

Breno Teixeira Santos

Modelagem do Controle Motor para Minimização de
Geração de Entropia em Processos Mecânicos Periféricos

São Paulo

2008

Breno Teixeira Santos

Modelagem do Controle Motor para Minimização de
Geração de Entropia em Processos Mecânicos Periféricos

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biotecnologia da Universidade de São Paulo,
para a obtenção de Título de Mestre em
Ciências, na Área de Fisiologia.

Orientador: José Guilherme de Souza
Chaui Mattos Berlinck

São Paulo

2008

Santos, Breno Teixeira

Modelagem do Controle Motor para Minimização
de Geração de Entropia em Processos Mecânicos
Periféricos

91 páginas

Dissertação (Mestrado) - Instituto de Biociências
da Universidade de São Paulo.

Departamento de Fisiologia.

1. Controle motor 2. Modelagem matemática 3.
Entropia I. Universidade de São Paulo. Instituto de
Biociências. Departamento de Fisiologia.

Comissão Julgadora

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof. Dr. José Guilherme Chauí-Berlinck

Orientador

Ao vô José e à vô Estela

“Dirigimo-nos, pois, aos que são bastante ponderados para duvidar do que não viram e que, julgando o futuro pelo passado, não crêm que o homem haja chegado ao apogeu, nem que a Natureza lhe tenha virado a última página de seu livro.”

Allan Kardec - *O Livro dos Espíritos*

Agradecimentos

Ao meu pai pelas brigas e minha mãe pelo colo; pois é no calor da batalha que se talham os maiores heróis e, no abrigo do lar, onde eles curam as feridas.

À minha amada esposa por me levar a um novo patamar do que é Ser e do que é Humano.

Ao meu amigo “ZéGui”, por ser na Ciência o que o meu pai é nos demais aspectos da vida.

Ao meu irmão. Por ser tão bom no que faz, me mostrou muito do como fazer.

Aos meus sogros que, em tão pouco tempo fizeram tanto por, e para mim, de forma tão abnegada e carinhosa.

Ao Vitor Hugo “Negão” Rodrigues, pelo companheirismo, mutualismo e parasitismo. Além de todos os momentos de *ebonic wisdom*, te amo neném!

Ao José “Zé” Eduardo Soubhia Natali, portodososmomentosdeexcitantesedinâmicasdissensões sobreCiênciaVidaepotedeouroatrásdoarcoíris.

Ao Fernando “Fefex O que só o Homem vê” Silveira Marques que, no tatame da vida, entre um rola e outro, muito me ensinou sobre piscinas e Sorrisais.

Aos meus inimigos, saúde! A única coisa que conseguiram foi deixar mais doce o sabor da vitória.

À toda sociedade que, através de seus impostos, como num mecenato forçado à Ciência, me subsidiou ao longo dos últimos 8 anos. Que comece aqui o pagamento da minha dívida.

ÍNDICE

1	Introdução	9
2	Descrição e Validação Qualitativa do Modelo	17
2.1	Músculo Esquelético	17
2.1.1	Modelo de Músculo Isolado	20
2.2	Membro Locomotor	23
2.2.1	Frequência Natural de Oscilação	26
2.2.2	Medidas de Performance	28
2.2.3	Otimização	30
2.3	Sensores	33
2.3.1	Fusos	34
2.3.2	Corpos Tendinosos de Golgi	36
2.3.3	Modelos Matemáticos de Disparo de Proprioceptores	40
2.4	Controlador Neural	46
2.4.1	Modelos Matemáticos Utilizados	48
2.4.2	Proposta de Rede de Controle	51
3	Resultados	57
3.1	Busca da Otimização Mecânica	57
3.1.1	Em Relação a Geração de Entalpia	57
3.1.2	Em Relação ao Gasto Metabólico	61

3.1.3	Efeitos de Escala Biológica	63
3.2	Modelo Completo	65
4	Discussão	73
4.1	Sobre o Sistema Mecânico	73
4.2	Sobre a Rede Neural de Controle	75
4.3	Sobre o Sistema Integrado Mecânico-Neural	76
4.3.1	Crítica do Modelo	77
Anexo A	- Tabela de Constantes	79
Resumo		81
Abstract		82

LISTA DE FIGURAS

1.0.1 Blocos constituintes do estudo.	12
1.0.2 Propostas de redes neurais para controle motor.	16
2.1.1 Velocidade de encurtamento versus tensão.	18
2.1.2 O modelo original de Hill.	21
2.1.3 Elasticidade e comprimento muscular para k degrau e carga constante.	22
2.1.4 Elasticidade e comprimento muscular para k tipo onda quadrada e carga constante.	23
2.1.5 Elasticidade e comprimento muscular para k degrau e carga variável.	24
2.1.6 Elasticidade e comprimento muscular para k tipo seno e carga variável.	24
2.2.1 O modelo de membro locomotor.	25
2.2.2 Descrição vetorial do membro locomotor.	27
2.2.3 Frequência natural de oscilação e geometrias do membro locomotor.	27
2.2.4 Entalpia muscular.	30
2.2.5 Ativação muscular tipo senoidal.	31
2.2.6 Ativação muscular tipo dente-de-serra.	31
2.2.7 Ativação muscular tipo onda quadrada.	32
2.2.8 Relação força versus comprimento no músculo com diferentes ativações.	32
2.2.9 Distância linear percorrida.	33
2.3.1 Estrutura interna do fuso.	35
2.3.2 Disparo das fibras primárias e secundárias.	36
2.3.3 Estrutura interna do corpo tendinoso de Golgi.	38

2.3.4	Disparo do corpo tendinoso de Golgi e força desenvolvida pelo músculo.	38
2.3.5	Anatomia interna do corpo tendinoso de Golgi proposta por Gregory e Proske.	39
2.3.6	Resposta clássica do corpo tendinoso de Golgi.	40
2.3.7	Estrutura física do modelo do fuso.	42
2.3.8	Disparo do fuso para diferentes velocidades de alongação.	43
2.3.9	Disparo do fuso para diferentes amplitudes de alongação.	44
2.3.10	Modelo de Houk para o corpo tendinoso de Golgi.	45
2.3.11	Disparo do corpo tendinoso de Golgi para diferentes velocidades de alongação.	47
2.3.12	Disparo do corpo tendinoso de Golgi para diferentes amplitudes de alongação.	47
2.4.1	Resposta de um neurônio simulado.	51
2.4.2	Rede neural de controle.	52
2.4.3	Resposta dos freqüenciadores.	53
2.4.4	Resposta da rede de controle (potenciais).	54
2.4.5	Resposta da rede de controle (<i>spikes</i>).	55
3.1.1	Relações V/H e D/H versus freqüência de oscilação.	59
3.1.2	Entalpia versus freqüência de ativação em diferentes geometrias.	59
3.1.3	Relações V/H e D/H versus freqüência de ativação em diferentes geometrias.	60
3.1.4	Perfis da relação taxa metabólica versus ativação muscular.	62
3.1.5	Taxa metabólica versus freqüência de ativação em diferentes geometrias.	62
3.1.6	Relações V/M versus freqüência de ativação em diferentes geometrias.	64
3.1.7	Eficiência versus parâmetros de escala.	65
3.2.1	Resultado ilustrativo do modelo completo.	67
3.2.2	Diferentes perfis de ativação e passada em função do ganho da rede de controle.	69
3.2.3	Relação freqüência versus ganho.	70
3.2.4	Entalpia, taxa metabólica e otimizações em função do ganho da rede de controle.	71
3.2.5	Entalpia, taxa metabólica e otimizações em função da freqüência de ativação.	72
A-1	Pesos das sinapses da rede de controle.	79

LISTA DE TABELAS

3.1	Primeiros resultados do sistema pêndulo+músculos.	58
A-1	Valores das constantes utilizadas.	80

INTRODUÇÃO

“Quem quer adquirir uma ciência deve fazer um estudo metódico dela, começar pelo princípio e seguir o encadeamento e o desenvolvimento das idéias. Aquele que dirige a um sábio, ao acaso, perguntas acerca de uma ciência cujas primeiras palavras ignore, colherá algum proveito? Poderá o próprio sábio, por maior que seja sua boa vontade, dar-lhe resposta satisfatória?”

Allan Kardec - *O Livro dos Espíritos*



fluxo de energia em sistemas biológicos, do nível celular/organísmico, no indivíduo, até o nível populacional, em ecossistemas, vem sendo cada vez mais reconhecido como um ponto fundamental a ser estudado para o entendimento da dinâmica desses níveis de organização ([2, Alexander, 1996]). A partir dessa perspectiva, a evolução por seleção natural tende a ser entendida como mudanças nos processos que levam a uma minimização do gasto de energia por um dado sistema (no nível do indivíduo). Como corolário dessa abordagem, temos o estudo da otimização dos processos, otimização essa que minimizaria o funcional “demanda energética” (deixamos abertas as seguintes possibilidades no entendimento de minimização de demanda energética: minimização de força, ou energia ou potência em um sistema).

O paradigma descrito acima tem, por um lado, criado sérios vieses no tratamento comparativo da fisiologia, pois durante as décadas de 1950 até por volta de meados da década de 1990, as diferentes manifestações dos processos eram classificadas ou entendidas como seletivas ([21, Garland & Carter, 1994]). Em outras palavras, os estudos terminavam por concluir que variações eram adap-

tações. Por outro lado, o paradigma se mostrou extremamente importante para que se buscassem as convergências comuns aos diferentes processos. Sob esse prisma, inúmeros estudos terminaram por caracterizar a relevância da minimização de gastos em muitos diferentes processos (e.g., [7, Blake, 1991]). Entretanto, o que é interessante, é que a colocação de processos evolutivos como aqueles nos quais há diminuição do gasto energético, cria um paradoxo: os seres vivos vivem por não minimizarem a alocação de energia. Logo, um paradigma mais adequado deve ser empregado para que se possa ter uma hipótese de trabalho acerca de o que opera a seleção natural.

Chegamos, assim, no conceito de minimização de geração de entropia. A geração de entropia, conhecida, inicialmente, como “perda do trabalho útil”, é uma medida do quanto de energia é desperdiçada para a manutenção de um processo em funcionamento. Temos, assim, uma formulação que une a primeira e a segunda leis da termodinâmica, numa análise também conhecida como “exergia”, que permite que se estabeleça o quão ineficiente é um processo do ponto de vista global de seu funcionamento ([79, Sontag *et. al.*, 2003]). Essa idéia passa, portanto, a ser de suma importância para o entendimento do processo evolutivo por seleção natural. Organismos não buscam “minimizar a energia”, a seleção se dá na minimização da geração de entropia ([5, 77, 73, Bejan, 1996; Sella & Hirsh, 2005; Sabater, 2006]).

A locomoção é uma atividade que está na interface de dois problemas associados ao fluxo de energia no organismo. Primeiro, é através da locomoção que os animais em geral exploram o ambiente ao seu redor, para, entre outras coisas, buscar por fontes de energia. Segundo, o próprio ato da locomoção, como fenômeno mecânico, deve ser alvo de minimização de gasto de energia. Os fenômenos mecânicos nos organismos, como a ventilação ([66, 80, 83, 50, Ottis, 1964; Vitalis & Milsom, 1986; Whipp, 1996; Levine *et. al.*, 2000]), a circulação de fluidos corpóreos ([68, 29, 16, Piene, 1984; Hamalainen, 1989; Elzinga & Westerhof, 1991]), além da locomoção já mencionada, parecem operar em frequências compatíveis com as frequências naturais de oscilação de cada um desses sistemas. Isso sugere que os organismos procuram trabalhar próximos à região de ressonância de seus sistemas, o que tenderia a minimizar a força aplicada na geração dos movimentos. Estudos clássicos do grupo de Hoyt e Taylor ([43, 27, Hoyt & Taylor, 1981; Griffin *et. al.*, 2004]) mostraram que, na locomoção de vertebrados, a transição entre os tipos de passada (andar, trotar e galopar, no caso do estudo em questão) ocorre justamente quando se inicia um aumento na demanda energética em decorrência da eventual manutenção do tipo de passada (ver, ainda, [61, Minetti *et. al.*, 1999]).

Apenas com fins de agrupamento no presente texto, vamos considerar a existência de dois tipos de movimentação. Uma será a dita orientada e outra, não-orientada. Pela primeira, entenderemos a movimentação para a qual é possível se estabelecer um único objetivo, muitas vezes, de curta duração. São exemplos de movimentos que seriam colocados nesse grupo, a fuga da presa, o *sprint* do predador, o arremesso de uma pedra, o bote dado na espreita. Nessas condições, identifica-se um objetivo imediato para a ação, e, assim, esse objetivo imposto terá precedência sobre as demais demandas do organismo, colocando-o numa situação de “operação com único propósito”. Voltando ao exemplo da fuga de uma presa, o objetivo é a obtenção da máxima potência externa. Dada a precedência do objetivo, não se pode, no nível do organismo, supor que o animal esteja operando para minimizar a geração de entropia. Eventualmente, os que hoje sobrevivem sejam descendentes daqueles que fizeram a fuga sob tal condição, mas isso não é necessariamente observável no indivíduo.

O agrupamento não-orientado fica, assim, classificado pela negativa, ou seja, não pertencer ao grupamento dos orientados. Esses movimentos serão movimentos repetitivos, de mais longa duração, sem a clara identificação da “operação com único propósito”. Exemplos são a ventilação pulmonar e o ciclo cardíaco em repouso, o andar, trotar, correr, voar, nadar, etc., de maneira prolongada e longe da demanda energética sub-máxima/máxima, o vôo pairado de um beija-flor se alimentando, os movimentos mastigatórios de um ruminante, etc. Nesse agrupamento de movimentos, identifica-se que os sistemas encontram-se operando em condições de minimização de força ou trabalho. Uma vez que o movimento muscular é realizado sob controle do sistema nervoso central (SNC; e.g., [84, Windhorst, 1996]), é o SNC que, em última instância, determina o tipo de passada a ser utilizado. Portanto, de alguma maneira, uma estrutura que desconhece o significado de “força” e “energia” consegue traduzir os eventos mecânicos ligados a esses conceitos e, mais do que isso, consegue operar o sistema de modo a mantê-lo num ótimo de demanda.

A modelagem matemática de sistemas biológicos tem sido cada vez mais utilizada como ferramenta para análises quantitativas. Esse tipo de análise, associado aos recursos computacionais contemporâneos, permite que se obtenham mecanismos de simulação que não eram possíveis no passado. Isso resulta em formas mais rápidas, eficazes e não-invasivas de se obterem dados sobre partes ou sobre sistemas biológicos inteiros. A abordagem adotada nesse trabalho pretende criar um mapeamento no sistema nervoso central das aferências e eferências de um sistema mecânico

(e.g., musculatura apendicular) de maneira a se modelar uma rede de controle motor. Com isso, estabelece-se um modelo cãnon para encontrar a região de operação que minimiza a geração de entropia no sistema mecânico. O conjunto de sinais produzidos por fusos e corpos tendinosos de Golgi, enviados através das vias aferentes, constituem um conjunto de dados de n dimensões, que codificam informações referentes ao encurtamento das fibras e tensão exercida pelas mesmas (alguns exemplo podem ser vistos em [70, 3, 42, 59, Prochazka & Wand, 1980, Appenteng & Prochazka, 1984, Howell *et. al.*, 1986 e Mileusnic *et. al.*, 2006]). Neste trabalho, aplicaremos a modelagem e a análise matemática na investigação de como o córtex motor interpreta esses dados n -dimensionais produzidos pelo sistema músculo-esquelético, e extrai daí as informações necessárias para o controle do movimento, tendo, em última instância, a minimização da demanda energética por tal movimento. Para tanto, o estudo será dividido em áreas, a saber (ver Figura 1.0.1): *Modelagem Biomecânica*, **MBM**; *Modelagem de Sinais Aferentes*, **MSA**; *Processamento pelo Córtex Motor*, **PCM**. Como resultado final, espera-se obter uma metodologia que permita simular movimentos supostamente realizados e utilizá-los para estudar como o sistema nervoso define políticas de controle de movimento.

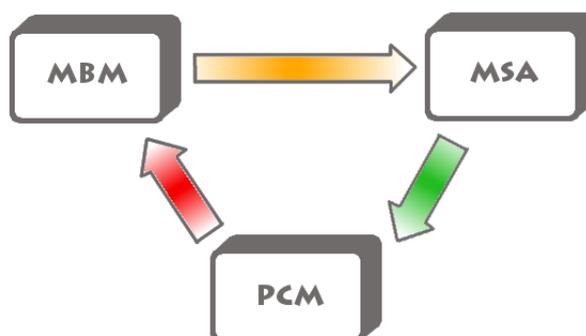


Figura 1.0.1: Blocos constituintes do estudo. **MBM**, Modelagem Biomecânica; **MSA**, Modelagem de Sinais Aferentes e **PCM**, Processamento pelo Córtex Motor. As setas indicam os fluxos de informação.

Historicamente, tem-se realizado a análise de movimento do sistema músculo-esquelético baseada

nas representações da mecânica Lagrangeanas (existem diversos exemplos na biomecânica e robótica [34, 28, 63, He et al., 1989; Guihard e Gorce, 1999; Nigg e Herzog, 1999]). É uma formulação matemática que propicia a manipulação¹ de estruturas compostas por sistemas de corpos rígidos interligados por juntas. O formalismo Lagrangeano, baseado em álgebra vetorial, é:

$$M(q)\frac{d^2q}{dt^2} + C\left(q, \frac{dq}{dt}\right)\frac{dq}{dt} + G(q) + f = \tau$$

Onde q é a posição, $\frac{dq}{dt}$ a velocidade e $\frac{d^2q}{dt^2}$ a aceleração da junta, $M(q)$ é a matriz de inércia, $C\left(q, \frac{dq}{dt}\right)$ são as matrizes de Coriolis e centrífuga, $G(q)$ a matriz de força gravitacional, f o vetor de força muscular e τ o vetor de torque nas juntas. Como pode-se observar, através desse formalismo é possível, partindo de uma condição inicial conhecida e tendo os parâmetros geométricos do corpo em questão, definir todo o movimento ao decorrer do tempo.

Embora essa seja a forma clássica para o estudo da física de movimentação de corpos rígidos, é bastante difícil utilizá-la em paradigmas de sistemas dinâmicos. Tendo isso em mente, desenvolveu-se a abordagem apresentada no esquema da figura 2.2.1. A figura ilustra um pêndulo de massa M , no campo gravitacional, sendo movido por dois músculos antagônicos. Durante a contração de um dos músculos, o outro funciona como um componente viscoso no sistema. Mais ainda, pode haver uma certa sobreposição de contrações (por exemplo, quando da mudança de sentido no movimento), o que resulta em um componente ativo de resistência a um dos músculos. Este último efeito é conhecido na literatura como um mecanismo de aumentar a rigidez da junta ([40, 53, Houk, 1979 e Loeb, 1985]).

Os sensores musculares, fusos e corpos tendinosos de Golgi, devem codificar o estado de movimento do sistema mecânico em um tipo de informação que possa ser processado pelo córtex motor. Existem diversos modelos para as respostas de disparo desses sensores (como, por exemplo, [39, 31, 52, 59, Houk, 1967, Hasan, 1983, Lin & Crago, 2002, Mileusnic *et. al.*, 2002])². O principal problema encontrado nessa modelagem é o caráter inerentemente não linear da resposta desses sensores. Porém, soluções lineares bastante úteis já foram desenvolvidas por [39, Houk, 1967], [57, Matthews & Stein, 1969] e por [13, Chen & Poppele, 1978], por exemplo. A fim de obter mode-

¹Devido a sua estrutura de análise matricial, é de direta implementação computacional.

²A literatura é infinitamente mais vasta para o fuso muscular do que para o corpo tendinoso de Golgi. Maiores detalhes ao longo do texto.

los razoáveis, é necessário observar algumas características do sistema como: velocidade de resposta; regularidade de disparos; resposta em frequência para diferentes sinais de excitação (como rampas, seguidas ou não de sustentação, tipo da contração - isométrica ou isotônica); modulação da resposta (e.g., atividade de motoneurônios- γ); saturações (alta e baixa).

Prochazka & Gorassini [69, Prochazka & Gorassini, 1998], analisaram cinco modelos de fuso diferentes presentes na literatura, testando o grau de previsibilidade de seu disparo, em aferentes primários durante locomoção normal em gatos. O modelo que melhor descreveu os dados analisados, e, portanto, indicado pelos autores é o modelo de Hasan [31, Hasan, 1983]. Baseado nos indícios de que existe algum tipo de componente viscoelástico no processo, Hasan propôs um modelo que considera três regiões distintas na conversão da informação de comprimento muscular em taxa de disparo do fuso. A primeira etapa realiza uma filtragem mecânica, convertendo a mudança do comprimento do músculo em mudança em extensão da terminação nervosa. Um processo de transdução então ocorre, criando o potencial no receptor, seguido de uma codificação que gera a atividade impulsiva. A não-linearidade desse modelo está presente na filtragem mecânica, dado que a resposta ao estiramento não cresce indefinidamente com o aumento do comprimento do músculo, sendo o valor aproximado de $10\mu m$ o ponto no qual o sistema deixa de ter resposta gradual com o estiramento. Os processos de transdução e codificação são considerados lineares dentro de certas condições de operação.

Na modelagem dos corpos tendinosos de Golgi, o modelo linear de Houk se apresenta bastante fiel aos dados experimentais e a utilização da função de transferência obtida é de aplicação direta. Porém, deve ser levado em conta as observações realizadas por Gregory [24, Gregory *et. al.*, 2002] no tocante às respostas dos órgãos tendinosos a tensões ativas e passivas. Houk baseou-se no mesmo princípio utilizado por Hasan, ou seja, filtragem mecânica com posterior transdução seguida de codificação. Sabe-se hoje que a resposta do corpo tendinoso de Golgi é bastante não-linear devido a uma característica especial do sensor: a dependência de sua resposta em função de quais e quantas fibras, ligadas a ele, são acionadas simultaneamente [25, 26, 6, Gregory & Proske, 1979, Gregory & Proske, 1981, Binder & Osborn, 1985]. Apesar desta característica, a resposta do conjunto de sensores mantém-se, com excelente aproximação, linear, validando a utilização do modelo de Houk.

Com os modelos dos sinais sensoriais podemos criar o bloco que se relaciona diretamente com o PCM, ou seja, a combinação de MBM e MSA em um macro-bloco que mapeia movimentação em

sinalização elétrica (afêrência). A grande parte dos trabalhos envolvendo controle motor baseia-se em modelos Lagrangeanos acionados por sistemas de controle advindos do universo da engenharia (mais especificamente do controle moderno) [32, 34, 28, Hatze, 1980, He *et. al.*, 1989, Guihard & Gorce, 1999], ou seja, laços de realimentação compondo sistemas de controle proporcional, PD, integral, PI e derivativo, PID, por exemplo [64, Ogata, 2002]. Embora muito eficiente, patente com o sucesso obtido atualmente na movimentação de robôs bípedes, essa forma de modelagem não contribui, ao menos diretamente, com o entendimento de como o córtex motor, utilizando uma infra-estrutura baseada em redes neurais, é capaz de atingir tal grau de refinamento no controle de movimentos (orientados ou não). Uma proposta de resposta a essa questão foi apresentada pelo grupo encabeçado por Grossberg, Bullock e Contreras-Vidal e seu modelo VITE/FLETE, *Vector Integration To End point* e *Factorization of Length and Tension*, figura 1.0.2 (a). A parte da arquitetura denominada VITE é voltada para o controle de movimentos orientados, i. e., movimentos planejados como, por exemplo, do tipo alcançar e pegar, *reach and grab*. Baseia-se em corrigir a rota estabelecida, pelo membro locomotor, em função de um vetor de erro calculado entre o vetor de movimento originalmente planejado e o vetor de movimento em execução. Já a arquitetura FLETE foi proposta tendo em vista a resolução de dois problemas distintos: (1) como alternar o acionamento/desligamento de pares musculares agonista/antagonista e (2) como modificar a rigidez da junta³ [11, 10, Bullock & Grossberg, Bullock *et. al.*].

Os trabalhos realizados por outro grupo, encabeçado por Rybak e McCrea, apresentaram como proposta uma arquitetura neural para controle de locomoção não orientada baseada nos Geradores Centrais de Padrão, do inglês, CPGs. O desenho por eles proposto é apresentado na figura 1.0.2 (b). Utilizando como base os resultados de Graham Brown, que propôs um esquema para geração de padrões de ativação alternados dos motoneurônios flexores e extensores, o qual ficou conhecido como *half center model*, propuseram a arquitetura CPG de dois níveis [46, 58, Ivashko *et. al.*, 2003, McCrea & Rybak].

Se trocarmos a arquitetura VITE por CPGs responsáveis por acionar os neurônios A_i (vide figura 1.0.2 (a)) transformando, portanto, o sistema de movimentação orientada para não orientada, perceberíamos grandes semelhanças entre as duas propostas. Ambas baseiam-se em acionamentos distintos para cada um dos atuadores (músculos), em sistemas de inibição contralateral e em reali-

³Importante não apenas no movimento, mas também no controle postural

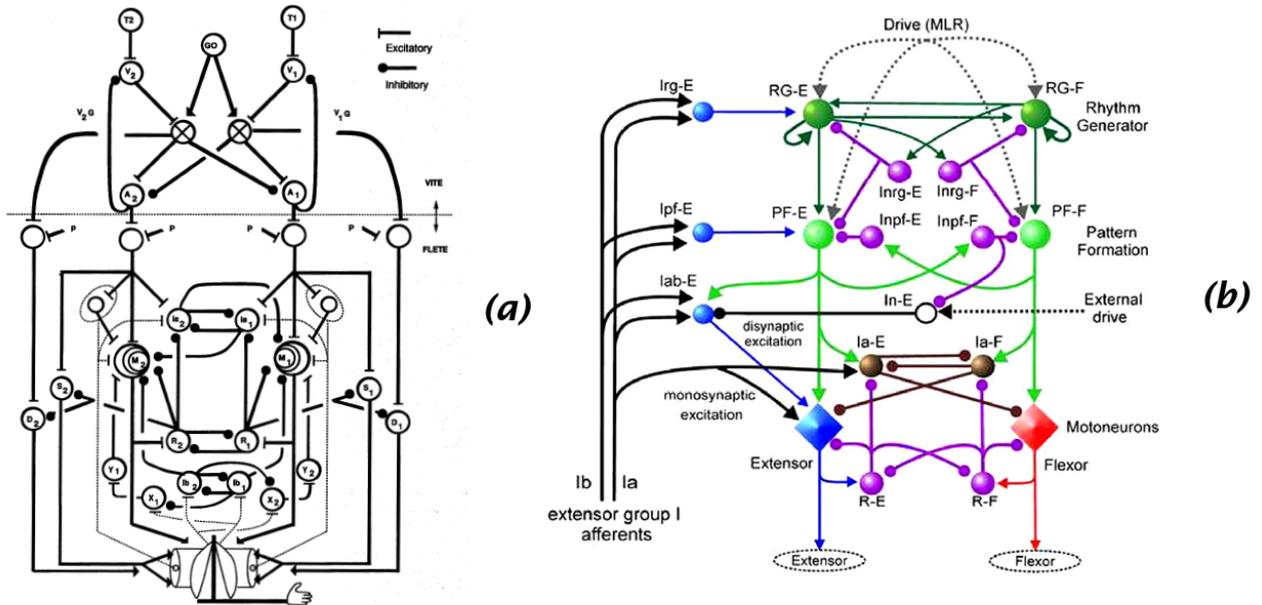


Figura 1.0.2: Propostas de redes neurais para controle motor. (a) arquitetura VITE/FLETE e (b) arquitetura CPG de dois níveis de Rybak-McCrea. Retirados de [10, Bullock, 1992] e [58, McCrea, 2008], respectivamente.

mentação via aferências geradas por fusos e corpos tendinosos de Golgi. Ou seja, talvez estejamos diante do que Getting ([23, Getting, 1989]) classificou como blocos de construção neural, partes atômicas que devem ser interligadas via um conjunto de regras pré estabelecido.

A presente dissertação está organizada da seguinte maneira. No capítulo 2 temos a descrição e validação de cada uma das instâncias que irão compor o sistema completo: músculo esquelético, membro locomotor, sensores e controlador neural; juntamente com alguns resultados isolados e sua relação com o já estabelecido na literatura. Em seqüência o capítulo 3 apresenta os resultados obtidos em relação a aspectos de otimização mecânica, no sistema isolado do controlador, e a resposta global do modelo completo. Por fim, o capítulo 4 fecha o presente texto com as discussões finais.

DESCRIÇÃO E VALIDAÇÃO QUALITATIVA DO MODELO

A mathematical theory is not to be considered complete until you have made it so clear that you can explain it to the first man whom you meet on the street.

David Hilbert

I always like to look on the optimistic side of life, but I am realistic enough to know that life is a complex matter.

Walt Disney

2.1 Músculo Esquelético

Após os trabalhos de A. V. Hill [22, 36, 30, 37, Gasser & Hill, 1924, Hill, 1926, Hartree & Hill, 1928, Hill, 1938] durante as décadas de 1920 e 1930, o uso de modelos matemáticos para elucidar o funcionamento dos mecanismos de contração/extensão da musculatura estriada esquelética ganharam grande importância. Através de seus resultados experimentais sobre a “produção de calor”¹ no músculo durante eventos de contração, Hill foi capaz de propor o seguinte modelo, o qual, posteriormente, tornou-se ubíquo dentro da fisiologia:

¹Hill utilizou o termo *heat production* de forma equivocada. Calor é o processo de transferência de energia térmica e não energia térmica em si.

$$(P + a)v = b(P_0 - P) \quad (2.1)$$

No qual:

- P a tensão desenvolvida pelo músculo;
- v a velocidade de encurtamento do músculo;
- P_0 a tenso máxima desenvolvida em condição de isometria, e
- a e b as constantes calculadas por Hill que modelam a dinâmica do sistema (com unidades de força e velocidade, respectivamente).

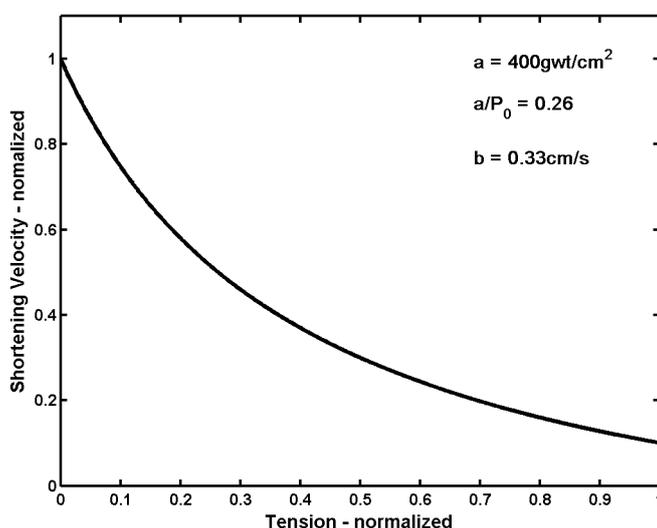


Figura 2.1.1: Velocidade de encurtamento versus tensão calculada para os valores de a , b e a/P_0 apresentados (baseado em Hill, 1938).

Baseado nesse modelo foi possível, sob certas condições, obter um bom ajuste de dados experimentais, correlacionando a velocidade de encurtamento do músculo com a tensão desenvolvida pelo mesmo, como mostra o gráfico da Figura 2.1.1.

Além da série de trabalhos iniciais de Hill, legitimando a aplicação de modelos matemáticos para o estudo da fisiologia muscular, um grande número de trabalhos correlatos podem ser agrupados em 3 grandes grupos: (I) *modelos de músculo isolado*; (II) *energética de locomoção baseada em*

dinâmica pendular; e (III) *dinâmica de muitos corpos*. Os modelos de músculo isolado evoluíram, na grande maioria das vezes, como formas modificadas do modelo proposto por Hill [9, 82, 78, 51, Brown *et. al.*, 1996, Wexler *et. al.*, 1997, Shue & Crago, 1998, Lichtwark & Wilson 2005]. Atualmente, esses modelos fornecem um ajuste excelente aos dados experimentais e são utilizados em conjunto com modelos de membros locomotores. Esses, por sua vez, são encontrados na literatura na forma de modelos baseados em pêndulos/osciladores harmônicos [85, 49, Yam *et. al.*, 2003, Lee & Farley, 1998] ou de dinâmica de muitos corpos [35, 28, 65, He *et. al.*, 1988, Guihard & Gorce, 1999, Otten 2003]. Apresentam grande precisão na descrição do movimento e são, quase na totalidade, baseados em formulações advindas da mecânica Lagrangeana. Essa formulação é amplamente utilizada na área de mecânica devido sua descrição matricial e, portanto, sua fácil manipulação matemática (tanto analítica quanto computacional). Por outro lado, abordagens via sistemas dinâmicos são pouco utilizadas como ferramentas de modelagem desses processos. Tal fato se relaciona, provavelmente, à forma linear da abordagem Lagrangeana, ou seja, o uso de sistemas dinâmicos teria pouco a acrescentar na modelagem clássica de controle. Por outro lado, a presença de não-linearidades no sistema estudado impede o uso dos modelos clássicos e impõe a abordagem via teoria de sistemas dinâmicos. Esta tem enorme importância para obtenção de informações sobre estabilidade, frequências de oscilação e mudanças estruturais (bifurcações) nos sistemas não-lineares. Assim, nosso modelo foi estabelecido via sistema dinâmico para análise e simulação numérica.

O desenvolvimento do modelo biomecânico foi realizado em duas etapas. A primeira visou a proposta e posterior validação de um modelo para o funcionamento isolado do músculo. A segunda etapa foi o acoplamento de dois desses modelos (“músculos”) na estrutura de um pêndulo, da mesma forma seguido de posterior validação. O conjunto então formado é considerado como modelo de um membro locomotor. Foram propostas duas medidas de performance para os músculos acoplados ao membro locomotor, velocidade média e distância linear percorrida pelo pêndulo. Três diferentes padrões de ativação muscular (que se refletem em variações da constante elástica do músculo, detalhes adiante) foram utilizados para acionar os modelos de músculo isolado. Portanto, para medir a eficiência do processo locomotor, calculou-se a relação entre a entalpia gerada pelos músculos, em cada padrão de ativação, com relação a uma atividade específica, velocidade ou distância.

2.1.1 Modelo de Músculo Isolado

Tendo como base o modelo original proposto por Hill [37, Hill, 1938], o modelo aqui proposto está ilustrado na figura 2.1.2. As duas principais diferenças em relação ao modelo de Hill são a presença de um coeficiente de amortecimento do tendão, b_t , e a modulação do coeficiente de elasticidade do músculo, k . O conjunto de equações diferenciais que modelam o processo de encurtamento/alongamento e geração de força no músculo é apresentado abaixo.

$$\frac{dx_m}{dt} = v_m \quad (2.2)$$

$$\frac{dx_t}{dt} = v_t \quad (2.3)$$

$$\frac{dv_m}{dt} = \frac{1}{m_m}(\lambda_0 + \varepsilon x_t - (k + \varepsilon)x_m - b_m v_m) \quad (2.4)$$

$$\frac{dv_t}{dt} = \frac{1}{m_t}(\lambda_1 - \varepsilon(x - x_m) - b_t(v - v_m)) \quad (2.5)$$

$$\frac{dk}{dt} = f(x_m, a) \quad (2.6)$$

Onde os subscritos m e t referem-se ao músculo e ao tendão, v_m e v_t são as velocidades de encurtamento/extensão e m_m e m_t as massas, ε o coeficiente elástico do tendão, b_m o coeficiente de amortecimento (viscosidade) do músculo, λ_0 e λ_1 o peso do músculo e da carga aplicada e x , x_m e x_t comprimentos do complexo músculo-tendão, músculo e tendão, respectivamente, $f(x_m, a)$ representa a modulação do coeficiente de elasticidade do músculo por ativação neural. Os valores das constantes podem ser obtidos na tabela apresentada no Anexo A

A principal diferença que o modelo aqui proposto apresenta em relação a modelos encontrados na literatura encontra-se na modulação da elasticidade muscular como sendo o resultado direto da ativação neural sobre o tecido contrátil. Ao invés de tratarmos o módulo de Young do músculo como um parâmetro passivo no processo, transformamos esse elemento em uma das variáveis de estado do sistema, a qual passa a ter um papel ativo no encurtamento muscular. Assim, podemos interpretar o parâmetro k através do fato de que a ativação do músculo deve modificar, de alguma maneira, a força desenvolvida pelo mesmo. Essa variação pode ser obtida através da mudança das propriedades mecânicas do complexo músculo-tendão a qual é dada através da variação direta do

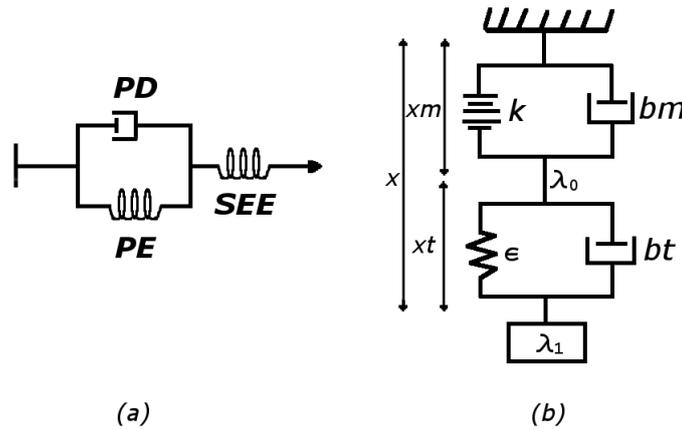


Figura 2.1.2: O modelo original de Hill (a) e o modelo proposto (b). (a) SEE, componente elástico serial, PE, componente elástico paralelo e PD, componente viscoso paralelo. (b) ϵ e k coeficientes elásticos do tendão e músculo, b_t e b_m , coeficientes de amortecimento do tendão e músculo, λ_0 e λ_1 peso do músculo e da carga aplicada e x , x_m e x_t comprimentos do complexo músculo-tendão, músculo e tendão respectivamente.

valor de k . A análise da estabilidade do conjunto de equações diferenciais sugere² que as variações do parâmetro k , que garantem a estabilidade do sistema, devem respeitar a condição:

$$\frac{\partial f}{\partial x_2} \approx 0 \quad (2.7)$$

Numa primeira abordagem, a ativação muscular (i.e., variação de k) foi feita através de diferentes padrões como ondas quadradas, triangulares, degraus e senoidais. Todos os casos respeitam a condição dada pela equação 2.7, pois o sistema apresenta-se estável e se dirige para o ponto de equilíbrio dado por:

²Não foram testados todos os critérios de estabilidade. Do sistema original de 5ª ordem, foi possível verificar até a linha s^2 da tabela de Routh.

$$\varepsilon(x_3^* - x_2^*) = \lambda_1$$

$$k^* x_2^* = \lambda_0 + \lambda_1$$

(2.8)

Na figura 2.1.3, apresentamos a resposta do modelo para uma entrada k do tipo degrau enquanto que, na figura 2.1.4, para uma entrada k do tipo onda quadrada, ambas com carga (λ_0) constante.

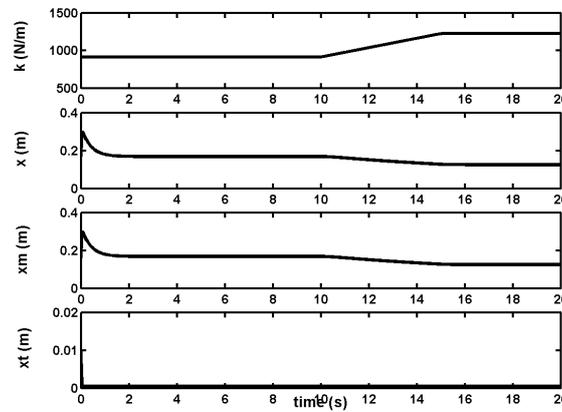


Figura 2.1.3: Coeficiente de elasticidade do músculo e comprimentos do complexo músculo-tendão, músculo e tendão respectivamente. Entrada k em degrau e carga constante. Note a redução de x e x_m ao tornarmos o músculo mais rígido, perceba que x_t mantém-se constante.

Em ambos os casos, podemos observar que, após um transiente inicial do modelo, ao fazer o músculo mais rígido, ou seja, aumentando o valor de k para um mesmo valor de carga, reduzimos, como esperado, o comprimento do complexo músculo-tendão (x). Dado que o tendão possui um coeficiente de elasticidade e de viscosidade 3 ordens de grandeza maior do que o músculo [18, 17, (Fukahiro *et. al.* 2001, Fukahiro *et. al.* 2002)] enquanto temos os comprimentos do músculo variando na ordem de dezenas de centímetros, temos o tendão na ordem de milímetros. É importante observar que frente à carga constante nessas simulações, o comprimento do tendão permanece constante, no ponto de equilíbrio. Nas figuras 2.1.5 e 2.1.6 apresentamos os resultados para uma carga variável, no caso, com variação senoidal. Pode-se observar que o comprimento do músculo acom-

panha a variação da carga. Novamente, como esperado, ao utilizarmos uma excitação traduzida por um aumento de k , temos o comprimento do complexo músculo-tendão ainda oscilante, porém em uma faixa de amplitude menor (figura 2.1.5). O interessante é observar que, nesse caso, como a variação ocorre em λ_0 e não em k , também observamos oscilação do comprimento do tendão, essa resposta é indicativa da capacidade do tendão de armazenar energia elástica [81, Voigt *et. al.*, 1995]. Por outro lado, se variarmos a ativação do músculo em fase com a variação de carga, é possível anular o estiramento do músculo, criando, assim, uma condição de isometria (figura 2.1.6: para a ativação apresentada, o músculo possui variação de comprimento da ordem de apenas 5mm, enquanto que na condição anterior, figura 2.1.5, a variação é da ordem de 200mm).

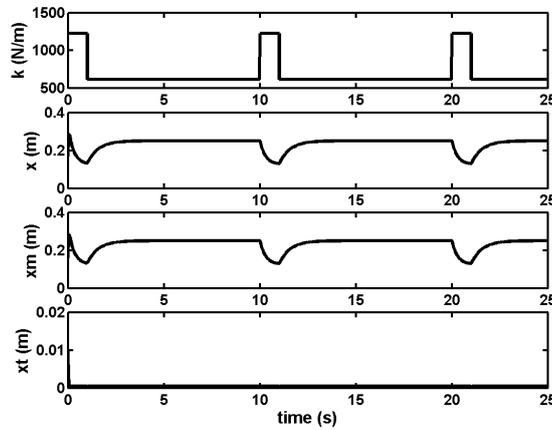


Figura 2.1.4: Coeficiente de elasticidade do músculo e comprimentos do complexo músculo-tendão, músculo e tendão respectivamente. Entrada k tipo onda quadrada e carga constante. Note a redução cíclica e em fase com k , de x e x_m , perceba que, novamente, x_t mantém-se constante.

2.2 Membro Locomotor

A série de experimentos computacionais apresentada em 2.1 valida o modelo de músculo isolado e nos credencia a seguir para a próxima etapa, acoplando esse tipo de modelo em um pêndulo para que o conjunto possa ser estudado no âmbito de um membro locomotor. O conjunto composto por dois músculos e um pêndulo é apresentado na figura 2.2.1.

Para realizar a simulação desse sistema, o mesmo foi descrito vetorialmente e o conjunto de

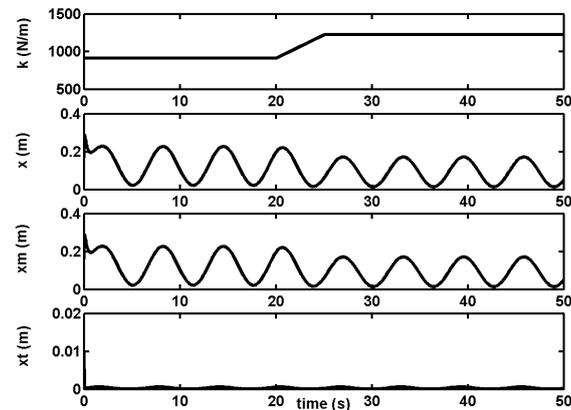


Figura 2.1.5: Coeficiente de elasticidade do músculo e comprimentos do complexo músculo-tendão, músculo e tendão respectivamente. Entrada k tipo degrau e carga variável. Observa-se o mesmo efeito de redução de comprimento, no caso de amplitude de oscilação, ao se fazer o músculo mais rígido. Perceba agora variação no comprimento do tendão devido à variação da carga.

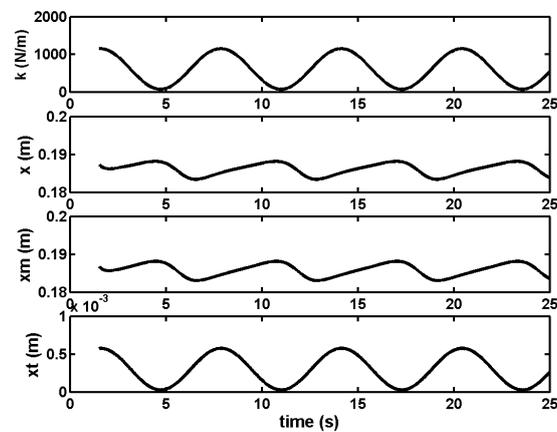


Figura 2.1.6: Coeficiente de elasticidade do músculo e comprimentos do complexo músculo-tendão, músculo e tendão respectivamente. Entrada k tipo seno e carga variável desprezando-se o transiente inicial da simulação. Observa-se uma variação de comprimento muito menor do que a apresentada na figura 2.1.5 - condição de isometria.

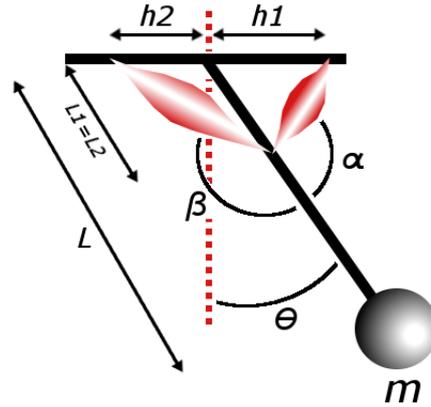


Figura 2.2.1: O modelo de membro locomotor. L é o comprimento do pêndulo, L_1 e L_2 as distâncias de inserção dos músculos na “perna”, h_1 e h_2 as distâncias de inserção na “bacia”, m a massa da “perna”, α e β os ângulos entre a “perna” e as linhas de ação das forças realizadas pelos músculo e θ o ângulo entre a “perna” e a vertical.

equações obtidas foi, então, implementado computacionalmente no ambiente Simulink[®] (The MathWorks[™]). Tomemos a figura 2.2.2 como referência. Chamando o complexo músculo-tendão da direita de complexo 1, segue:

$$\vec{l} = \begin{pmatrix} x_i \\ y_i \end{pmatrix} \quad (2.9)$$

$$\vec{x}_{t1} = \begin{pmatrix} h_1 - \|\vec{l}\| \sin \theta \\ -\|\vec{l}\| \cos \theta \end{pmatrix} \quad (2.10)$$

$$\vec{x}_{t1} \cdot \vec{l} = \|\vec{x}_{t1}\| \|\vec{l}\| \cos \alpha \quad (2.11)$$

De 2.9 e 2.10 em 2.11, obtemos:

$$\cos \alpha = \frac{h_1 \sin \theta - \|\vec{l}\|}{\sqrt{h_1^2 - 2h_1\|\vec{l}\| \sin \theta + \|\vec{l}\|^2}} \quad (2.12)$$

De forma análoga, agora com o complexo 2 (complexo músculo-tendão da esquerda), vem:

$$\cos \beta = \frac{h_2 \sin \theta - \|\vec{l}\|}{\sqrt{h_2^2 - 2h_2\|\vec{l}\| \sin \theta + \|\vec{l}\|^2}} \quad (2.13)$$

Para o cálculo de θ utiliza-se a equação clássica do pêndulo amortecido forçado:

$$ml^2 \frac{d^2\theta}{dt^2} + b \frac{d\theta}{dt} + mgl \sin \theta = F \quad (2.14)$$

Onde b é o coeficiente de amortecimento, g o módulo da aceleração da gravidade e $F \cos \omega_d t$ o forçamento de amplitude F e frequência ω_d , os demais parâmetros seguem a nomenclatura apresentada na figura 2.2.1

De posse dos valores dos ângulos α , β e θ e dos comprimentos dos complexos músculo-tendão ($\|\vec{x}_{t1}\|$ e $\|\vec{x}_{t2}\|$) é possível calcular todos os momentos envolvidos na dinâmica pendular: momento restaurador da força peso e momentos das forças elásticas e viscosas dos músculos e tendões.

2.2.1 Frequência Natural de Oscilação

A partir do modelo computacional apresentado acima, a primeira série de experimentos procurou estabelecer a frequência natural de oscilação do sistema, F_{Nosc} . A figura 2.2.3 ilustra alguns resultados. Como esperado, temos uma redução da F_{Nosc} ao aumentarmos o comprimento do pêndulo, como demonstrado na conhecida relação que descreve a frequência natural de oscilação de um pêndulo linear não-amortecido: $\omega_0 = \sqrt{\frac{g}{L}}$ (e.g., [62, Monteiro, 2002]). Porém, de forma não tão óbvia, como mostrado nos dois últimos gráficos da figura 2.2.3, ao se alterar a distância de inserção de um dos músculos, altera-se F_{Nosc} . Além desta mudança na frequência natural de oscilação, uma assimetria nas distâncias de inserção provocará um deslocamento do ponto médio de oscilação, o qual deixa de ser $\theta = 0^\circ$ e passa a ser um ângulo mais próximo do músculo com a maior distância de inserção (i. e. maior alavanca).

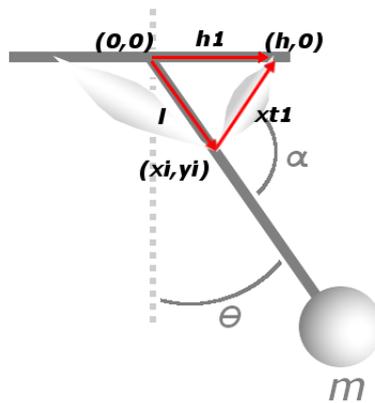


Figura 2.2.2: O modelo de membro locomotor ao fundo e o posicionamento dos vetores utilizados para a dedução dos ângulos de interesse α e β . $\vec{h1}$ é o vetor formado entre a origem e o ponto, $(h, 0)$ da inserção muscular da “bacia”, \vec{l} é o vetor formado entre a origem e o ponto, (x_i, y_i) , da inserção muscular da “perna” e $\vec{x_{t1}}$ o vetor que fornece a elongação/encurtamento do complexo músculo-tendão.

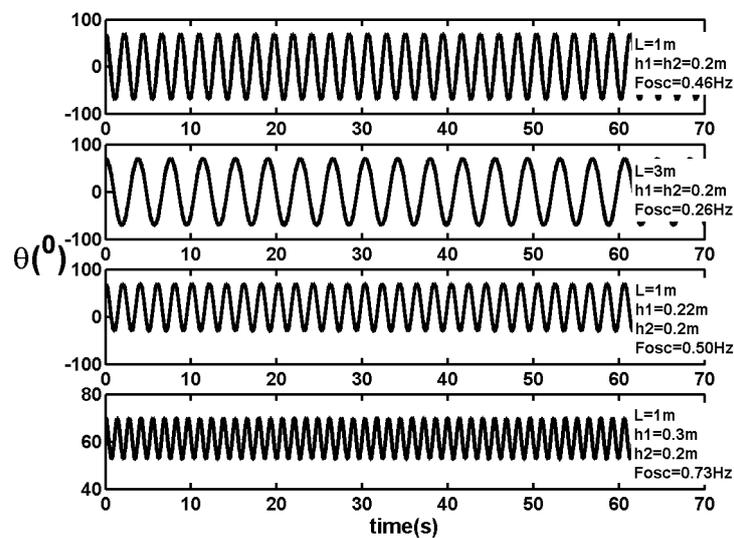


Figura 2.2.3: Frequência natural de oscilação em diferentes geometrias do membro locomotor. Tomando o primeiro gráfico como padrão observamos o já esperado comportamento de redução de F_{Nosc} para um aumento em L . Os dois últimos gráficos indicam que variações em outras variáveis, no caso h_1 , também estão envolvidas na definição de F_{Nosc} .

O mesmo efeito de alteração na F_{Nosc} e no ponto médio de oscilação é observado se causarmos uma assimetria nas constantes elásticas dos músculos. Esses resultados são indicativos de que outras variáveis, além de gravidade e comprimento do membro locomotor, estão envolvidas na determinação da F_{Nosc} dos sistemas biológicos, estando possivelmente ligadas a relações entre escala animal, biomecânica e energética do movimento.

2.2.2 Medidas de Performance

Para avaliar quanto o processo de locomoção é eficiente, é necessário definir medidas de performance. Foram propostas duas medidas, a saber: distância linear percorrida, D e velocidade linear média, V . Além das medidas de performance é necessário quantificar a entalpia gerada pelos músculos para a realização de um dado padrão de movimento. Utilizando a definição de entalpia da termodinâmica clássica temos [4, Atkins, 1998]:

$$H = U + PV \quad (2.15)$$

PV pode ser reescrito como:

$$PV = \frac{F}{A}xA = Fx \quad (2.16)$$

sendo x uma distância. Segue que:

$$dH = dU + d(PV) \quad (2.17)$$

$$dU = dW + dQ \quad (2.18)$$

$$dW_{\text{reversível}} = W_{\text{adiabático}} \quad (2.19)$$

Da definição mecânica de calor vem:

$$dQ_{\text{reversível}} = W_{\text{isotérmico}} - W_{\text{adiabático}} \quad (2.20)$$

De 2.19 e 2.20 em 2.18 temos:

$$\begin{aligned}
 dU &= W_{\text{adiabático}} + W_{\text{isotérmico}} - W_{\text{adiabático}} \\
 dU &= W_{\text{isotérmico}}
 \end{aligned}
 \tag{2.21}$$

Substituindo o resultado de 2.21 em 2.17 fica:

$$dH = W_{\text{isotérmico}} + d(PV) \tag{2.22}$$

Como estamos analisando esse processo através de um ciclo: $\oint dH = 0$ e $\oint dT = 0$, portanto:

$$d(PV) = W_{\text{isotérmico}} = W_{\text{externo}} \tag{2.23}$$

A equação 2.23 nos diz que, ao longo de um ciclo fechado, a variação do produto PV nos fornece o trabalho externo executado. Uma vez que podemos calcular esse produto através da forma Fx (equação 2.16), obtém-se a entalpia gerada através da quantificação da área interna à curva de força versus comprimento do músculo, para cada ciclo, como ilustra a figura 2.2.4.

Tanto o formato da curva para cálculo de entalpia quanto o próprio dimensionamento de um ciclo são dependentes do perfil de ativação do músculo, ou seja, de como se altera seu coeficiente de elasticidade, k . Devido aos diferentes perfis de ativação (que serão apresentados adiante), a curva de força versus comprimento do músculo pode assumir formatos que são bastante difíceis de ser integrados numericamente para a obtenção do valor da entalpia (a própria figura 2.2.4 ilustra um desses casos). A solução adotada, então, foi a utilização de técnicas de processamento digital de imagens para quantificar o número de pixels internos à curva calculando, a partir desse número, uma relação com o total de pixels do gráfico (entalpia máxima representada pela área do retângulo). Como proposta inicial, adotamos três padrões de ativação diferentes³, não necessariamente fisiológicos, que estão apresentados na série de figuras 2.2.5 a 2.2.7: onda senoidal retificada, onda dente-de-serra e onda quadrada.

³Lembrando que, nesse contexto, *ativação* refere-se a variação direta do valor de k .

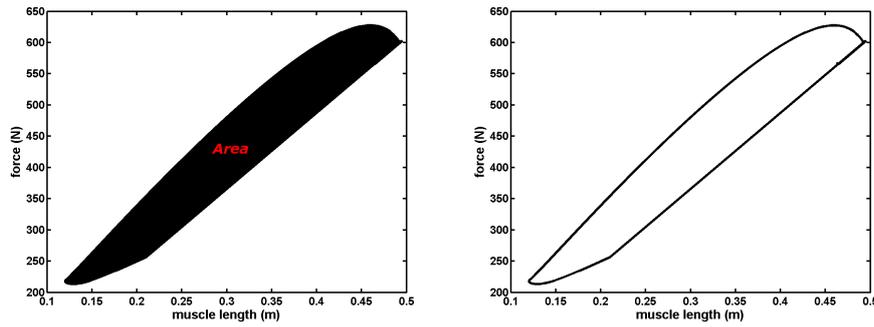


Figura 2.2.4: Relação força versus comprimento do músculo para o cálculo da entalpia gerada pelo músculo, para uma ativação do tipo senoidal (detalhes ver texto).

Todas as ativações utilizadas até o momento foram π defasadas (ou seja, o acionamento do antagonista dá-se imediatamente após o fim do acionamento do agonista), não tendo sido executadas simulações relacionando resposta do sistema com o grau de defasagem da ativação. A ativação completamente fora de fase resulta, também, em variações do comprimento dos músculos igualmente fora de fase e uma variação cíclica de θ , indicando que o membro locomotor realiza um movimento controlado pela ativação dos músculos.

É fácil observar que os diferentes padrões de ativação resultam em variações tanto de θ , quanto do comprimento dos músculos, mais suaves ou menos suaves. Essa característica tem reflexo imediato na entalpia gerada pelo músculo. Isso pode ser observado nas diferentes geometrias da relação força versus comprimento do músculo, como apresentado na figura 2.2.8.

2.2.3 Otimização

De posse da variação de θ calcula-se, baseado na projeção linear do arco descrito pelo pêndulo, os parâmetros de performance distância linear percorrida, D e velocidade linear, V . A figura 2.2.9 ilustra o método utilizado para o cálculo de D . Dada uma certa abertura θ e conhecendo o comprimento L do pêndulo, por lei de cossenos mostra-se que a base do triângulo vermelho vale $\frac{D}{2} = L\sqrt{2(1 - \cos\theta)}$. Assumindo que o “quadril” realizará um arco para que o “pé” novamente encontre o solo, o triângulo vermelho passará a posição indicada pelo triângulo verde. É importante realçar que esse cálculo não fornecerá $\frac{D}{2}$, caso o movimento não seja simétrico em relação à vertical. Em tais casos, é necessário calcular cada trecho do movimento aplicando a fórmula anterior

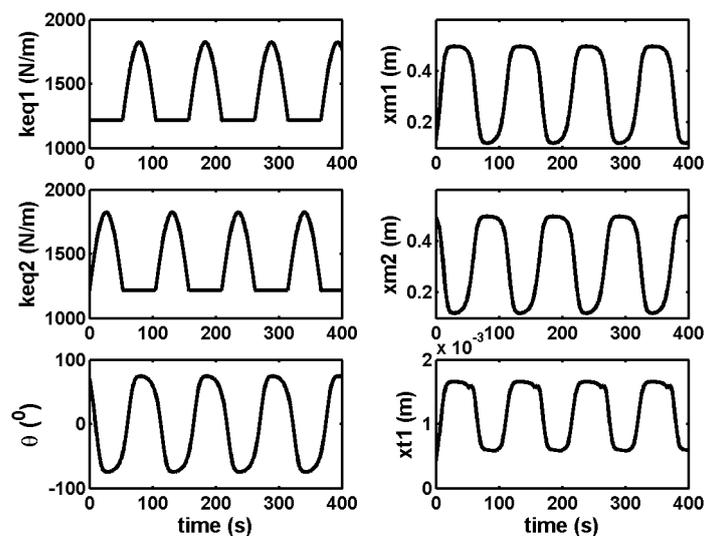


Figura 2.2.5: As ativações dos dois músculos, a variação do ângulo θ , do comprimento dos músculos e de um dos tendões, para uma ativação do tipo senoidal. keq é a constante elástica equivalente do complexo músculo-tendão.

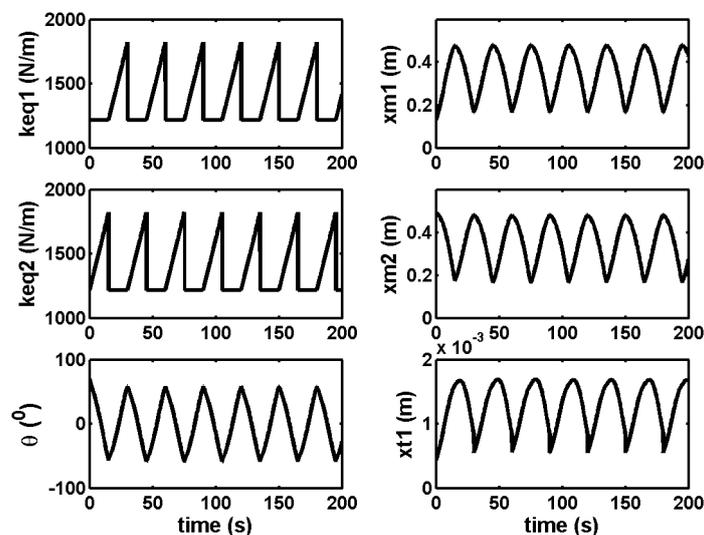


Figura 2.2.6: As ativações dos dois músculos, a variação do ângulo θ , do comprimento dos músculos e de um dos tendões, para uma ativação do tipo dente-de-serra. keq é a constante elástica equivalente do complexo músculo-tendão.

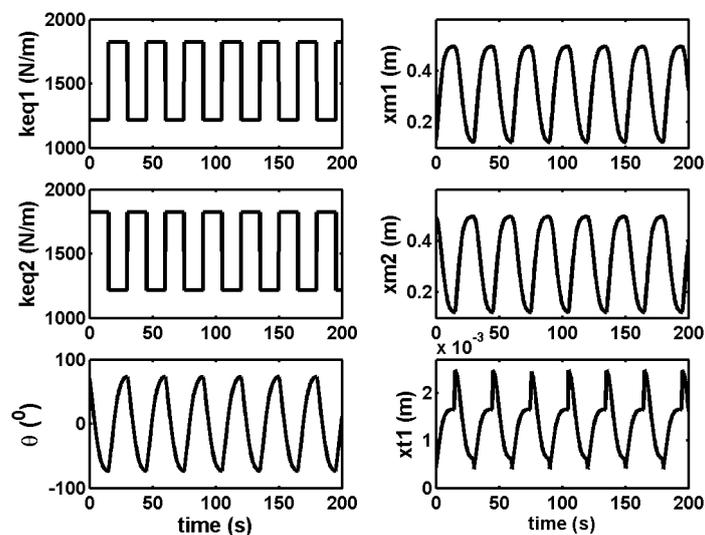


Figura 2.2.7: As ativações dos dois músculos, a variação do ângulo θ , do comprimento dos músculos e de um dos tendões, para uma ativação do tipo onda quadrada. keq é a constante elástica equivalente do complexo músculo-tendão.

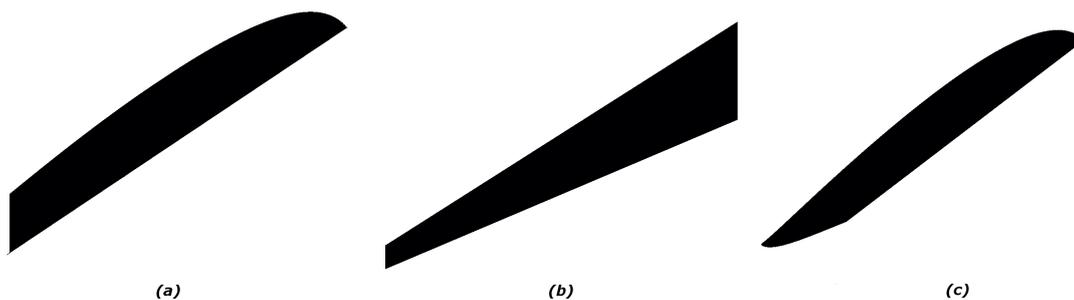


Figura 2.2.8: Relação força versus comprimento do músculo para (a) ativação dente-de-serra, (b) ativação por onda quadrada e (c) ativação senoidal.

para cada valor distinto de θ (oscilações à esquerda e à direita da vertical). Com o valor de D estabelecido temos $V = \frac{D}{T}$, sendo T o período das oscilações. Aliando esse resultado à entalpia gerada para cada padrão de ativação, é possível calcular a eficiência dos padrões de ativação para cada uma das duas atividades, distância percorrida e velocidade desenvolvida.

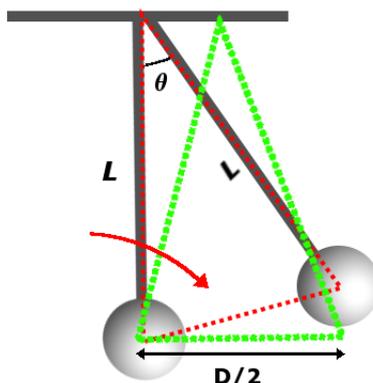


Figura 2.2.9: Cálculo da distância linear percorrida, D . A partir do valor de θ calcula-se o comprimento da base do triângulo. Levando em conta o arco descrito pelo “quadril”, temos que a base do triângulo representa metade de D .

2.3 Sensores

O membro locomotor descrito em 2.2, juntamente com o conjunto inicial de ativações musculares⁴ é, então, capaz de operar ciclicamente, de forma a mimetizar passadas. Assim, para que seja possível extrair desse sistema informações a respeito de sua condição atual, ou seja, tamanho, velocidade, aceleração e força é necessário a existência de algum tipo de sensor fisicamente acoplado ao complexo músculo-tendão. Esses sensores são responsáveis pela transdução dos eventos mecânicos musculares, em informação integrável pelo sistema nervoso, no córtex motor. Portanto, devem ser capazes de codificar alterações da dinâmica muscular em impulsos nervosos, i. e., *spikes*.

⁴Aqui, ainda, o conjunto não fisiológico de variações de k , ondas senoidais, dente-de-serra e quadradas.

2.3.1 Fusos

Durante os 100 anos iniciais de pesquisa sobre o fuso muscular, de 1860 a 1960, onde tivemos suas primeiras descrições entre 1860 e 1865, passando pelas demonstrações iniciais de seu comportamento como uma terminação sensora, a realização dos primeiros registros sistemáticos dos disparos de seus aferentes e, por fim, a descrição dos eferentes γ como um sistema fusimotor específico, [56, Matthews, 1981], demonstrou-se a importância desempenhada pelo fuso como transdutor de eventos mecânicos para o sistema de controle motor. Nas duas décadas seguintes, através das pesquisas de Matthews, Chen, Houk, Hasan, Prochazka e colaboradores [57, 41, 56, 31, 69, Matthews & Stein, 1969, Houk *et. al.*, 1981, Matthews, 1981, Hasan, 1983, Prochazka & Gorassini, 1998], obteve-se a clara diferenciação funcional entre as terminações primárias e secundárias, além da sub-divisão anatômica entre fibras do tipo *bag* e *chain* e funcional entre fibras fusimotoras estáticas e dinâmicas (γ_s e γ_d , respectivamente). A figura 2.3.1 ilustra a maquinaria do fuso muscular juntamente com suas inervações. São sensores solidários às fibras motoras (fibras extrafusais) estando, portanto, sujeitos a alterar seu comprimento em concordância com as alterações de comprimento do músculo esquelético como um todo. As fibras tipo *bag*, são divididas entre *bag₁* e *bag₂*. As primeiras são também chamadas de fibras dinâmicas e, as segundas, de fibras estáticas, refletindo as variações funcionais resultantes das variações anatômicas das fibras e suas inervações [48, Kandel *et. al.*, 2000].

Os aferentes primários, ou fibras sensoras Ia, inervam ambos os tipos de fibras *bag*, além das fibras intrafusais *chain*. Respondem tanto às mudanças de comprimento quanto à taxa de variação de comprimento do músculo, ou seja, modulam sua taxa de disparo, *spike rate*, em função do tamanho atual do músculo e de sua velocidade de encurtamento/alongação. Já os aferentes secundários, também chamados de fibras sensoras II, inervam apenas as fibras intrafusais *bag₂* e *chain* modulando sua resposta de acordo com o comprimento atual do músculo. Com a evolução do conhecimento a respeito do funcionamento do fuso obtiveram-se claras demonstrações de que as respostas das fibras Ia e II eram dependentes de vários fatores:

- Comprimento inicial do músculo [41, Houk *et. al.*, 1981];
- Velocidade de encurtamento/alongação do músculo [41, Houk *et. al.*, 1981];

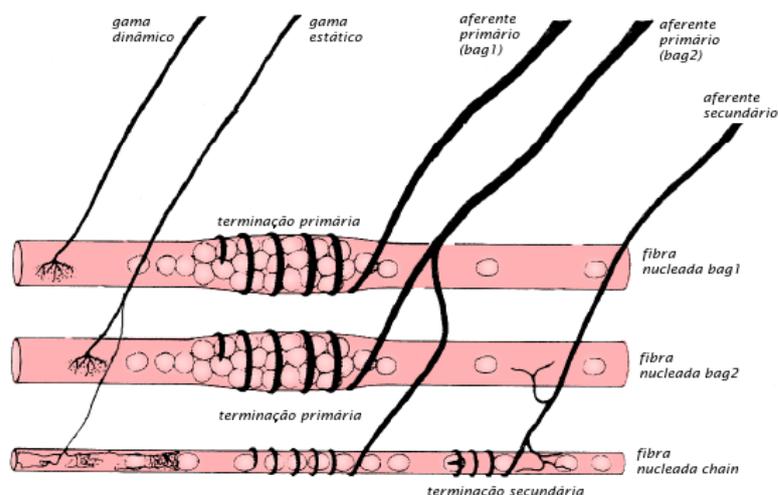


Figura 2.3.1: Um esquema apresentando a estrutura interna das fibras intra-fusais. Adaptado de [56, Matthews, 1981].

- Amplitude da variação de comprimento do músculo [57, 13, 45, Matthews & Stein, 1969, Chen & Poppele, 1978, Hunt & Wilkinson, 1980];
- Modulação fusimotora γ [13, Chen & Poppele, 1978];
- Deformação intra-fusal, *intrafusar creep*, das fibras bag_1 [8, Boyd *et. al.*, 1977];
- *Reseting* do sensor, e
- Temperatura [44, Hunt & Ottoson, 1975].

Não é de surpreender, portanto, que a dinâmica de disparo do fuso tenha um comportamento inerentemente não-linear, o que dificulta muito a obtenção de uma expressão fechada que modele o seu disparo. A figura 2.3.2 apresenta, de forma generalizada, o disparo das fibras primárias e secundárias em função do tempo, para uma variação de comprimento do fuso em rampa. Pode-se observar que as fibras Ia apresentam um pico de disparo ao início da alongação (*initial burst*) e, durante a fase de alteração de comprimento, mostram-se mais sensíveis do que as fibras estáticas tipo II. A figura nos mostra também que as aferências tipo II apresentam um perceptível atraso em relação ao início da alongação. Para ambos os tipos de fibras fica claro a inexistência de uma taxa

de disparos diretamente proporcional ao comprimento do fuso, a partir de um dado valor crítico⁵, a taxa de disparos por unidade de comprimento passa a diminuir.

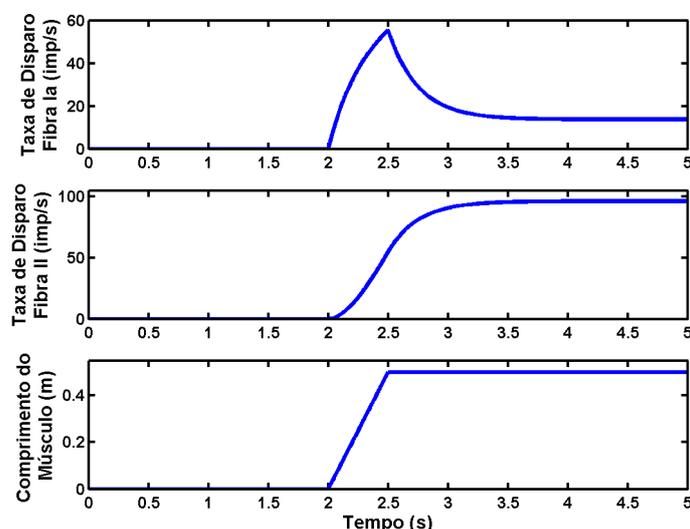


Figura 2.3.2: Esquema geral ilustrando o perfil de disparo das fibras primárias e secundárias do fuso muscular.

Dessa forma, fica bem estabelecido que as fibras tipo bag_1 irão realizar o papel de sensores dinâmicos, ou seja, sinalizando ao córtex motor, via aferências Ia, informações referentes à velocidade de encurtamento/elongação, enquanto que as fibras tipo bag_2 prestar-se-ão ao papel de sensores estáticos fornecendo, através das aferências II, informações sobre o comprimento atual do músculo. O córtex motor, munido dessas informações a respeito dos diferentes grupos musculares pode, então, integrar as informações proprioceptivas e de planejamento motor do indivíduo [48, Kandel, 2000].

2.3.2 Corpos Tendinosos de Golgi

Após sua primeira descrição em 1878 por Camillo Golgi e, o posterior reconhecimento da mesma estrutura em 1898, por Angelo Ruffini [72, Ruffini, 1898], o corpo tendinoso de Golgi teve seus

⁵Por exemplo, de acordo com Hunt e Wilkinson [45, Hunt & Wilkinson, 1980], para fusos do músculo dorsolateral da cauda de gatos, esse valor é de $10\mu\text{m}$.

primeiros disparos estudados por B. H. C. Matthews⁶ [55, Matthews, 1933]. Porém, diferentemente do que aconteceu com o fuso, a descoberta, descrição e validação do corpo tendinoso de Golgi como órgão sensor, não acarretou, de imediato, o desenvolvimento de uma ampla literatura a respeito. Apenas na década de 60 alguns trabalhos foram desenvolvidos, principalmente por Houk e colaboradores. Uma possível explicação para tal fato foi dada pelo próprio Houk:

“The high threshold at which tendon organs were found to discharge (20 - 200g in the soleus muscle of the cat) had generally led to the belief that tendon organs and their inhibitory spinal connections function as a safety device [...] This hypothesis relegate the tendon organ to a less important role [...] perhaps for this reason [...] tendon organs have received only minor attention from physiological investigators.”

[39, Houk & Simon, 1967]

Esse sensor é composto por um emaranhado de fibras de colágeno, advindas de diferentes fibras motoras, as quais irão unir-se para formar as ligações dessas fibras ao tendão. São, portanto, sensores ligados em série entre o músculo esquelético e seu respectivo tendão o que os coloca, ao menos no sentido espacial, em boa situação para operarem como sensores de força. Esses emaranhados de fibras de colágeno formam cápsulas e essas, por sua vez, recebem em sua região polar, a inervação das fibras Ib, como esquematizado na figura 2.3.3. A terminação da fibra Ib então ramifica-se de forma a enovelar-se por entre as fibras de colágeno e, portanto, ao se tracionar o corpo tendinoso de Golgi, fatalmente alguma(s) fibra(s) de colágeno irão comprimir regiões da terminação livre da fibra Ib ocasionando, dessa forma, a despolarização do neurônio e, conseqüentemente, seu disparo [48, 60, Kandel, 2000, Mileusnic & Loeb, 2006].

Ao fim da década de 1970, começo da década de 1980, o interesse pelo estudo do corpo tendinoso de Golgi retornou, incentivado pela aparente dependência da sua resposta em relação à unidade motora (ou conjunto de unidades motoras) acionada no músculo [25, 26, 6, Gregory & Proske, 1979, Gregory & Proske, 1981, Binder & Osborn, 1985].

Diversos experimentos comprovaram que, acionando diferentes grupos de unidades motoras, tem-se o disparo do corpo tendinoso de Golgi, mas em taxas que não apresentam nenhuma correlação

⁶Erroneamente, Matthews chamou os sensores responsáveis pelo disparo das terminações que batizou de tipo B, corpos tendinosos de Ruffini, *tendon organs of Ruffini*

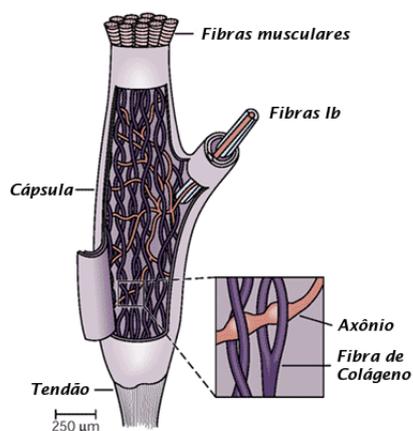


Figura 2.3.3: A estrutura interna de um corpo tendinoso de Golgi. Adaptado de [48, Kandel, 2000].

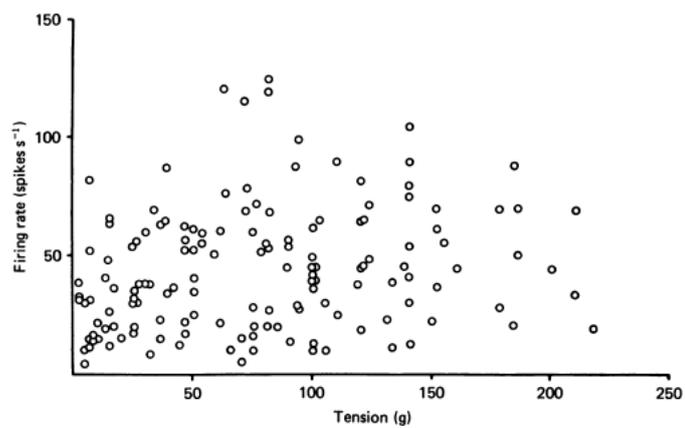


Figura 2.3.4: Não correlação entre taxa de disparo do corpo tendinoso de Golgi (ordenadas) e a força realizada pelo músculo esquelético (abcissas), para o músculo tibial posterior de gatos. Retirado de [6, Binder & Osborn, 1985].

com a força desenvolvida pelo músculo. A figura 2.3.4 apresenta um desses resultados [6, Binder & Osborn, 1985]. Unindo esse fato à descrição anatômica do sensor, Gregory e Proske [26, Gregory & Proske, 1981] propuseram a existência de conexões entre fibras de colágeno advindas de diferentes fibras musculares, como ilustrado na figura 2.3.5. Assim, quando ambas são acionadas, uma resposta combinada, modulada pela força dessa conexão cruzada, irá emergir. Essa proposta, posteriormente confirmada com a análise das ultra-estruturas que compõem as aponeuroses dos músculos, foi capaz de explicar os efeitos de descarregamento, *unloading response*, e desligamento, *off response*, dos sensores, quando diferentes conjuntos de unidades motoras são acionados.

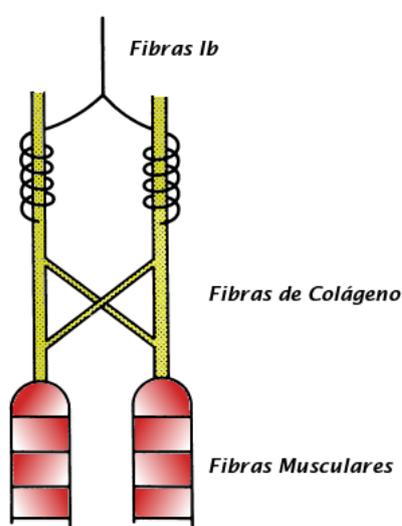


Figura 2.3.5: Esquema proposto por Gregory e Proske para explicar os efeitos de diferentes formas de disparo de um mesmo corpo tendinoso de Golgi, em resposta a diferentes conjuntos de unidades motoras acionadas. Modificado de [26, Gregory & Proske, 1981]

Porém, embora a resposta unitária dos sensores seja dependente da distribuição das unidades motoras acionadas, a resposta global do conjunto de corpos tendinosos de Golgi é proporcional à força desenvolvida pelo músculo. Resultados esses observados tanto no estudo do disparo do corpo tendinoso de Golgi *in situ* [71, 3, Reinking *et. al.*, 1975, Appenteng & Prochazca, 1984], quanto estudando sensores isolados [19, Fukami, 1981]. A figura 2.3.6 mostra uma resposta esquematizada do disparo do corpo tendinoso de Golgi, juntamente com a relação linear entre força desenvolvida

pelo músculo e taxa de disparo do sensor.

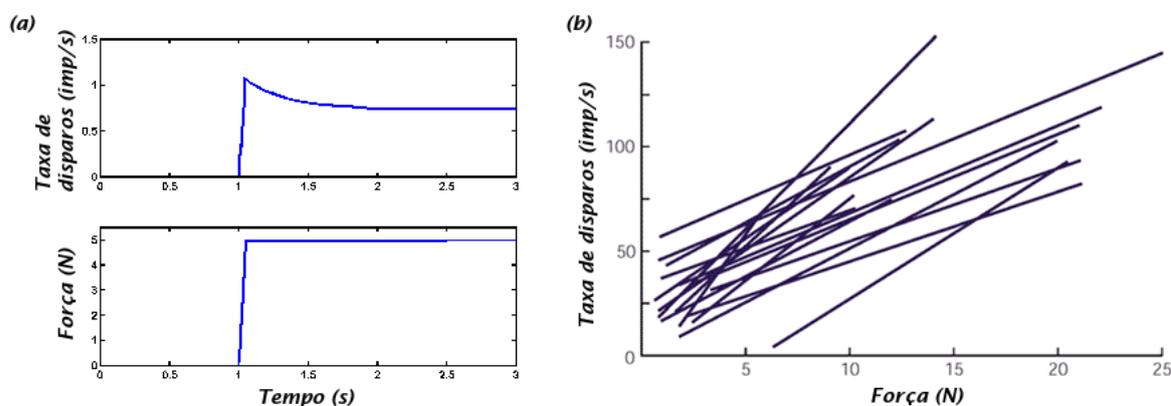


Figura 2.3.6: (a) Resposta clássica do corpo tendinoso de Golgi e (b) sua relação linear entre taxa de disparo (de diferentes sensores) e força desenvolvida pelo músculo. Observe em (a) a resposta dinâmica do sensor, indicada pelo rápido disparo concomitante ao início do desenvolvimento de força pelo músculo, e sua posterior adaptação a um valor constante. (b) Adaptado de [48, Kandel, 2000].

Todos os resultados apresentados anteriormente desmentem as primeiras conclusões a respeito do corpo tendinoso de Golgi, quanto ao mesmo apresentar apenas características de proteção à lesões. Este sensor é, sim, uma fonte de informação útil ao córtex motor para a monitoração e correção do movimento [70, 42, 10, Prochazka & Wand, 1980, Howell *et. al.*, 1986, Bullock *et. al.*, 1992].

2.3.3 Modelos Matemáticos de Disparo de Proprioceptores

Não demorou muito tempo para que o interesse em encontrar modelos matemáticos para o disparo das fibras Ia, Ib e II aparecesse. O resultado desse interesse originou uma literatura bastante desenvolvida no que se refere a modelos matemáticos de disparo de proprioceptores⁷. Basicamente, temos dois grandes conjuntos de modelos: *modelos de caixa preta* e *modelos físicos*. Enquanto os primeiros buscam por uma expressão que relacione uma(algumas) variável(is) de entrada (comprimento ou velocidade, por exemplo) com uma variável de saída (taxa de impulsos), sem qualquer

⁷Aqui o termo proprioceptor refere-se apenas a fuso e corpo tendinoso de Golgi.

preocupação com os fenômenos físicos que regem a dinâmica do sensor [13, 31, 69, 54, Chen & Poppele, 1978, Hasan, 1983, Prochazka & Gorassani, 1998, Maltenfort & Burke, 2003], os últimos buscam respostas emergentes de uma estrutura física previamente concebida através de observações micro e macroscópicas da estrutura das fibras intrafusais [39, 52, 60, 59, Houk, 1967, Lin & Crago, 2002, Mileusnic & Loeb, 2006, Mileusnic et al, 2006], inclusive, em alguns casos, levando em consideração detalhes da interação molecular entre actina e miosina, como forma de estabelecer uma explicação para os efeitos de *stiction*⁸ [75, Schaafsma et al 1991].

Modelar as respostas dos sensores responsáveis por gerar, após processamento no córtex motor, os sinais que compõem os Potenciais de Ação das Unidades Motoras, resulta em obter uma plataforma para simulação. Novamente, temos, como característica dessa modelagem, não linearidades das respostas desses sensores, embora soluções lineares bastante úteis já tenham sido utilizadas no passado por [57, Matthews e Stein (1969)] e por [13, Chen e Poppele (1978)], por exemplo, ampliando o conhecimento sobre a dinâmica desses sensores.

Modelo do Fuso

O modelo adotado para representar o fuso baseou-se em modelos do tipo físico [31, 52, 59, Hasan, 1983, Lin & Crago, 2002, Mileusnic *et. al.*, 2006] e desconsiderou os efeitos das inervações γ em sua resposta, ou seja, não existe modulação da resposta do sensor dada por ativação $\gamma_{\text{dinâmica}}$ nas fibras *bag*₁ e $\gamma_{\text{estática}}$ nas fibras *bag*₂ e *chain*. Foi proposto de forma a ser de baixo custo computacional e, dessa forma, em trabalhos futuros poder ser utilizado em grande quantidade, ou seja, em sistemas compostos por múltiplos sensores espacialmente distribuídos. A figura 2.3.7 apresenta a estrutura mecânica utilizada no modelo. Tem-se a região polar provida de uma constante elástica k_p e constante de amortecimento b , enquanto na região sensora temos a constante elástica k_s . As fibras Ia, ligadas à região sensora, irão disparar de forma proporcional ao comprimento $x - x_1$ enquanto as fibras II, conectadas à zona polar, tem seu disparo proporcional a x_1 sendo, x e x_1 os comprimentos do fuso e de sua região polar, respectivamente.

Desta proposta mecânica emerge a seguinte equação que rege a dinâmica do sensor:

⁸*Stiction*, do inglês, *Stick + Friction*. Nível prévio de tensão a ser estabelecido para vencer o atrito com a superfície de contato (força paralela à superfície de contato).

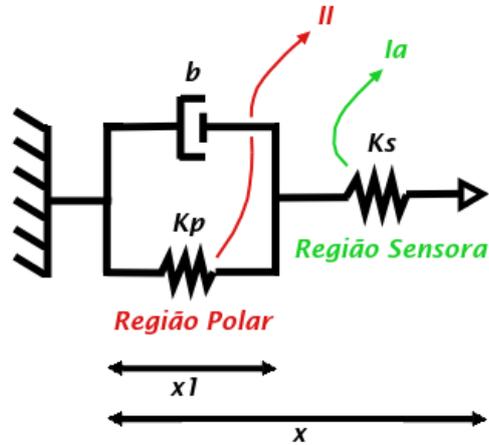


Figura 2.3.7: Estrutura física do modelo do fusão. b e k_p são, respectivamente, a viscosidade e constante elástica da zona polar e k_s a constante elástica da zona sensora do fusão.

$$\frac{dx_1}{dt} = \frac{(x - x_1)k_s}{b} - \frac{x_1k_p}{b} \quad (2.24)$$

A resposta da equação 2.24 à velocidade de alongação do músculo e ao comprimento final do mesmo, está apresentada, respectivamente, nas figuras 2.3.8 e 2.3.9. O modelo, embora bastante simplificado, apresenta todas as respostas características desse tipo de sensor. Na figura 2.3.8 podemos observar a dependência da resposta dinâmica (fibras Ia) do fusão⁹ em relação à velocidade (nesse caso) de alongação, como demonstrado por Chen e Poppele [13, Chen e Poppele, 1978], Houk e colaboradores [41, Houk *et. al.*, 1981] e Hasan [31, Hasan, 1983]. Não apenas o valor máximo de disparo do fusão é dependente da velocidade de alongação, como também sua constante de decaimento é tão maior, quanto mais lento o processo de variação de comprimento do músculo. Já na figura 2.3.9 temos o disparo das fibras Ia com praticamente a mesma resposta dinâmica e constante de decaimento, sendo o valor de pico da resposta do sensor claramente modulado pelo comprimento final do músculo. Observando a resposta estática (fibras II) do fusão, no mesmo par de figuras referido anteriormente, é notório perceber que a resposta das fibras II é uma transdução

⁹A resposta dinâmica foi convencionada como sendo a diferença de amplitude entre o pico de disparo do sensor e seu valor de equilíbrio, ao fim da alongação/encurtamento.

bastante fiel do comprimento atual do músculo. É uma versão levemente atrasada e filtrada¹⁰ do próprio comprimento do fuso, o que é esperado devido à contribuição da parte viscosa do modelo, ou seja, a constante de amortecimento b .

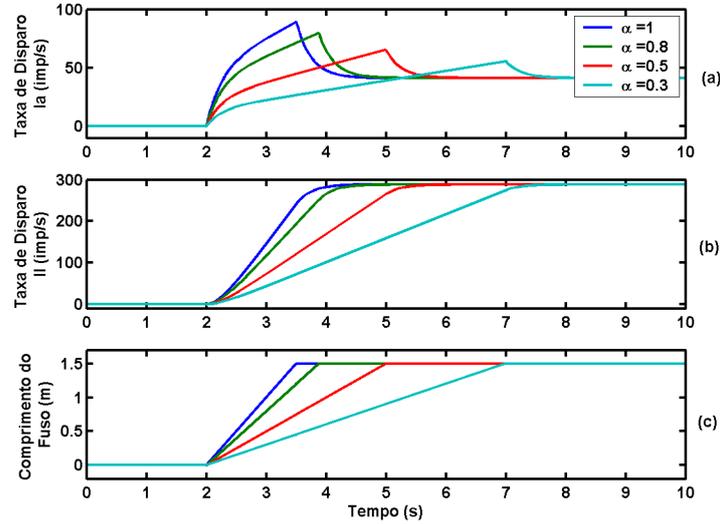


Figura 2.3.8: Disparo das fibras Ia e II segundo o modelo do fuso. Em (a) taxa de disparo das fibras Ia, em (b) taxa de disparo das fibras II, em função de (c), variação do comprimento do fuso. α representa a inclinação da variação de comprimento do fuso, ou seja, a velocidade de alongação.

Essa resposta do fuso nos contempla, em uma única estrutura física, com dois sensores. As fibras Ia nos fornecem informações à respeito da velocidade de alongação/encurtamento do músculo, $\frac{dx_m}{dt}$, enquanto as fibras II nos trazem informação sobre o seu comprimento atual, x_m . Porém, qual a capacidade desse modelo em aproximar a resposta desses sensores no caso de movimentos reais? Quando sob variação de comprimento senoidal, o disparo do modelo do fuso apresentou as mesmas respostas das apresentadas por Hunt e Wilkinson [45, Hunt & Wilkinson, 1980] e De-Doncker e colaboradores [15, De-Doncker *et. al.*, 2003]. Em condições de superposição de variação de comprimento do tipo rampa e senoidal, a resposta do modelo corrobora com os dados de Schäfer e colaboradores [76, Schäfer *et. al.*, 1999].

¹⁰Pode-se perceber que as transições abruptas (nos instantes inicial e final da alongação) do comprimento do músculo aparecem como versões suavizadas na resposta das fibras II.

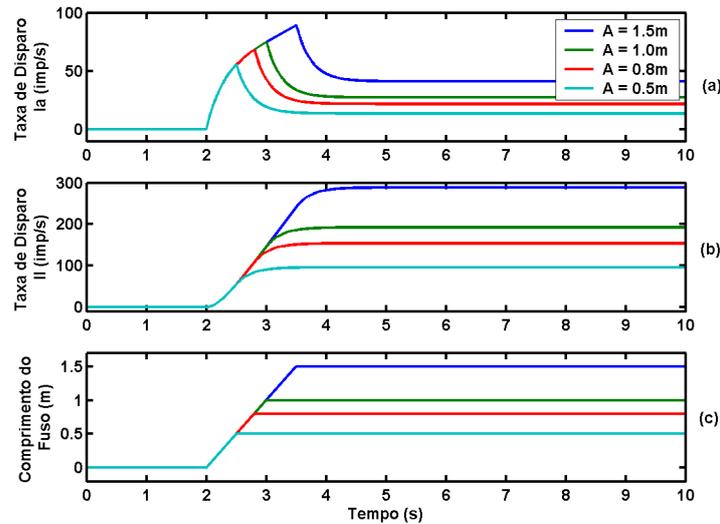


Figura 2.3.9: Disparo das fibras Ia e II do modelo do fuso. Em (a) taxa de disparo das fibras Ia, em (b) taxa de disparo das fibras II, em função de (c), comprimento final do fuso. A representa a amplitude da variação de comprimento do fuso, ou seja, o seu tamanho final.

Modelo do Corpo Tendinoso de Golgi

Adotou-se o modelo proposto por Houk [39, Houk, 1967] e apresentado na figura 2.3.10 por ser este de fácil representação computacional e, portanto, guardar as mesmas características de implementação que o modelo do fuso, sem perder a generalidade da resposta do sensor. Diferentemente do fuso muscular, a literatura sobre modelos matemáticos de disparo do corpo tendinoso de Golgi é bastante limitada. Mileusnic & Loeb [60, Mileusnic & Loeb, 2006], apresentaram um modelo com um desenho mecânico mais sofisticado, levando em consideração muitos dos detalhes anatômicos internos ao sensor, como apresentado em 2.3.2. Embora capaz de internalizar os efeitos de dependência do conjunto de unidades motoras acionadas, descarregamento e desligamento do sensor, a alta complexidade desse modelo não implica, necessariamente, em vantagens quando se está interessado na resposta global, sabidamente linear.

As equações de 2.25 a 2.27 descrevem o modelo proposto por Houk¹¹ e aqui implementado.

¹¹No trabalho original, de 1967, essas equações não estão explicitamente apresentadas. O resultado é colocado na forma de uma única função de transferência relacionando a taxa de disparos, com o comprimento do músculo.

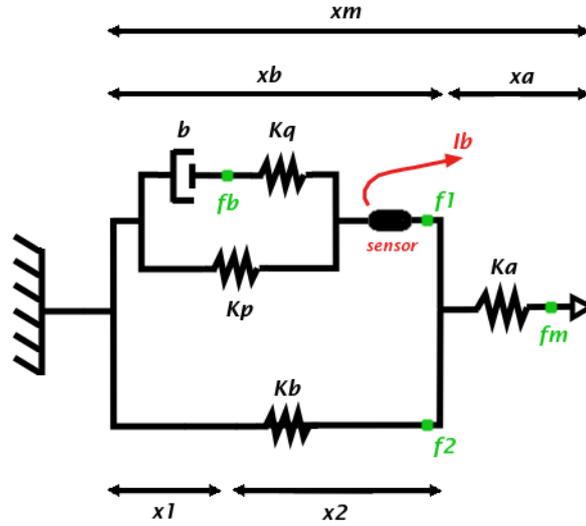


Figura 2.3.10: Detalhes da arquitetura interna do modelo de Houk para o corpo tendinoso de Golgi. k_a e k_b são as constantes elásticas do tendão e do tecido conectivo extra, respectivamente. O conjunto b , k_p e k_q representam a viscosidade e constantes elásticas da fibra muscular à qual o sensor está acoplado. Todos os comprimentos e forças seguem a nomenclatura apresentada em [39, Houk, 1967]. Os pontos verdes indicam os pontos de aplicação de cada uma das forças f_i .

$$\frac{dx_1}{dt} = \frac{k_q}{b(k_a + k_b + k_p + k_q)} [k_a x_m - x_1(k_a + k_b + k_p)] \quad (2.25)$$

$$x_2 = \frac{b}{k_q} \frac{dx_1}{dt} \quad (2.26)$$

$$R = k_r \left(b \frac{dx_1}{dt} + k_p x_1 + \frac{k_p b}{k_q} \frac{dx_1}{dt} \right) \quad (2.27)$$

Sendo R a taxa de disparos do sensor, k_r a constante de proporcionalidade entre a força aplicada ao sensor e a taxa R ($R = k_r f_1$), e os demais como apresentados na legenda da figura 2.3.10. Na figura 2.3.11 podemos observar a relação entre a velocidade de variação de comprimento do tendão (i. e. dx_m/dt) e a taxa de disparos do corpo tendinoso de Golgi. Assim como no fuso, este sensor

também apresenta uma resposta dinâmica na forma de um aumento no valor máximo da taxa de disparos, em resposta a um aumento na velocidade de encurtamento/elongação, corroborando os dados experimentais obtidos por Houk [39, Houk, 1967], Fukami & Wilkinson [20, Fukami & Wilkinson, 1977] e Davies e colaboradores [14, Davies *et. al.*, 1995]. Na figura seguinte, 2.3.12, podemos observar a resposta estática do sensor. Temos, claramente, uma dependência do valor de equilíbrio e de pico de disparo em relação à máxima excursão do músculo. Esse efeito, de maior taxa de disparos quanto maior a amplitude e, portanto, maior força desenvolvida no tendão, foi demonstrado em diversos trabalhos [39, 20, 25, 19, 26, Houk, 1967, Fukami & Wilkinson, 1977, Gregory & Proske, 1979, Fukami, 1981 e Gregory & Proske, 1981].

Tanto a resposta estática quanto a dinâmica, estão representadas em função do comprimento do tendão, ao invés de força, tendo em vista que o modelo mecânico do músculo nos fornece os comprimentos envolvidos no processo de movimentação. Isso pode ser observado no conjunto das equações 2.25 a 2.27 onde não existe, explicitamente, variáveis referentes a forças e sim, toda uma descrição baseada nos comprimentos envolvidos no processo.

Esta última descrição finaliza a proposta e validação da infra-estrutura mecânica/sensora do presente estudo. Temos agora um último sensor que nos fornece dados referentes à força desenvolvida pelo músculo e, dessa forma, nos permite acessar a segunda derivada do espaço, i. e., aceleração. Portanto possuímos, além do movimento em si, grandezas proporcionais à x_m , $\frac{dx_m}{dt}$ e $\frac{d^2x_m}{dt^2}$.

2.4 Controlador Neural

Um controlador neural deve ser entendido como uma rede de neurônios que, dada sua arquitetura, processe os dados de seus sensores sendo, então, capaz de ativar de forma satisfatória um atuador. Ou seja, de forma genérica, um sistema de movimentação deve possuir, ao menos, um controlador, um sensor e um atuador. Toma-se aqui o significado mais amplo possível do termo satisfatório, i. e., dada uma demanda específica (como andar, alcançar um objeto, mover-se de maneira furtiva, etc.), a mesma deve ser concluída com o êxito devido. Pode-se realizar a implementação matemática/computacional de uma rede de neurônios de duas formas distintas: *redes neurais ar-*

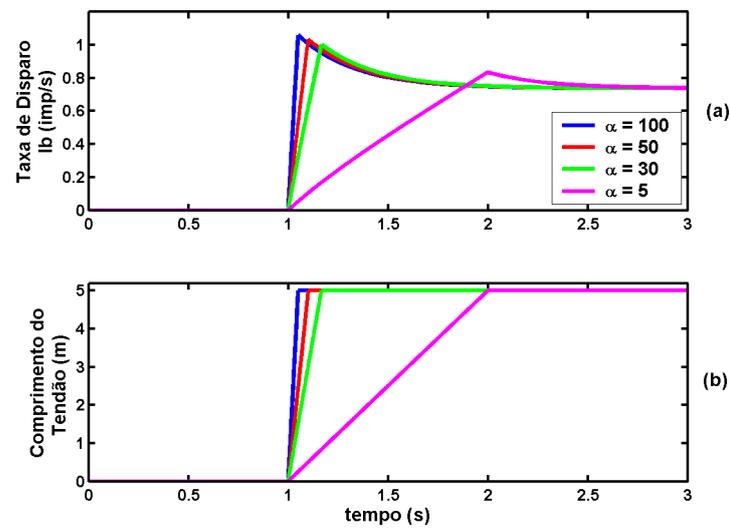


Figura 2.3.11: Disparo das fibras Ib do modelo do corpo tendinoso de Golgi. Em (a) taxa de disparo das fibras Ib, em (b) comprimento final do tendão. α representa a inclinação da variação de comprimento do tendão, ou seja, a velocidade de alongação.

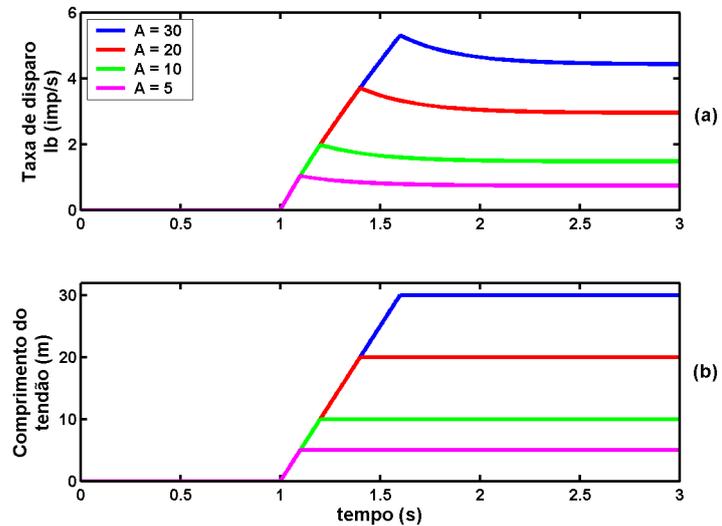


Figura 2.3.12: Disparo das fibras Ib do modelo do corpo tendinoso de Golgi. Em (a) taxa de disparo das fibras Ib, em (b) comprimento final do tendão. A representa a inclinação da variação de comprimento do tendão, ou seja, o seu tamanho final.

tificiais (ANNs) ou *redes neurais biologicamente inspiradas* (BNNs)¹². Enquanto as primeiras são muito úteis para aplicação direta em áreas tecnológicas, a segunda forma apresenta-se como excelente plataforma para simulação de processos biológicos de formação e deflagração de potenciais de ação. Enquanto que as ANNs necessitam dos chamados conjuntos de treino e de algoritmos de aprendizado¹³ [33, Haykin, 1998], as BNNs, por sua vez, requerem um conhecimento prévio dos mecanismos biofísicos da célula neuronal e anatômicos da arquitetura da rede.

2.4.1 Modelos Matemáticos Utilizados

A primeira aproximação adotada foi a utilização de um formato BNN para as simulações. Para isso é necessário o estabelecimento de, no mínimo, três elementos¹⁴: neurônios, sinapses e um esquema de conectividade (daqui por diante referido simplesmente como arquitetura). Os modelos de neurônios são responsáveis por caracterizar a resposta das células neuronais em função do conjunto de sinapses ativadoras e inibidoras recebidas. São alguns exemplos desses modelos: integração e disparo, de Hodgkin-Huxley, de FitzHugh-Nagumo e de Morris-Lecar. As sinapses devem modelar o efeito conjunto das diversas correntes de entrada que compõem a excitação a ser utilizada como entrada do modelo neural, sendo as mais comuns as funções tipo α e δ para modelagem das correntes de *spike* (detalhes adiante) [1, Alamdari, 2004]. Estando definida a resposta de cada neurônio e o comportamento de suas sinapses, falta apenas uma descrição de como os neurônios que compõem a dada rede estão interligados. A arquitetura da rede define não só as conexões, mas também sua qualidade, i. e., os pesos e atrasos das diversas sinapses, sua natureza quanto a excitação ou inibição e o mapeamento das entradas externas.

¹²Esses termos são mais comumente referidos na literatura pelas suas siglas do inglês. ANNs e BNNs, *Artificial Neural Networks* e *Biological Neural Networks*, respectivamente.

¹³Algoritmos de aprendizado são utilizados para o cálculo dos pesos das sinapses entre os neurônios artificiais, ou seja, são os responsáveis pelo aprendizado da rede. São utilizados juntamente com o conjunto de treino até que a rede apresente um erro aceitável na execução da tarefa para a qual foi concebida

¹⁴Existe ainda um quarto elemento que pode ser inserido no modelo de uma BNN, adaptação. É o modelo de adaptação adotado que irá simular a plasticidade da rede alterando parâmetros como, por exemplo, o peso de sinapses.

Modelo Neural de Integração e Disparo

O modelo de integração e disparo, *integrate and fire*, proposto inicialmente por Lapicque, baseia-se na resposta tudo ou nada da célula neuronal, ou seja, assim que um dado potencial de disparo for atingido, o neurônio deve deflagar um potencial de ação (*spike*). O potencial de membrana do neurônio é função de suas características elétricas, condutância e capacitância de membrana e potencial de repouso, e das correntes de entrada. Essas por sua vez podem ser de duas naturezas distintas: correntes externas e correntes de *spikes*. As correntes externas ou, correntes *analógicas* externas, são correntes elétricas diretamente aplicadas, por uma fonte que não um neurônio pré-sináptico, na célula neuronal. Já as correntes de *spike* são oriundas dos neurônios pré-sinápticos e configuram pulsos de corrente resultantes da deflagração de potenciais de ação [1, 47, 12, Alamdari, 2004, Jolivet *et. al.*, 2004 e Cessac & Viéville, 2008].

Adotou-se, no presente trabalho, a utilização de modelos do tipo *leaky integrate and fire*, LIF¹⁵, levando-se em consideração, portanto, os efeitos de vazamento de íons devido à suas movimentações passivas em resposta aos gradientes de potencial estabelecidos entre o meio intra e extra celular, até o estabelecimento do potencial de equilíbrio (habitualmente tomado como $-70mV$). Uma forma generalizada (não linear, NLIF) é o modelo quadrático [47, Jolivet *et. al.*, 2004] apresentado na equação 2.28.

$$\tau_m \frac{du}{dt} = a_0(u - u_{eq})(u - u_c) + R(I^{ext} + I^{spike}) \quad (2.28)$$

Sendo $\tau_m = RC$ a constante de tempo da membrana celular, composta pelos parâmetros C e R sua capacitância e resistência, respectivamente. O potencial de membrana é dado por u e o potencial de equilíbrio de membrana por u_{eq} . Nesse modelo temos ainda um terceiro potencial, u_c , tomado como o potencial crítico que, uma vez atingido, levará o potencial de membrana u a aumentar monotonamente até que se atinja o potencial de disparo que originará o *spike*. I^{ext} e I^{spike} são as correntes externas e de *spike* (como descritas anteriormente) e, por fim, a_0 uma constante positiva.

¹⁵Uma possível tradução seria integração e disparo com vazamento, mas o termo original do inglês, *leaky*, guarda mais informação.

A condição de disparo é dada por:

$$\text{se } u(t) \geq \vartheta \quad \text{e} \quad \frac{du}{dt} > 0 \Rightarrow \hat{t} = t \quad (2.29)$$

Se o potencial de membrana u for maior do que o limiar de disparo ϑ , com sua primeira derivada positiva, então um *spike* é acionado no instante t , sendo \hat{t} o chamado instante de disparo.

Modelo de Sinapse

Para se estabelecer qual o total de corrente que será injetada em um dado neurônio e, como resultado desse influxo de cargas, qual o seu potencial de membrana, é necessária uma forma de calcularmos a seguinte expressão:

$$I(t) = I^{ext} + I^{spike} \quad (2.30)$$

A equação 2.30 nos diz que a corrente total de entrada em um dado neurônio, no instante t , possui uma parcela externa e uma parcela dependente dos *spikes* dos neurônios pré-sinápticos. As correntes externas são injetadas diretamente nos neurônios, porém as correntes de *spike* devem ser integradas ao longo do tempo, para cada neurônio pré-sináptico, segundo algum modelo. Adotou-se como modelo em questão a função- α :

$$I^{spike} = \frac{1}{\tau_m} \sum_k \sum_j w_k (e^{-\frac{t-t_k^j-d_k}{\tau_m}}) \quad (2.31)$$

Onde τ_m continua sendo uma constante de tempo, w_k e d_k são, respectivamente, os pesos e atrasos de transmissão de cada uma das k sinapses e t_k^j é o j -ésimo instante de *spike* da k -ésima sinapse. Portanto, a função- α , é a resposta acumulada de todas as k sinapses através da “integração”, ao longo do tempo, da corrente gerada por cada *spike*.

Na figura 2.4.1 apresentamos a resposta, para duas I^{ext} , do tipo onda quadrada e senoidal, a resposta do modelo neural de integração e disparo, juntamente com a corrente I^{spike} gerada por ele. Perceba o claro estabelecimento de salvas de disparos quando o potencial de disparo da membrana é atingido.

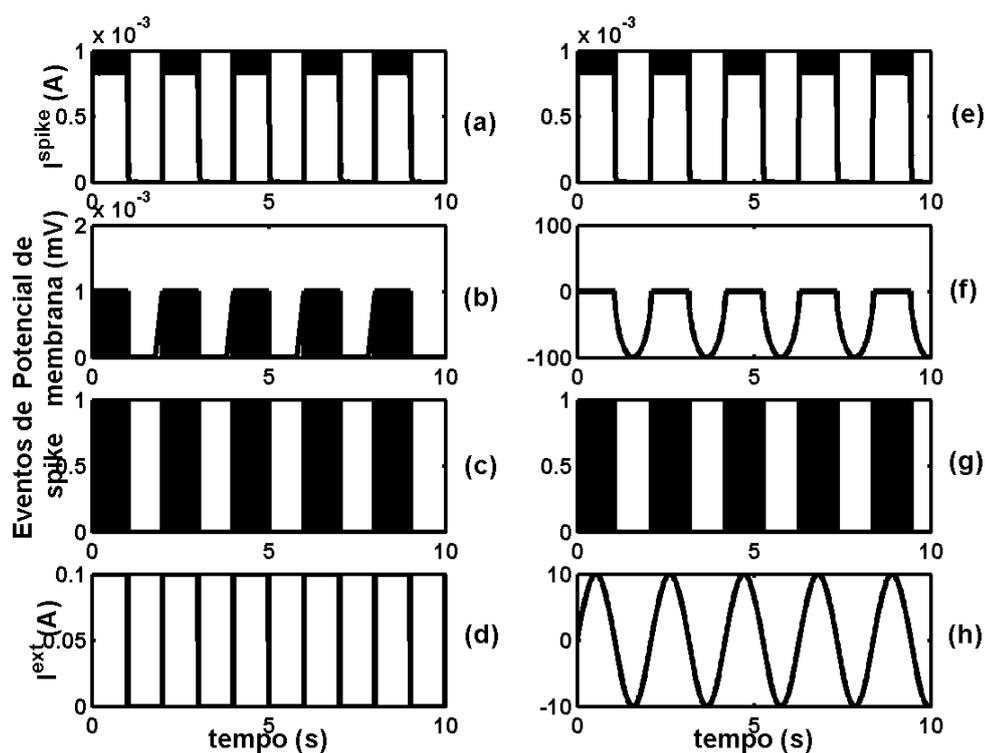


Figura 2.4.1: Resposta de um neurônio juntamente com sua corrente I^{spike} gerada. De (a) a (d) temos, respectivamente e para uma I^{ext} com perfil de onda quadrada, a corrente de $spike$ gerada por esse neurônio, seu potencial de membrana, seus $spikes$ compondo salvas (ou trem de impulsos) e as correntes analógicas externas. De (e) a (f) temos os mesmos dados para uma I^{ext} tipo senoidal.

2.4.2 Proposta de Rede de Controle

Utilizando os modelos neuronais e de sinapse apresentados anteriormente, juntamente com a arquitetura proposta na figura 2.4.2, foi possível a criação de um sistema autônomo para geração de padrões ativação/desativação em um par de músculos agonista/antagonista. Essa arquitetura foi a mais simples possível a atender os seguintes requisitos: incorporar o conceito de geradores de padrão centrais (detalhes adiante), possuir alças de inibição contralaterais e alças de realimentação positiva ipsilaterais. Os neurônios F_i são diferentes do modelo de integração e disparo apresentado anteriormente no seguinte aspecto. Sendo necessário na arquitetura da rede a presença de geradores de

padrão centrais, os chamados CPGs, *Central Pattern Generators*, criaram-se neurônios que teriam uma I^{ext} constantemente aplicada em sua entrada, garantindo assim uma taxa de disparos endógenas nesses neurônios. A resposta das células F_i está apresentada na figura 2.4.3.

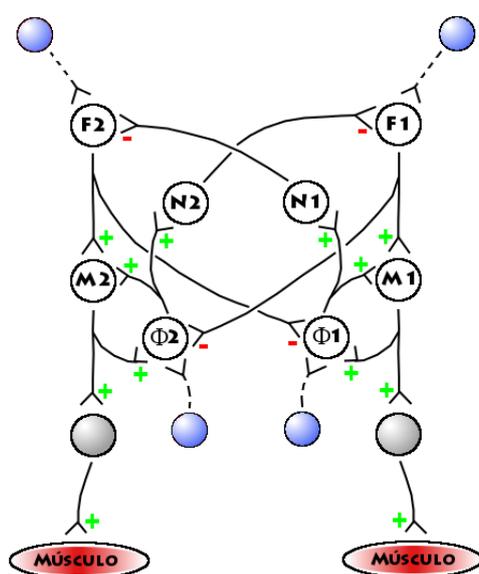


Figura 2.4.2: BNN proposta como rede de controle motor. F_i são os ritmos endógenos (freqüenciadores), ϕ_i são as realimentações dos motoneurônios M_i e N_i são responsáveis por inibir o ramo controlador do músculo antagonístico. Com sinais negativos vermelhos estão representadas as sinapses inibitórias, as sinapses excitatórias estão representadas pelos sinais positivos verdes. Os círculos azuis indicam possibilidades de entradas oriundas dos sensores, fusos e corpos tendinosos de Golgi. Todas as sinapses são consideradas tendo atraso 0, ou seja, $d_k = 0$.

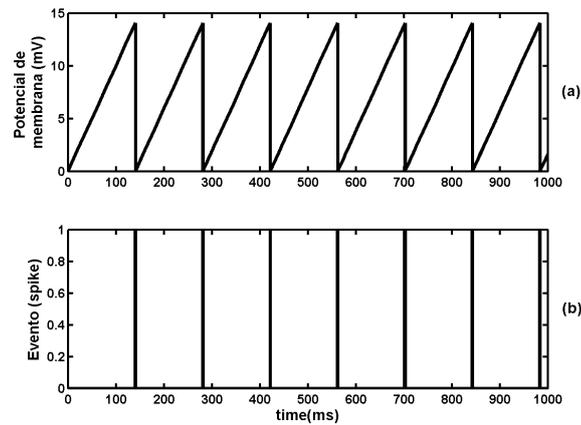


Figura 2.4.3: Resposta dos freqüenciadores. (a) o valor do potencial de membrana e (b) os eventos discretos de disparo, *spikes*.

A resposta da rede, utilizando entradas do tipo senoidais exatamente nos pontos propostos na figura 2.4.2, foi capaz de gerar as respostas apresentadas nas figuras 2.4.4, potenciais de membrana em função do tempo e, 2.4.5, disparos dos potenciais de ação, também em função do tempo. Observa-se claramente a capacidade da rede em realizar a inibição lateral necessária à desativação do músculo oposto. O resultado das sinapses inibitórias, advindas das células N_i , nos neurônios F_i , aparece na modulação dos disparos, os quais deixam de seguir o ritmo endógeno anteriormente apresentado. Lembrando que a resposta dos neurônios M_i , em última análise, leva a modulação direta da constante elástica dos músculos, k , percebe-se que o perfil de superposição entre as salvadas dessas células garante uma redução gradual da ativação do agonista, concomitante com a ativação, também gradual, do antagonista.

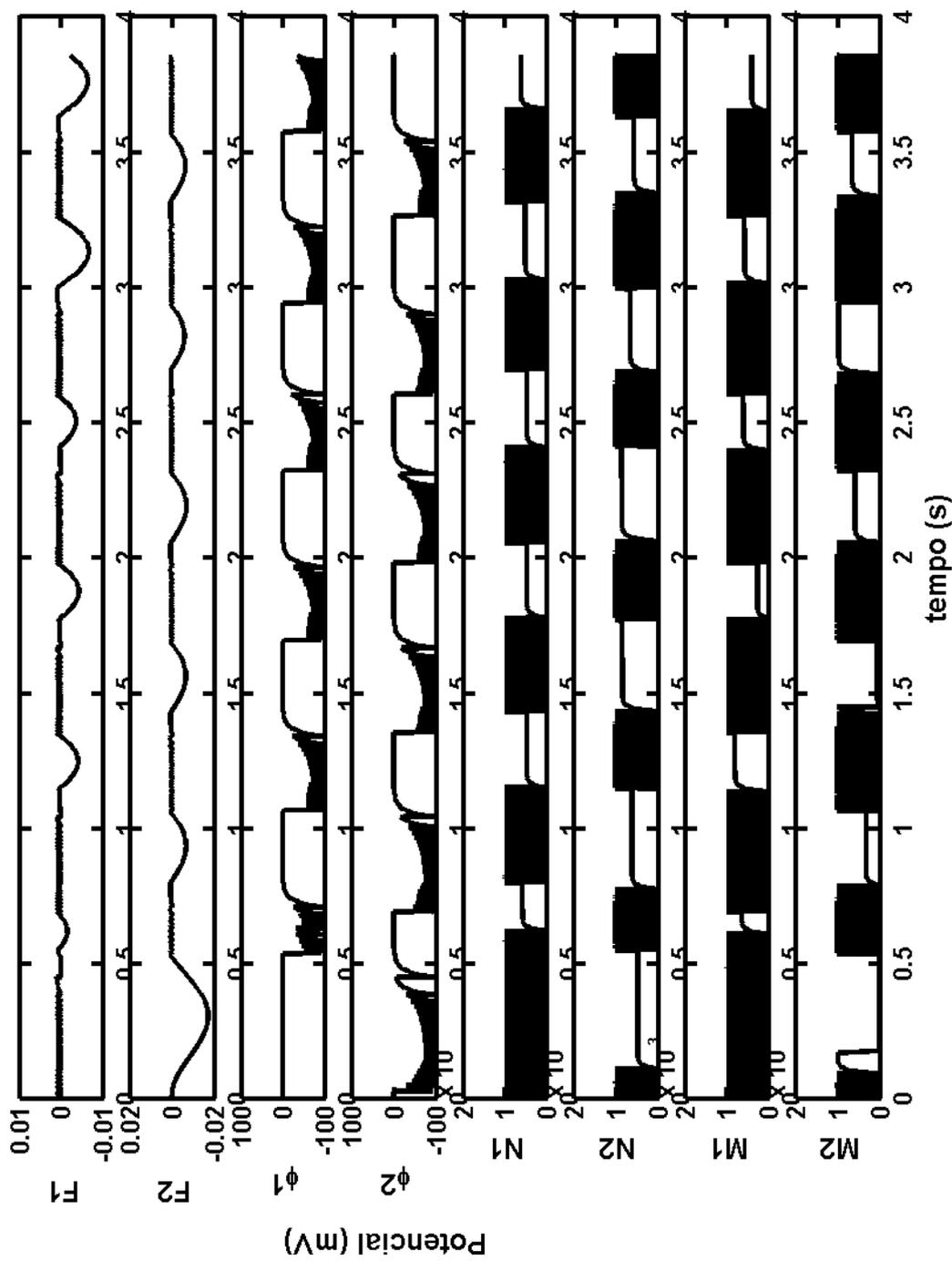


Figura 2.4.4: Potenciais dos neurónios constituintes da rede de controle.

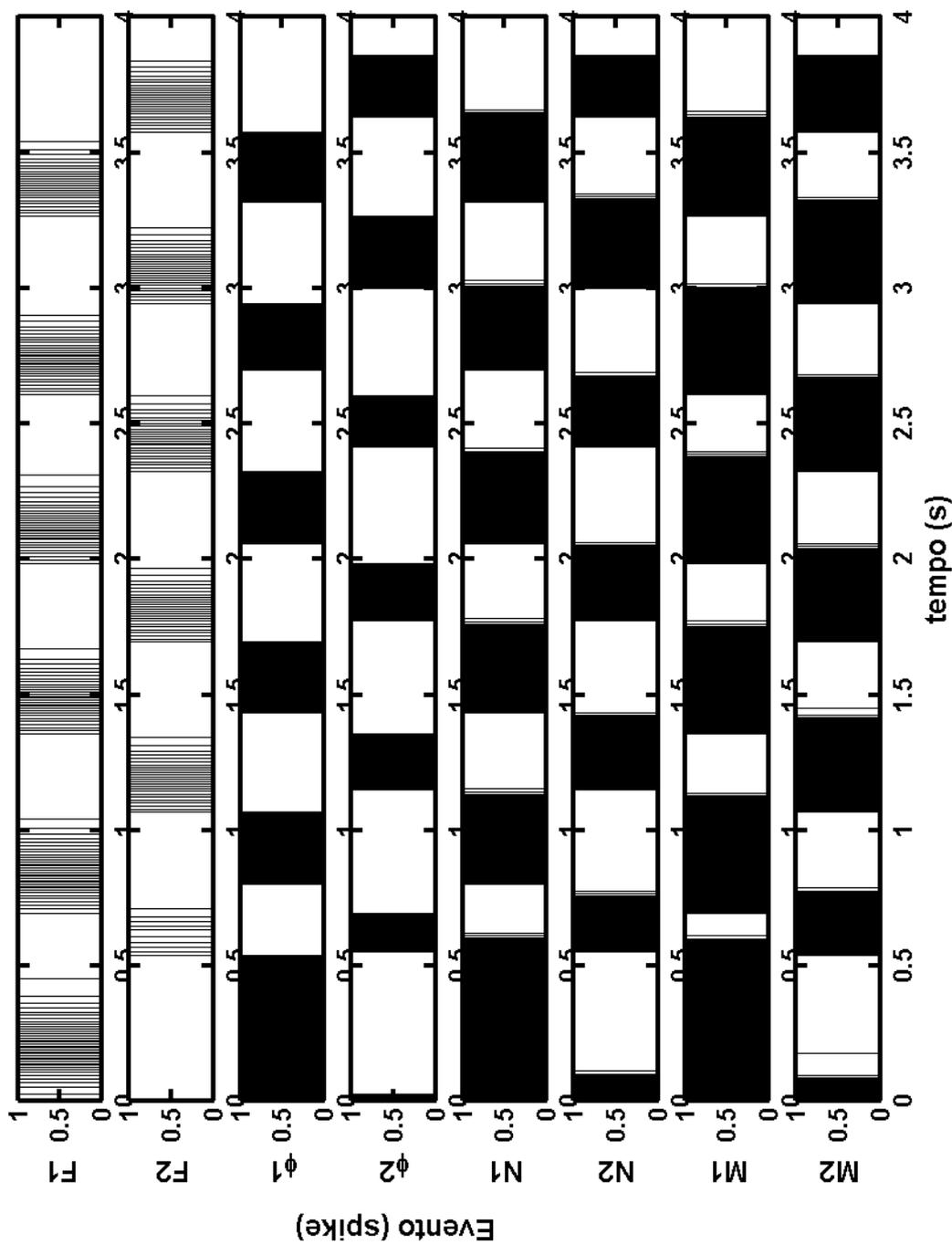


Figura 2.4.5: Disparos dos neurónios constituintes da rede de controle.

RESULTADOS

The experimenter who does not know what he is looking for will not understand what he finds.

Claude Bernard

A lie can travel half way around the world while the truth is putting on its shoes.

Mark Twain

3.1 Busca da Otimização Mecânica

3.1.1 Em Relação a Geração de Entalpia

Os primeiros resultados obtidos estão apresentados na tabela 3.1. Com esses resultados preliminares é possível observar que, dependendo da variável de performance escolhida, diferentes padrões de ativação resultam em melhor otimização do processo. Se escolhermos D (distância linear percorrida) como medida de performance, utilizar uma ativação senoidal resulta em uma melhor relação distância/entalpia gerada. Porém, ao utilizarmos V (velocidade linear média), o padrão dente-de-serra mostra-se superior.

A pergunta seguinte a ser verificada foi em relação à frequência de ativação e a frequência natural de oscilação do sistema: será que esse mesmo comportamento pode ser observado ao utilizarmos ativações que levem o sistema a oscilar em sua F_{Nosc} e próximo a ela? A figura 3.1.1 apresenta resultados das relações D/H e V/H para os três diferentes tipos de ativação com o membro locomotor oscilando entre $F_{Nosc}/5$ a $5F_{Nosc}$ ($F_{Nosc} = 0.46\text{Hz}$, no exemplo apresentado). O mesmo

padrão indicando que diferentes políticas de ativação otimizam medidas distintas de performance repete-se. Entretanto, agora, pode-se observar que isso ocorre de forma frequência-dependente.

Tomemos como exemplo as medidas de eficiência com relação à velocidade linear média. Até aproximadamente $0.6Hz$, tem-se o padrão dente-de-serra como o mais eficiente seguido da ativação senoidal e, por fim, a onda quadrada. Após esse valor de frequência temos constantes alterações nessas posições até $2.3Hz$, ao menos. O mesmo efeito não pode ser observado na figura 3.1.1 (b). Devido a instabilidades numéricas, ocorridas nas simulações acima de $0.92Hz$, provavelmente devido a não observação da condição dada pela equação 2.7, para a ativação dente-de-serra, não podemos, com certeza, assumir que após esse valor de frequência a ativação dente-de-serra realmente torne-se mais eficiente do que as demais. Portanto, o que pode ser inferido é que, diferentemente do caso anterior, temos um posicionamento constante em termos de eficiência, onda quadrada, senoidal e dente-de-serra. Não são de nosso conhecimento, até o presente momento, publicações que apresentem esse resultado de relação entre diferentes medidas de eficiência¹ com diferentes padrões de ativação muscular.

Ativação	$H(Nm)$	$D(m)$	$V(m/s)$	$D/H(N^{-1})$	$V/H(N^{-1}s^{-1})$
Senoidal	33.0	2.42	$3.1 \cdot 10^{-2}$	$7.3 \cdot 10^{-2}$	$0.94 \cdot 10^{-3}$
Dente-de-serra	32.8	1.96	$6.5 \cdot 10^{-2}$	$6.0 \cdot 10^{-2}$	$1.98 \cdot 10^{-3}$
Quadrada	70.2	2.40	$8.0 \cdot 10^{-2}$	$3.4 \cdot 10^{-2}$	$1.14 \cdot 10^{-3}$

Tabela 3.1: Primeiros resultados do sistema pêndulo+músculos, sugerindo a existência de uma relação entre variável a ser otimizada e padrão de ativação muscular.

A figura 3.1.2 mostra o perfil de geração de entalpia dos diferentes tipos de ativação em três conformações geométricas distintas do membro locomotor (variação do comprimento do pêndulo), para um θ fixo, que resultam em F_{Nosc} iguais a $0.24Hz$, $0.46Hz$ e $0.825Hz$. Observa-se o aumento da entalpia gerada pelos músculos com o aumento da frequência de ativação dos mesmos, o que é esperado se lembrarmos que as perdas viscosas são dependentes da velocidade e que, ativações mais intensas, implicam em um encurtamento mais veloz do músculo. Para os membros locomotores

¹Lembrando que, aqui, chamamos de medida de eficiência, relações entre uma medida de performance e a entalpia gerada pelo músculo durante o processo de locomoção.

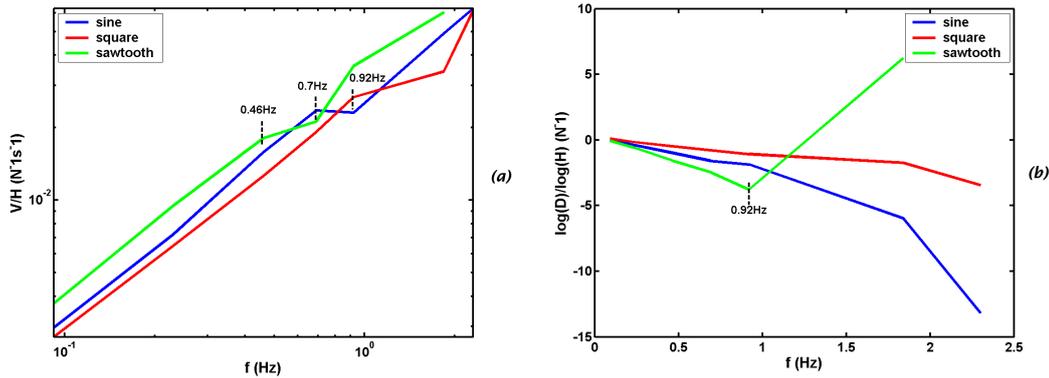


Figura 3.1.1: Relações V/H e D/H para os três diferentes tipos de ativação em função da frequência de ativação. (a) V/H . Até aproximadamente $0.6Hz$, tem-se o padrão senoidal mais eficiente do que a ativação por onda quadrada. (b) D/H (apresentado em $\log(D)/\log(H)$, para melhor visualização). Diferentemente do que é apresentado na tabela 1, agora tem-se, em ordem decrescente de eficiência, onda quadrada, senoidal e dente-de-serra. As frequências indicadas mostram pontos de mudança de comportamento.

com F_{Nosc} menores, observa-se um efeito de aumento mais lento da entalpia com a frequência de ativação formando, em alguns casos, algo semelhante a um platô para, então, à partir de um dado valor de frequência, iniciar um aumento diretamente proporcional.

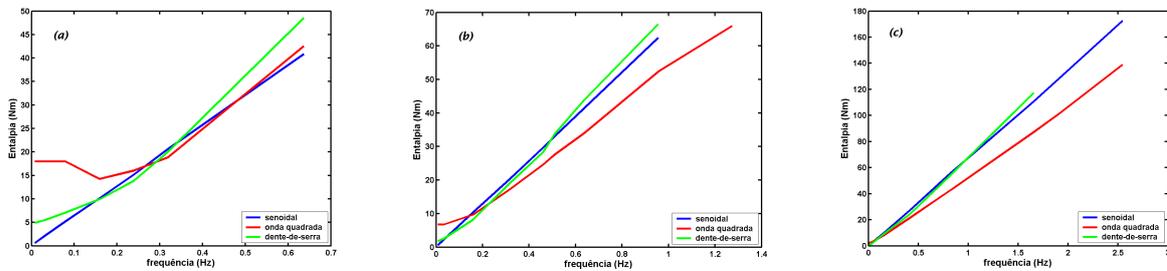


Figura 3.1.2: Entalpia versus frequência de ativação em diferentes geometrias de membro locomotor, para um θ fixo. As variações de geometria resultam em F_{Nosc} iguais a (a), $0.24Hz$, (b) $0.46Hz$ e (c) $0.825Hz$.

Dado que a geração de entalpia é monotonamente crescente e, nas condições de simulação anteriores temos $\theta_{constante} = D_{constante}$, os perfis D/H apresentados na figura 3.1.3 mostram uma

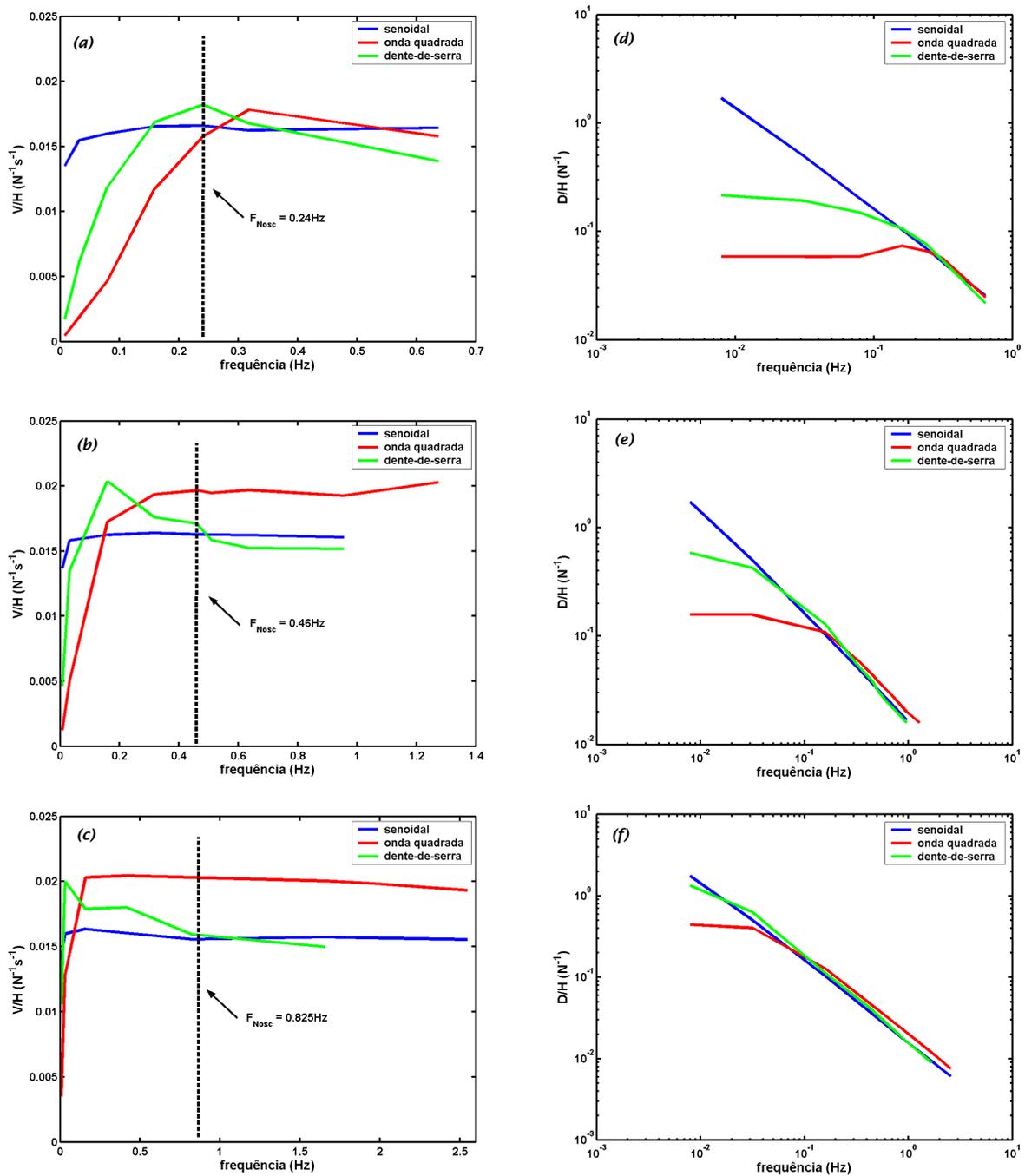


Figura 3.1.3: Relações V/H e D/H versus frequência de ativação em diferentes geometrias.

redução paulatina conforme aumentamos a frequência de ativação. Observando o comportamento da relação V/H pode-se observar que seu ótimo, em quase todos os casos, está próximo da F_{Nosc} . As únicas exceções ficando a cargo da ativação do tipo dente-de-serra que, para geometrias que fornecem maiores F_{Nosc} , apresenta seu ótimo em valores anteriores a mesma.

3.1.2 Em Relação ao Gasto Metabólico

A fim de observar a resposta do sistema em relação ao gasto metabólico gerado pelos ciclos de acionamento dos mecanismos de actina/miosina da contração muscular, foram propostos 3 tipos de perfis de gasto em relação à ativação do músculo. Esses perfis são descritos pelas equações 3.1 a 3.3, também apresentadas graficamente na figura 3.1.4. Através dessa abordagem é possível associar a um determinado ciclo de ativação muscular, uma certa taxa de gasto metabólico por ciclo. Os valores das constantes de cada equação foram propostos de forma a que as funções possuam as intersecções apresentadas na figura 3.1.4, i. e., possuam o mesmo custo metabólico para o k basal do músculo e para o k máximo desenvolvido nesse sistema (aproximadamente $4000N/m$).

$$\dot{M} = 1 - e^{-1.5 \cdot 10^{-3}k} \quad (3.1)$$

$$\dot{M} = 2.5 \cdot 10^{-8}k^2 + 4.1 \cdot 10^{-6}k + 0.59 \quad (3.2)$$

$$\dot{M} = 0.6 + \frac{1}{2.5 + e^{-6 \cdot 10^{-3}(k-2311)}} \quad (3.3)$$

Da mesma forma que o resultado apresentado para a geração de entalpia, a resposta da taxa metabólica em função do aumento da frequência de ativação também apresenta um comportamento monotonicamente crescente, com fases de platô (ou até mesmo pequenas quedas) para sistemas de baixa F_{Nosc} . A figura 3.1.5 ilustra esse resultado para as 3 geometrias estudadas, e perfil de gasto metabólico do tipo sigmoidal².

É interessante observar que, diferentemente da resposta Hxf , os gráficos de $\dot{M}xf$ não apresentam regiões de mudança de comportamento, ou seja, a ativação dente-de-serra é sempre mais

²Aqui eleito como representante da resposta média, dado que os demais perfis apresentam respostas bastante semelhantes.

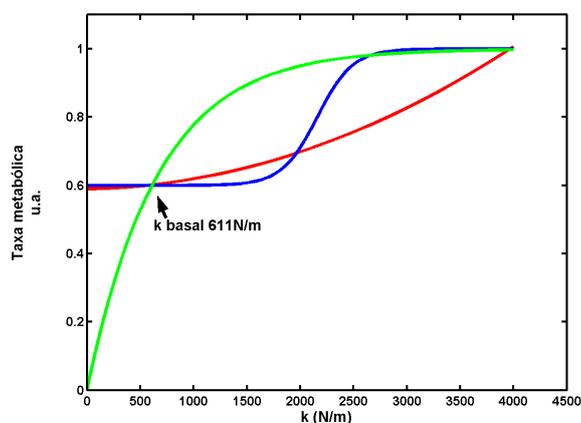


Figura 3.1.4: Perfis da relação taxa metabólica versus ativação muscular. Em azul uma relação do tipo sigmoide, em verde do tipo exponencial e, em vermelho, quadrática. A seta indica o coeficiente elástico basal do músculo, ou seja, seu valor quando o músculo não está sendo excitado. Equações vide texto.

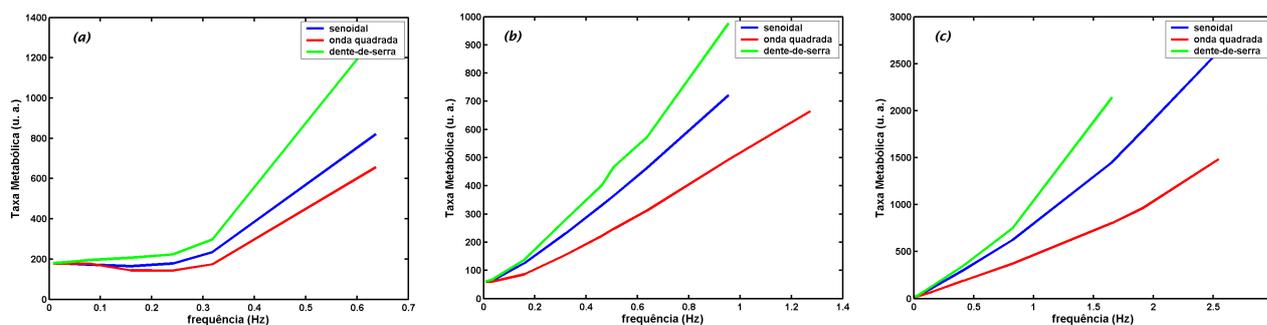


Figura 3.1.5: Taxa metabólica versus frequência de ativação em diferentes geometrias de membro locomotor, para um θ fixo e perfil do tipo sigmoide. As variações de geometria resultam em F_{Nosc} iguais a (a), $0.24 Hz$, (b) $0.46 Hz$ e (c) $0.825 Hz$.

custosa metabolicamente do que o tipo senoidal que, por sua vez, é mais custoso que o tipo onda quadrada (ao menos até a frequência de $2.6Hz$). Assim sendo, o mesmo efeito de redução constante da relação D/H é observado para a relação D/\dot{M} . Já a relação V/\dot{M} apresenta máximos mais bem definidos do que no caso da relação V/H (figura 3.1.6) estando esses posicionados próximos da F_{Nosc} de cada sistema. A única exceção acontece quando temos um perfil sigmoidal de \dot{M} com $F_{Nosc} = 0.825Hz$, talvez indicando que para um sistema desse tipo, oscilar em baixas frequências seja muito oneroso em termos de metabolismo.

3.1.3 Efeitos de Escala Biológica

Os resultados referentes a variações na F_{Nosc} anteriormente apresentados fomentaram questões relativas a como se comportaria a eficiência do sistema frente a diferentes padrões de ativação, porém justapostas à escala de determinadas geometrias do membro locomotor. A figura 3.1.7 apresenta resultados de [74, Santos, 2007] relacionados a essa pergunta. Analisando inicialmente os padrões senoidal e onda quadrada, podemos observar, indiferentemente à medida de performance adotada, que escalando o comprimento da “perna”, L , (para uma “perna” de massa constante) temos um aumento da eficiência do sistema enquanto que o contrário ocorre ao escalarmos a distância de inserção músculo-quadril, h_1 (vide figura 2.2.1). Supondo ser razoável que a um animal de maior “perna” estará associada uma maior distância de inserção estamos diante de algum tipo de compensação que fará com que o ótimo do processo se estabeleça em alguma forma de platô. Porém, se o padrão de ativação passa a ser do tipo dente-de-serra, temos um aumento da eficiência tanto ao escalarmos L quanto h_1 (novamente, de forma independente da medida de performance adotada).

Esse comportamento sugere que, para animais de mesma massa (sendo a massa do animal acessada indiretamente através de alguma lei de escala com a massa da “perna”), porém com formatos diferentes, políticas distintas de ativação devem ser utilizadas. No caso apresentado, para animais maiores, padrões de ativação do tipo ativação crescente seguida de abrupta desativação parecem ser a melhor opção.

Não sendo esse o foco desta pesquisa e, portanto, configurando um resultado paralelo, não estenderemos mais esta discussão, ficando a título de trabalhos futuros a retomada desses resultados, em conjunto com os resultados apresentados em 2.2.3.

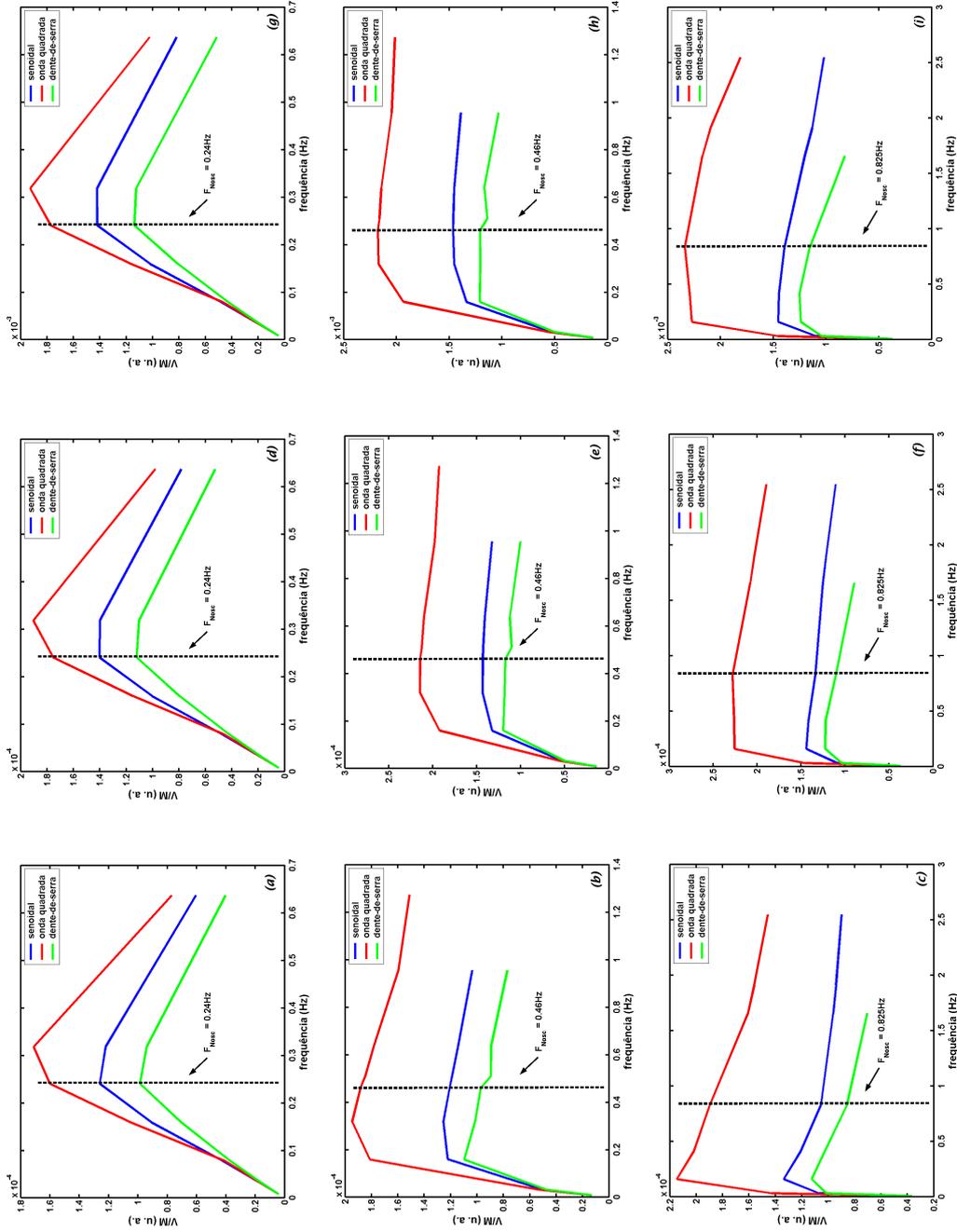


Figura 3.1.6: Relações V/\dot{M} versus frequência de ativação em diferentes geometrias e perfis de gasto metabólico. As colunas (a), (b), (c); (d), (e), (f) e (g), (h), (i); apresentam cada uma um determinado perfil de gasto metabólico, respectivamente: exponencial (eq. 3.1), quadrática (eq. 3.2) e sigmoidal (eq. 3.3). As linhas (a), (d), (g); (b), (e), (h) e (c), (f), (i); indicam uma mesma geometria dada pela F_{Nosc} apresentada em cada gráfico.

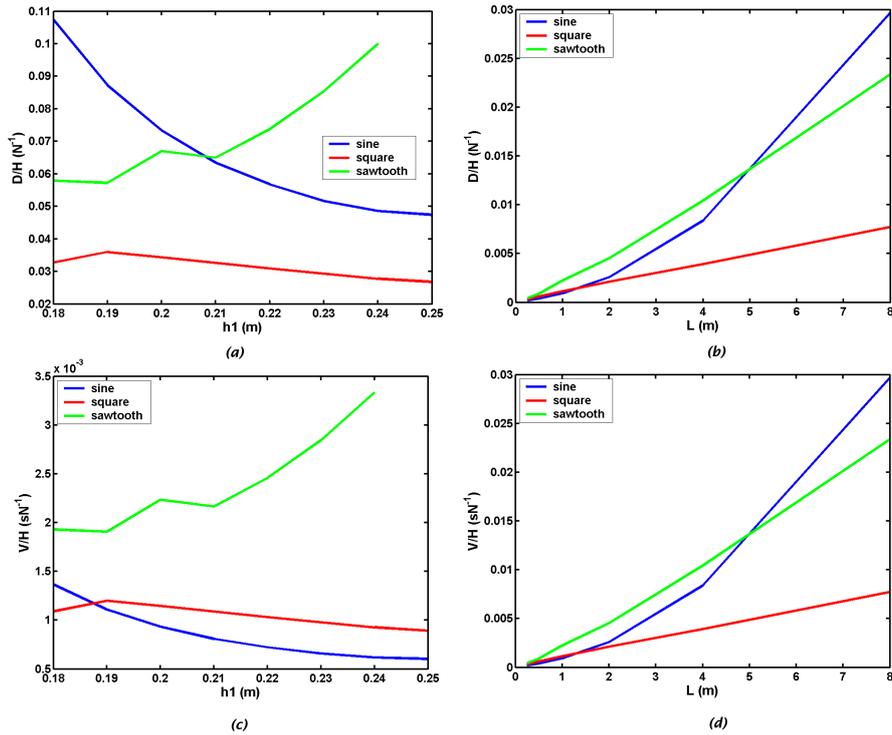


Figura 3.1.7: Medidas de eficiência D/H e V/H versus variações em h_1 , distância de inserção músculo-quadril, (a) e (c) e L , comprimento da “perna”, (b) e (d) (massa da “perna”, M , constante).

3.2 Modelo Completo

O modelo completo é composto por um membro locomotor como descrito em 2.2, estando cada um dos músculos munido de um par de sensores: um fuso e um corpo tendinoso de Golgi. Esses sensores geram, então, as aferências para uma rede neural de controle como apresentada em 2.4 que, por sua vez, computa as eferências que são utilizadas como acionamento dos músculos. Obteve-se uma estrutura totalmente autônoma utilizando, na arquitetura descrita, como entradas para os freqüenciadores, os sinais advindos das fibras Ib de forma ipsilateral. As respostas das fibras Ia foram utilizadas, também em configuração ipsilateral, como entradas para os neurônios ϕ_i (vide figura 2.4.2). Um resultado ilustrativo para o membro locomotor em configuração de $1m$ de comprimento e massa de $1Kg$, em posição inicial de $\theta = 90^\circ$ (totalmente horizontal com a massa no sentido direito), é apresentado na figura 3.2.1. O sistema completo apresenta um ganho entre a saída da rede de controle, dada pela integração dos disparos dos neurônios M_i , e a entrada dos modelos

musculares, necessário devido ao valor muito baixo da referida saída para modular diretamente a constante elástica dos músculos³.

O efeito mais evidente na figura 3.2.1 é a capacidade do sistema estabilizar-se em uma frequência de oscilação específica, no caso em questão $8 \cdot 10^{-2} Hz$, baseado apenas nos disparos dos freqüenciadores F_i e neurônios ϕ_i modulados pelas aferências presentes. Embora nossa arquitetura seja muito mais simples do que a proposta por Bullock e colaboradores, testes superficiais mimetizando a arquitetura VITE/FLETE foram realizados utilizando as aferências Ib de forma ipsilateral inibidora dos neurônios M_i e contralateral inibidora dos neurônios ϕ_i , e as aferências Ia em configuração contralateral inibidora dos neurônios M_i . A resposta do sistema nesse caso também apresentou a capacidade de estabilizar-se porém, em uma frequência de $1.5 Hz$.

A simulação em discussão também mostra que, na configuração apresentada, temos como resultado da computação neural um padrão de ativação muscular muito próximo a uma onda quadrada. A variação do ângulo θ nesse caso, segue de perto o tipo de padrão de passada gerado pelo membro locomotor isolado, sob excitação na forma de onda quadrada. Outro ponto a ser observado é que a resposta da rede de controle, novamente de forma autônoma, gera padrões de ativação π -defasados e, por conseqüência, taxas de disparo dos sensores π -defasadas. Importante observar que esse efeito ocorre a despeito da existência de um certo grau de superposição entre o disparo dos moto-neurônios M_i .

Contudo a rede proposta apresenta algumas características indesejáveis. Tanto na configuração originalmente proposta quanto na versão inspirada na arquitetura VITE/FLETE, a mesma mostra-se bastante insensível à variações nos ganhos dos sinais advindos de fusos e corpos tendinosos de Golgi. Além disso, a faixa na qual é possível variar esses ganhos é bastante estreita e, fora dela, as ativações de ambos músculos ou anulam-se, ou convergem para valores muito próximos e, dessa forma, temos o membro locomotor em posição $\theta = 0^\circ$ ou praticamente fixo em algum ângulo diferente de zero⁴.

Essa característica fomentou a exploração de pontos ao longo da arquitetura onde fosse possível obter algum grau de modulação da resposta do sistema. Variações no ganho entre a saída do

³Em condições reais, temos uma série de neurônios M_i que através de fibras tipo α excitam placas motoras específicas e, o efeito global da excitação de diversas placas, culmina em variação da elasticidade do grupo muscular.

⁴Devido à proximidade dos valores das ativações musculares, o membro locomotor apresenta uma variação de θ tão lenta que pode ser aproximada por um membro fixo.

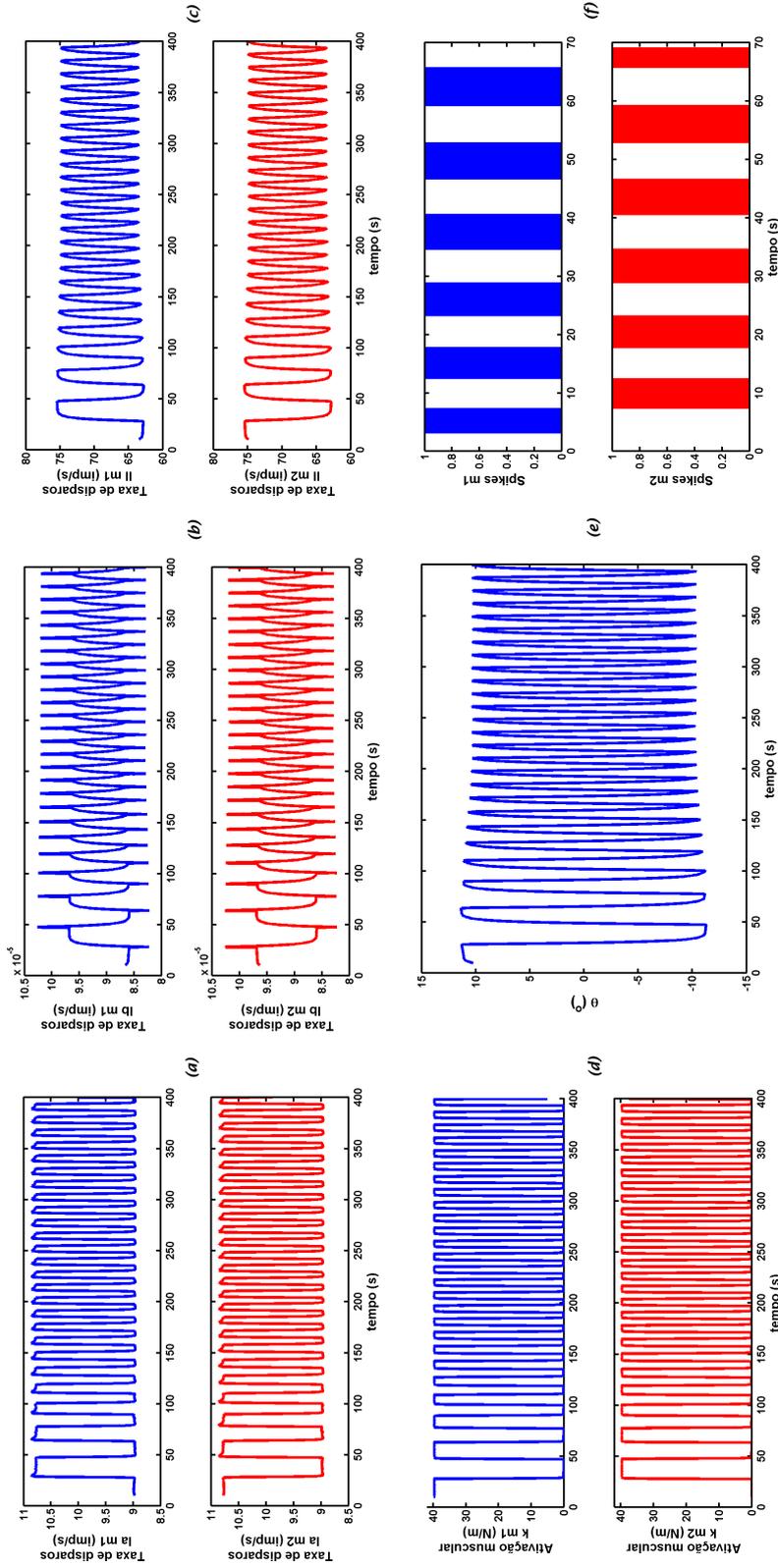


Figura 3.2.1: Resultado ilustrativo do modelo completo com $F_{Nosc} = 0.46Hz$ e ganho $4 \cdot 10^5$. (a), (b) e (c) taxa de disparos das fibras Ia, Ib e II, respectivamente. (d) ativação muscular, (e) valor do ângulo θ e (f) disparo dos neurônios M_i . O início da simulação foi desprezado para que os efeitos transitientes não prejudicassem a visibilidade das respostas devido efeitos de escala no eixo das abscissas. Os disparos de M_i estão apresentados em apenas uma fração do tempo de simulação para melhorar a visualização dos blocos de salvas.

controlador e a entrada do modelo muscular, passível de ser realizada em uma ampla faixa de valores sem desestabilizar o sistema (resultados simulados entre $4 \cdot 10^5$ e $2 \cdot 10^7$), levaram a variações no tipo de passada (figura 3.2.2) e na entalpia e gasto metabólico gerados (figuras 3.2.4 e 3.2.5).

O que podemos apreender da representação esquemática apresentada na figura 3.2.2 é que existe uma clara dependência entre o ganho em questão e o tipo de passada resultante (conjunto (b) de gráficos). Mais do que isso, a transição entre os tipos de passada é suave e possui correspondência direta com os padrões de ativação muscular (conjunto (a) de gráficos). Além disso, também é possível observar relação entre estes resultados e os padrões de passada apresentados pelo membro locomotor, quando este está sob excitação de um dos três tipos de ativação não fisiológica (vide 2.2).

A figura 3.2.4 apresenta os resultados de otimizações em função da variação do ganho enquanto que na figura seguinte, 3.2.5, em função da variação de frequência. Ganhos maiores estão relacionados diretamente à ativações maiores e, dessa forma, como podemos observar no gráficos (a) da figura 3.2.4 temos um progressivo aumento do valores da entalpia. Esse aumento de H reflete-se no comportamento do gráfico (b) com a diminuição da relação D/H visto que, a partir de um determinado ponto, variações em θ refletir-se-ão em variações muito pequenas de D . O resultado mais expressivo dessa figura, porém, pode ser observado nos gráficos que relacionam gasto metabólico com o ganho. Podemos observar na linha inferior (gráficos (d), (e) e (f)), que no valor de ganho $0.4 \cdot 10^7$ temos redução de \dot{M} , e picos de D/\dot{M} e V/\dot{M} , respectivamente. Ao analisarmos a figura 3.2.5, o aspecto mais óbvio é que nenhuma das grandezas é função da frequência, apresentando, portanto, valores diversos para uma mesma frequência. Mais uma vez o interessante é que as mudanças de comportamento ocorrem para valores de frequência específicos, a saber, $0.2Hz$ e $0.04Hz$, que são as frequências associadas, respectivamente, aos ganhos $0.2 \cdot 10^7$ e $0.4 \cdot 10^7$ (ver figura 3.2.3).

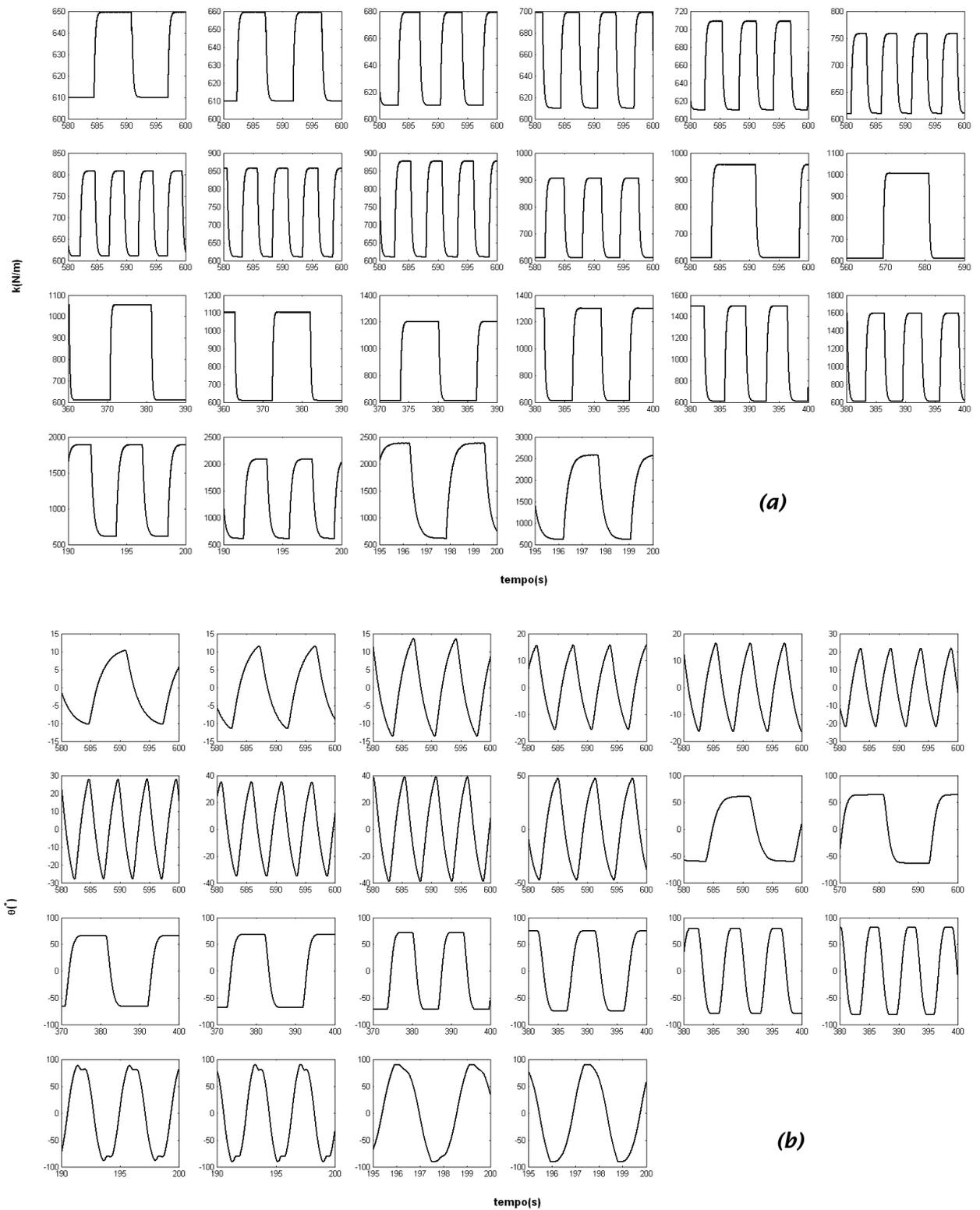


Figura 3.2.2: Diferentes perfis de ativação muscular, (a), e passada, (b), em função do ganho (ganho crescente da esquerda para a direita e de cima para baixo) entre a rede controle e o modelo muscular. Percebe-se facilmente uma inversão do pico da passada, inicialmente á direita, para a esquerda passando, para tanto, por conformações com platôs (praticamente tornando-se ondas quadradas em alguns casos), na faixa central de ganhos.

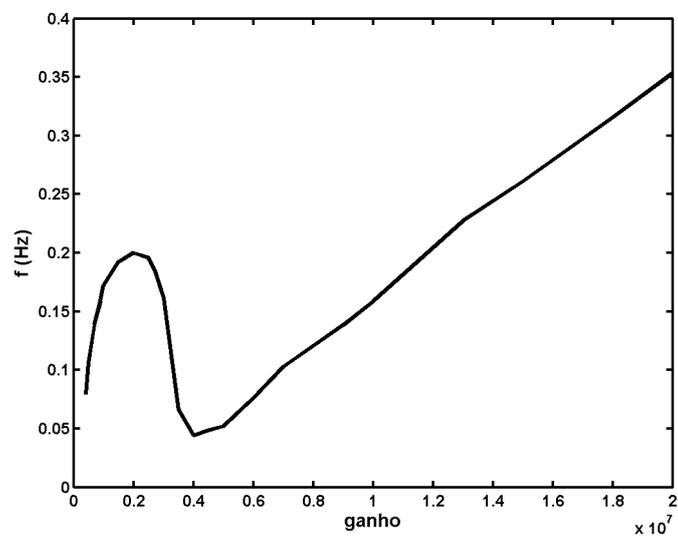


Figura 3.2.3: Relação frequência versus ganho da rede de controle. Observe que os valores de ganho $0.2 \cdot 10^7$ e $0.4 \cdot 10^7$ estão associados à mudanças de comportamento da frequência.

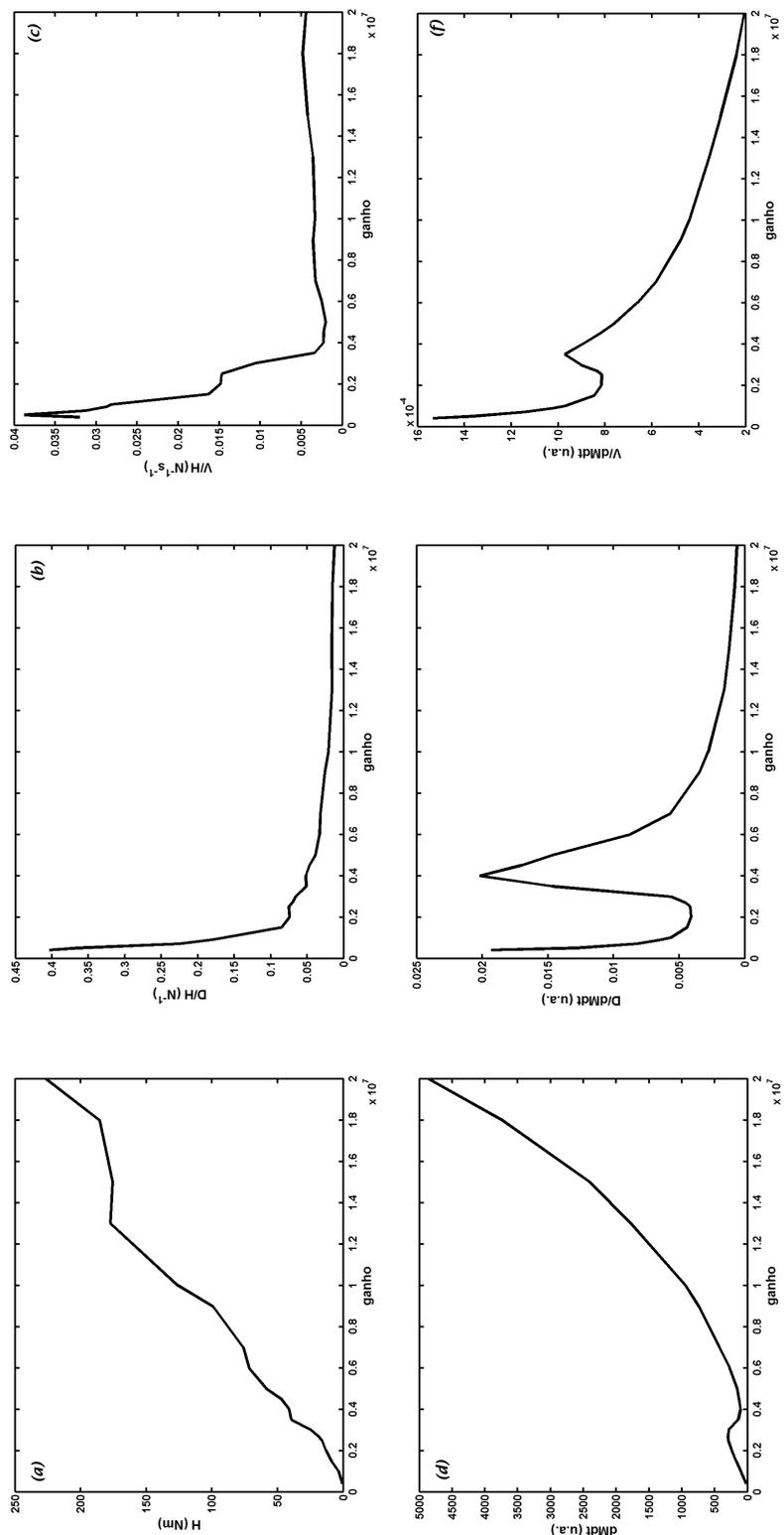


Figura 3.2.4: Entalpia, taxa metabólica e otimizações em função do ganho da rede de controle. Na linha superior de gráficos, respostas em relação a entalpia. (a) H versus ganho, (b) D/H versus ganho e (c) V/H versus ganho. Na linha inferior, respostas em relação a taxa metabólica. (d) \dot{M} versus ganho, (e) D/\dot{M} versus ganho e (f) V/\dot{M} versus ganho.

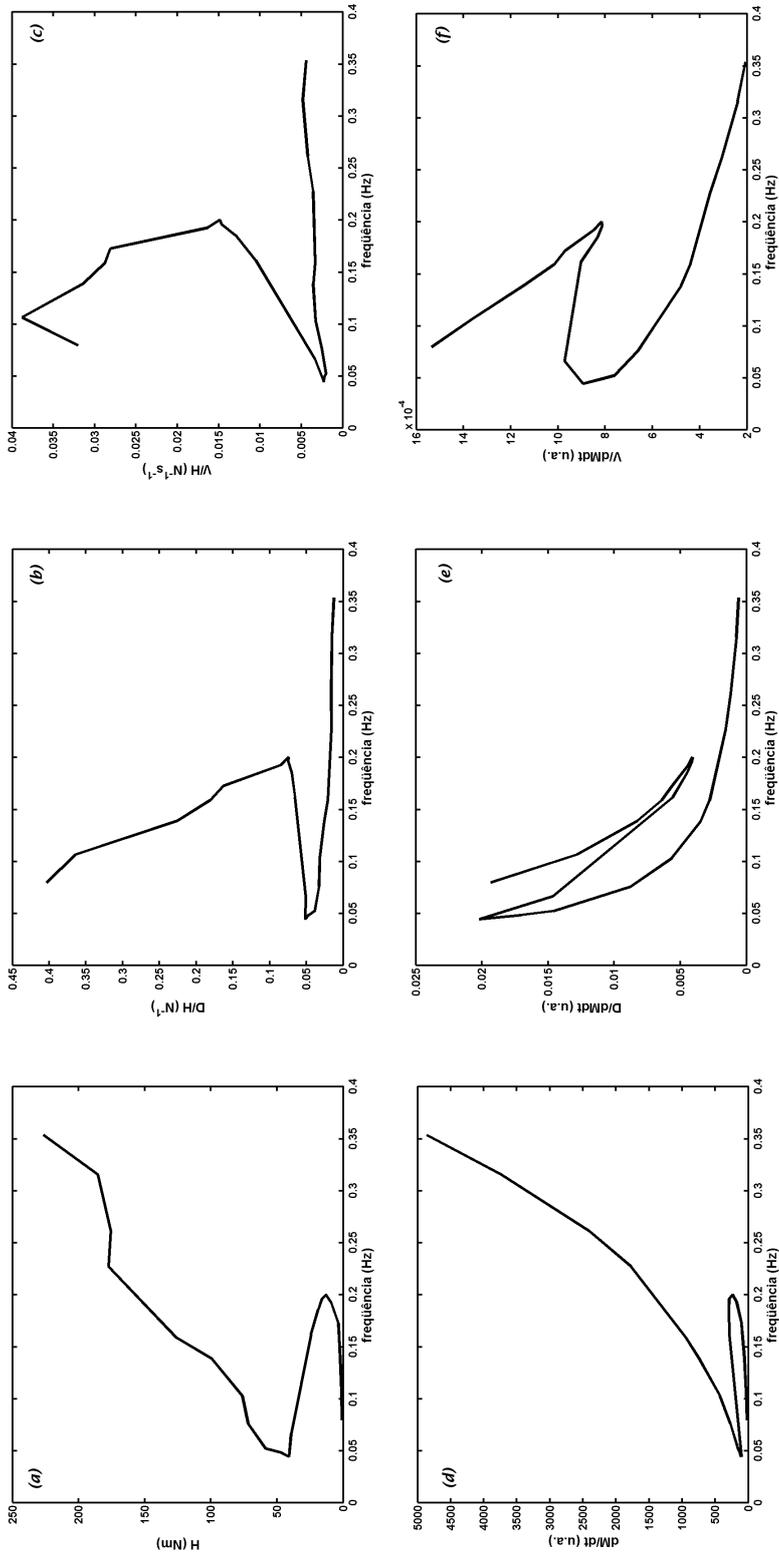


Figura 3.2.5: Entalpia, taxa metabólica e otimizações em função da frequência de ativação. Na linha superior de gráficos, respostas em relação a entalpia. (a) H versus frequência, (b) D/H versus frequência e (c) V/H versus frequência. Na linha inferior, respostas em relação a taxa metabólica. (d) \dot{M} versus frequência, (e) D/\dot{M} versus frequência e (f) V/\dot{M} versus frequência.

DISCUSSÃO

The scientist does not study nature because it is useful; he studies it because he delights in it, and he delights in it because it is beautiful.

Jules H. Poincare

4.1 Sobre o Sistema Mecânico

Os modelos musculares classicamente utilizados na literatura estão estreitamente relacionados com o modelo originalmente proposto por Hill [36, 37, Hill, 1926, Hill, 1938]. Embora sendo um modelo a parâmetros concentrados, a estrutura proposta por Hill consegue uma excelente aproximação das respostas médias musculares, mesmo sendo essas estruturas inerentemente não homogêneas em diversos aspectos como: geometria ao longo do músculo, constituição das fâscias, arranjo das fibras, número de ventres e etc.. Partindo da idéia de que o músculo comporta-se como uma estrutura elástica com perdas viscosas, é natural conceber que suas propriedades mecânicas em um dado instante de tempo são função desse parâmetro elástico juntamente com o parâmetro viscoso. A nova proposta apresentada neste trabalho então, é a possibilidade de modular um dos elementos constituintes do modelo de Hill, no caso, o coeficiente elástico do músculo, k , tomando sua viscosidade b , como constante ao longo do processo. Essa abordagem se justifica quando observamos que a resposta muscular à ativação deve ocorrer através da representação macroscópica de uma coleção de eventos moleculares, i. e., o aumento ou diminuição na quantidade de ligações actina/miosina. Ora, uma maior quantidade de ligações formadas irá, naturalmente fazer do músculo uma entidade mais rígida e, em última análise, estamos, através da ativação muscular, modulando o valor de k .

Essa abordagem mostrou-se plausível quando observamos os resultados apresentados pelo mo-

delo muscular isolado. Este não somente é capaz de corroborar os resultados clássicos de contração contra carga constante como, também, é capaz de operar em condições de isometria. Outro fator importante é a resposta do complexo músculo-tendão como um todo. Modelando o tendão também como uma estrutura dependente de uma constante elástica (ϵ) e uma viscosidade, pudemos observar os efeitos de armazenamento de energia elástica no tendão, como proposto por [81, Voigt *et. al.*, 1995].

Esses resultados apontam para a existência de métodos alternativos para o estabelecimento de relações entre grandezas macroscópicas e microscópicas. Não é necessário criar modelos matemáticos extremamente sofisticados e computacionalmente caros, para realizar simulações ao nível molecular por exemplo, quando se está em busca de respostas às questões mais globais a respeito de um fenômeno mais complexo e de escala macroscópica, como no caso da locomoção animal e seu controle através do SNC.

O passo seguinte, na crescente complexidade, nos levou à implementação do modelo de membro locomotor no qual inserimos, como responsáveis pelo forçamento de um pêndulo simples, um par de músculos agonista/antagonista. O primeiro resultado interessante dessa etapa foi a modulação não ortodoxa da frequência natural de oscilação (F_{Nosc}) quando realizávamos variações geométricas nas distâncias de inserção dos músculos e/ou variações mecânicas no músculo (alterando o valor da constante elástica basal de um dos músculos, por exemplo). Essa resposta incitou algumas investigações superficiais no âmbito da escala biológica, onde se apresenta uma clara relação entre as medidas de otimização aqui propostas e variações na geometria do membro locomotor [74, Santos, 2007].

O segundo ponto interessante a respeito do sistema mecânico, aqui ainda isolado do sistema de controle neural, foi a variação do padrão de passada, i. e., o valor de θ ao longo do tempo em relação à forma de ativação do músculo, ou seja, a forma como variávamos o valor de k . Esse resultado, embora interessante, poderia ter sido obtido como artefato de uma forma de ativação absolutamente não fisiológica; a imposição de formas de onda senoidais, quadradas e dente-de-serra. Contudo, esse mesmo resultado foi visto no sistema completo, composto pelo sistema mecânico ligado à rede de controle neural, onde esse tipo de resposta passa a ter um embasamento mais biológico.

No tocante à otimização mecânica, mais resultados apontaram para o papel decisivo do tipo de ativação na resposta do sistema mecânico. Ao escolhermos um determinado tipo de ativação para estudar o comportamento das otimizações de velocidade por entalpia e de distância percorrida por entalpia, percebemos que dependendo do tipo de otimização e do valor da frequência de ativação muscular, um certo tipo de ativação apresenta resultados superiores aos demais. Outro complicador, ainda, é que esse resultado também é dependente da geometria do pêndulo, ou seja, se variarmos o comprimento do pêndulo, variando assim sua F_{Nosc} , as posições relativas entre qual o melhor tipo de ativação para uma dada medida de performance podem se alterar. Já no caso do gasto metabólico, não temos esse efeito de variação nas posições relativas entre os tipos de ativação. A ativação por onda quadrada é sempre metabolicamente mais custosa, seguida pela ativação senoidal e, por fim, pela ativação dente-de-serra. Uma possível explicação para tal fato pode ser dada se imaginarmos que, conforme elevamos a perna, temos um aumento do torque restaurador devido à força peso e, portanto, é necessário aumentarmos a força muscular para continuarmos elevando o membro locomotor. Uma ativação por onda quadrada não faz uso do fato de que é necessário um aumento gradual da força e aplica, de imediato, toda a ativação. Já as ativações senoidais e dente-de-serra aumentam progressivamente, com a segunda sempre menor do que a primeira e, assim, podemos justificar as posições estabelecidas na figura 3.1.6. Importante frisar que, em ambos os casos (geração de entalpia e gasto metabólico), temos as melhores relações de otimização acontecendo próximas às F_{Nosc} de cada geometria, o que é considerado fato pela literatura [38, 86, 27, Holt *et. al.*, 1990, Zatsiorky *et. al.*, 1994, Griffin *et. al.*, 2004].

4.2 Sobre a Rede Neural de Controle

Baseado no conceito de gerador de padrão central e na sua, cada vez mais apoiada, existência em redes de controle motor [67, 58, Pearson, 1993, McCrea & Rybak], nossa proposta de rede neural de controle baseou-se na existência de dois desses geradores de padrão, numa configuração de inibição contralateral e retro-alimentação positiva ipsilateral, da forma mais simples possível, ou seja, utilizando um número reduzido de neurônios. Não foi utilizado nenhum critério de aprendizado nessa rede de forma que os pesos estabelecidos para cada sinapse foram arbitrariamente estabelecidos de maneira a obter um sistema que apresentasse a capacidade de modular suas taxas de disparo de

forma cíclica e alternada (entre o motoneurônio agonista e o motoneurônio antagonista).

A rede apresentou-se bastante insensível às entradas propostas, tolerando uma pequena variação no valor das mesmas antes de desestabilizar-se suspendendo, então, os disparos. Esse efeito pode ser resultado de duas características: a própria arquitetura da rede e/ou os pesos de suas sinapses. Dado que o foco do presente trabalho encontra-se em saber se existem configurações neurais capazes de operar um sistema mecânico de forma a fazê-lo oscilar e, com isso, mimetizar passadas, minimizando algum funcional relacionado à demanda energética, parece impróprio treinar a rede, de antemão, para uma tarefa específica.

O fato é que mesmo com as ressalvas apresentadas, a rede foi capaz de gerar um padrão do tipo cíclico e alternado, desde que excitada com entradas também cíclicas e alternadas. Tendo em mente que os sensores, fusos e corpos tendinosos de Golgi, são uma excelente fonte desse tipo de padrão, a rede neural proposta nos pareceu adequada a ser utilizada no sistema completo. Apenas dois conjuntos de respostas dessa rede, sob condições de excitação via aferências advindas de fusos e corpos tendinosos de Golgi, foram obtidas (mais detalhes em 4.3). Utilizando um modelo baseado em redes neurais biológicas, um número de 8 neurônios já é suficiente para gerar uma carga computacional relativamente alta¹, quando precisamos de um passo de integração pequeno o suficiente para sermos capazes de observar os eventos de disparo. Assim sendo, algumas simulações podem chegar a durar mais de 24 horas o que dificultou um estudo mais elaborado das respostas dessa rede de neurônios.

4.3 Sobre o Sistema Integrado Mecânico-Neural

A capacidade do sistema completo em levar sua parte mecânica a oscilar, como para estabelecer passadas, é um forte indício da presença de um ciclo-limite assintoticamente estável regendo a dinâmica do modelo completo. Ou seja, respeitada a bacia de atração desse atrator (respeitando, por exemplo, a condição dada pela eq. 2.7), esse é um sistema estável que corrobora com as idéias da existência de CPGs em redes de controle motor.

Os resultados obtidos ao se variar o ganho das saídas da rede de controle que acionam os músculos mostram uma clara modulação do padrão de passada. Essa modulação apresenta-se

¹Isso sem levar em consideração a parte mecânica e sensorial da simulação.

dependente tanto da amplitude da ativação quanto da frequência desta, como podemos observar na figura 3.2.2. Vale ressaltar que, enquanto o aumento do ganho é monotonicamente crescente, a variação da frequência de ativação não o é, sofrendo uma brusca redução quando o ganho está próximo de $0.4 \cdot 10^7$ (além da alteração do formato do padrão de ativação, o qual se torna mais próximo de uma onda quadrada, para essa faixa de valores), seguida de aumento linear a partir desse valor. Essa resposta dos perfis de ativação causa uma grande variação no padrão da passada, o qual deixa de ter uma desaceleração suave seguida de rápida aceleração, para um padrão exatamente oposto, passando por condições de parada em determinado ângulo (platôs da figura 3.2.2 (b)). Outro ponto a ser observado é que a resposta da rede de controle, novamente de forma autônoma, gera padrões de ativação e, por consequência, taxas de disparo dos sensores, π -defasadas. Importante observar que esse efeito ocorre a despeito da existência de um certo grau de superposição entre o disparo dos moto-neurônios M_i , ou seja, apesar de haver concomitância de disparos e de contração muscular de agonista/antagonista, o movimento *per se* (i.e., $\frac{d\theta}{dt}$) é suave. Isso sugere que haja uma modulação (ajuste fino) nas fases de desaceleração do membro, obtida de maneira não explicitada de antemão.

Isso mostra que, mesmo considerando uma rede de controle tão simplificada quanto a proposta aqui, é possível encontrar pontos na arquitetura onde somos capazes de modular a resposta do sistema de forma a obter diferentes padrões de passada. Importante frisar que as respostas de grande parte dos circuitos neurais de controle propostos na literatura (como o caso de [10, Bullock *et. al.*, 1992]) não tem como base modelos neuronais biologicamente inspirados, como os modelos tipo *integrate and fire* propostos no presente trabalho.

4.3.1 Crítica do Modelo

A proposta inicial deste estudo foi a de criar um mapa neural do movimento de um membro locomotor de modo a obter, sem imposições externas, alguma minimização no processo mecânico (eg., força ou energia). O detalhamento da parte biomecânica e de aferências neurais (fuso muscular e órgão tendinoso de Golgi) tomou, no entanto, uma grande parte do estudo. Isso porque se desejou trabalhar sobre uma plataforma mecânica bem estabelecida e com grande correspondência empírica. Ao mesmo tempo, a modelagem neural foi feita de maneira biologicamente inspirada, ou seja, com neurônios tipo integrar e disparar. Isto levou a uma rede de neurônios cuja simulação se tornou

bastante demorada. A escolha de simulação de neurônios da maneira feita teve uma clara motivação. O critério de otimização que procurávamos era o de minimização de geração de entropia (GE) no processamento neural. Uma generalização da GE pode ser dada através da quantificação do número de disparos presentes na rede. Em outras palavras, quanto menor o tráfego de potenciais de ação menor a geração de entropia no processo. Note que, de maneira geral, um modelo com neurônios com resposta já integrada não seria linear com o trânsito de potenciais de ação na rede. No entanto, o tempo de simulação do modelo completo se tornou muito extenso, e, por final, comprometeu a análise proposta. Assim, não pudemos trabalhar, de fato, na obtenção do mapeamento mecânico proposto, o que deverá ser postergado para um próximo estudo.

Anexo A

A tabela A-1 apresenta os valores das constantes utilizadas ao longo deste trabalho, juntamente com a descrição física de cada uma enquanto que, A figura A-1, fornece os pesos utilizados para cada sinapse da rede de controle apresentada em 2.4.

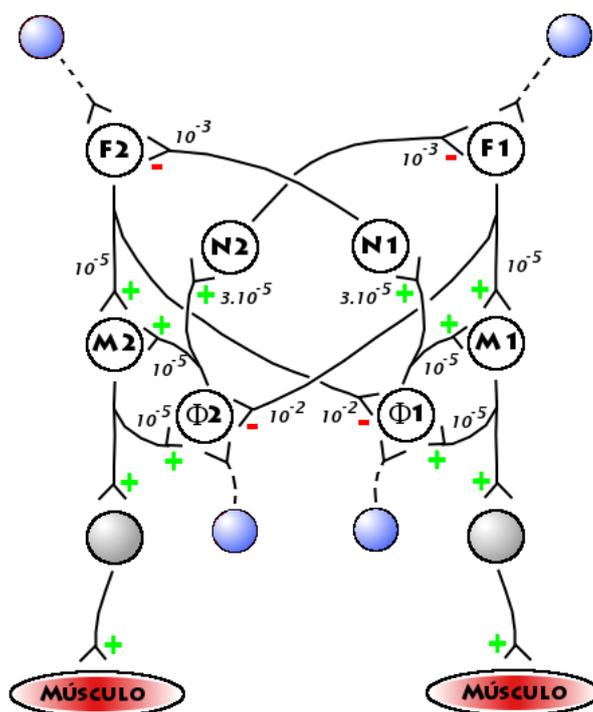


Figura A-1: Pesos das sinapses da rede de controle.

Constante	Descrição	Valor
m_m	massa do músculo	$0.3Kg$
m_t	massa do tendão	desprezível
m	massa do pêndulo (dependente da F_{Nosc} pretendida)	$0.3Kg, 1Kg, 3Kg$
$k(basal)$	coeficiente de elasticidade basal do músculo	$611N/m$
ϵ	coeficiente de elasticidade do tendão	$364 \cdot 10^3 N/m$
K_p	coeficiente de elasticidade da região polar do fuso	$5N/m$
K_s	coeficiente de elasticidade da região sensora do fuso	$35N/m$
K_q e K_p	coeficientes de elasticidade da fibra muscular na qual o corpo tendinoso de Golgi está acoplado	$69N/m$ e $113N/m$
K_a	coeficientes de elasticidade do tendão no qual o corpo tendinoso de Golgi está acoplado	$420N/m$
K_b	coeficientes de elasticidade do tecido conectivo extra	$233N/m$
b_m	viscosidade do músculo	$350Kg/ms$
b_t	viscosidade do tendão	$5.76 \cdot 10^3 Kg/ms$
b	viscosidade do pêndulo	desprezível
b	viscosidade da região polar do fuso	$10Kg/ms$
b	viscosidade da fibra muscular na qual o corpo tendinoso de Golgi está acoplado	$18Kg/ms$
λ_0	peso do músculo	$3N$
λ_1	peso da carga	livre escolha
g	aceleração da gravidade	$10m/s^2$
h_1	distância de inserção músculo 1/bacia	$0.2m$
h_2	distância de inserção músculo 2/bacia	$0.2m$
L	distância de inserção músculo 1 ou 2/perna	$0.3m$
R	resistência elétrica de membrana	$1 \cdot 10^3 \Omega$
C	capacitância de membrana	$1 \cdot 10^{-5} F$
u_{eq}	potencial de equilíbrio de membrana	$0.1 \cdot 10^{-3} V$
u_c	potencial crítico de membrana	$0.5 \cdot 10^{-3} V$
d_k	atraso de transmissão sináptica	desprezível

Tabela A-1: Valores e descrição das constantes utilizadas ao longo do trabalho.

Resumo

Objetivos: Estudos clássicos mostraram que, na locomoção de vertebrados, a transição entre os tipos de passada ocorre justamente quando se inicia um aumento na demanda energética. Uma vez que o movimento muscular é realizado sob controle do sistema nervoso central, é este que determina o tipo de passada a ser utilizada. Portanto, essa estrutura consegue traduzir eventos mecânicos ligados a esses conceitos e, mais do que isso, consegue operar o sistema de modo a mantê-lo num ótimo de demanda. Nossa abordagem pretende criar um mapeamento, no sistema nervoso central, das aferências e eferências de um sistema mecânico de maneira a se modelar uma rede de controle motor. Com isso, estabelece-se um modelo cânon para encontrar a região de operação que minimiza a geração de entropia no sistema mecânico.

Métodos: Modelos matemáticos para o funcionamento de músculos esqueléticos e tendões, acoplados em um sistema pendular e suas aferências, fusos e corpos tendinosos de Golgi, foram desenvolvidos e validados como plataforma biomecânica. Essas aferências foram então utilizadas como entradas para outro modelo descrevendo Redes Neurais Biológicas (BNNs, do inglês), o qual gera as eferências que são, então, utilizadas como sinais de controle para acionamento dos músculos. Todos os modelos foram baseados em equações diferenciais (ODEs), e sua resolução numérica realizada em ambiente Simulink[®].

Resultados: A rede neural de controle proposta mostrou-se capaz de operar o sistema biomecânico levando-o a oscilar de forma similar a passadas, tendo como entrada sinais das fibras tipo Ib e Ia. Medidas de otimização baseadas no cálculo da geração de entalpia nos músculos mostraram que a rede é capaz de operar a maquinaria mecânica em regiões de melhor relação geração de entalpia por velocidade ou distância percorrida.

Conclusões: Os resultados teóricos desse trabalho fornecem algumas questões experimentais interessantes, como relações entre perfil de ativação muscular e escala biológica, além de embasar a visão de que existem arquiteturas neurais básicas envolvidas no controle dos processos biológicos.

Abstract

Objectives: Classical studies showed that the transition among gait patterns, in vertebrate locomotion, occur when there is an increase in energetic demand. Since the muscular movement is performed under central nervous system control, it is this one that determines the gait pattern in the end. Therefore, this structure is able to translate mechanical events related to force/energy and more, it is capable to operate the whole system in such a way to put it in a demand optimum. Our approach aims to create a central nervous system mapping of the afferences and efferences present in a mechanical system to create a motor control network model, and then, find the operation range that minimizes the entropy generation of the mechanical system.

Methods: Mathematical models of working skeletal muscles and tendons, linked to a pendulum system, and their afferences (i.e., spindles and Golgi tendon organs) were developed and validated as a biomechanical platform. These afferences were used as inputs to another model describing a Biological Neural Network that generate the efferences used as inputs to muscle control. All models were explicitated as differential equations and numerically solved in the Simulink[®] environment.

Results: The proposed neural network was able to control the biomechanical system, driving it to oscillate similarly to a gait, autonomously, using signals from Ib and Ia fibers as inputs. Optimization measures based in muscular enthalpy generation calculations pointed out that the network is capable to operate the biomechanical machinery in regions of best enthalpy generation by velocity or distance relations.

Conclusions: The theoretical results of this work present some interesting experimental questions about possible relations between muscle activation patterns and biological scaling. It also gives support to the idea that exist some basic neural architecture involved in the control of biological mechanical processes in vertebrates.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- [1] A. R. S. A. Alamdari. *Biological Neural Networks (BNNs) Toolbox for MATLAB: User Guide*, 1 edition, 2004. Citado na(s) página(s) 48, 49
- [2] R. M. Alexander. *Optima for Animals, revised edition*. Princeton University Press, 1996. Citado na(s) página(s) 9
- [3] K. Appenteng and Arthur Prochazka. Tendon organ firing during active muscle lengthening in awake, normally behaving cats. *The Journal of Physiology*, 353:81–92, 1984. Citado na(s) página(s) 12, 39
- [4] Peter Atkins. *Physical Chemistry*. Freeman, sixth edition, 1998. Citado na(s) página(s) 28
- [5] A. Bejan. *Entropy Generation Minimization*. CRC Press, 1996. Citado na(s) página(s) 10
- [6] M. D. Binder and C. E. Osborn. Interactions between motor units and golgi tendon organs in the tibialis posterior muscle of the cat. *The Journal of Physiology*, 364:199–215, 1985. Citado na(s) página(s) 14, 37, 38, 39
- [7] R. W. Blake. *Efficiency and Economy in Animal Physiology*. Cambridge University Press, 1991. Citado na(s) página(s) 10
- [8] I. A. Boyd, Margareth H. Gladden, and J. Ward. The contribution of intrafusal creep to the dynamic component of the ia afferent discharge of isolated muscle spindles. In *Proceedings of The Physiological Society*, 1977. Citado na(s) página(s) 35

- [9] I. E. Brown, S. H. Scott, and G. E. Loeb. Mechanics of feline soleus: Ii design and validation of a mathematical model. *Journal of Muscle Research and Cell Motility*, 17:221–233, 1996. Citado na(s) página(s) 19
- [10] Daniel Bullock, José L. Contreras-Vidal, and Stephen Grossberg. A neural network model for spino-muscular generation of launching and braking forces by opponent muscles. In IEEE, editor, *IJCNN - International Joint Conference on Neural Networks*, volume 3, 1992. Citado na(s) página(s) 15, 16, 40, 77
- [11] Daniel Bullock and Stephen Grossberg. *Volitional Action*, chapter VITE and FLETE: Neural Modules for Trajectory Formation and Postural Control, pages 253–297. Elsevier Science Publishers, 1989. Citado na(s) página(s) 15
- [12] Bruno Cessac and Thierry Viéville. On dynamics of integrate-and-fire neural networks with conductance based synapses. *Frontiers in Computational Neuroscience*, 2:1–20, 2008. Citado na(s) página(s) 49
- [13] W. J. Chen and R. E. Poppele. Small-signal analysis of response of mammalian muscle spindle with fusimotor stimulation and a comparison with large-signal responses. *Journal of Neurophysiology*, 41:15–27, 1978. Citado na(s) página(s) 13, 35, 41, 42
- [14] P. Davies, J. Petit, and J. J. A. Scott. The dynamic response of golgi tendon organs to tetanic contraction of in-series motor units. *Brain Research*, 690:82–91, 1995. Citado na(s) página(s) 46
- [15] Laurent De-Doncker, Florence Picquet, Julien Petit, and Maurice Falempin. Characterization of spindle afferents in rat soleus muscle using ramp-and-hold and sinusoidal stretches. *Journal of Neurophysiology*, 89:442–449, 2003. Citado na(s) página(s) 43
- [16] G. Elzinga and N. Westerhof. Matching between ventricle and arterial load. an evolutionary process. *Circulation Research*, 68:1495–1500, 1991. Citado na(s) página(s) 10
- [17] S. Fukahiro, T. Abe, A. Shibayama, and W. F. Brechue. Comparison of viscoelastic characteristics in triceps surae between black and white athletes. *Acta Physiologica Scandinavica*, 175:183–187, 2002. Citado na(s) página(s) 22

- [18] S. Fukahiro, M. Noda, and A. Shibayama. In vivo determination of muscle viscoelasticity in the human leg. *Acta Physiologica Scandinavica*, 172:241–248, 2001. Citado na(s) página(s) 22
- [19] Yasushi Fukami. Responses of isolated golgi tendon organs of the cat to muscle contraction and electrical stimulation. *The Journal of Physiology*, 318:429–443, 1981. Citado na(s) página(s) 39, 46
- [20] Yasushi Fukami and R. S. Wilkinson. Response of isolated golgi tendon organs of the cat. *The Journal of Physiology*, 256:673–689, 1977. Citado na(s) página(s) 46
- [21] T. Jr. Garland and P. A. Carter. Evolutionary physiology. *Annual Review of Physiology*, 56:579–621, 1994. Citado na(s) página(s) 9
- [22] H. S. Gasser and A. V. Hill. The dynamics of muscular contraction. *Proceedings of the Royal Society B*, 96:398–437, 1924. Citado na(s) página(s) 17
- [23] Peter A. Getting. Emergin principles governing the operation of neural networks. *Annual Reviews in Neuroscience*, 12:185–204, 1989. Citado na(s) página(s) 16
- [24] J. E. Gregory, C. L. Brockett, D. L. Morgan, N. P. Whitehead, and U. Proske. Effect of eccentric muscle contractions on golgi tendon organ response to passive and active tension in the cat. *The Journal of Physiology*, 538:209–218, 2002. Citado na(s) página(s) 14
- [25] J. E. Gregory and U. Proske. The responses of golgi tendon organs to stimulation of different combinations of motor units. *The Journal of Physiology*, 295:251–262, 1979. Citado na(s) página(s) 14, 37, 46
- [26] J. E. Gregory and U. Proske. Motor unit contractions initiating impulses in a tendon organ in the cat. *The Journal of Physiology*, 313:251–262, 1981. Citado na(s) página(s) 14, 37, 39, 46
- [27] Timothy M. Griffin, Rodger Kram, Steven J. Wickler, and Hoyt Donald F. Biomechanical and energetic determinants of the walk-trot transition in horses. *The Journal of Experimental Biology*, 207:4215–4223, 2004. Citado na(s) página(s) 10, 75
- [28] M. Guihard and P. Gorce. Dynamic control of an artificial muscle arm. In *Systems, Man, Cybernetics, IEEE SMC'99 Conference Proceedings*, pages 813–818. IEEE, 1999. Citado na(s) página(s) 13, 15, 19

- [29] J. J. Hamalainen. Optimal stroke volume in left-ventricular ejection. *IEEE Transactions in Biomedical Engineering*, 36:172–182, 1989. Citado na(s) página(s) 10
- [30] W. Hartree and A. V. Hill. The energy liberated by an isolated muscle during the performance of work. *Proceedings of the Royal Society B*, 104:1–27, 1928. Citado na(s) página(s) 17
- [31] Z. Hasan. A model of spindle afferent response to muscle stretch. *Journal of Neurophysiology*, 49:989–1006, 1983. Citado na(s) página(s) 13, 14, 34, 41, 42
- [32] Herbert Hatze. Neuromusculoskeletal control systems modeling—a critical survey of recent developments. *IEEE Transactions on Automatic Control*, 25:375–385, 1980. Citado na(s) página(s) 15
- [33] Simon Haykin. *Neural Networks: a Comprehensive Foundation*. Prentice Hall, 2 edition, 1998. Citado na(s) página(s) 48
- [34] J. He, W. S. Levine, and G. E. Loeb. The modeling of the neuro-musculoskeletal control system of a cat hindlimb. In *IEEE International Symposium on Intelligent Control*, 1989. Citado na(s) página(s) 13, 15
- [35] Jiping He, William S. Levine, and Gerald E. Loeb. The modeling of the neuro-musculoskeletal control system of a cat hindlimb. In *IEEE International Symposium on Intelligent Control*, pages 406–411. IEEE, 1988. Citado na(s) página(s) 19
- [36] A. V. Hill. The laws of muscular motion. *Proceedings of the Royal Society B*, 100:87–108, 1926. Citado na(s) página(s) 17, 73
- [37] A. V. Hill. The heat of shortening and the dynamic constants of muscle. *Proceedings of the Royal Society B*, 126(843):136–195, 1938. Citado na(s) página(s) 17, 20, 73
- [38] Kenneth G. Holt, Joseph Hamill, and Robert O. Andres. Predicting the minimal energy costs of human walking. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 23(4):491–498, 1990. Citado na(s) página(s) 75
- [39] James C. Houk. A viscoelastic interaction which produces one component of adaptation in responses of golgi tendon organs. *Journal of Neurophysiology*, 30:1482–1493, 1967. Citado na(s) página(s) 13, 37, 41, 44, 45, 46

- [40] James C. Houk. Regulation of stiffness by skeletomotor reflexes. *Annual Review of Physiology*, 41:99–114, 1979. Citado na(s) página(s) 13
- [41] James C. Houk, William Z. Rymer, and Patrick E. Crago. Dependence of dynamic response of spindle receptors on muscle length and velocity. *Journal of Neurophysiology*, 46:143–166, 1981. Citado na(s) página(s) 34, 42
- [42] J. N. Howell, M. D. Binder, T. R. Nichols, and G. E. Loeb. Muscle spindles, golgi tendon organs, and the neural control of skeletal muscle. *The Journal of the American Osteopathic Association*, 86:599–602, 1986. Citado na(s) página(s) 12, 40
- [43] D. F. Hoyt and C. R. Taylor. Gait and the energetics of locomotion in horses. *Nature*, 292:239–241, 1981. Citado na(s) página(s) 10
- [44] C. C. Hunt and D. Ottoson. Impulse activity and receptor potencial of primary and secondary endings of isolated mammalian muscle spindles. *The Journal of Physiology*, 252:259–281, 1975. Citado na(s) página(s) 35
- [45] C. C. Hunt and R. S. Wilkinson. An analysis of receptor potencial and tension of isolated cat muscle spindles in response to sinusoidal stretch. *The Journal of Physiology*, 302:241–262, 1980. Citado na(s) página(s) 35, 36, 43
- [46] D. G. Ivashko, B. I. Prilutsky, S. N. Markin, J. K. Chapinc, and I. A. Rybak. Modeling the spinal cord neural circuitry controlling cat hindlimb movement during locomotion. *Neurocomputing*, 52-54:621–629, 2003. Citado na(s) página(s) 15
- [47] Renaud Jolivet, Timothy J. Lewis, and Wulfram Gerstner. Generalized integrate-and-fire models of neuronal activity approximate spike trains of a detailed model to a high degree of accuracy. *Journal of Neurophysiology*, 92:959–976, 2004. Citado na(s) página(s) 49
- [48] Eric R Kandel, James H. Schwartz, and Thomas M. Jessel. *Principles of Neural Science*. McGraw-Hill, 2000. Citado na(s) página(s) 34, 36, 37, 38, 40
- [49] C. R. Lee and C. T. Farley. Determinants of the center of mass trajectory in human walking and running. *The Journal of Experimental Biology*, 201:2935–2944, 1998. Citado na(s) página(s) 19

- [50] M. Levine, M. Hathorn, and J. Cleave. Optimization of inspiratory work in periodic breathing in infants. *Pediatric Research*, 47:256–265, 2000. Citado na(s) página(s) 10
- [51] G. A. Lichtwark and A. M. Wilson. A modified hill muscle model that predicts muscle power output and efficiency during sinusoidal length changes. *The Journal of Experimental Biology*, 208:2831–2843, 2005. Citado na(s) página(s) 19
- [52] C. K. Lin and P. E. Crago. Structural model of the muscle spindle. *Annals of Biomedical Engineering*, 30:68–83, 2002. Citado na(s) página(s) 13, 41
- [53] G. E. Loeb. Motoneurone task groups: Coping with kinematic heterogeneity. *The Journal of Experimental Biology*, 115:137–146, 1985. Citado na(s) página(s) 13
- [54] M. G. Maltenfort and R. E. Burke. Spindle model responsive to mixed fusimotor inputs and testable predictions of β feedback effects. *Journal of Neurophysiology*, 89:2797–2809, 2003. Citado na(s) página(s) 41
- [55] B. H. C. Matthews. Nerve endings in mammalian muscle. *The Journal of Physiology*, 78:1–53, 1933. Citado na(s) página(s) 37
- [56] P. B. C. Matthews. Evolving views on the internal operation and functional role of the muscle spindle. *The Journal of Physiology*, 320:1–30, 1981. Citado na(s) página(s) 34, 35
- [57] P. B. C. Matthews and R. B. Stein. The sensitivity of muscle spindle afferents to small sinusoidal changes of length. *The Journal of Physiology*, 200:723–743, 1969. Citado na(s) página(s) 13, 34, 35, 41
- [58] D. A. McCrea and I. A. Rybak. Organization of mammalian locomotor rhythm and pattern generation. *Brain Research Reviews*, 57:134–146, 2008. Citado na(s) página(s) 15, 16, 75
- [59] M. P. Mileusnic, I. E. Brown, N. Lan, and G. E. Loeb. Mathematical models of proprioceptors. i. control and transduction in the muscle spindle. *Journal of Neurophysiology*, 96:1772–1788, 2006. Citado na(s) página(s) 12, 13, 41
- [60] M. P. Mileusnic and G. E. Loeb. Mathematical models of proprioceptors ii. structure and function of the golgi tendon organ. *Journal of Neurophysiology*, 96:1789–1802, 2006. Citado na(s) página(s) 37, 41, 44

- [61] A. E. Minetti, L. P. Ardigò, E. Reinach, and F. Saibene. The relationship between mechanical work and energy expenditure of locomotion in horses. *The Journal of Experimental Biology*, 202:2329–2338, 1999. Citado na(s) página(s) 10
- [62] L. H. A. Monteiro. *Sistemas Dinâmicos*. Editora Livraria da Física, 2002. Citado na(s) página(s) 26
- [63] B. M. Nigg and W. Herzog. *Biomechanics of the Musculo-Skeletal System*. John Wiley & Sons, 2 edition, 1999. Citado na(s) página(s) 13
- [64] Katsuhiko Ogata. *Modern Control Engineering*. Prentice Hall, 4 edition, 2002. Citado na(s) página(s) 15
- [65] O. Otten. Inverse and forward dynamics: Models of multi-body systems. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 358:1493–1500, 2003. Citado na(s) página(s) 19
- [66] A. B. Ottis. *Handbook of Physiology sec III*, volume 1, chapter The work of breathing. American Physiological Society: Washington DC, 1964. Citado na(s) página(s) 10
- [67] K. G. Pearson. Common principles of motor control in vertebrates and invertebrates. *Annual Review of Neurosciences*, 16:265–297, 1993. Citado na(s) página(s) 75
- [68] H. Piene. Impedance matching between ventricle and load. *Annals of Biomedical Engineering*, 12:191–207, 1984. Citado na(s) página(s) 10
- [69] Arthur Prochazka and Monica Gorassini. Models of ensemble of muscle spindle afferents recorded during normal locomotion in cats. *The Journal of Physiology*, 507(1):277–291, 1998. Citado na(s) página(s) 14, 34, 41
- [70] Arthur Prochazka and P. Wand. Tendon organ discharge during voluntary movements in cats. *The Journal of Physiology*, 303:385–390, 1980. Citado na(s) página(s) 12, 40
- [71] R. M. Reinking, J. A. Stephens, and D. G. Stuart. The tendon organs of cat medial gastrocnemius: Significance of motor unit type and size for the activation of ib afferents. *The Journal of Physiology*, 250:491–512, 1975. Citado na(s) página(s) 39

- [72] Angelo Ruffini. On the minute anatomy of the neuromuscular spindles of the cat, and on their physiological significance. *The Journal of Physiology*, 23:190–208, 1898. Citado na(s) página(s) 36
- [73] B. Sabater. Are organisms committed to lower their rates of entropy production? possible relevance to evolution of the prigogine theorem and the ergodic hypothesis. *Biosystems*, 83:10–17, 2006. Citado na(s) página(s) 10
- [74] Breno T. Santos. A pendulum-like limb driven by a modified hill’s muscle model. *Comparative Biochemistry and Physiology - Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 148, Supplement 1:S53, 2007. Citado na(s) página(s) 63, 74
- [75] A. Schaafsma, E. Otten, and J. D. Van Willigen. A muscle spindle model for primary afferent firing based on a simulation of intrafusal mechanical events. *Journal of Neurophysiology*, 65(6):1297–1312, June 1991. Citado na(s) página(s) 41
- [76] S. S. Schäfer, O. Schuppan, and F. Dadfar. The response of muscle spindle primary afferents to simultaneously presented sinusoidal and ramp-and-hold stretches. *Brain Research*, 819:89–107, 1999. Citado na(s) página(s) 43
- [77] G. Sella and A.E. Hirsh. The application of statistical physics to evolutionary biology. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102:9541–9546, 2005. Citado na(s) página(s) 10
- [78] G. Shue and P. E. Crago. Muscle-tendon model with length history-dependent activation-velocity coupling. *Annals of Biomedical Engineering*, 26:369–380, 1998. Citado na(s) página(s) 19
- [79] R. E. Sontag, C. Borgnakke, and G. J. Wylen. *Fundamentos da Termodinâmica*. Editora Edgard Blücher, 2003. Citado na(s) página(s) 10
- [80] T. Z. Vitalis and W. K. Milsom. Pulmonary mechanics and the work of breathing in the semi-aquatic turtle. *The Journal of Experimental Biology*, 125:137–155, 1986. Citado na(s) página(s) 10

- [81] M. Voigt, F. Bojsen-Moller, E. B. Simonsen, and P. Dyhre-Poulsen. The influence of tendon young's modulus, dimensions and instantaneous moment arms on the efficiency of human movement. *Journal of Biomechanics*, 28:281–291, 1995. Citado na(s) página(s) 23, 74
- [82] A. S. Wexler, J. Ding, and S. A. Binder-Macleod. A mathematical model that predicts skeletal muscle force. *IEEE Transactions on Biomedical Engineering*, 44:337–348, 1997. Citado na(s) página(s) 19
- [83] B. J. Whipp. *Comprehensive Human Physiology*, chapter Pulmonary ventilation. Springer-Verlag, 1996. Citado na(s) página(s) 10
- [84] U. Windhorst. *Comprehensive Human Physiology: from Cellular Mechanisms to Integration*, volume 1, chapter Spinal Cord and Brainstem: Motor Output, Sensors, and Basic Circuits. Springer-Verlag, 1996. Citado na(s) página(s) 11
- [85] C. Yam, M. S. Nixon, and J. N. Carter. Automated person recognition by walking and running via model-based approaches. *Pattern Recognition*, 37:1057–1072, 2003. Citado na(s) página(s) 19
- [86] V. M. Zatsiorky, S. L. Werner, and M. A. Kaimin. Basic kinematics of walking step length and step frequency. a review. *The Journal of Sports Medicine and Physical Fitness*, 34(2):109–134, 1994. Citado na(s) página(s) 75