adaptado de Steudel, 1990b.

do animal, e um desacoplamento entre o custo e este trabalho (W_{int}), estimado através de equações de mecânica. A Figura 6 ilustra os resultados obtidos. Como o custo da massa adicionada é o mesmo para todas as velocidades, então a morfologia do membro não afeta o custo de transporte, apenas o gasto total a uma dada velocidade. Segundo a autora, somente um desacoplamento é compatível com os resultados apresentados. Assim, a diminuição relativa do C_{int} com o aumento da velocidade implica na possibilidade do uso de fontes “não-metabólicas” de trabalho, como, por exemplo, o armazenamento e liberação de energia elástica. Ou seja, o componente elástico do trabalho mecânico, componente este nunca medido diretamente (ver Heglund et al., 1982b, citado acima), parece ser de importância não desprezível.

Em 1993, Farley, Glasheen e McMahon apresentam um estudo intitulado “Molas corredoras: velocidade e tamanho animal”. Os objetivos dos autores foram o de examinar como as propriedades do sistema massa-mola mudam com a velocidade do trote e dos saltos (hopping) e o de examinar como as propriedades do sistema massa-mola variam em função do tamanho corpóreo. Note, assim, que, agora, já se toma, por certo, que existe um componente elástico relevante na locomoção.

Os autores estabelecem o que chamam de constantes de mola (k_i): uma, k_{vert} , para o componente vertical de deslocamento do centro de massa entre o ápice do arco descrito durante a passada e o nadir; outra, k_{perna} , para o encurtamento da perna entre o nadir do arco e a posição em repouso (ver Figura 7). Estas constantes e o ângulo descrito pelo membro são medidos durante a locomoção em diferentes velocidades por mamíferos de diferentes espécies.

A partir dos resultados, os autores chegam à conclusão de que, no que tange à velocidade, o sistema opera através do aumento do ângulo coberto pela perna durante

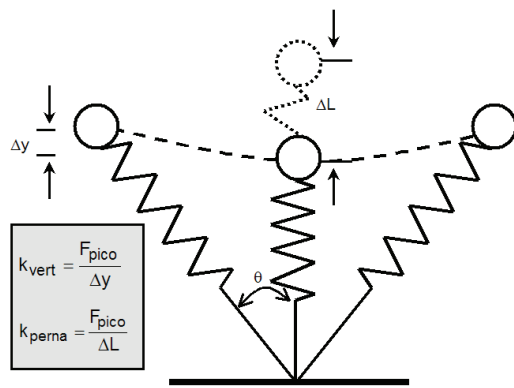


Figura 7. Esquema de pêndulo-mola utilizado como modelo de membros durante a locomoção (Adaptado de Farley et al., 1993). ΔL representa a compressão da perna e Δy a variação de altura do centro de massa durante a passada. θ é o ângulo coberto pela perna com a vertical.

o contato com o solo, mas com constante de mola k_{perna} fixa. Em outras palavras, a razão força de pico e ΔL não varia. Por outro lado, o aumento do ângulo θ leva a uma diminuição na curvatura, de concavidade voltada para cima, do arco descrito pelo pêndulo, diminuindo, assim, Δy . Isto, associado ao aumento de F_{pico} (descrito acima), resulta num incremento da chamada constante vertical, levando a uma diminuição do tempo de contato com o solo.

Nas relações de escala com o tamanho corpóreo (massa), na velocidade preferencial de deslocamento de cada animal, os ajustes estatísticos resultam nas proporcionalidades reportadas na Tabela II. Nota-se, portanto, que a força de pico mantém uma relação praticamente linear com a massa corpórea e as constantes de mola escalam com expoente $\approx 2/3$. Na velocidade preferencial de deslocamento, o ângulo coberto pelos membros é independente da massa corpórea (i.e., expoente próximo a zero).

O tempo para contato dos pés com o solo escala numa razão proporcional a $M_b^{0,19}$, e a potência gerada pela mola escala proporcionalmente a $M_b^{0,11}$. Quando os autores calculam o meio-período de ressonância dos sistemas,

Tabela II. Relações de escala com a massa corpórea na velocidade preferencial de deslocamento. Dados de Farley et al., 1993.

Componente	Razão de escala com a massa corpórea
Força de pico	$M_b^{0,97}$
ΔL	$M_b^{0,30}$
θ	$M_b^{-0,03}$
k_{perna}	$M_b^{0,67}$
k_{vert}	$M_b^{0,61}$
tempo de contato	$M_b^{0,19}$
\dot{W}_{mola}	$M_b^{0,11}$

este escala com expoente de 0,19, e a potência relacionada à oscilação do centro de massa escala com expoente de 0,12. Assim, os autores concluem que o modelo de mola resulta em previsões bastante adequadas do comportamento do sistema. Além disso, os resultados sugerem que, apesar das diferenças morfológicas, mamíferos se deslocam com similaridade dinâmica.

1995 - 1999

A esta altura, os estudos já passaram a permitir generalizações quanto aos padrões de deslocamento em terra (substrato sólido). Desta forma, Willems, Cavagna e Heglund (1995) concluem que o estudo do trabalho externo permitiu que se identificassem dois mecanismos gerais da locomoção terrestre:

andar: pêndulo-símile → recuperação máxima de energia na velocidade de cruzeiro

“correr”: quicar-símile → recuperação de energia através de comportamento elástico do sistema

Roberts e colaboradores, entre os quais se encontra R.C. Taylor, voltam a ter atenção na questão da transferência de energia mecânica (Roberts et al., 1997). Com a evolução tecnológica, medidas relacionadas ao componente elástico da energia mecânica, que antes eram impossíveis de se obter (ver a seção “1982”), agora podem ser realizadas. Neste estudo, os autores utilizaram perus, aves de locomoção terrestre, e mediram as forças e o comprimento no músculo gastrocnêmio dos animais em diferentes velocidades de corrida (Figura 8). As medidas indicam que os tendões e os componentes elásticos dos músculos produzem trabalho mecânico, e, ao mesmo tempo, as fibras musculares ativas produzem força. Assim, os autores concluem que, durante o deslocamento, o encurtamento é pequeno e o trabalho realizado também, mas isso é o suficiente para sustentar o peso corpóreo e, economicamente, os músculos agem mais como suportes ativos do que como máquinas de contração.

Apesar destes resultados realçando a importância dos elementos elásticos na economia de energia na locomoção, Gregersen, Silverton e Carrier, em 1998, obtêm dados em cães indicando que, no trote, 26% e, no galope, 56% da energia da locomoção é oriunda da contração muscular ativa (Gregersen et al., 1998). Mais ainda, os dados revelam que a recuperação de energia depende da “centralidade” da articulação, ou seja, quanto mais central (e.g., articulações das bacias pélvica e escapular) menor é a fração recuperada. Em outras palavras, a musculatura responsável pela movimentação de porções mais distais dos membros se beneficia mais da recuperação de energia por elementos elásticos.

2000 - 2004

Donelan, Kram e Kuo, em 2001, partem do conjunto de observações que as variáveis na passada preferencial parecem ser escolhidas de modo a minimizar o custo metabólico. Contudo, a base biomecânica para tal minimização não é, ainda, bem compreendida. Os auto-

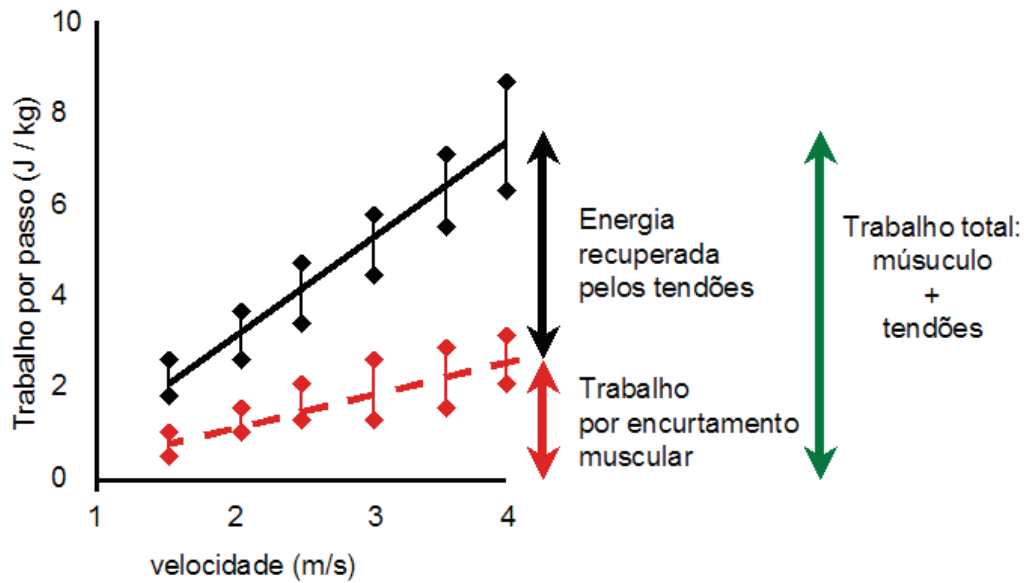


Figura 8. Trabalho realizado por passo por unidade de massa em função da velocidade em perus. Em vermelho, a energia vinda pela contração muscular, em preto, a energia recuperada através de componentes elásticos, em verde, o total. Nas velocidades mais elevadas, a energia recuperada chega a 60% do total. Adaptado de Roberts et al., 1997.

res estudam, então, em seres humanos, como a variação da largura entre os pés afeta a demanda. Note que esta largura não se refere ao tamanho da passada, mas, sim, à distância que há entre os pés considerando as pernas alinhadas verticalmente aos ombros do indivíduo. Segundo os dados obtidos, tanto em larguras maiores quanto em menores que a preferencialmente escolhidas pelos sujeitos experimentais, há aumento no custo da locomoção. A modelagem física indica que, para larguras maiores, há um custo adicional em se levantar o centro de massa, o que explicaria o aumento da demanda. Por outro lado, para larguras menores, os autores não têm explicação para a elevação do gasto.

Apesar de tentadora a interpretação de que os animais operam com custos metabólicos mínimos, nem sempre se consegue demonstrar que isto ocorre, de fato. Na maioria das vezes, o que o organismo foi selecionado a otimizar não é facilmente percebido, ainda mais quando múltiplos fatores concorrem para um certo comportamento ou certo resultado de processos fisiológicos. Desta maneira, os estudos desde a década de 1960 acabaram por criar a imagem de que a transição entre passadas (e.g., entre o andar e o correr em humanos, ou entre o trotar e o galopar em quadrúpedes) se dá numa velocidade de ótimo energético (ver Figura 1 - VTEO). Tseh, Bennett, Caputo e Morgan, em 2002, desafiam esta imagem. Estudando a transição de passadas em adolescentes, os autores mostram que a velocidade preferencial de transição é mais baixa que a velocidade energeticamente ótima (Tabela III). Ou seja, adolescentes não ajustam a transição de passadas em decorrência do gasto energético otimizado. Os autores concluem que outros fatores, além da VTEO, determinam a mudança de passada, conclusão, esta, semelhante a outros estudos em humanos e animais. Eles sugerem a percepção do esforço e características cinéticas da movi-

mentação das pernas como possíveis fatores concorrentes para sinalização da velocidade de mudança.

Em 2004, outro conceito é colocado em xeque. O grupo de Taylor havia sugerido, para explicar as relações de gasto com a locomoção em meio terrestre, a “Hipótese de Força”: os custos da fase de balanço são negligenciáveis e o gasto é determinado pela realização de força contra o solo. Marsh e colaboradores investigam o quanto do gasto energético está ligado ao balanço dos membros (Marsh et al., 2004). Utilizam galinhas d’angola e medem, durante a corrida em esteira, o fluxo sanguíneo muscular (usando microesferas), o consumo de oxigênio e o eletromiograma dos músculos responsáveis pela locomoção.

O primeiro resultado importante é que o fluxo sanguíneo muscular mantém uma relação linear com o gasto energético total (consumo de oxigênio). Este é um resultado importante pois valida a interpretação a ser dada para os demais resultados, como explicado abaixo. Através do eletromiograma, os autores mostram que, nas diferentes

Tabela III. VPT: velocidade preferencial de transição. Velocidade em metros por segundo, consumo de oxigênio em mL por kg por km. Dados de Tseh et al., 2002.

Variável	11 anos	13 anos	15 anos
VPT	2.01	2.08	2.12
VTEO	2.08	2.2	2.25
Razão VTEO / VPT	1.03	1.06	1.06
V _{O2} (VPT)	238	240	217
V _{O2} (VTEO)	257	258	232
Razão (VPT / VTEO)	1.08	1.08	1.07

velocidades, há uma mudança no padrão dos grupamentos musculares ativados. Contudo, as relações globais entre grupamentos ativos na fase de apoio no solo e grupamentos ativos na fase de balanço permanecem as mesmas. Ou seja, independentemente da velocidade, 25% do fluxo sanguíneo é dirigido aos grupamentos da fase de balanço. Dada a linearidade entre fluxo e demanda, tem-se que 25% da demanda é dada pela fase de balanço, independentemente da velocidade.

Desta maneira, os autores concluem que é essencial o entendimento das relações entre demanda, mecânica, velocidade e massa. Contudo, a Hipótese de Força como determinante do consumo necessita ser modificada para explicar as relações observadas

2005 -

Hoyt e colaboradores, em 2006, abordam uma outra questão, a das relações entre mecânica e parâmetros de passada em relação à energética da locomoção terrestre. Esta questão vinha permanecendo obscura nas décadas precedentes no sentido de que alguns grupos faziam referência a conceitos de energética e outros faziam referência a parâmetros de passadas e se tomava por intercambiáveis as análises. A Figura 9 ilustra as abordagens.

O estudo aborda se a mecânica pêndulo-mola utilizada para minimizar a demanda afeta a relação entre velocidade e taxa metabólica ou variáveis da passada. As variáveis medidas foram a frequência de passos, o “duty factor” (fração de tempo com os pés no chão) e o tempo de contato.

Em cavalos, os autores notam que existe uma grande concomitância entre tipos de passada (andar, trotar, galopar) nas velocidades nas quais ocorre a transição entre passadas. Mais ainda, nas velocidades de transição, o “duty factor” das pernas dianteiras é diferente do “duty factor” das pernas traseiras. Ou seja, não há como se caracterizar através dos parâmetros de passada o evento mecânico correspondente (diminuição relativa do gasto).

Em avestruzes, a mudança de passada ocorre a 2 m/s, quando a relação de fase entre a energia cinética horizontal e a soma da energia cinética vertical com a energia potencial gravitacional se aproxima de zero. Isto é, há a transição de passada quando o pico de energia cinética

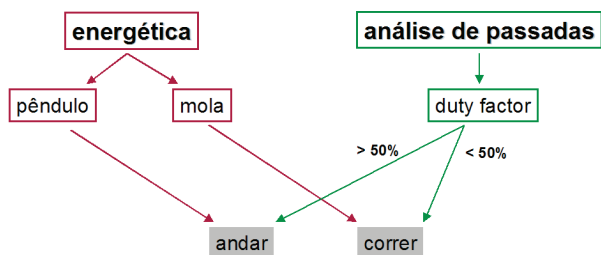


Figura 9. Relações entre a análise energética e a chamada “análise de passadas” para caracterizar o que é “andar” e o que é “correr”. A importância do estudo de Hoyt, Wickler, Dutto, Catterfeld e Johnsen (2006) foi a de mostrar que a análise de passadas não guarda relação com a energética e nem com os eventos que ocorrem na locomoção (ver texto).

horizontal dos membros tende a ser concomitante ao pico de energia mecânica vertical do centro de massa. Contudo, a variação na frequência de passos e no tempo de contato são contínuas, ou seja, estes fatores não apresentam quaisquer descontinuidades em suas variações com a velocidade que permita inferir a mudança mecânica. Mais importante ainda, o “duty factor” é maior que 50% mesmo para velocidades maiores que a velocidade de transição. Novamente, portanto, esta variável de passada não serve para caracterizar o evento mecânico (diferentemente do que é sugerido na Figura 9). Resultados similares foram obtidos para pôneis e para humanos.

Desta forma, os autores concluem que existe uma relação contínua (tipo logarítmica) entre velocidade e frequência de passos, e entre velocidade e tempo de contato. Mais importante, concluem que o termo “duty factor” para caracterizar as passadas deve ser abandonado pois gera confusão sem ter um correspondente mecânico definido.

Watson e colaboradores (2011), entre os quais estão Marsh e Hoyt, apontam que a opinião atual em relação à energética da locomoção apresenta um enigma quanto às velocidades e passadas preferidas. Muitos advogam que os animais escolham o par (velocidade, passada) de modo a minimizar o custo do transporte. Contudo, a taxa metabólica tem um incremento linear com a velocidade nas diferentes passadas - e, neste sentido, a inclinação da reta da relação da taxa metabólica com a velocidade é tomada como o custo do transporte. Isto leva a uma ausência de otimização: o custo é o mesmo para qualquer par (velocidade, passada), já que é a própria inclinação da reta. Temos, portanto, o problema que motivou as pesquisas aqui descritas, ainda aberto.

Conclusão

Assim, da questão inicial proposta por Taylor, Heglund, Fedak, Cavagna e Maloij em 1982 (quatro estudos citados na secção 1982), o que se elucidou em termos dos determinantes da relação gasto x massa x velocidade?

Massa: animais maiores conseguem ter uma maior eficiência devido a maior recuperação de energia elástica no sistema

Velocidade: dois mecanismos básicos atuam - o pêndulo (velocidades baixas) e a mola (velocidades altas)

- A velocidade preferencial está relacionada a um pico de força de 1/3 do máximo
- Mover os membros é um fator de gasto relevante no sistema
- Tempo de contato como o solo e frequência dos passos são fatores relacionados à energética
- “Duty factor” não parece ser uma variável com relevância na energética da locomoção
- Há relações lineares e relações não lineares entre o custo e a velocidade

Esta revisão da literatura não deve ser tomada como extensiva ou completa. A revisão foi feita partindo do conceito de otimização da energética da locomoção, indicada pelos dados representados na Figura 1 (Menier e Pugh,

1968) e das proposições oriundas do conjunto de estudos publicados em 1982 por Taylor, Heglund, Fedak, Cavagna e Maloiy. Tal revisão representa, portanto, um viés do autor no sentido indicado acima, e pretende, apenas, oferecer um ponto de partida para maior aprofundamento na área.

Referencias

- Donelan JM, Kram R, Kuo AD (2001). Mechanical and metabolic determinants of the preferred step width in human walking. *Proceedings Royal Society of London B* 268:1985-1992.
- Farley CT, Glasheen J, McMahon TA (1993). Running springs: speed and animal size. *Journal of Experimental Biology* 185:71-86.
- Fedak MA, Heglund NC, Taylor CR (1982). Energetics and mechanics of terrestrial locomotion. II. Kinetic energy changes of the limbs and body as a function of speed and body size in birds and mammals. *Journal of Experimental Biology* 97:23-40.
- Gregersen CS, Silverton NA, Carrier DR (1998). External work and potential for elastic storage at the limb joints of running dogs. *Journal of Experimental Biology* 201:3197-3210.
- Heglund NC, Cavagna GA, Taylor CR (1982a). Energetics and mechanics of terrestrial locomotion. III. Energy changes of the centre of mass as a function of speed and body size in birds and mammals. *Journal of Experimental Biology* 97:41-56.
- Heglund NC, Fedak MA, Taylor CR, Cavagna GA (1982b). Energetics and mechanics of terrestrial locomotion. IV. Total mechanical energy changes as a function of speed and body size in birds and mammals. *Journal of Experimental Biology* 97:57-66.
- Heglund NC, Taylor CR (1988). Speed, stride frequency and energy cost per stride: how do they change with body size and gait? *Journal of Experimental Biology* 138:301-318.
- Hoyt DE, Wickler SJ, Dutton DJ, Catterfeld GE, Johnsen D (2006). What are the relations between mechanics, gait parameters, and energetics in terrestrial locomotion? *Journal of Experimental Zoology A* 305:912-922.
- Hoyt, D. F. e Taylor, C. R (1981). Gait and the energetics of locomotion in horses. *Nature* 292:239-240
- Marsh RL, Ellerby DJ, Carr JA, Henry HT, Buchanan CI (2004). Partitioning the energetics of walking and running: swinging the limbs is expensive. *Science* 303(5654):80-83.
- Menier DR, Pugh LG (1968). The relation of oxygen intake and velocity of walking and running, in competition walkers. *Journal of Physiology* 197:717-721
- Myers MJ, Steudel K (1985). Effect of limb mass and its distribution on the energetic cost of running. *Journal of Experimental Biology* 116:363-373.
- Perry AK, Blickhan R, Biewener AA, Heglund NC, Taylor CR (1988). Preferred speeds in terrestrial vertebrates: are they equivalent? *Journal of Experimental Biology* 137:207-219.
- Roberts TJ, Marsh RL, Weyand PG, Taylor CR (1997). Muscular force in running turkeys: the economy of minimizing work. *Science* 275(5303):1113-1115.
- Steudel K. The work and energetic cost of locomotion. I (1990a). The effects of limb mass distribution in quadrupeds. *Journal of Experimental Biology* 154:273-285.
- Steudel K. The work and energetic cost of locomotion. II (1990b). Partitioning the cost of internal and external work within a species. *Journal of Experimental Biology* 154:287-303.
- Taylor CR, Heglund NC, Maloiy GM (1982). Energetics and mechanics of terrestrial locomotion. I. Metabolic energy consumption as a function of speed and body size in birds and mammals. *Journal of Experimental Biology* 97:1-21.
- Tseh W, Bennett J, Caputo JL, Morgan DW (2002). Comparison between preferred and energetically optimal transition speeds in adolescents. *European Journal of Applied Physiology* 88:117-121.
- Watson RR, Rubenson J, Coder L, Hoyt DE, Probert MW, Marsh RL (2011). Gait-specific energetics contributes to economical walking and running in emus and ostriches. *Proceedings Royal Society of London B* 278:2040-2046.
- Willems PA, Cavagna GA, Heglund NC (1995). External, internal and total work in human locomotion. *Journal of Experimental Biology* 198:379-393.