

MARCEL CINTRA PEREIRA RIBEIRO

**Correlações entre parâmetros cinemáticos da
locomção terrestre e energética em *Cebus
apella* (macaco-prego)**

SÃO PAULO

2006

MARCEL CINTRA PEREIRA RIBEIRO

**Correlações entre parâmetros cinemáticos da
locomção terrestre e energética em *Cebus
apella* (macaco-prego)**

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

Orientador: Prof. Dr. José Eduardo
Pereira Wilken Bicudo

SÃO PAULO

2006

Ribeiro, Marcel Cintra Pereira

R 484c

Correlações entre parâmetros cinemáticos da locomoção terrestre e energética em *Cebus apella* (macaco-prego) / Marcel Cintra Pereira Ribeiro. – São Paulo : M. C. P. R., 2006. p. : il. + anexos.

Tese (Doutorado) - Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Fisiologia. 2006.

1. Primatas 2. *Cebus apella* 3. Metabolismo energético 4. Locomoção animal 5. Biomecânica 6. Cinemática I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Fisiologia. II. Título

**LC: QL 737.P9
QP 301**

Comissão Julgadora:

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

**Prof. Dr. José Eduardo P.W. Bicudo
Orientador**

Agradecimentos

Gostaria de agradecer ao meu orientador, o prof. Dr. José Eduardo P.W. Bicudo, pela oportunidade, confiança e estímulo para realização deste estudo. Também gostaria de agradecer ao Dr. Euphly Jalles pela amizade e auxílio em todas as etapas do trabalho. Ao zoológico municipal de Ribeirão Preto - SP (Bosque Municipal Fábio Barreto) pela concessão do espaço e animais empregados neste estudo. Gostaria de destacar o auxílio dos funcionários e estagiários da referida instituição. Aqui, também devo lembrar os meus pais, não só pela disposição incondicional em me auxiliar a todo o momento, mas também por constituírem o alicerce de minha formação. Por fim, agradeço Rosangela (minha esposa) pelo auxílio, por acreditar e apoiar os meus anseios profissionais e pelo amor verdadeiro demonstrado em todos os seus gestos.

Apoio:

Bolsa de estudo do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq). Processo: 140223/2003-7

Auxílio à pesquisa da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP). Processo: 99/09030-0

ÍNDICE

APRESENTAÇÃO.....	01
INTRODUÇÃO.....	04
• Energética da locomoção terrestre.....	05
• A locomoção quadrúpede.....	14
• <i>Cebus apella</i> e a locomoção em primatas.....	18
OBJETIVOS.....	22
MATERIAIS E MÉTODOS.....	24
• Animais experimentais.....	25
• Medidas cinemáticas.....	27
• Medidas metabólicas.....	34
• Protocolo experimental.....	39
• Análise estatística.....	42
RESULTADOS.....	46
• Resultados cinemáticos.....	47
• Amplitudes de flexão e amplitudes de extensão.....	74
• Resultados metabólicos.....	90
DISCUSSÃO.....	110
• Padrão de locomoção.....	111
• Medidas cinemáticas.....	116
• Sítios de armazenamento de energia.....	122
• O custo da locomoção.....	126

CONCLUSÃO.....	135
RESUMO.....	136
ABSTRACT.....	138
ANEXO I (Figuras).....	140
ANEXO II (Cálculos).....	145
ANEXO III (Curvas médias).....	150
BIBLIOGRAFIA.....	154

APRESENTAÇÃO

O sucesso evolutivo de determinada espécie, indubitavelmente, pode ser entendido como resultante de processos que conduziram em diversos aspectos a características adaptativas. Estas características são, geralmente, explicadas em termos de custos e benefícios, sob a pressuposição de que, qualquer que seja a característica adaptativa em foco, ela somente deveria ser selecionada quando a razão custo/benefício associada, num contexto de sucesso reprodutivo, é ótima com relação a possíveis características alternativas (Seger & Stubblefield, 1996). Dentre estas características, a locomoção, em mamíferos, deve ser reconhecida como componente preponderante para a elucidação da adaptação como um todo (Martin, 1990). Esta afirmação se sustenta quando constatamos que o esqueleto pós-cranial está sujeito a pressões seletivas a princípio relacionadas ao comportamento locomotor, particularmente quando o custo energético da locomoção representa uma parcela significativa do orçamento energético total (Martin, 1990).

Inserido neste contexto, este estudo tem como tema detonador a locomoção em *Cebus apella* (macaco-prego). Para tanto, o referido tema foi abordado em dois aspectos. Em linhas gerais, o estudo em questão buscou caracterizar inicialmente a estratégia locomotora do sistema modelo adotado, com base em perfis cinemáticos. Com o encerramento desta primeira abordagem, o custo energético da locomoção passou a ser tratado como elemento central da problemática desenvolvida. Por fim, deve ser mencionado que, além dos clássicos estudos desenvolvidos, predominantemente, com mamíferos cursoriais (ver Farley & Taylor, 1991; Heglund et. al., 1974; Hoyt & Taylor, 1981; Taylor et. al., 1970; Taylor et. al., 1982), abordagens desta natureza também foram empregadas em

estudos com modelos experimentais que exibem padrões de locomoção mais peculiares. Como exemplo, podemos citar os estudos de Parsons & Taylor (1977) e Pinshow et. al. (1977). O primeiro estudo (Parsons & Taylor, 1977) enfocou aspectos energéticos e biomecânicos do padrão suspensório de locomoção do macaco aranha (*Ateles sp.*). Já, Pinshow et. al. (1977) avaliaram o custo energético e as implicações ecológicas do andar ondulatorio apresentado por pingüins (*Aptenodytes forsteri*, *Pygoscelis adeliae* e *Eudyptula albosignata*).

INTRODUÇÃO

Energética da locomoção terrestre

A relação entre energética e mecanismos de locomoção em animais terrestres vem sendo investigada por muitos pesquisadores há várias décadas. Com tal abordagem, Taylor et. al. (1982) demonstraram duas importantes relações gerais associadas ao custo de locomoção em mamíferos e aves. Especificamente, estes autores mostraram que o custo metabólico aumenta linearmente sobre ampla faixa de velocidades e que o gasto metabólico para mover um grama de massa corpórea, por determinada distância, diminui com o aumento da massa corpórea. Estes resultados foram similares aos dados reportados anteriormente por Fedak et. al. (1974) e Taylor et. al. (1970). Com vistas a um melhor entendimento sobre a correlação entre energética e mecanismos de locomoção terrestre, Fedak et. al. (1982) examinaram se a energia cinética dos membros e corpo, relativa ao centro de massa ($E_{ke, tot}$), como uma função da velocidade e massa corpórea, poderia explicar as relações entre energética e locomoção terrestre apresentadas por Taylor et. al. (1982). Os dados de Fedak et. al. (1982) demonstraram que $E_{ke, tot}$ aumenta exponencialmente com o incremento da velocidade, não explicando, portanto, a correlação linear entre energia metabólica e velocidade, observada previamente (Fedak et. al., 1974; Taylor et. al., 1970; Taylor et. al., 1982). Em adição, estes resultados (Fedak et. al., 1982) também apontaram que a função que relaciona $E_{ke, tot}$ e velocidade são independentes da massa corpórea, demonstrando que a análise isolada da $E_{ke, tot}$ não permite entender o decréscimo no custo energético da locomoção com o aumento da massa corpórea. Em continuidade aos estudos sobre a correlação previamente observada entre energética e mecanismos de locomoção terrestre (Fedak et.

al., 1974; Taylor et. al., 1970; Taylor et. al., 1982), Heglund et. al. (1982) questionaram se o trabalho necessário para levantar e reacelerar o centro de massa (somatória da energia cinética e energia potencial do centro de massa - $E_{cm, tot}$) poderia explicar a diminuição na energia metabólica massa-específica, observada em animais maiores, assim como o aumento linear da energia metabólica com o incremento da velocidade. Os resultados de Heglund et. al. (1982) mostraram que $E_{cm, tot}$, quando expresso em termos de massa-específico, é totalmente independente da massa corpórea e linearmente relacionado à velocidade. Assim sendo, esses resultados não esclarecem os valores mais reduzidos de energia metabólica massa-específica observado em grandes animais em velocidades elevadas. Todavia, $E_{cm, tot}$, de maneira similar ao o que ocorre com a energia metabólica, aumenta linearmente com o aumento da velocidade. Assim, $E_{cm, tot}$ poderia fornecer uma explicação plausível para o aumento linear da energia metabólica com o incremento da velocidade. No entanto, Heglund et. al. (1982) destacam que, em altas velocidades desenvolvidas por animais maiores, a taxa na qual músculos e tendões devem suprir energia para acelerar os membros e o corpo, em relação ao centro de massa, ($E_{ke, tot}$) torna-se equivalente ou superior a $E_{cm, tot}$, demonstrando que $E_{ke, tot}$ não pode ser ignorada. Sendo assim, Heglund et. al. (1982) enfatizaram que $E_{cm, tot}$ deveria ser analisada em combinação com $E_{ke, tot}$. A análise da energia mecânica total (E_{tot} – excluindo a energia elástica), ou seja, $E_{ke, tot}$ combinada ao $E_{cm, tot}$, foi efetuada por Heglund et. al. (1982b). Estes autores demonstraram que E_{tot} aumenta exponencialmente com o incremento da velocidade e que a mesma é independente da massa corpórea. Portanto, a função proposta por Heglund et. al. (1982b) não permite explicar o elevado custo metabólico massa-específico observado em pequenos animais a

grandes velocidades e, tampouco, o aumento linear do custo metabólico com o aumento da velocidade.

Com o propósito de contribuir para o entendimento do custo energético apresentado por mamíferos e aves durante a locomoção, outras variáveis mecânicas e cinemáticas foram correlacionadas às taxas metabólicas de animais submetidos a uma ampla faixa de velocidades. Heglund & Taylor (1988) confirmaram resultados previamente obtidos (Heglund et. al., 1974) e demonstraram que a frequência dos passos, em quadrúpedes, aumenta com a elevação da velocidade. Todavia, a taxa de aumento na frequência dos passos é mais pronunciada em velocidades relativas ao andar, reduzida durante velocidades de trote e ainda menor na faixa de velocidades que corresponde ao galope. Em adição, Heglund & Taylor (1988) demonstraram que quadrúpedes de reduzida massa corpórea, em uma dada velocidade, correm com frequências de passos mais elevadas em relação às exibidas por quadrúpedes maiores. Os quadrúpedes de maior massa corpórea, sobretudo quando a velocidade se acentua, sustentam a locomoção primariamente pelo aumento no comprimento dos passos. Em experimentos similares Gatesy & Biewener (1991) demonstraram que, em bípedes, o incremento na velocidade de locomoção também pode ser sustentado por aumento na frequência e/ou comprimento dos passos. Especificamente, dados deste estudo corroboram os resultados obtidos por Heglund & Taylor (1988) e também apontam a frequência dos passos como a variável que preponderantemente se ajusta a velocidades mais altas alcançadas por animais de menor massa corpórea. Em bípedes maiores, as velocidades mais elevadas também são sustentadas principalmente pelo aumento do comprimento das passadas.

Os estudos mencionados acima (Gatesy & Biewener, 1991; Heglund et. al., 1974; Heglund & Taylor, 1988) mostram que a preponderância da frequência dos passos, como parâmetro de ajuste para sustentação da locomoção em velocidades mais altas, varia não só no tocante à massa corpórea, mas também em relação à velocidade. Sendo assim, o custo metabólico da locomoção em animais terrestres não pode ser interpretado, satisfatoriamente, com base apenas em alterações de tal parâmetro. Contudo, os dados de Gatesy & Biewener (1991) mostram que a fração do passo durante o qual o pé está em contato com o solo (fator “duty”) diminui continuamente com o aumento da velocidade. Resultados similares também foram reportados por Biewener (1983) quando este autor avaliou aspectos da locomoção em quadrúpedes. A idéia que então emerge é que o tempo de contato dos pés com o solo (t_c) pode ser um importante determinante nos custos de locomoção. Assim, a partir das premissas de que: 1) maior parte da força exercida pelos músculos atua para se opor à força da gravidade (ver Cavagna et. al., 1977); 2) que, o volume de músculo ativo para produzir força é proporcional ao massa corpórea (ver Biewener, 1989); e 3) que os músculos operam em faixas similares da relação força-velocidade, independente da velocidade e massa corpórea, Kram & Taylor (1990) propuseram que a taxa metabólica aumenta em velocidades mais elevadas porque as forças musculares, em função de um menor t_c , devem ser desenvolvidas mais rapidamente. Para que tais forças possam ser desenvolvidas em menor intervalo de tempo, fibras musculares mais rápidas e, portanto, mais dispendiosas, devem ser recrutadas. Assim sendo, Kram & Taylor (1990) lançaram a seguinte hipótese: o tempo de contato dos pés com o solo (t_c) deve ser proporcional ao tempo de desenvolvimento da força muscular e, como conseqüência, inversamente

proporcional à taxa metabólica. Neste contexto, deve ser mencionado que Taylor et. al. (1980) demonstraram que o consumo de oxigênio em animais terrestres aumenta em proporção direta à massa da carga imposta sobre os mesmos, ou seja, tal achado aponta para uma ligação direta entre custo metabólico e intensidade de geração de força muscular. Em adição, deve ser citado que músculos mais rápidos usam mais ATP em função da elevada frequência de deslizamento entre os miofilamentos e intensas taxas de bombeamento de cálcio (Barany, 1967; Rall, 1986; Rome, 1992).

O estudo realizado por Kram & Taylor (1990), além de credenciar o *tc* como um importante fator para a elucidação da relação entre energética e mecanismos de locomoção terrestres, também se contrapõe a uma visão mais tradicional que admite um vínculo direto entre custo metabólico e o trabalho mecânico desenvolvido no correr. Neste novo contexto, Taylor e colaboradores (resumido em Taylor, 1994) sugerem que, durante a locomoção terrestre, os músculos dos membros de animais cursoriais provavelmente contraem com alterações diminutas no comprimento das fibras, realizando pouco ou nenhum trabalho mecânico, mas gerando grandes níveis de forças. Análises recentes de alterações no comprimento das fibras musculares e geração de força no respectivo tecido, durante a locomoção em cangurus e perus, têm corroborado as idéias propostas por Taylor (Biewener et. al., 1998; Roberts et. al., 1997). Especificamente, as fibras dos músculos extensores do tornozelo de cangurus e perus apresentaram baixos níveis de alteração no comprimento enquanto geram grandes níveis de força durante a fase de contato durante a locomoção. Ao minimizar o trabalho muscular através de contrações isométricas, a geração de força muscular pode permanecer elevada, enquanto o custo energético de produção da mesma pode ser reduzido, aumentando assim o

desempenho (Weyand et. al., 2000) e economia (Roberts et. al., 1997; Taylor, 1994) do sistema locomotor.

Os dados mencionados acima (Biewener et. al., 1998; Roberts et. al., 1997; Weyand et. al., 2000) reforçam o conceito de que é o custo de gerar força muscular para suportar o peso corpóreo e o custo de gerar estas forças em diferentes taxas que fornecem o balizamento para o entendimento da energética da locomoção terrestre. Todavia, dados posteriores mostraram que em bípedes, submetidos a diversas velocidades, mudanças no tempo disponível para gerar força (t_c) podem explicar de 70 a 90% do aumento ocorrido na taxa metabólica (Roberts, et. al., 1998). Em cangurus, observa-se um total desacoplamento entre t_c e taxa metabólica. Enquanto o t_c diminui com a velocidade, a taxa metabólica se mantém constante em ampla faixa de velocidades (Kram & Dawson, 1998). Em adição, estimativas cinemáticas em vários músculos extensores do tornozelo em gatos, movendo-se em várias velocidades, sugerem que estes músculos devem alterar o comprimento durante a fase de contato e, por conseqüência, absorver e/ou gerar energia mecânica durante cada passo (Gregor et. al., 1988; Prilutsky et. al., 1996; Whiting et. al., 1984). Ademais, medidas diretas do comprimento das fibras musculares de músculos extensores do joelho e quadril, em cachorros (Carrier et. al., 1998; Gregersen et. al., 1998) e ratos (Gillis & Biewener, 2001), mostram que estes músculos podem encurtar ou estender ativamente em diferentes graus e em taxas distintas durante a fase de contato, em velocidades correspondentes ao andar e correr. Por fim, deve ser mencionado que medidas experimentais do trabalho mecânico realizado durante a transição do passo mostraram uma consistente correlação com o custo metabólico (Donelan et. al., 2001; Donelan et. al., 2002). Resultados desta natureza

têm suportado modelos (Kuo, 1999) que predizem que o custo de colisão deve aumentar com o quadrado da largura do passo. A premissa de tais modelos é o fato de bípedes caminharem de forma similar à movimentação de um pêndulo invertido, com o centro de massa movendo-se ao longo de um arco delineado durante a fase de contato. Um pêndulo conserva energia mecânica e não requer trabalho para mover-se ao longo do arco, mas a transição de um passo para outro requer trabalho. Este trabalho (negativo), executado na colisão do membro com o solo ao final da fase aérea, redireciona a velocidade do centro de massa para o novo arco que começa a se formar com início do novo passo, e trabalho positivo é então requerido para restabelecer a energia perdida.

O quadro teórico apresentado acima direcionou o entendimento do custo energético da locomoção terrestre com base em dois pontos centrais: Primeiramente, foi demonstrado que o gasto energético da locomoção terrestre pode estar associado, em maior ou menor escala, ao custo de gerar força muscular para suportar o peso corpóreo e ao custo de gerar estas forças em diferentes taxas. Posteriormente, restabelecendo uma visão mais tradicional, foi demonstrado que o custo metabólico da locomoção terrestre pode estar também associado ao trabalho mecânico desenvolvido pelos músculos. Assim sendo, a preponderância de tais fatores, e em que condições a mesma se estabelece, depende do desenvolvimento de estudos, sobretudo com modelos experimentais ainda não utilizados, que possam corroborar, ou não, com os fatores mencionados.

Para finalizar este contexto inicial, deve ser mencionado que o entendimento mais amplo da locomoção terrestre envolve, além da função muscular, a participação funcional de estruturas elásticas durante o referido processo. Um dos estudos pioneiros a demonstrar a importância de tais

estruturas para a locomoção foi realizado por Cavagna et. al. (1964), em um clássico estudo de locomoção humana. Estes autores mostraram que mais da metade da energia necessária para levantar e reacelerar o centro de massa, durante cada passo, poderia ser suprida a partir da energia elástica estocada quando o centro de massa abaixa e desacelera na parte final do passo anterior. Corroborando tal interpretação, Alexander et. al. (1979b) apresentaram resultados que indicam que boa parte da energia utilizada por um avestruz, durante uma corrida, pode ser proveniente de energia estocada em tendões. Posteriormente, outros estudos que focaram sobre tal questão também mostraram que determinadas estruturas efetivamente funcionam como molas, ou seja, armazenam energia elástica. Especificamente, os estudos de Alexander & Dimery (1985) e Dimery & Alexander (1985), ao analisar, respectivamente, as propriedades elásticas dos tendões das patas anteriores e posteriores em equinos (*Equus asinus*), demonstraram que o custo energético, durante o trote nesta espécie, é minimizado a partir do armazenamento de energia elástica nessas estruturas. Estudos similares também foram realizados por Dimery et. al. (1986) e por Ker et. al. (1986). O primeiro estudo (Dimery et. al., 1986), realizado com cervídeos, demonstrou que boa parte da energia utilizada por estes animais, durante o galope, é obtida a partir de elementos elásticos que constituem suas patas. O estudo de Ker et. al. (1986), realizado com marsupial bípede saltador (*Macropus rufogriseus*), demonstrou que o estoque de energia em tendões e ligamentos das pernas corresponde à aproximadamente 33% do trabalho efetuado pelos músculos, quando as patas destes animais estão sobre o solo. Ainda, em relação à importância do estoque de energia em elementos elásticos em grandes marsupiais, deve ser mencionado que Dawson & Taylor (1973) também já haviam

demonstrado indiretamente o papel central de tais elementos para o entendimento da energética do salto em grandes marsupiais. Especificamente, Dawson & Taylor (1973), e posteriormente Baudinette et. al. (1987) e Baudinette et. al. (1992), mostraram que os níveis de consumo de oxigênio nestes animais permanecem constantes numa ampla faixa de velocidades, em contraste ao aumento linear que é comumente observado para a maioria das espécies terrestres (Fedak et. al., 1974; Taylor et. al., 1970; Taylor et. al., 1982).

A locomoção quadrúpede

É amplamente conhecido que animais terrestres alteram o padrão de locomoção com o aumento da velocidade. Quadrúpedes, por exemplo, andam em baixas velocidades, trotam em velocidades moderadas e galopam em velocidades mais elevadas (Farley & Taylor, 1991). Neste contexto, a caracterização de tais padrões em termos biomecânicos e energéticos, assim como o entendimento do que efetivamente sinaliza para a substituição de determinado padrão, acabou por se configurar como tema de estudo de inúmeros pesquisadores, no passado e no presente. O andar, o trote e o galope, de acordo com Pennycuick (1975) podem ser caracterizados segundo três critérios: 1) pela simetria do padrão de locomoção, segundo o qual um padrão simétrico ocorre quando pares de patas movem-se juntas; 2) pela extensão da média referente ao número de pés em contato com o solo (N) durante determinado “gait” (modo de locomoção); 3) e pela natureza da transformação energética que acontece em cada passo. Para Pennycuick (1975), o andar é um padrão de locomoção assimétrico, característico por apresentar, em cada passada, uma conversão cíclica que envolve a energia potencial e a energia cinética horizontal do centro de massa. Neste padrão de locomoção, segundo suas observações no campo (Pennycuick, 1975), o N oscila entre $N > 3$ e $N \approx 2$. Esta oscilação é decorrente do incremento da velocidade dentro da faixa que caracteriza o andar. Em contrapartida, o trote, de acordo com Pennycuick (1975), deve ser classificado como um padrão de locomoção simétrico, com N compreendido entre 1.2 e 2. No referido padrão, a energia potencial gravitacional do centro de massa deve ser parcialmente estocada na forma de energia potencial elástica em estruturas elásticas dos

membros durante a queda. Por fim, o galope deve ser classificado como um padrão de locomoção assimétrico. Neste estilo de locomoção, o N deve variar entre 1.8 e 0.6, dependendo da velocidade do galope. O intercâmbio energético, para o estilo em questão, deve seguir o padrão estipulado para o trote (Pennycuick, 1975).

As observações acima permitem concluir que o tipo de transformação energética, dentro de cada passo, configura-se como fator preponderante para distinção entre o andar e o trote, ou galope, em quadrúpedes. No entanto, deve ser mencionado que os critérios apresentados por Pennycuick (1975), em parte, foram baseados em estudos prévios que avaliaram a questão da transformação de energia durante o andar e correr, e que tiveram como modelos experimentais seres humanos e outros bípedes (Alexander, 1975; Camp & Smith, 1942; Cavagna, 1970; Cavagna & Margaria, 1966). Sendo assim, Pennycuick (1975) considera que os princípios biomecânicos relacionados à locomoção bípede também podem ser aplicados à locomoção quadrúpede. Estudos posteriores mostraram que os mecanismos subjacentes à locomoção bípede também explicam os padrões locomotores característicos dos quadrúpedes (Cavagna et. al., 1977). Em adição, também foi confirmado que o mecanismo de locomoção durante o andar, efetivamente, difere daquele observado em outros padrões de locomoção (correr, trotar, etc.) (Cavagna et. al., 1976; Cavagna & Kaneko, 1977). Especificamente, Cavagna et. al. (1976) mostraram que durante o andar a energia cinética e a energia potencial do centro de massa oscilam em fases distintas, indicando existir um eficiente mecanismo de conservação de energia. Durante a corrida, a energia cinética e a energia potencial do centro de massa oscilam em fases similares. Como consequência, a porcentagem de conservação de energia

mecânica decorrente de tal mecanismo deve ser mínima. Já os dados de Cavagna & Kaneko (1977) mostraram que a eficiência mecânica (Trabalho muscular total/Gasto energético total) é mais elevada durante a corrida. Todavia, dados anteriores já haviam demonstrado que a porcentagem de conservação de energia mecânica, decorrente da taxa de conversão cíclica entre energia cinética e energia potencial do centro de massa, deveria ser mínima. Sendo assim, foi então sugerido que a eficiência mecânica mais elevada durante a corrida deveria ser decorrente da contribuição efetiva da energia elástica estocada e liberada ciclicamente em tendões e componentes contrácteis durante as passadas.

Conforme mencionado acima, além de caracterizar os padrões de locomoção em termos biomecânicos e energéticos, os estudos desenvolvidos nessas áreas têm contribuído para elucidar aquilo que efetivamente sinaliza para a substituição de um padrão de locomoção por outro, em decorrência do aumento da velocidade. As transições andar-trote e trote-galope foram originalmente explicadas com base na economia metabólica (Hoyt & Taylor, 1981). Em pôneis (*Equus caballus*), o metabolismo aumenta curvilinearmente durante o andar e o trote; a transição do movimento ocorre em velocidades nas quais se observa a intersecção das curvas metabólicas. Sendo assim, Hoyt & Taylor (1981) concluíram que os pôneis alteram o padrão de locomoção para minimizar o custo energético. Entretanto, uma limitação desse estudo foi o fato das velocidades de transição não serem rigorosamente determinadas. Em função disso, outras explicações subseqüentes apareceram na literatura. Farley & Taylor (1991), por exemplo, demonstram que a transição do trote-galope, em pôneis, está relacionada com a redução de picos de força sobre músculos, tendões e ossos. Segundo Farley & Taylor (1991), tal redução

pode minimizar a probabilidade de injúrias em tais estruturas. Em adição, também foi demonstrado que pôneis, ao carregarem determinada carga, fazem à transição trote-galope em velocidades energeticamente mais custosas para o galope do que para o trote. Aqui, deve ser mencionado que este estudo corroborou pesquisas anteriores (ver Biewener & Taylor, 1986; Perry et. al., 1988; Taylor, 1985), as quais já sinalizavam para os picos de força músculo-esquelético como elementos fundamentais para o entendimento das transições entre os padrões de locomoção exibidos por animais terrestres.

***Cebus apella* e a locomoção em primatas**

O passo inicial a ser dado quando se pretende tecer considerações a respeito da locomoção em primatas é compreender os aspectos morfológicos associados. Tais aspectos são relevantes porque primatas, como um todo, mantêm uma estrutura esquelética pós-cranial com um grande número de características plesiomórficas (Martin, 1990). Dentre essas características, podemos citar a retenção da clavícula em todos os primatas vivos e o número de vértebras que, em geral, segue o número inferido em mamíferos primitivos. Em contrapartida, muitos mamíferos modernos exibem um esqueleto pós-cranial consideravelmente modificado em razão da fusão e/ou perda de componentes individuais (Martin, 1990). Por exemplo, alguns elementos dos membros de ungulados se fundiram ou se perderam, o que é interpretado como uma adaptação à rápida locomoção terrestre desenvolvida por esses animais. Em primatas, eventos como esses não são observados. Oposto a isso, o que se observa é, por exemplo, a presença de membros pentadáctilos, ou seja, com as extremidades (mãos e pés) exibindo cinco dedos.

As considerações acima mostram que os primatas exibem um padrão de locomoção que não deve divergir marcadamente da condição ancestral dos mamíferos placentários. Todavia, até em função dessa ausência de especialização relativa à morfologia locomotora, os primatas em geral acabam exibindo uma considerável flexibilidade no comportamento locomotor. No entanto, apesar de uma vasta possibilidade de comportamentos locomotores, os representantes do gênero *Cebus* são essencialmente quadrúpedes (Freese & Oppenheimer, 1981). Registros de atividade locomotora para *Cebus apella* indicam 86% de quadrupedalismo,

sendo o restante utilizado basicamente em saltos e escaladas (Kinzey, 1997). O predomínio da forma quadrúpede de locomoção no gênero *Cebus*, em parte, pode estar associado a aspectos anatômicos da escápula (Larson, 1993). Esta estrutura, no gênero mencionado (*Cebus*), exibe pouca mobilidade (rotação) e um comprimento pronunciado em relação à largura (Jalles-Filho et. al., 2003). Tal característica acaba impondo limitações na flexibilidade e capacidade de geração de força do braço, quando da elevação independente do mesmo (Jalles-Filho et. al., 2003). Deve ser mencionado que os músculos responsáveis pela rotação escapular, bem como pela estabilização da mesma no curso de tal movimento, são pouco desenvolvidos nos indivíduos pertencentes ao gênero *Cebus* (Oxnard, 1967). Em contrapartida, eles são mais desenvolvidos entre os *Atelines*, cuja locomoção braqueadora exige grande flexibilidade no ombro (Oxnard, 1967). Ainda, com respeito a aspectos anatômicos vinculados ao quadrupedalismo, deve ser citado que inferências necessitam ser feitas com respeito ao tipo de mão. *Cebus apella* possui mãos mesoxônicas, na qual o eixo de contato do substrato com a mão passa pelo terceiro dedo. Este tipo de mão permite ao animal utilizar posições mais neutras em substratos planos e mais desviadas em poleiros estreitos (Lemelin & Schmitt, 1998).

Não obstante o fato de *Cebus apella* ser um quadrúpede, deve ser salientado que a locomoção na referida espécie e nos demais primatas, no tocante à questão da sustentação, exibe um diferencial em relação a certas ordens de mamíferos. Enquanto primatas exibem um padrão plantígrado, outros quadrúpedes terrestres (ex: perissodáctilos, artiodáctilos e carnívoros) exibem uma locomoção digitígrada. Tais diferenças conduziram Alexander et. al. (1979) a comparar as dimensões dos membros de primatas com as de outros mamíferos terrestres. Alexander et. al. (1979)

mostraram que, apesar do metatarso e do metacarpo em primatas contribuírem muito pouco para o comprimento efetivo dos membros, os mesmos tendem a ser 15% maiores nestes animais, quando comparados a outros quadrúpedes de massa corpórea similar.

Um outro fator relevante a ser abordado diz respeito aos aspectos funcionais dos membros em *Cebus apella*. Para tanto, inicialmente, deve ser mencionado que os macacos-pregos exibem enorme habilidade em explorar recursos normalmente inacessíveis a outros primatas (Garcia, 2004). Estes animais ocupam quase que a metade do dia com atividades de forrageio (Oates, 1987). Estão continuamente cutucando, mexendo e descascando substratos à procura de insetos (Fedigan et. al., 1996), sendo considerados especialistas em explorar recursos duros ou que necessitam de grande habilidade na obtenção. Todavia, os membros nestes animais, obviamente, também são responsáveis pela locomoção. Sendo assim, tais estruturas acabam expressando o compromisso de ter que realizar duas atividades distintas. Por um lado, os membros se deparam com a necessidade de um controle muscular poderoso para prover segurança e estabilidade na locomoção. Por outro, verifica-se a obrigatoriedade imposta a tais estruturas em desenvolver um controle preciso e suave para a manipulação durante as atividades de forrageio. Disso tudo, conforme explicitado por Christel & Billard (2002), deve resultar uma estreita relação entre o controle neuromuscular e a biomecânica do movimento.

Justificativa

O quadro teórico apresentado revela que o conhecimento dos aspectos biomecânicos e energéticos que envolvem a locomoção terrestre tem avançado de modo considerável. Todavia, é importante mencionar que quando a atenção é voltada para a locomoção quadrúpede constata-se que, em geral, tal conhecimento decorre de estudos efetuados com espécies altamente especializadas no referido padrão de locomoção. Especialização esta derivada de uma morfologia locomotora essencialmente voltada ao modelo de locomoção quadrúpede. Assim sendo, acreditamos que a utilização de espécies que apresentam um repertório locomotor diversificado, decorrente de uma morfologia locomotora não especializada, poderá trazer importante contribuição para o conhecimento mais amplo dos aspectos energéticos e biomecânicos da locomoção quadrúpede. Neste sentido, a utilização de um primata quadrúpede (no caso *Cebus apella*), em função dos aspectos e implicações de sua morfologia locomotora, parece ser adequada aos nossos propósitos. Por fim, deve-se mencionar que estudos com primatas têm sido centrados, habitualmente, nos aspectos ecológico-comportamentais (ver Kinzey, 1997). Sendo assim, a utilização da espécie mencionada, dentro da abordagem adotada no presente estudo, acaba por impor um caráter pioneiro à problemática que envolve a locomoção em mamíferos quadrúpedes.

OBJETIVOS

O presente estudo objetivou, inicialmente, caracterizar o padrão de locomoção da espécie investigada (*Cebus apella*). Este estudo também buscou avaliar qual(is) era(m) o(s) parâmetro(s) cinemático(s) que preponderantemente se ajustava(m) às novas condições do meio (velocidade e inclinação). Também foi objetivo deste estudo comparar o padrão de locomoção da espécie estudada e os parâmetros cinemáticos inerentes (frequência de passo, tempo de contato e comprimento do passo) ao padrão de locomoção e a dados correspondentes estabelecidos para quadrúpedes terrestres. Por fim, medidas metabólicas (consumo de oxigênio) foram obtidas. Tais medidas foram efetuadas com o propósito de correlacionar o gasto energético da locomoção aos parâmetros oriundos das análises biomecânicas efetuadas.

MATERIAIS E MÉTODOS

Animais Experimentais

Conforme mencionado anteriormente, o estudo proposto foi desenvolvido com a utilização de uma espécie de primata neotropical (ver anexo I - figura 1 - *Cebus apella*). Para a realização do referido estudo foram utilizados animais disponíveis no zoológico municipal da cidade de Ribeirão Preto-SP (Bosque Municipal Fábio Barreto). No total, foram empregados nove animais, sendo sete machos e duas fêmeas (massa corpórea média: $3,0 \pm 1,4$ Kg). Segundo informações obtidas com os responsáveis pela referida instituição, todos os animais por nós utilizados eram provenientes de capturas coordenadas pelo IBAMA ou pelo corpo de bombeiros. Sob os cuidados do zoológico municipal, estes indivíduos eram tratados e mantidos por funcionários e estagiários. Rotineiramente, durante o período da manhã e ao final do dia, os animais recebiam uma alimentação altamente diversificada composta por uma variedade de frutas (banana, maçã, mamão, uva, coco, goiaba, melancia, etc), hortaliças (alface, repolho, acelga, etc), ovos, queijo, milho, carne bovina e ração seca à base de proteína. A alimentação só era restringida sob orientação prévia. Quando os animais eram utilizados em experimentos no dia posterior, os tratadores eram instruídos a não disponibilizar, na manhã seguinte, alimentos aos sujeitos experimentais, até segunda ordem. Aqui deve ser mencionado que os animais só foram utilizados nos experimentos após plena ambientação ao local onde estavam alojados. Os animais eram mantidos em recintos gradeados, devidamente construídos segundo as necessidades dos animais e do projeto em questão (ver anexo I - figura 2). Por fim, deve ser citado que o referido estudo utilizou animais considerados adultos. Esta afirmação está baseada no tamanho e massa corpórea dos

animais e informações colhidas com tratadores do zoológico municipal de Ribeirão Preto.

Com respeito a aspectos ecológicos comportamentais do modelo estudado, a princípio, deve ser citado que o gênero *Cebus* tem uma distribuição geográfica ampla. Eisenberg (1989) revisou a distribuição do gênero e concluiu que seus representantes são encontrados de Honduras até o norte e nordeste da Argentina. Especificamente para *Cebus apella*, Eisenberg (1989) menciona que a distribuição da referida espécie estende-se do sul da Colômbia até o nordeste da Argentina. Em relação ao habitat, *Cebus* está adaptado a uma variedade de tipos de florestas, mas prefere florestas com o dossel fechado (Kinzey, 1997). *Cebus apella* normalmente ocupa estratos que estão de 5 a 20 metros de altura. Em tal ambiente, *Cebus apella* exibe uma dieta altamente flexível, composta basicamente por uma variedade de frutos e invertebrados (Kinzey, 1997). Por fim, deve ser citado que *Cebus* constituem grupos com mais de um macho, contudo, sempre se caracteriza pela presença de um macho dominante que, via de regra, é o responsável por toda a procriação (Kinzey, 1997).

Medidas cinemáticas

As medidas cinemáticas foram efetuadas com base em análises de imagens dos sujeitos experimentais se locomovendo em esteira rolante (Inbrasport programável). Para que tais imagens pudessem ser obtidas, processadas e analisadas, o sistema Peak Motus Advanced Video System, (Peak Performance Technologies Inc., Denver, CO, USA) foi utilizado. Este sistema é constituído com os seguintes módulos: Design & Display Core, Advanced Manual Video Acquisition Module, Analog Acquisition Module, 2D and 3D Parameter Calculations Modules, 3D Coordinate (DLT) Calculations Module, Peak Motus 3D Pan & Tilt Module.

O passo inicial para o desenvolvimento das análises cinemáticas consistia em posicionar devidamente (ver detalhes abaixo) as câmeras de alta velocidade (High-Speed Video Systems - 60/180 for NTSC, Peak Performance Technologies Inc.). Estas, através de cabos (S Vídeo), estavam ligadas a um componente de integração das imagens oriundas das diferentes câmeras (AMLAB Custom Analog Device Design System). Este componente possibilitava que as imagens, provenientes de câmeras distintas, fossem cronometradas simultaneamente. Como este componente, por sua vez, estava conectado a aparelhos de VHS (Panasonic AG 1980), as imagens, devidamente cronometradas, podiam ser registradas em VHS. Com o auxílio de uma interface (Pinnacle Systems, USA), as imagens eram posteriormente transferidas a um computador. Este computador contém o “software” Peak Motus 32 que, conforme mencionado acima, permite a seleção de quadros, digitalização de imagens e cálculos de inúmeras variáveis cinemáticas. Todavia, para que as variáveis de interesse neste

estudo pudessem ser obtidas a contento, várias etapas preliminares, ainda não mencionadas, deviam ser seguidas. Tais etapas estão descritas abaixo:

1- Etapas preliminares

1.1 - Calibração

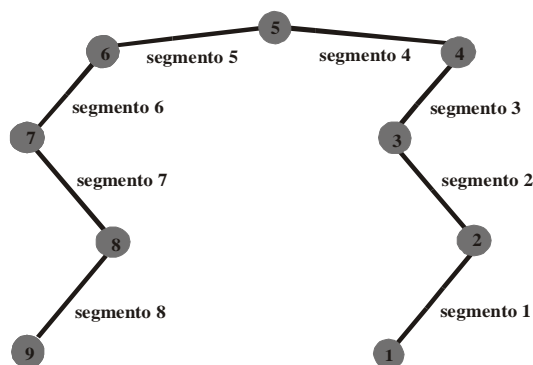
Inicialmente, uma calibração era efetuada no espaço experimental no qual filmagens eram posteriormente realizadas. O processo de calibração iniciava-se com a montagem de um objeto controle no referido espaço. Este objeto é constituído por um tripé, que sustenta um cubo com hastes em todos os vértices inferiores (ver anexo I – figura 3). As hastes são numeradas e têm que ser obrigatoriamente rosqueadas nos vértices específicos. Tal procedimento garante que pontos fixos pré-estabelecidos nas hastes assumam a disposição espacial correta. Após a montagem do objeto controle, as imagens do mesmo eram capturadas por três câmeras de alta velocidade (60 quadros/segundo). As câmeras ficavam localizadas à aproximadamente dois metros do espaço experimental e eram posicionadas para que formassem um ângulo de aproximadamente sessenta graus. As imagens eram transmitidas para o “software” mencionado, com auxílio da interface citada acima. Os pontos fixos das hastes, presentes nas imagens, eram, então, digitalizados. Esse procedimento permite ao programa gerar um sistema de coordenadas em três dimensões (eixos X, Y e Z), ou seja, um volume imaginário no espaço experimental com dimensões conhecidas. Após a digitalização da imagem, o objeto controle era retirado e as câmeras eram mantidas em sua posição até o final da filmagem dos experimentos.

1.2 - Filmagem dos Sujeitos Experimentais

Durante os experimentos, os sujeitos experimentais eram filmados pelas câmeras posicionadas previamente (como explicado no item anterior), enquanto se locomoviam sobre uma esteira rolante. Conforme explicado acima, as imagens eram, inicialmente, registradas em fitas de vídeo e, posteriormente, transmitidas para o computador para que os quadros de imagens dos animais em atividade pudessem ser selecionados e digitalizados. Esta digitalização, necessariamente, tinha que seguir um modelo espacial pré-estabelecido (ver a seguir). Para minimizar os erros inerentes à digitalização manual, as coordenadas cinemáticas dos pontos utilizados (ver abaixo) eram filtradas com o emprego de um filtro digital (Butterworth - ver detalhes no anexo III).

1.3 - Definição do modelo espacial

O modelo espacial corresponde a um conjunto de pontos e segmentos de reta definidos previamente pelo experimentador. O posicionamento quadro a quadro desses pontos e segmentos permite ao programa gerar dados referentes à locomoção dos animais. O esquema abaixo representa o modelo espacial para o estudo realizado. A figura 4 (anexo I) apresenta a digitalização completa de determinado quadro de imagem.



- Ponto 1 – pata dianteira direita
- Ponto 2 – cotovelo direito
- Ponto 3 – ombro direito
- Ponto 4 – coluna cervical
- Ponto 5 – coluna lombar
- Ponto 6 – cóccix
- Ponto 7 – quadril
- Ponto 8 – joelho direito
- Ponto 9 – pata traseira direita

2 - Obtenção das variáveis em estudo

2.1 - Frequência dos passos

A frequência dos passos foi calculada dividindo um número determinado de ciclos de passos pelo tempo que o animal levou para efetuar o respectivo número de ciclos. Os pontos de referência utilizados na determinação de tal variável foram à pata dianteira direita e a pata traseira direita. O início do ciclo corresponde ao momento no qual determinada pata entrava em contato com o plano que suportava o animal. O final do ciclo é o instante em que o ponto de referência utilizado voltava a estar em contato com o respectivo plano. O número de ciclos de passos empregados no cálculo variava entre cinco e sete ciclos. Tal variação ocorre em função do experimentador priorizar a seleção de segmentos de imagens que correspondessem a um padrão de locomoção considerado satisfatório, ou

seja, repetitivo. Para que o início e final dos ciclos pudessem ser determinados com precisão, as imagens registradas em VHS eram analisadas, quadro a quadro, com auxílio do programa utilizado. O tempo necessário para o animal completar certo número de ciclos era facilmente determinado com o auxílio de um cronômetro inserido no canto superior esquerdo da imagem (ver anexo I – figura 4).

2.2 - Comprimento dos passos

O comprimento dos passos foi determinado a partir das coordenadas das patas utilizadas (patas dianteira direita e pata traseira direita) correspondentes ao eixo X. As coordenadas utilizadas foram aquelas que corresponderam a dois momentos distintos. A primeira coordenada referia-se ao instante em que o animal retirava a pata do plano de apoio. A segunda coordenada correspondia ao momento em que o sujeito experimental retornava a pata em questão ao referido plano, após tê-la projetado para a frente. O comprimento dos passos podia então ser calculado a partir da subtração das coordenadas acima mencionadas. Os dados apresentados no referido estudo correspondem ao comprimento médio de passos obtido a partir de cinco passadas sucessivas.

2.3 - Tempo de contato (tc)

O tempo de contato corresponde à parcela do ciclo de passo no qual o ponto de referência utilizado (pata dianteira direita e pata traseira direita) estava em contato com o plano que o suporta. A análise, quadro a quadro, do segmento de imagem correspondente a um ciclo de passos permitiu que o tempo de contato fosse determinado de forma precisa. Aqui, deve ser

ressaltado que o programa utilizado permite analisar um segmento de imagem em uma frequência de sessenta quadros por segundo. Por fim, deve ser mencionado que os dados de tc apresentados também correspondem a um valor médio obtido a partir de cinco passadas sucessivas.

2.4 - Flexão da coluna e extensão e flexão do cotovelo e joelho

O grau de extensão ou flexão de determinada junta ou segmento corpóreo foi calculado com base na variação angular do vértice formado a partir de dois segmentos adjacentes, constituintes do modelo espacial apresentado anteriormente. No estudo em questão, foi avaliado a amplitude de flexão e extensão do cotovelo e joelho e, a amplitude de flexão da coluna. O grau de extensão e flexão do cotovelo foi obtido a partir da variação angular observada no vértice formado pelos segmentos 1 e 2. O grau de extensão e flexão do joelho foi determinado com base na alteração angular dos vértices compostos pelos segmentos 7 e 8. Já, a flexão da coluna, foi estabelecida a partir da variação angular do vértice formado pelos segmentos 4 e 5. Neste ponto, deve ser mencionado que a determinação de tais variáveis baseou-se na diferença entre ângulos mínimo e máximo obtidos em períodos distintos. Para o cotovelo e joelho, os períodos utilizados foram aqueles que caracterizavam a flexão ou extensão da respectiva junta durante a fase aérea do membro ou fase de contato do mesmo com o plano de apoio (quatro períodos). Para a coluna, o período utilizado correspondeu à duração de um ciclo de passo, cuja referência inicial era o início da fase de contato do membro anterior direito. Aqui, deve ser mencionado que os ângulos mínimo e máximo dos respectivos períodos foram obtidos em curva média (construção de curva média - ver anexo III). Para que tais curvas pudessem ser obtidas, foi necessário

caracterizar a ocorrência de oito eventos comuns às curvas individuais. São eles: 1) início da fase de contato da pata dianteira direita com o plano de apoio, 2) final da fase de contato da pata dianteira direita com o plano de apoio, 3) início da fase aérea da pata dianteira direita, 4) final da fase aérea da pata dianteira direita, 5) início da fase de contato da pata traseira direita com o plano de apoio, 6) final da fase de contato da pata traseira direita com o plano de apoio, 7) início da fase aérea da pata traseira direita e 8) final da fase aérea da pata traseira direita. Com base em tais eventos foi possível obter a flexão e a extensão máxima durante a fase aérea e a fase de contato das respectivas patas.

2.5 - Comprimento dos membros

O comprimento do membro anterior direito foi determinado, somando-se as dimensões lineares estabelecidas para os segmentos 1 e 2 (ver modelo espacial). Do modo análogo, o comprimento do membro posterior direito foi determinado com a soma das dimensões lineares estabelecidas para os segmentos 7 e 8. As dimensões mencionadas podiam ser facilmente obtidas a partir do programa utilizado. Como foi possível calcular as respectivas dimensões durante cada ensaio experimental, o valor apresentado para determinado animal corresponde à média apurada a partir dos valores obtidos em todos os ensaios nos quais o animal participou.

Medidas Metabólicas

Conforme mencionado anteriormente, além de análises cinemáticas relativas à locomoção dos animais, foram efetuadas também medidas da taxa metabólica, durante o repouso e locomoção induzida. Tais medidas foram inferidas a partir do consumo de oxigênio, obtido através de respirometria aberta (Hill, 1972; Withers, 1977). Neste estudo, as determinações do O₂ consumido e do CO₂ produzido foram realizadas por meio de analisadores de O₂ (Analisador químico de O₂, FC-1 B, V. 1.01, Sable Systems, USA) e de CO₂ (Analisador de CO₂, CA-2A, Sable Systems, USA) Todavia, para que tais medidas fossem realizadas a contento, além da calibração dos analisadores de gás (O₂ e CO₂), testes preliminares para determinação do fluxo tiveram que ser efetuados. As descrições destas etapas preliminares, assim como do desenho experimental adotado, estão apresentadas a seguir:

1 - Testes preliminares

Conforme discutido em Chauí-Berlink & Bicudo (2000), o tempo de resposta de um sistema respirométrico mostra-se diretamente proporcional ao fluxo de lavagem da câmara e inversamente proporcional ao volume da mesma. Já, a amplitude do registro relativo ao consumo ou produção do gás (O₂ e CO₂, respectivamente) deve ser proporcional ao consumo ou produção do animal e inversamente proporcional ao fluxo estabelecido. Assim sendo, ambas as variáveis devem ser consideradas para que se possa obter uma amplitude e um tempo de resposta adequados. No estudo em questão, as dimensões de câmara metabólica não podiam ser alteradas.

Uma redução nas dimensões preconcebidas iria comprometer a locomoção dos animais no interior da câmara metabólica (ver anexo I – figura 4). Assim sendo, o fluxo de ar foi à única variável manipulada. Dentre os fluxos testados, o fluxo adotado (80 L/min) foi o que exibiu amplitude e tempo de resposta apropriados aos nossos propósitos. Em adição, também deve ser mencionado que com fluxos menores que 70 L/min, a amplitude do registro oscilava em função da posição do animal na câmara, mostrando claramente que parte do sinal estava sendo perdido. Sendo assim, a adoção de um fluxo um pouco mais elevado (80 L/min) mostrou ser prudente.

2 - Calibração dos analisadores

O sensor de oxigênio era calibrado com ar seco antes do início dos experimentos, fixando-se em 20,94% a porcentagem de oxigênio da amostra proveniente do ar ambiente. Para obter o ar desidratado, a mistura gasosa que fluía pelos analisadores passava, inicialmente, por uma pequena câmara contendo sílica (Dierite, W. A. Hamond, USA). O sensor de gás carbônico também era previamente calibrado. Este procedimento consistia em passar, inicialmente, ar ambiente desprovido de vapor de água e gás carbônico pelo respectivo analisador para a fixação do “zero” (0% de CO₂). Para tanto, além da sílica, hidróxido de sódio (Ascarite II, Thomas Scientific, USA) também era colocado na pequena câmara mencionada acima. Desta maneira, o CO₂ era retirado do ar em fluxo, permitindo a calibração da marca zero. Posteriormente, o hidróxido de sódio era retirado, e uma mistura de gás com concentração de 5% de CO₂ (White Martins, cilindro com válvula Prostar PGFG-86-C) era bombeada para o interior do sistema, permitindo a segunda etapa de calibração (amplitude)

para o analisador deste gás (estes procedimentos de calibração foram aqueles recomendados pelo fabricante dos analisadores).

3 - Desenho experimental

Cada animal, em condição de total isolamento em relação aos demais componentes do grupo, era colocado no interior de uma câmara-teste construída em acrílico (9 mm de espessura), com o fundo aberto, acoplada a uma esteira rolante. Esta câmara foi projetada intencionalmente com dois compartimentos acoplados (ver anexo I – figura 4). O primeiro compartimento acomodava confortavelmente o animal assim que este entrasse na esteira (53,2 cm de largura x 52 cm de comprimento x 41 cm de altura). O segundo compartimento, mais confinado (26,5 cm de largura x 71,5 cm de comprimento x 41 cm de altura), corresponde ao local da câmara metabólica nos quais os animais eram induzidos a correr. Neste último compartimento, uma abertura foi projetada (lado superior – ver figuras 4 e 5) para que a mistura gasosa proveniente do interior da câmara pudesse ser conduzida, através de um tubo (PVC – 1 polegada), ao exterior da câmara metabólica. Para gerar o fluxo, uma bomba de vácuo (Bombas LC; modelo 109; tipo LC 465; vazão: 775 L/min) ficava acoplada à outra extremidade do tubo. Para assegurar um fluxo adequado aos nossos propósitos (80 L/min) um fluxímetro volumétrico (Key Instruments, USA; série FR; amplitude de controle de fluxo: 30 à 300 LPM) foi instalado no referido tubo. Como o fluxo gerado pela bomba era muito maior (775 L/min) do que aquele regulado pelo fluxímetro (80 L/min), um conector em T (PVC), com um registro de fechamento, foi acoplado à 10 centímetros da junção do tubo com a bomba. Este procedimento foi necessário para evitar o colapso do segmento do tubo posicionado entre o fluxímetro volumétrico

e a bomba de vácuo. Logo após a saída do fluxímetro volumétrico, uma bifurcação (T) foi inserida no tubo para que um fluxo secundário fosse gerado. Através de tubos de menor calibre (7/16 polegadas), o fluxo secundário era conduzido a câmara de sílica para retenção do vapor de água. Em seguida, o ar seco passava, respectivamente, pelos sensores de gás carbônico e oxigênio (ver anexo I - figura 5). Para gerar o fluxo secundário (70 mL/min), os analisadores estavam ligados a um sistema gerador de fluxo constante de ar (PP-2 Dual Pump System, V. 1.0; 2-Channel Mass Flow Controller, V. 1.1, Sable Systems; Mass Flowmeter System, Mod. 840-L, Sierra Instruments, Inc., USA - ver anexo I - figura 5). Os sinais gerados pelos sensores eram registrados em computador, através do programa de aquisição de dados (Datacan System, Sable Data Acquisition Softwares, ver anexo I - figura 5). De posse dos registros, o consumo de oxigênio foi efetuado. O cálculo do oxigênio consumido foi feito através da taxa de depleção do volume de oxigênio presente na amostra analisada. Isto é, o volume era determinado pela integração da função de depleção do volume de oxigênio na amostra pelo tempo (Bartholomew & Lighton, 1986). O mesmo procedimento geral foi empregado para a determinação do CO₂. Depois, para a determinação do resultado final, a quantidade de CO₂ era descontada, aplicando-se a equação mencionada no anexo II (equação 3b de Withers, 1977). A temperatura ambiente, a pressão barométrica e a umidade relativa do ar eram registradas (Escape 203 Barometer Multifunction, Suunto Co., USA).

Após a determinação do consumo de oxigênio, tal parâmetro foi empregado no cálculo do custo de transporte. Para tanto, o referido custo, no presente estudo, foi obtido dividindo o consumo de oxigênio exibido por

dados animal em determinada velocidade e inclinação experimental pela referida velocidade.

Protocolo Experimental

1 - Fase de treino

A fase de treino, efetivamente, era iniciada a partir do momento em que o animal entrava e saía da esteira rolante espontaneamente. Durante o treino, os sujeitos experimentais eram treinados a correr sobre a esteira rolante por dois minutos, nas seguintes velocidades: 2 Km/h, 3 Km/h, 4 Km/h e 5 Km/h. Entre uma velocidade e outra, estabelecia-se uma parada de aproximadamente dois minutos. Estes ensaios eram efetuados com a esteira a 0% de inclinação. O período de treino, em geral, não ultrapassou duas semanas. O reduzido período deveu-se basicamente aos seguintes fatores: Primeiramente, deve ser destacado que logo nos primeiros ensaios já era possível perceber quais eram os sujeitos experimentais que exibiam certa habilidade para se locomoverem sobre a esteira rolante. Em adição, deve ser mencionado que, nos primeiros ensaios, também ficava notório quais eram os animais que iriam apresentar extrema resistência em relação à atividade imposta. Por fim, é importante citar que, à medida que a fase de treino ia se estendendo, os animais começavam a desenvolver estratégias para evitar a locomoção sobre a esteira (por exemplo: ficar suspenso, ou ficar apoiado junto às laterais da câmara metabólica).

2 - Fase experimental

2.1 - Experimentos sem medidas de Taxa Metabólica

A determinação das variáveis cinemáticas, conforme mencionado anteriormente, foram efetuadas com os sujeitos experimentais se

locomovendo sobre esteira rolante. As diferentes cargas de esforço físico, aos quais os animais eram submetidos, foram obtidas a partir de alterações na velocidade e inclinação da esteira. Durante os experimentos que não envolveram medidas concomitantes de taxa metabólica (consumo de O₂), os sujeitos experimentais correram por dois minutos nas seguintes velocidades: 2 Km/h, 3 Km/h, 4 Km/h, 5 Km/h, 6 Km/h, 7 Km/h e 8 Km/h. Entre uma velocidade e outra também havia um período de repouso de dois minutos. Esta bateria experimental foi efetuada a 0 e 10% de inclinação, em diferentes dias, ao longo do período de atividade dos animais (período diurno – 8 às 11 horas).

2.2 - Experimentos com medidas de Taxa Metabólica

2.2.1 - Locomoção

Os experimentos que envolveram medidas concomitantes de consumo de O₂ foram efetuados com os sujeitos experimentais correndo por cinco minutos nas seguintes velocidades: 2 Km/h, 3 Km/h e 4 Km/h. Entre uma velocidade e outra também foi adotado um período de repouso (5 minutos). Esta bateria experimental também foi efetuada a 0 e 10% de inclinação, em diferentes dias, durante o período diurno (período da manhã – 9 às 11 horas).

2.2.2 - Repouso

Medidas de taxa metabólica também foram efetuadas com os animais em repouso. Para tanto, os animais deveriam ficar parados dentro da

câmara metabólica por, no mínimo, dez minutos. Após este período, iniciavam-se as medidas de consumo de O₂ por um período que se estendia por, pelo menos, cinco minutos. O fluxo utilizado em tais experimentos foi o mesmo que fora estabelecido para as medidas efetuadas em diferentes velocidades (2 a 4 Km/h), ou seja, 80 L/min. Por fim, deve-se mencionar que estes experimentos também seguiram determinações estipuladas para as avaliações do consumo de O₂ durante atividade física, ou seja, foram efetuados durante o período diurno (parte da manhã) e com os animais em jejum por, no mínimo doze horas. As temperaturas ambientais medidas nos dias dos experimentos também permite dizer que os animais estavam dentro das zonas de termoneutralidade (temperaturas ambientais medidas no local do experimento entre 24°C e 32°C).

Análise Estatística

1 - Dados cinemáticos.

Para avaliar se era mais apropriado aplicar testes paramétricos ou não paramétricos sobre o conjunto de dados cinemáticos (frequência de passos dos membros anterior e posterior direito, comprimento de passos dos membros anterior e posterior direito e tempo de contato dos membros anterior e posterior direito, obtidos a 0% e 10% de inclinação), os resultados de tais parâmetros, inicialmente, foram submetidos a testes de normalidade. Para complementar tal análise, a curtose e a assimetria das respectivas distribuições também foram avaliadas. Como os dados aqui mencionados falharam nos testes de normalidade, o teste de Friedman, o correspondente não paramétrico à análise de variância com medidas repetidas, foi aplicado para avaliar eventuais diferenças entre os parâmetros (frequência de passos, comprimento dos passos e tempo de contato) obtidos em diferentes tratamentos experimentais (diferentes velocidades).

Para avaliar se as alterações nos parâmetros cinemáticos (frequência de passos dos membros anterior e posterior direito, comprimento dos passos dos membros anterior e posterior direito e tempo de contato dos membros anterior e posterior direito, obtidos a 0% e 10% de inclinação) estavam funcionalmente relacionadas ao aumento da velocidade, análises de regressão simples (linear) foram efetuadas sobre este conjunto de dados. Nestas análises, as inclinações das funções lineares propostas foram testadas quanto ao desvio significativo em relação a zero.

Por fim, para verificar se os parâmetros cinemáticos mencionados acima (frequência de passos dos membros anterior e posterior direito, comprimento dos passos dos membros anterior e posterior direito e tempo de contato dos membros anterior e posterior direito) podiam ser correlacionados ao fator velocidade, fator inclinação e fator de interação velocidade e inclinação, análises com delineamento split-plot foram efetuadas. Como nossas amostras violavam as pressuposições relativas à distribuição e homogeneidade de variância, o emprego de um delineamento de tipo Split-Plot, adaptado para abordagens não-paramétricas, foi o recurso adotado. Especificamente, utilizamos o seguinte método: Tomamos o efeito de inclinação (fator fixo) como o Plot total, enquanto que o fator sujeito (fator aleatório) como o termo de replicação para testarmos o efeito de inclinação. O quadrado médio do erro (erro standard) do fator intra-sujeito calculado segundo o método de Salterthwaite, foi, então, usado para testarmos o efeito da inclinação. Os outros fatores (inter-sujeitos), isto é, o fator fixo velocidade e o fator fixo de interação velocidade e inclinação, usam o mesmo quadrado médio do erro para serem calculados. O teste se completa pela determinação e análise dos componentes de variância de cada um dos fatores.

2 - Amplitudes de flexão (cotovelo, joelho e coluna) e extensão (cotovelo e joelho).

Para avaliar se possíveis alterações nas amplitudes de flexão (cotovelo, joelho e coluna) e extensão (cotovelo e joelho) estavam funcionalmente relacionadas ao aumento da velocidade, os respectivos dados foram submetidos a análises de regressão simples (linear). Em tais

análises, as inclinações das funções lineares propostas foram testadas quanto ao desvio significativo em relação a zero.

3 - Dados metabólicos.

Assim como ocorreu com os dados de frequência de passos, comprimento de passos e tempo de contato, os dados metabólicos, a princípio, também foram submetidos a testes de normalidade. Para complementar tal análise, a curtose e assimetria das respectivas distribuições também foram avaliadas. Como os dados aqui mencionados também falharam nos testes de normalidade, o correspondente não paramétrico à análise de variância com medidas repetidas (teste de Friedman) foi aplicado para avaliar eventuais diferenças entre os dados metabólicos (consumo de oxigênio e custo de transporte) observados em diferentes velocidades. Quando o respectivo teste apontava para diferenças estatísticas significativas, um pós-teste (teste de comparações múltiplas de Dunn) era aplicado para determinar, com exatidão, quais eram os dados que exibiam diferenças estatísticas consistentes. Por fim, análises de regressão simples (linear) também foram empregadas para avaliar se os dados de consumo de oxigênio estavam funcionalmente relacionados aos parâmetros cinemáticos (frequência de passos, comprimento de passos e tempo de contato). Em tais análises, as inclinações das funções lineares propostas foram testadas quanto ao desvio significativo em relação a zero.

Todas as análises estatísticas efetuadas adotaram um nível de significância de 5% (valor de P). Com exceção do pós-teste (teste de comparações múltiplas de Dunn) aplicado sobre os dados metabólicos (consumo de oxigênio e custo de transporte), todos os testes estatísticos

foram feitos utilizando o programa SPSS versão 10.1 for Windows, Versão Mono-Usuário incluindo os seguintes módulos: Base, Professional, Tables, Advanced, Categories. O pós-teste aplicado sobre os dados metabólicos foi realizado no programa GraphPad Prism versão 3.

RESULTADOS

RESULTADOS CINEMÁTICOS

(Parte I)

Frequência de passos - 0% de inclinação

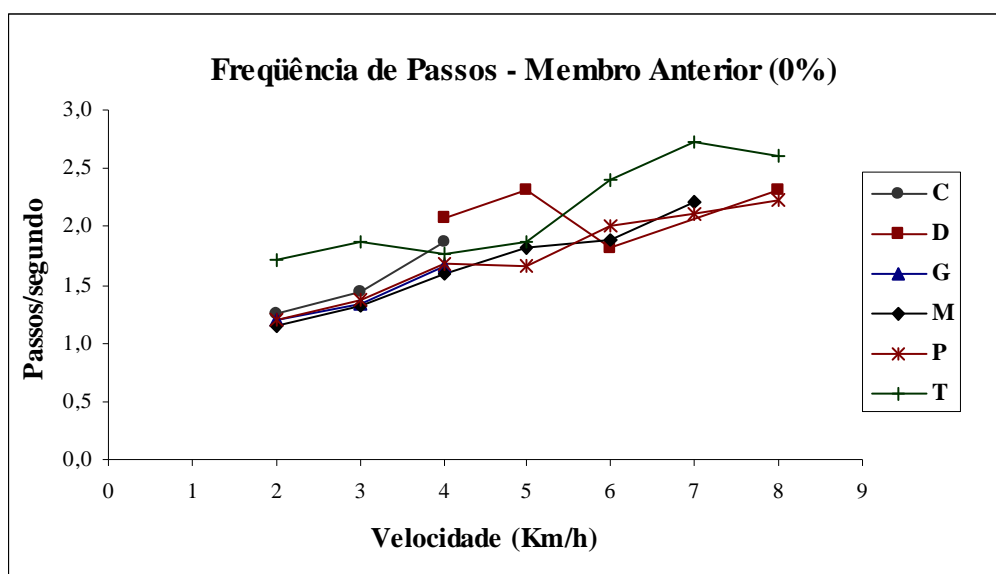


Figura 1.1 – Dados individuais de frequência de passos do membro anterior, em função da velocidade, obtidos a 0% de inclinação. Cada letra na legenda corresponde a um sujeito experimental. Número amostral (n=5 para 2 e 3 Km/h; n=6 para 4 Km/h; n=4 para 5 e 6 Km/h; n=3 para 7 e 8 Km/h).

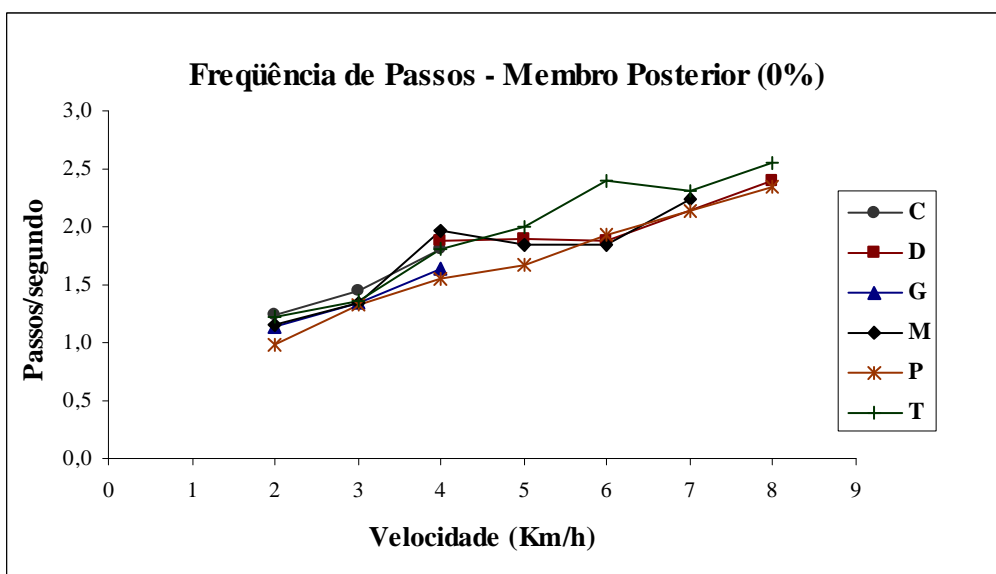


Figura 1.2 – Dados individuais de frequência de passos do membro posterior, em função da velocidade, obtidos a 0% de inclinação. Cada letra na legenda corresponde a um sujeito experimental. Número amostral (n=5 para 2 e 3 Km/h; n=6 para 4 Km/h; n=4 para 5 e 6 Km/h; n=3 para 7 e 8 Km/h).

Frequência de passos - 10% de inclinação

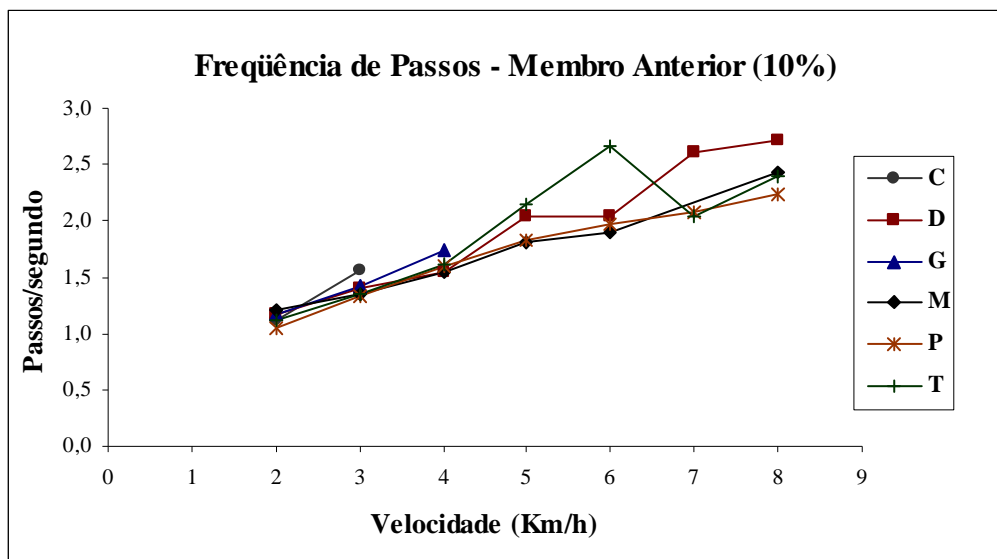


Figura 1.3 – Dados individuais de frequência de passos do membro anterior, em função da velocidade, obtidos a 10% de inclinação. Cada letra na legenda corresponde a um sujeito experimental. Número amostral (n=6 para 2 e 3 Km/h; n=5 para 4 Km/h; n=4 para 5 e 6 Km/h; n=3 para 7 e 8 Km/h).

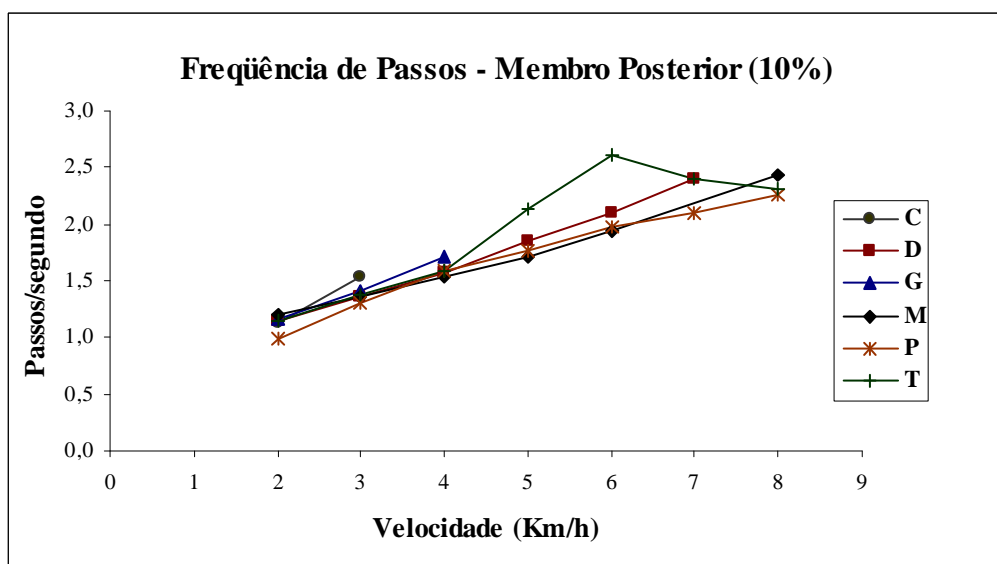


Figura 1.4 – Dados individuais de frequência de passos do membro posterior, em função da velocidade, obtidos a 10% de inclinação. Cada letra na legenda corresponde a um sujeito experimental. Número amostral (n=6 para 2 e 3 Km/h; n=5 para 4 Km/h; n=4 para 5 e 6 Km/h; n=3 para 7 e 8 Km/h).

Os dados de frequência de passos dos membros anterior direito e posterior direito, tanto a 0% quanto a 10% de inclinação, indicam que tal parâmetro aumenta substancialmente com o incremento da velocidade (figura 1.1 até figura 1.4). Os testes estatísticos (teste de Friedman) aplicados sobre este conjunto de dados mostram que as frequências dos membros anterior direito e posterior direito, tanto a 0% quanto a 10% de inclinação, são estatisticamente diferentes em velocidades distintas ($P < 0,05$ para a frequência do membro anterior direito a 0% de inclinação; $P < 0,01$ frequência do membro anterior direito a 10% de inclinação, frequência do membro posterior direito a 0% de inclinação e frequência do membro posterior direito a 10% de inclinação).

As análises de regressão (linear) efetuadas sobre este conjunto de dados (frequência do membro anterior direito a 0% de inclinação, frequência do membro anterior direito a 10% de inclinação, frequência do membro posterior direito a 0% de inclinação e frequência do membro posterior direito a 10% de inclinação, em função de velocidade) indicam que os respectivos coeficientes angulares, em todos os testes, são diferentes de zero ($P < 0,01$). Os valores dos interceptos e coeficientes angulares estão expressos na tabela 1.7.

Comprimento dos passos – 0% de inclinação

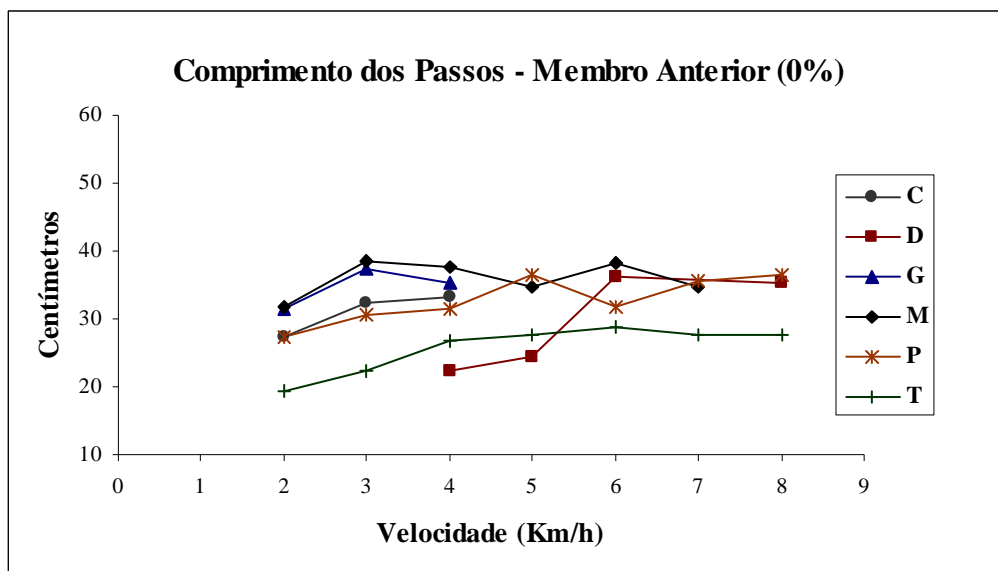


Figura 1.5 – Dados individuais de comprimento dos passos do membro anterior, em função da velocidade, obtidos a 0% de inclinação. Cada letra na legenda corresponde a um sujeito experimental. Número amostral (n=5 para 2 e 3 Km/h; n=6 para 4 Km/h; n=4 para 5 e 6 Km/h; n=3 para 7 e 8 Km/h).

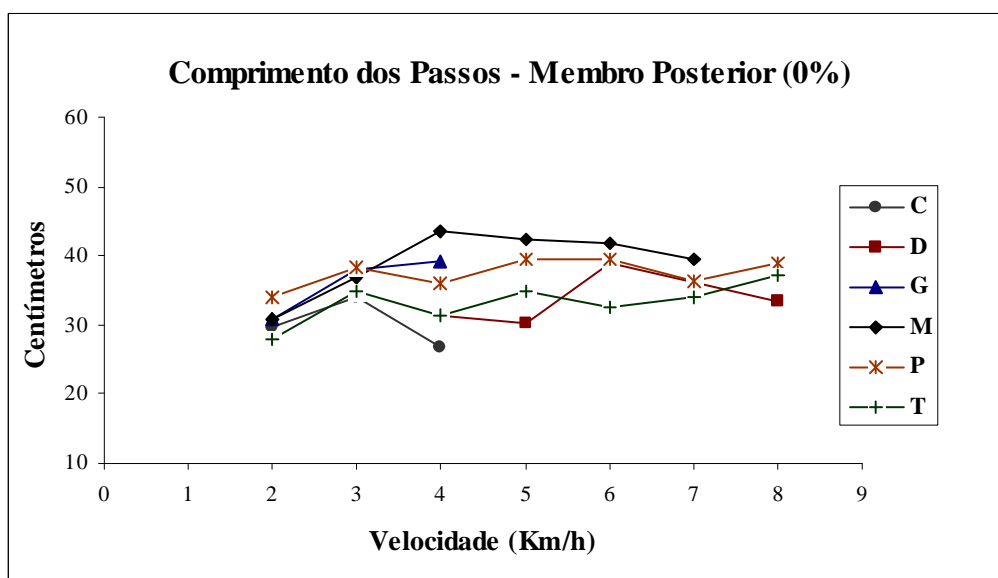


Figura 1.6 – Dados individuais de comprimento dos passos do membro posterior, em função da velocidade, obtidos a 0% de inclinação. Cada letra na legenda corresponde a um sujeito experimental. Número amostral (n=5 para 2 e 3 Km/h; n=6 para 4 Km/h; n=4 para 5 e 6 Km/h; n=3 para 7 e 8 Km/h).

Comprimento dos passos – 10% de inclinação

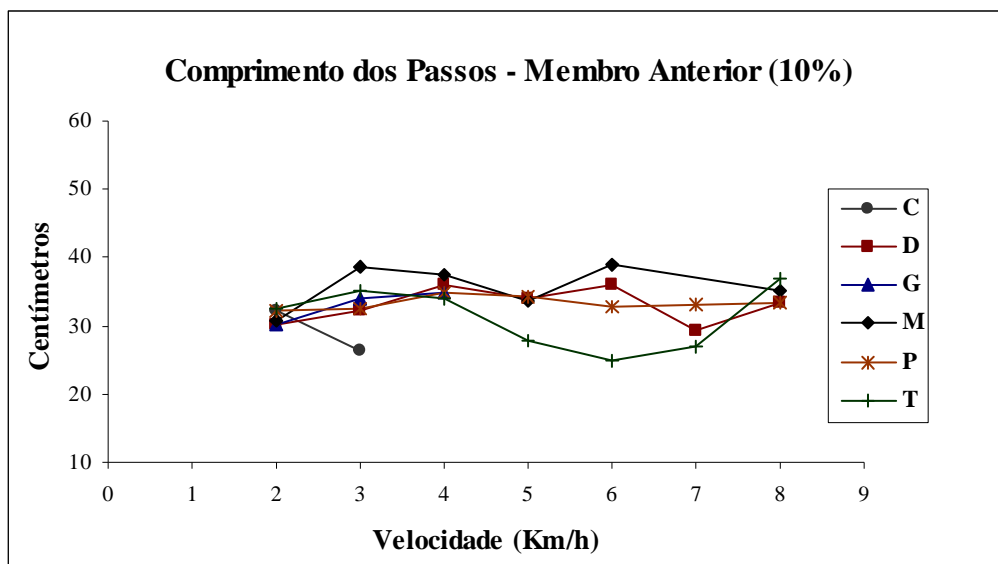


Figura 1.7 – Dados individuais de comprimento dos passos do membro anterior, em função da velocidade, obtidos a 10% de inclinação. Cada letra na legenda corresponde a um sujeito experimental. Número amostral (n=6 para 2 e 3 Km/h; n=5 para 4 Km/h; n=4 para 5 e 6 Km/h; n=3 para 7 e 8 Km/h).

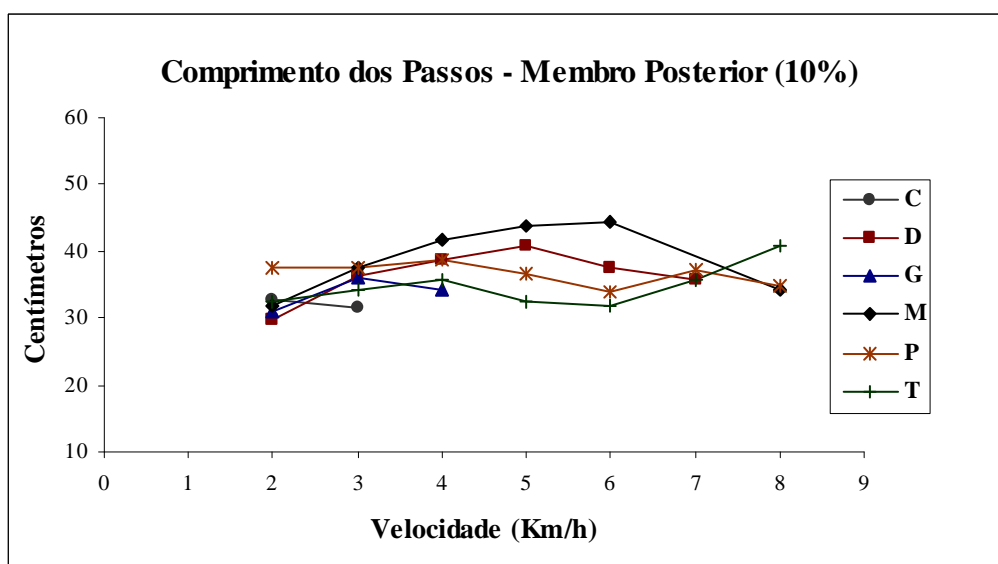


Figura 1.8 – Dados individuais de comprimento dos passos do membro posterior, em função da velocidade, obtidos a 10% de inclinação. Cada letra na legenda corresponde a um sujeito experimental. Número amostral (n=6 para 2 e 3 Km/h; n=5 para 4 Km/h; n=4 para 5 e 6 Km/h; n=3 para 7 e 8 Km/h).

Os dados relativos ao comprimento dos passos dos membros anterior direito e posterior direito, tanto a 0% quanto a 10% de inclinação (figura 1.5 até figura 1.8), indicam que tal parâmetro não altera substancialmente, com relação à faixa total de velocidade empregada (2 a 8 Km/h). Todavia, uma observação mais criteriosa deste conjunto de dados (expressos nas figuras 1.5 até 1.8) sugere que, sobretudo nas velocidades iniciais (até 4 Km/h), há um moderado aumento no comprimento dos passos com incremento da velocidade. Com relação às análises estatísticas, deve ser citado que o teste empregado (teste de Friedman) mostra que os dados referentes ao comprimento dos passos do membro anterior direito a 0% de inclinação (figura 1.5) exibem diferenças significativas ($P < 0,05$). No tocante aos dados relativos ao membro anterior direito a 10% de inclinação (figura 1.6) e membro posterior direito a 0% e 10% de inclinação (figuras 1.7 e 1.8, respectivamente), deve ser mencionado que os resultados estatísticos (teste de Friedman) apontam para a ausência de um diferencial significativo ($P > 0,05$).

As análises de regressão (linear) efetuadas sobre este conjunto de dados (comprimento dos passos do membro anterior direito a 0% de inclinação; comprimento dos passos do membro anterior direito a 10% de inclinação; comprimento dos passos do membro posterior direito a 0% de inclinação; e comprimento dos passos do membro posterior direito a 10% de inclinação, em função de velocidade) indicam que os respectivos coeficientes angulares, exceto para o comprimento dos passos do membro posterior direito a 0% de inclinação, não são diferentes de zero ($P > 0,05$). Todavia, a função linear expressa para a ressalva efetuada (comprimento dos passos do membro posterior direito a 0% de inclinação) deve ser interpretada com cautela. O teste aplicado apresenta um valor de P (0,04)

próximo ao nível de significância estabelecido ($P < 0,05$). Em adição, o coeficiente de correlação (Pearson) exibido na análise de regressão (linear) correspondente ao parâmetro em questão (comprimento dos passos do membro posterior direito a 0% de inclinação, em função da velocidade) foi baixo (0,38). Os valores dos interceptos e coeficientes angulares deste e dos demais testes correspondentes a este conjunto de dados (figuras 1.5 até 1.8) estão expressos na tabela 1.7.

Tempo de contato – 0% de inclinação

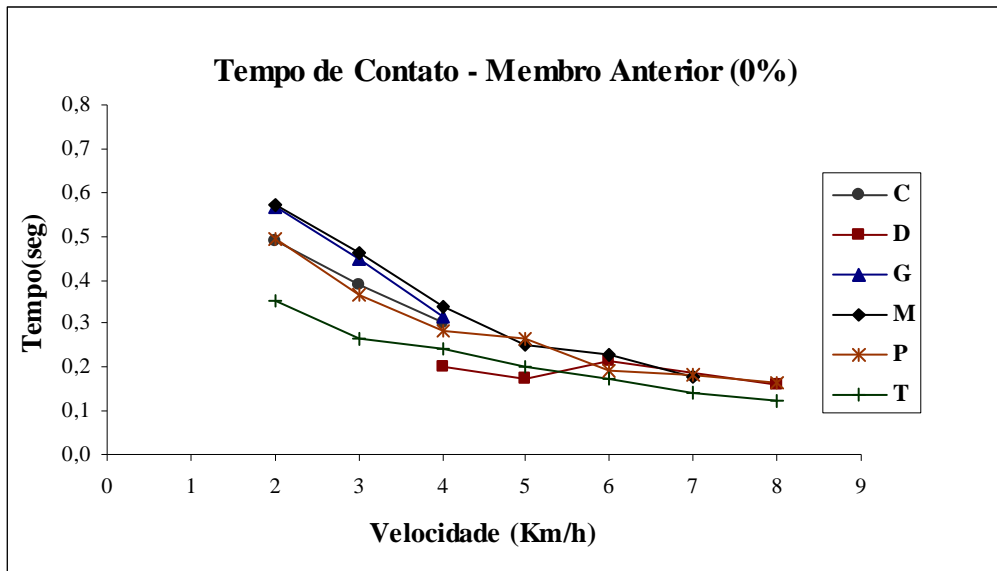


Figura 1.9 – Dados individuais de tempo de contato do membro anterior, em função da velocidade, obtidos a 0% de inclinação. Cada letra na legenda corresponde a um sujeito experimental. Número amostral (n=5 para 2 e 3 Km/h; n=6 para 4 Km/h; n=4 para 5 e 6 Km/h; n=3 para 7 e 8 Km/h).

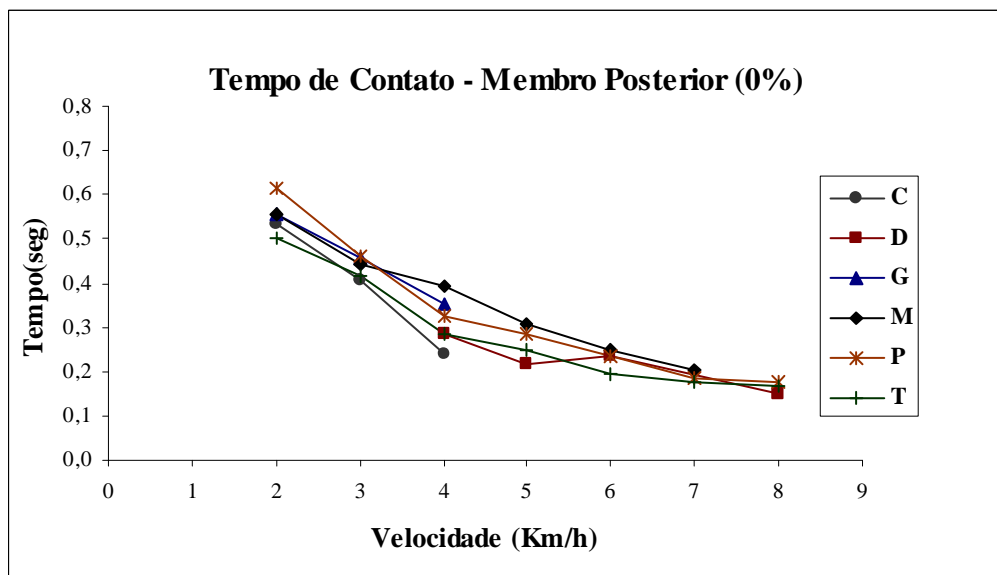


Figura 1.10 – Dados individuais de tempo de contato do membro posterior, em função da velocidade, obtidos a 0% de inclinação. Cada letra na legenda corresponde a um sujeito experimental. Número amostral (n=5 para 2 e 3 Km/h; n=6 para 4 Km/h; n=4 para 5 e 6 Km/h; n=3 para 7 e 8 Km/h).

Tempo de contato – 10% de inclinação

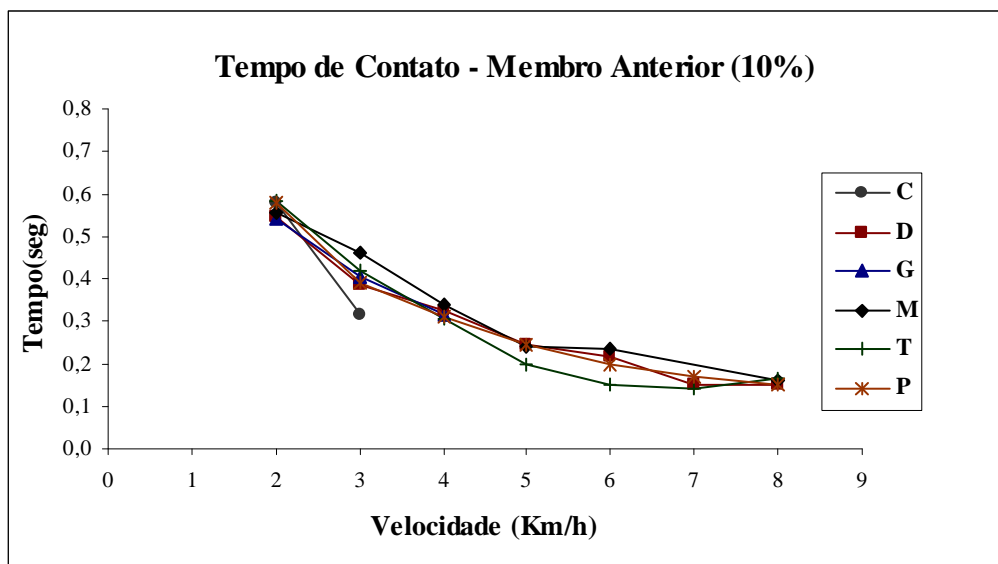


Figura 1.11 – Dados individuais de tempo de contato do membro anterior, em função da velocidade, obtidos a 10% de inclinação. Cada letra na legenda corresponde a um sujeito experimental. Número amostral (n=6 para 2 e 3 Km/h; n=5 para 4 Km/h; n=4 para 5 e 6 Km/h; n=3 para 7 e 8 Km/h).

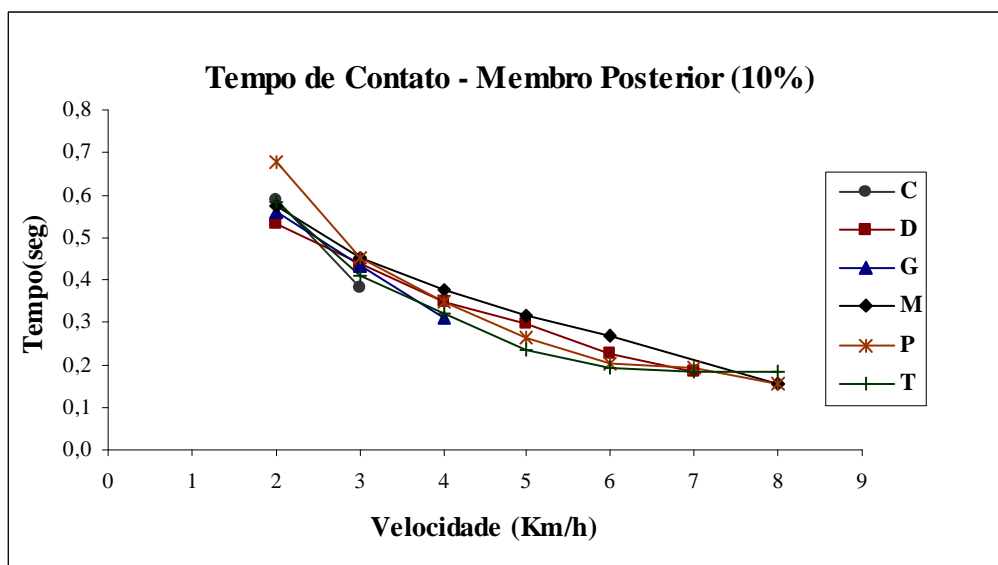


Figura 1.12 – Dados individuais de tempo de contato do membro posterior, em função da velocidade, obtidos a 10% de inclinação. Cada letra na legenda corresponde a um sujeito experimental. Número amostral (n=6 para 2 e 3 Km/h; n=5 para 4 Km/h; n=4 para 5 e 6 Km/h; n=3 para 7 e 8 Km/h).

Assim como os dados de frequência de passos dos membros anterior direito e posterior direito (figura 1.1 até figura 1.4), os dados de tempo de contato dos respectivos membros (figura 1.9 até figura 1.12) também sugerem uma consistente relação com a velocidade. Todavia, enquanto a frequência de passos aumenta substancialmente com o aumento da velocidade (figura 1.1 até figura 1.4), o tempo de contato dos membros mencionados diminui com o incremento da mesma, sobretudo em velocidades até 6 Km/h (ver figuras 1.9 até 1.12). Em relação às análises estatísticas efetuadas com os dados de tempo de contato dos membros anterior direito e posterior direito, tanto a 0% quanto a 10% de inclinação, deve ser mencionado que o teste aplicado (teste de Friedman) indica que tal parâmetro, tanto para o membro anterior direito quanto posterior direito, em ambas as inclinações, difere significativamente com o incremento da velocidade ($P < 0,01$ para o tempo de contato do membro anterior direito a 0%; tempo de contato do membro anterior direito a 10% de inclinação; tempo de contato do membro posterior direito a 0% de inclinação; e tempo de contato do membro posterior direito a 10% de inclinação).

As análises de regressão (linear) efetuadas sobre este conjunto de dados (tempo de contato do membro anterior direito a 0% de inclinação, tempo de contato do membro anterior direito a 10% de inclinação, tempo de contato do membro posterior direito a 0% de inclinação e tempo de contato do membro posterior direito a 10% de inclinação, em função de velocidade) indicam que os respectivos coeficientes angulares, em todos os testes, são diferentes de zero ($P < 0,01$). Os valores dos interceptos e coeficientes angulares estão expressos na tabela 1.7.

Duração da fase aérea – 0% de inclinação

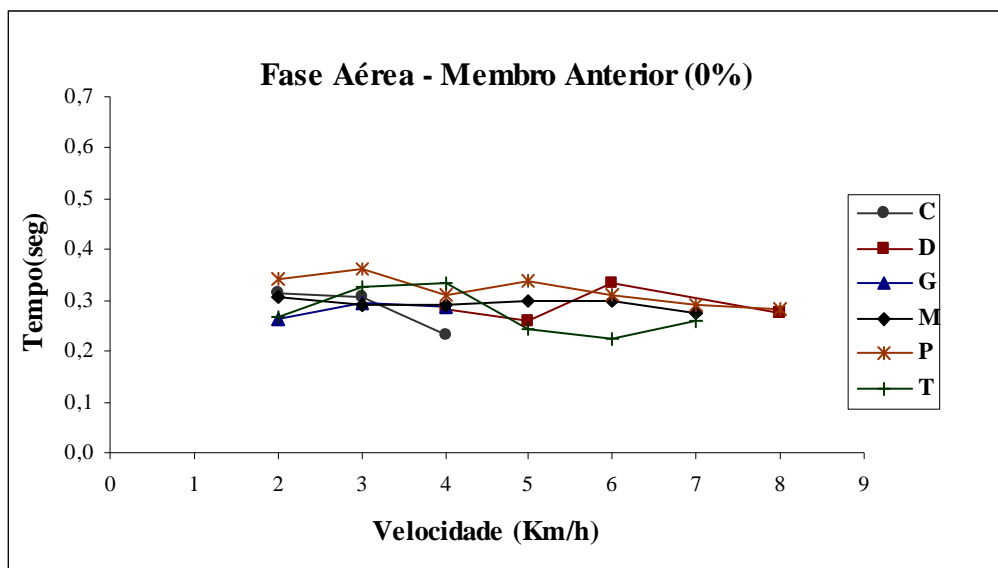


Figura 1.13 – Dados individuais relativos à duração da fase aérea do membro anterior, em função da velocidade, obtidos a 0% de inclinação. Cada letra na legenda corresponde a um sujeito experimental. Número amostral (n=5 para 2 e 3 Km/h; n=6 para 4 Km/h; n=4 para 5 e 6 Km/h; n=3 para 7 e 8 Km/h).

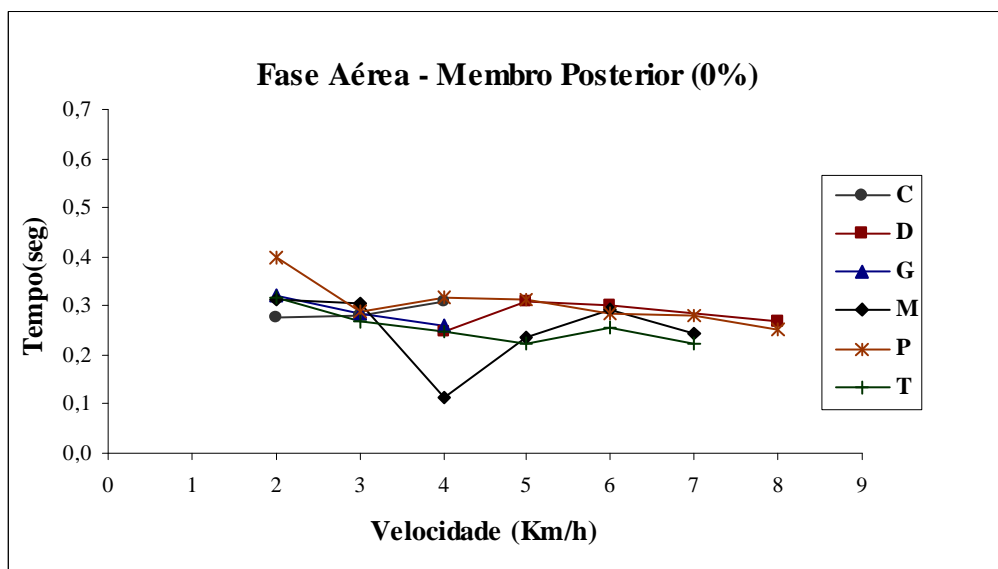


Figura 1.14 – Dados individuais relativos à duração da fase aérea do membro posterior, em função da velocidade, obtidos a 0% de inclinação. Cada letra na legenda corresponde a um sujeito experimental. Número amostral (n=5 para 2 e 3 Km/h; n=6 para 4 Km/h; n=4 para 5 e 6 Km/h; n=3 para 7 e 8 Km/h).

Duração da fase aérea – 10% de inclinação

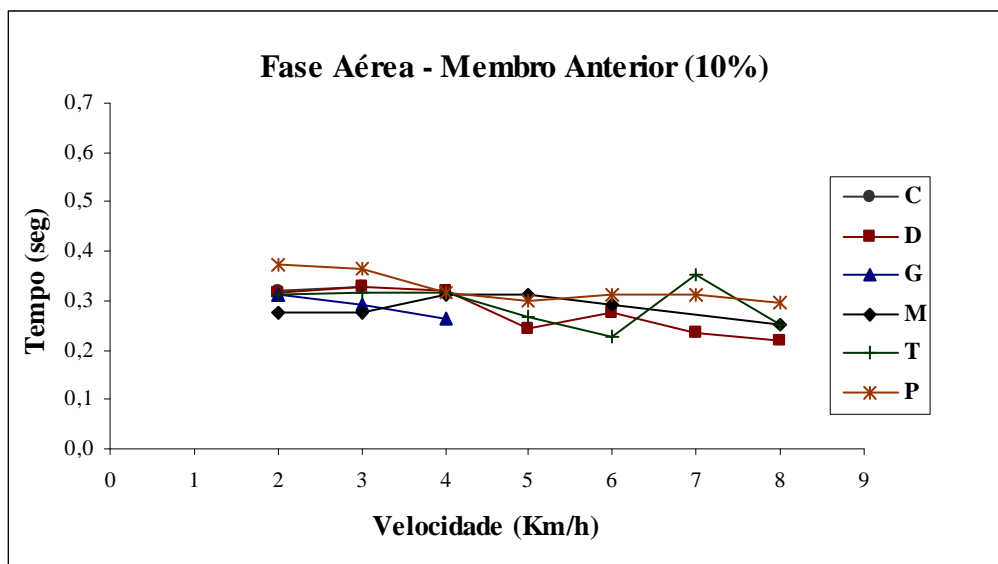


Figura 1.15 – Dados individuais relativos à duração da fase aérea do membro anterior, em função da velocidade, obtidos a 10% de inclinação. Cada letra na legenda corresponde a um sujeito experimental. Número amostral (n=6 para 2 e 3 Km/h; n=5 para 4 Km/h; n=4 para 5 e 6 Km/h; n=3 para 7 e 8 Km/h).

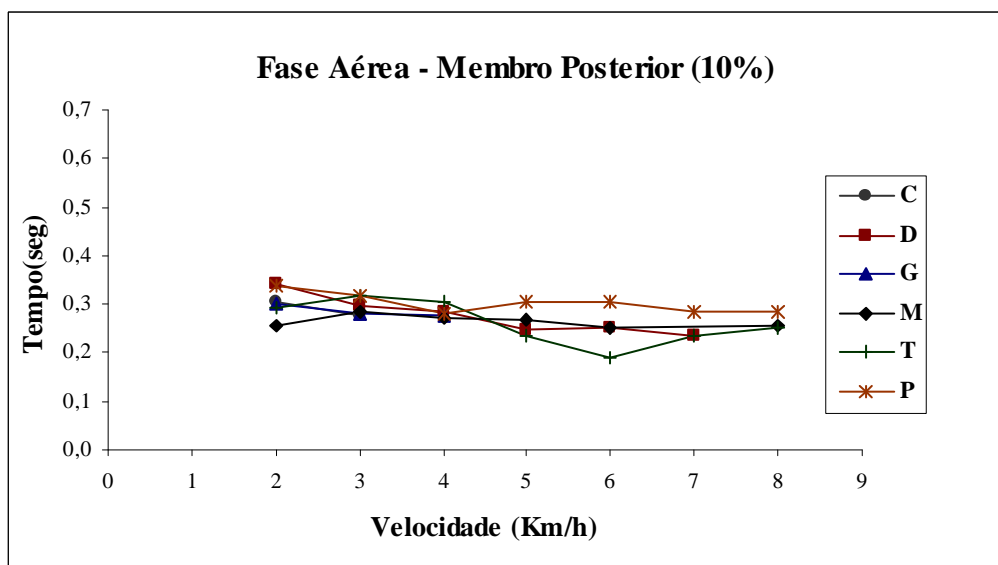


Figura 1.16 – Dados individuais relativos à duração da fase aérea do membro posterior, em função da velocidade, obtidos a 10% de inclinação. Cada letra na legenda corresponde a um sujeito experimental. Número amostral (n=6 para 2 e 3 Km/h; n=5 para 4 Km/h; n=4 para 5 e 6 Km/h; n=3 para 7 e 8 Km/h).

A fase aérea corresponde ao período, dentro do intervalo de tempo, correspondente a um ciclo de passo, no qual determinada pata não está em contato com o plano que suporta o animal. Ao analisar as figuras correspondentes a tal parâmetro (figura 1.13 até figura 1.16) pode-se constatar que a fase aérea dos membros anterior direito e posterior direito, em ambas as inclinações (0% e 10%), tende a se manter constante. Em outras palavras, as respectivas fases aéreas parecem não sofrer um aumento ou decréscimo proeminente com o aumento da velocidade.

Razão da frequência de passos – 0% e 10% de inclinação

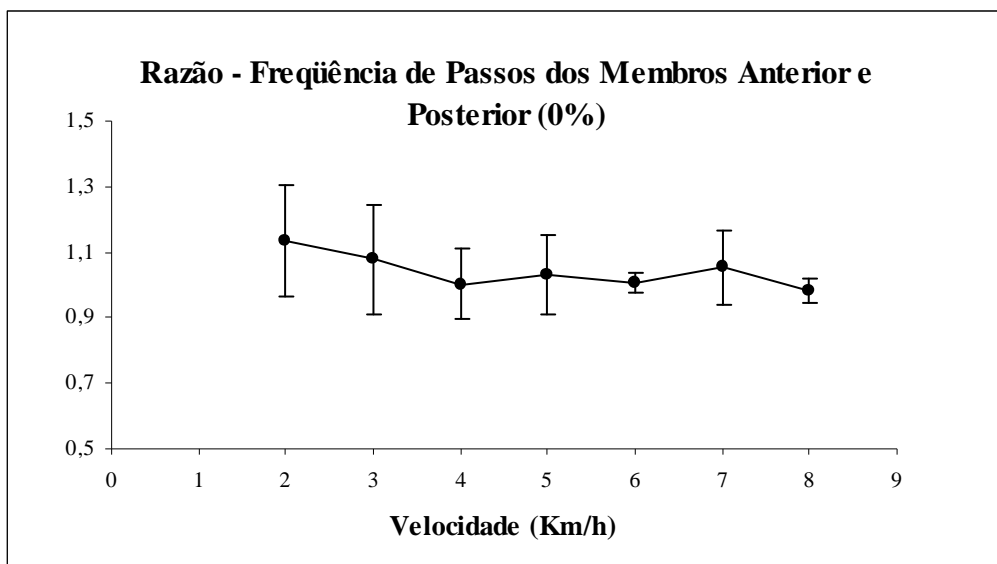


Figura 1.17 – Valores médios das razões individuais, calculadas a partir das frequências do membro anterior e membro posterior, obtidas nas respectivas velocidades e inclinação. Número amostral (n=5 para 2 e 3 Km/h; n=6 para 4 Km/h; n=4 para 5 e 6 Km/h; n=3 para 7 e 8 Km/h). As barras correspondem ao desvio padrão das respectivas médias.

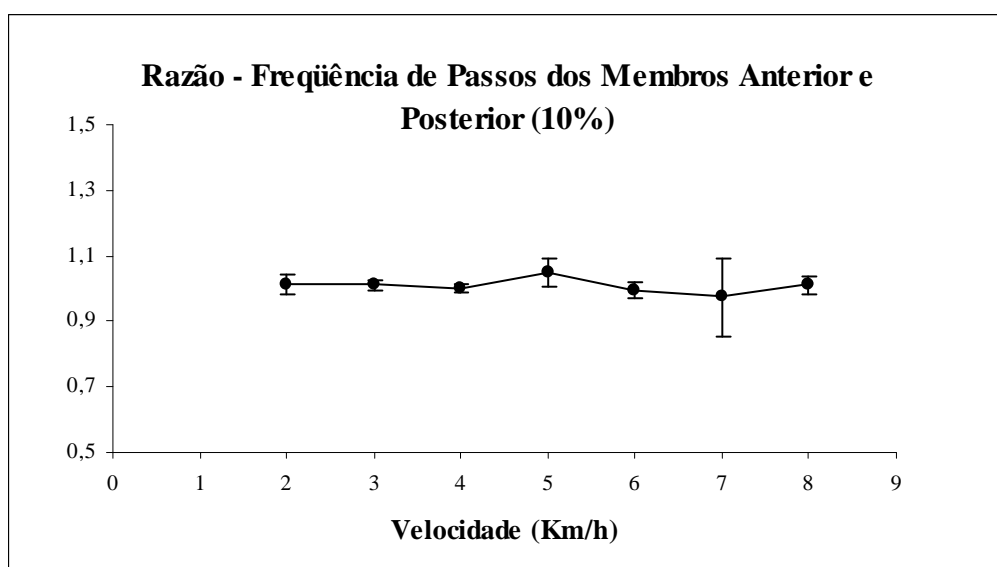


Figura 1.18 – Valores médios das razões individuais, calculadas a partir das frequências do membro anterior e membro posterior, obtidas nas respectivas velocidades e inclinação. Número amostral (n=6 para 2 e 3 Km/h; n=5 para 4 Km/h; n=4 para 5 e 6 Km/h; n=3 para 7 e 8 Km/h). As barras correspondem ao desvio padrão das respectivas médias.

Razão do comprimento dos passos – 0% e 10% de inclinação

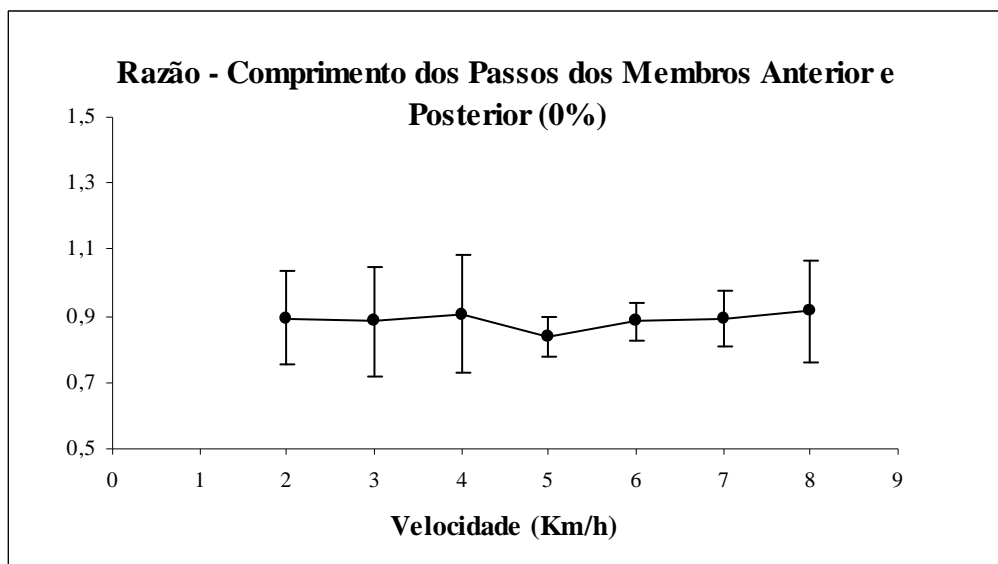


Figura 1.19 – Valores médios das razões individuais, calculadas a partir dos comprimentos dos passos do membro anterior e membro posterior, obtidos nas respectivas velocidades e inclinação. Número amostral (n=5 para 2 e 3 Km/h; n=6 para 4 Km/h; n=4 para 5 e 6 Km/h; n=3 para 7 e 8 Km/h). As barras correspondem ao desvio padrão das respectivas médias.

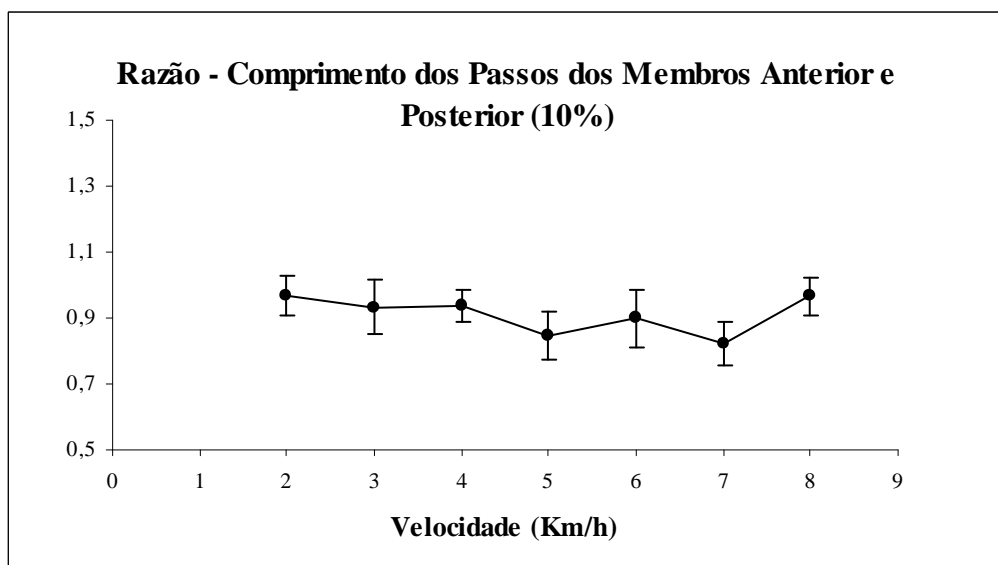


Figura 1.20 – Valores médios das razões individuais, calculadas a partir dos comprimentos dos passos do membro anterior e membro posterior, obtidos nas respectivas velocidades e inclinação. Número amostral (n=6 para 2 e 3 Km/h; n=5 para 4 Km/h; n=4 para 5 e 6 Km/h; n=3 para 7 e 8 Km/h). As barras correspondem ao desvio padrão das respectivas médias.

As figuras 1.17 e 1.18 apresentam valores médios \pm desvios padrões de razões individuais, calculadas a partir das frequências (frequência do membro anterior direito/frequência do membro posterior direito) obtidas em determinada velocidade e inclinação. Ao avaliar tais figuras (1.17 e 1.18), verifica-se que os valores médios tendem a ficar ao redor de 1 a despeito da elevação da velocidade. Tais resultados indicam que o aumento nas frequências de passos dos membros anterior direito, em função da velocidade, qualquer que seja a inclinação, é proporcional ao incremento observado na frequência de passos do membro posterior direito, também decorrente da elevação da velocidade.

As figuras 1.19 e 1.20 também exibem valores médios \pm desvios padrões de razões individuais, só que aqui tais razões são calculadas a partir dos comprimentos dos passos (comprimento do passo do membro anterior direito/comprimento do passo do membro posterior direito), obtidos no mesmo ensaio experimental. Novamente, o que se observa em tais gráficos (figura 1.19 e figura 1.20) são valores médios altamente similares (ao redor de 0,9), qualquer que seja a velocidade focada. Sendo assim, a consideração acima, referente às frequências de passos dos membros anterior direito e posterior direito, também se aplica aos comprimentos dos passos dos respectivos membros.

Tabela 1.1 – Efeito dos fatores velocidade, inclinação e destes associados (velocidade e inclinação) sobre os parâmetros cinemáticos analisados (frequência de passos, tempo de contado e comprimento dos passos dos membros anterior direito e posterior direito). Na tabela estão apresentados os valores de P obtidos após a análise com delineamento split-plot (com correção Salterthwaite) aplicada sobre o referido conjunto de dados.

Parâmetro	Membro	Velocidade	Inclinação	Velocidade & Inclinação
Frequência de passos	Anterior	0,12	0,95	0,05
	Posterior	0,84	0,93	<0,01
Tempo de contato	Anterior	0,61	0,81	<0,01
	Posterior	0,82	0,94	<0,01
Comprimento dos passos	Anterior	0,62	0,23	0,04
	Posterior	0,68	0,78	0,01

Os resultados da análise estatística (delineamento split-plot) expressos na tabela 1.1 indicam que todos os parâmetros avaliados (frequência de passos, tempo de contado e comprimento dos passos dos membros anterior direito e posterior direito) são afetados apenas pelo fator velocidade associado à inclinação ($P < 0,05$). Quando os fatores velocidade e inclinação são considerados isoladamente, alterações estatisticamente significativas nos parâmetros analisados não são constatadas ($P > 0,05$).

Tabela 1.2 – Valores observados e esperados (quadrúpedes, em geral) de frequência de passos do membro anterior na velocidade de transição para o galope. Na tabela os dados correspondem a frequências de passos obtidas a 0% de inclinação. Os resultados estão expressos em passos/segundo e de velocidade em Km/h.

Animal	Velocidade	Observada	Esperada	%
M	6	1,9	3,6	52
M	7	2,2	3,6	61
P	6	2,0	3,6	56
P	7	2,1	3,6	59
T	6	2,4	3,6	66
T	7	2,7	3,6	76
D	6	1,8	3,5	51

As frequências esperadas foram calculadas segundo Heglund & Taylor, 1988 (ver anexo II).

Tabela 1.3 – Valores observados e esperados (quadrúpedes, em geral) para o comprimento dos passos do membro posterior. Na tabela os dados correspondem a comprimento dos passos obtidos a 0% de inclinação. Os resultados estão expressos em centímetros. Os valores observados correspondem à média \pm desvio padrão das medidas obtidas em todas as velocidades que o animal correu na referida inclinação.

Animal	Membro	Observado	Esperado	%
C	posterior	60,2\pm7,1	47,2	128
D	posterior	66,9\pm7,7	53,1	126
G	posterior	72,2\pm9,0	70,4	102
M	posterior	78,2\pm9,4	51,0	153
P	posterior	75,0\pm4,1	51,8	145
T	posterior	66,3\pm5,9	51,0	130

Os comprimentos dos passos esperados foram calculados segundo Heglund et. al., 1974 (ver anexo II).

Tabela 1.4 – Valores de tempo de contato observados e esperados (quadrúpedes, em geral) para o membro posterior. Os dados correspondem a valores de tempo de contato obtidos a 0% de inclinação. Os resultados estão expressos em segundos e a velocidade em Km/h.

Animal	Velocidade	Observado	Esperado	%
C	2	0,53	0,36	147
G	2	0,56	0,48	115
M	2	0,56	0,38	145
P	2	0,61	0,39	158
T	2	0,50	0,38	130
C	3	0,41	0,25	160
G	3	0,46	0,34	134
M	3	0,44	0,27	164
P	3	0,46	0,27	169
T	3	0,42	0,27	154
C	4	0,24	0,20	122
D	4	0,28	0,22	130
G	4	0,35	0,26	133
M	4	0,39	0,21	186
P	4	0,33	0,21	153
T	4	0,28	0,21	135
D	5	0,22	0,18	121
M	5	0,31	0,17	177
P	5	0,28	0,17	162
T	5	0,25	0,17	145
D	6	0,23	0,15	152
M	6	0,25	0,15	169
P	6	0,24	0,15	158
T	6	0,19	0,15	132
M	7	0,20	0,13	157
P	7	0,19	0,13	143
T	7	0,18	0,13	136
D	8	0,15	0,12	126
P	8	0,18	0,12	151
T	8	0,17	0,11	145

Tempo de contato (tc) esperado calculado segundo Hoyt et. al., 2000 (ver anexo II).

Tabela 1.5 – Valores observados e esperados (quadrúpedes e primatas) para os tamanhos dos membros anteriores e posteriores dos sujeitos experimentais. Na tabela os valores dos comprimentos dos membros estão expressos em milímetros e as massas corpóreas dos indivíduos em quilograma.

Animal	C		D		M		G		P		T	
	Membro Anterior	Posterior	Anterior	Posterior	Anterior	Posterior	Anterior	Posterior	Anterior	Posterior	Anterior	Posterior
Observado	187	218	227	245	216	257	253	298	217	252	198	234
Esperado*	201	243	226	273	216	261	289	348	218	264	216	261
%	93	90	100	90	100	99	88	86	99	95	92	90
Esperado**	174	212	198	237	188	227	256	299	190	230	188	227
%	107	103	115	103	115	113	99	100	114	110	105	103
Massa	2,2	2,2	3,1	3,1	2,7	2,7	6,3	6,3	2,8	2,8	2,7	2,7

Tamanho esperado* calculado segundo equação de predição para primatas (Alexander et. al., 1979 – ver anexoII).

Tamanho esperado** calculado segundo equação de predição para quadrúpedes (Alexander et. al., 1979 – ver anexo II).

Tabela 1.6 – Dimensões previstas para grupos musculares associados aos membros posteriores. Na referida tabela são apresentados valores referentes a um quadrúpede (primata ou não primata) hipotético de três quilogramas. As equações alométricas utilizadas para os cálculos das dimensões apresentadas estão expressas no anexo II.

Grupos musculares	Quadrúpede	Massa (g)	Comprimento da fibra (mm)	Massa/Comprimento da fibra (g/mm)
Adutores	Primata	73,0	59,4	1,23
	Não Primata	70,6	59,0	1,19
Quadríceps	Primata	56,4	22,4	2,52
	Não Primata	33,3	22,0	1,51
Extensores do tornozelo	Primata	18,5	17,2	1,07
	Não Primata	14,8	12,4	1,20
Flexores	Primata	9,7	21,0	0,46
	Não Primata	4,9	13,2	0,37

Dimensões dos grupos musculares mencionados, calculadas segundo Alexander et. al., 1981 (ver anexo II).

Os dados apresentados na tabela 1.2 exibem valores esperados para a frequência de passos do membro anterior na velocidade de transição para o galope. Valores correspondentes observados (membro anterior direito) também são apresentados. Todavia, deve ser salientado que a tabela mencionada apresenta, como frequências observadas, dados obtidos a 6 Km/h e 7 Km/h. Tal opção decorre do fato de não ser possível caracterizar com maior acuidade a velocidade de transição para o galope. Foi possível constatar com clareza o fato de os animais que correram em tais velocidades começarem a alterar o padrão de locomoção a 6 Km/h. Na velocidade seguinte (7 Km/h), os animais já apresentavam um padrão de corrida totalmente diferenciado do exibido até então. Sendo assim, consideramos prudente comparar a frequência esperada, predita a partir da massa corpórea (ver anexo II), com as frequências do membro anterior relativas às duas velocidades (6 Km/h e 7 Km/h - 0% de inclinação). Com relação aos dados apresentados na referida tabela (tabela 1.2) deve-se salientar que, em todos os sujeitos experimentais, a frequência observada foi menor que a frequência esperada. Em linhas gerais, o valor observado foi, em média, $60,2 \pm 8,6\%$ do valor esperado.

Com relação à tabela 1.3, deve ser reiterado que tal diagrama exhibe valores de comprimento dos passos esperados para o membro posterior de quadrúpedes. Valores observados de tal parâmetro para o membro posterior direito também são apresentados. Todavia, diferindo do padrão exibido na tabela 1.2, na tabela 1.3 não se observa valores específicos para diferentes velocidades. O que se observa são valores médios calculados a partir de dados obtidos em todas as velocidades em que o animal correu. A adoção de um valor médio por indivíduo foi possível e

prudente. Possível porque os dados de comprimento dos passos, relativos à faixa de velocidade em que o animal se exercitou, não alterava de forma pronunciada, e prudente porque assim foi possível comparar com valores esperados, estimados a partir da massa corpórea (ver anexo II). A esse respeito, aqui deve ser mencionado que para efeito de comparação, o valor observado (comprimento do passo) foi duplicado. Tal procedimento foi necessário porque o dado coletado (valor observado) corresponde à distância percorrida por uma única pata (a retirada e o retorno da referida pata ao plano de apoio são os pontos de referência – ver Materiais e métodos/ Obtenção das variáveis em estudo). Já, a equação de Heglund et. al. (1974) determina a distância de um passo completo, ou seja, aquele que tem como pontos de referência o início da fase aérea de determinada pata (posterior direita, por exemplo) e o final da respectiva fase da pata oposta (posterior esquerda). No tocante aos dados apresentados na tabela 1.3, deve-se mencionar que, para todos os sujeitos experimentais, o valor observado foi maior que o esperado. Na média, o valor observado correspondeu a $130,7 \pm 17,6$ do valor esperado.

Em relação a valores de tempos de contato esperados para o membro posterior de quadrúpedes e a valores observados (membro posterior direito) para tal parâmetro (tabela 1.4), deve ser mencionado que, na totalidade, os parâmetros observados foram mais elevados que os valores preditos para quadrúpedes de similar massa corpórea. Especificamente, o tempo de contato observado (membro posterior direito) atingiu $147,0 \pm 17,4\%$ do resultado predito. Por fim, aqui é importante salientar que os valores esperados de tempo de contato foram calculados a partir do tamanho do membro e velocidade (ver anexo II).

Como a finalidade era comparar os valores observados a valores esperados para um quadrúpede de similar massa corpórea, os tamanhos dos membros utilizados nos cálculos foram aqueles obtidos em equações alométricas para mamíferos terrestres (ver Alexander et. al., 1979).

A Tabela 1.5 apresenta os valores observados para os tamanhos dos membros anterior direito e posterior direito dos sujeitos experimentais. Em adição, na referida tabela também são encontrados valores esperados, tanto para primatas quanto para quadrúpedes de massas corpóreas similares. Como pode ser observado, em quase todos os casos os valores observados foram ligeiramente menores que os valores esperados para primatas de mesma massa corpórea. As exceções foram as medidas dos membros anteriores dos animais D e M. Em média, os valores observados para os membros anterior e posterior atingiram, respectivamente, $95,4 \pm 5,4\%$ e $91,5 \pm 4,7\%$ do que, segundo a predição alométrica de Alexander et. al. (1979), seria esperado para primatas com massas similares. Em adição, antes de tecer considerações relativas às comparações efetuadas com valores previstos para quadrúpedes, é importante reiterar que as medidas dos membros foram efetuadas a partir das digitalizações das imagens dos sujeitos experimentais locomovendo-se em esteira rolante. Sendo assim, os valores observados são considerados altamente satisfatórios. No tocante às comparações realizadas com medidas previstas para quadrúpedes, deve ser mencionado que, em geral, os valores observados para os membros anteriores e posteriores foram ligeiramente superiores ao que seria esperado para mamíferos quadrúpedes de massas corpóreas similares. As exceções foram as medidas dos membros anterior e posterior do sujeito experimental

designado por G. Especificamente, o que se observa são valores observados para os membros anterior e posterior que, respectivamente, atingiram em média $109,3 \pm 6,5\%$ e $105,5 \pm 5,1\%$ do que seria esperado para quadrúpedes de massas corpóreas similares.

A tabela 1.6 exhibe dimensões preditas (Alexander et. al., 1981) para grupos musculares associados aos membros posteriores de quadrúpedes primatas e quadrúpedes não primatas. De acordo com os dados apresentados na referida tabela (tabela 1.6), quadrúpedes primatas, quando comparados a quadrúpedes não primatas, exibem uma maior massa muscular em relação aos grupos musculares mencionados. Em adição, a tabela 1.6 mostra que, com exceção do quadríceps, os demais grupos musculares apresentados exibem valores próximos para a relação massa muscular/comprimento da fibra. Aqui deve ser mencionado que tal relação exprime a área de secção transversal dos respectivos grupos musculares. Para tanto, deve se considerar que as densidades dos mesmos são altamente similares em quadrúpedes primatas e quadrúpedes não primatas.

Tabela 1.7 – Valores de coeficientes angulares e interceptos observados em análises de regressão (linear) efetuadas sobre dados de parâmetros cinemáticos obtidos em diferentes velocidades (2 a 8 Km/h).

Parâmetro	Membro	Inclinação	Coefficiente angular	Intercepto
Frequência de passos	Anterior	0%	0,86	0,95
		10%	0,93	0,73
	Posterior	0%	0,94	0,79
		10%	0,95	0,73
Tempo de contato	Anterior	0%	-0,86	0,56
		10%	-0,93	0,63
	Posterior	0%	-0,92	0,63
		10%	-0,94	0,67
Comprimento dos passos	Anterior	0%	0,27	27,81
		10%	0,85	32,30
	Posterior	0%	0,36	31,53
		10%	0,31	33,44

**AMPLITUDES DE FLEXÃO E
AMPLITUDES DE EXTENSÃO
(Parte II)**

Coluna vertebral – 0% e 10% de inclinação

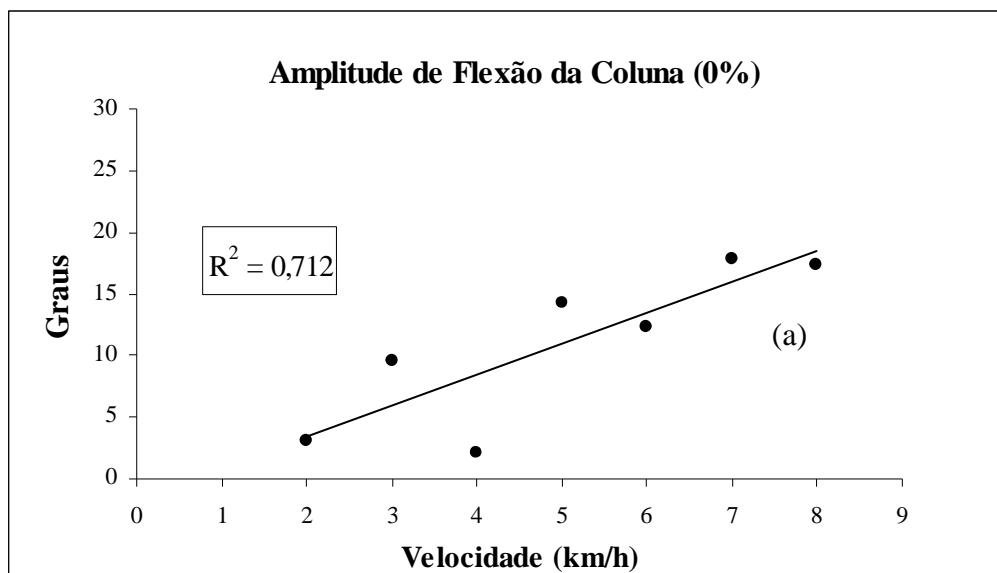


Figura 2.1 – Amplitude de flexão da coluna em função da velocidade. Dados extraídos de curvas médias específicas para cada velocidade, na respectiva inclinação (0%). Número amostral utilizado na construção das curvas médias (n=5 para 2 e 3 Km/h; n=6 para 4 Km/h; n=4 para 5 e 6 Km/h; n=3 para 7 e 8 Km/h). Coeficiente angular estatisticamente diferente de zero (a).

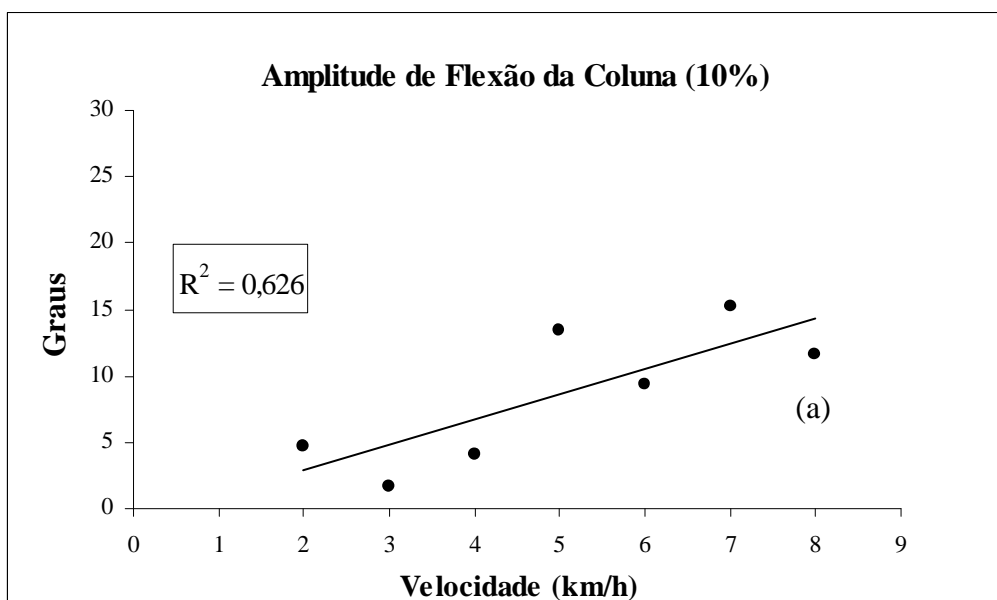


Figura 2.2 – Amplitude de flexão da coluna em função da velocidade. Dados extraídos de curvas médias específicas para cada velocidade, na respectiva inclinação (10%). Número amostral utilizado na construção das curvas médias (n=6 para 2 e 3 Km/h; n=5 para 4 Km/h; n=4 para 5 e 6 Km/h; n=3 para 7 e 8 Km/h). Coeficiente angular estatisticamente diferente de zero (a).

A amplitude de flexão da coluna em ensaios experimentais ocorridos com a esteira rolante a 0% e 10% de inclinação está apresentada, respectivamente, nas figuras 2.1 e 2.2. Em ambas as condições, os dados sugerem que os sujeitos experimentais tendem a ampliar o grau de flexão da coluna com o incremento da velocidade. As linhas contidas nas figuras 2.1 e 2.2 representam a função linear resultante das análises de regressão empregadas (linear). Tais análises mostram que os coeficientes angulares de ambas as retas (figura 2.1 e figura 2.2) são estatisticamente diferentes de zero ($P < 0,05$). Os valores dos interceptos e coeficientes angulares das funções relativas a este conjunto de dados (figura 2.1 e figura 2.2) estão expressos na tabela 2.1. Por fim, deve ser citado que os valores de R^2 mostram que os dados experimentais acomodam-se razoavelmente em torno da função estabelecida.

Cotovelo direito – Fase aérea - 0% de inclinação

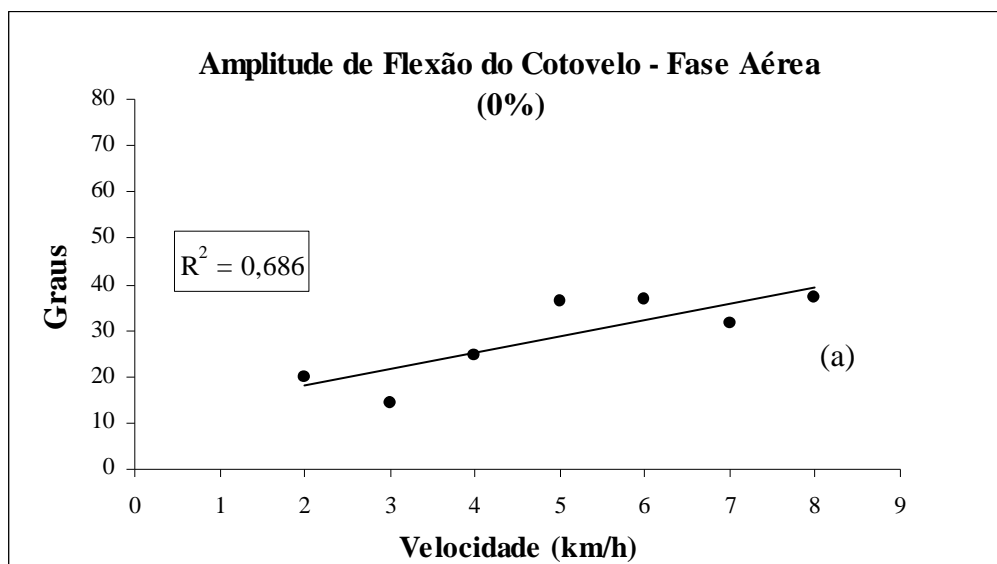


Figura 2.3 – Amplitude de flexão do cotovelo direito durante fase aérea em função da velocidade. Dados extraídos de curvas médias específicas para cada velocidade, na respectiva inclinação (0%). Número amostral utilizado na construção das curvas médias (n=5 para 2 e 3 Km/h; n=6 para 4 Km/h; n=4 para 5 e 6 Km/h; n=3 para 7 e 8 Km/h). Coeficiente angular estatisticamente diferente de zero (a).

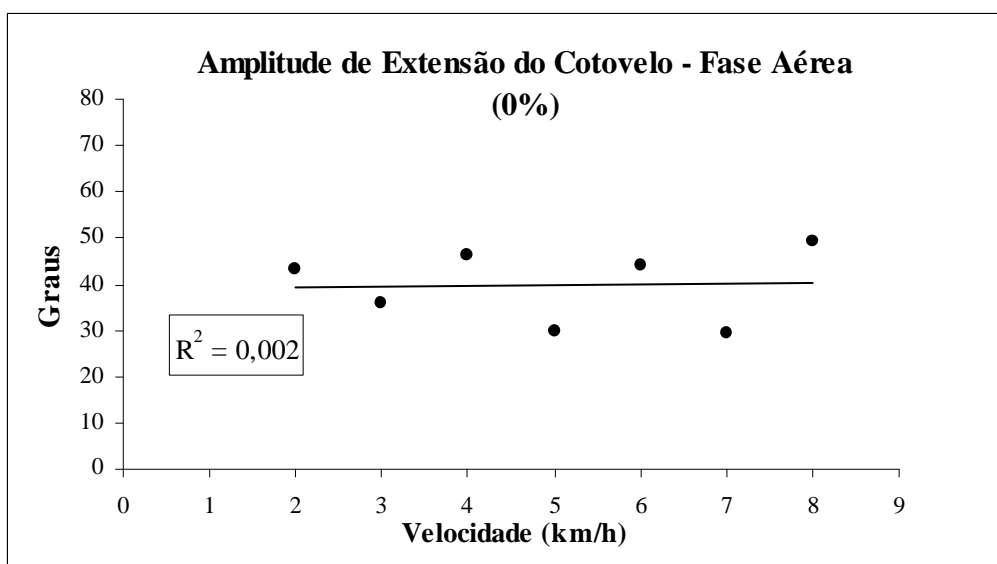


Figura 2.4 – Amplitude de extensão do cotovelo direito durante fase aérea em função da velocidade. Dados extraídos de curvas médias específicas para cada velocidade, na respectiva inclinação (0%). Número amostral utilizado na construção das curvas médias (n=5 para 2 e 3 Km/h; n=6 para 4 Km/h; n=4 para 5 e 6 Km/h; n=3 para 7 e 8 Km/h). Coeficiente angular estatisticamente diferente de zero (a).

Cotovelo direito – Fase de contato - 0% de inclinação

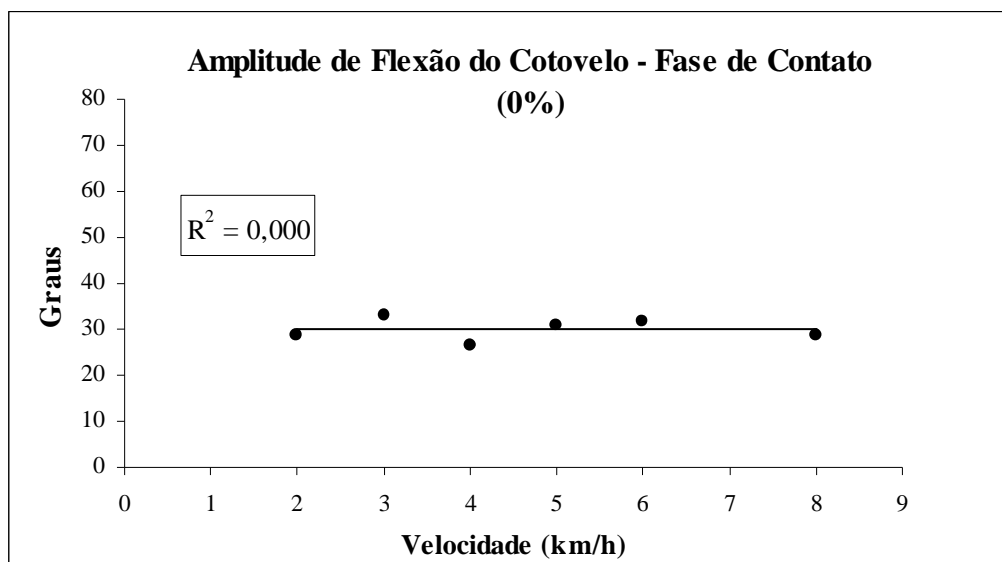


Figura 2.5 – Amplitude de flexão do cotovelo direito durante fase de contato em função da velocidade. Dados extraídos de curvas médias específicas para cada velocidade, na respectiva inclinação (0%). Número amostral utilizado na construção das curvas médias (n=5 para 2 e 3 Km/h; n=6 para 4 Km/h; n=4 para 5 e 6 Km/h; n=3 para 8 Km/h). Coeficiente angular estatisticamente diferente de zero (a).

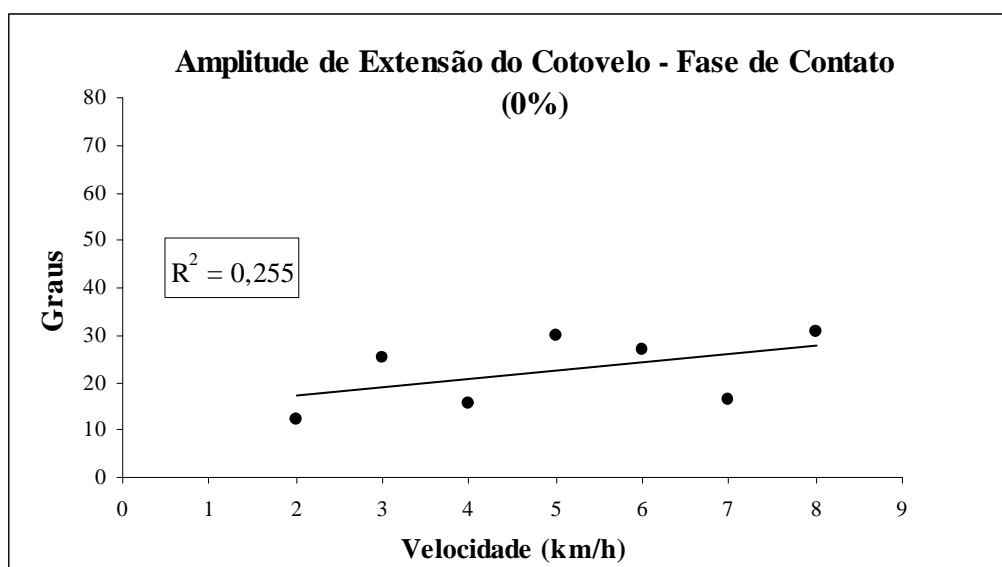


Figura 2.6 – Amplitude de extensão do cotovelo direito durante fase de contato em função da velocidade. Dados extraídos de curvas médias específicas para cada velocidade, na respectiva inclinação (0%). Número amostral utilizado na construção das curvas médias (n=5 para 2 e 3 Km/h; n=6 para 4 Km/h; n=4 para 5 e 6 Km/h; n=3 para 7 e 8 Km/h). Coeficiente angular estatisticamente diferente de zero (a).

As amplitudes de flexão e extensão do cotovelo direito, em ensaios experimentais ocorridos a 0% de inclinação estão registradas nas figuras acima (figuras 2.3 até 2.6). Especificamente, as figuras 2.3 e 2.4 referem-se à fase aérea, ou seja, quando a pata dianteira direita não está em contato com o plano de apoio. Já as figuras 2.5 e 2.6 correspondem ao período no qual a referida pata está em contato com o plano que suporta o animal (fase de contato). Uma avaliação geral sobre este conjunto de dados indica que a amplitude de flexão durante a fase aérea é o parâmetro que mais responde ao aumento da velocidade. A disposição dos dados sugere que a amplitude de flexão do cotovelo direito durante a fase aérea tende a aumentar com o incremento da velocidade. Em adição, deve ser salientado que análises de regressão (linear) também foram aplicadas a este conjunto de dados (figuras 2.3 a 2.6). Estas análises indicam que a função correspondente à amplitude de flexão do cotovelo direito durante a fase aérea (figura 2.3) é a única, para este grupo de dados (figura 2.3 até figura 2.6), que exhibe um coeficiente angular estatisticamente diferente de zero ($P < 0,05$). Os valores dos interceptos e coeficientes angulares das funções relativas a este conjunto de dados (figura 2.3 e figura 2.6) estão expressos na tabela 2.1. Para finalizar, deve ser mencionado que a dispersão dos dados em torno da linha de tendência representativa da função linear proposta apresenta-se de forma satisfatória apenas na figura relativa à amplitude de flexão fase aérea ($R^2 \approx 0,7$ - figura 2.3).

Cotovelo direito – Fase aérea - 10% de inclinação

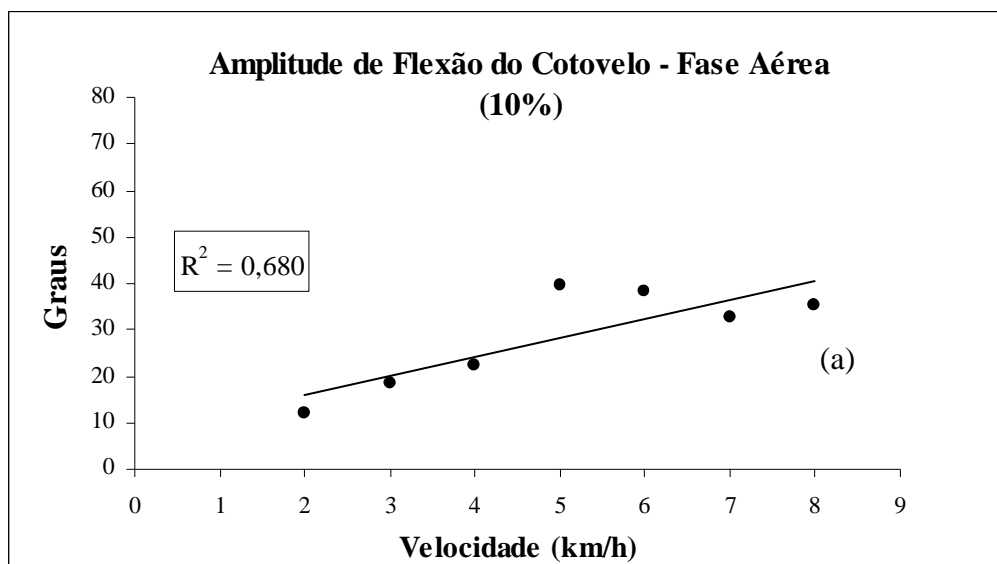


Figura 2.7 – Amplitude de flexão do cotovelo direito durante fase aérea em função da velocidade. Dados extraídos de curvas médias específicas para cada velocidade, na respectiva inclinação (10%). Número amostral utilizado na construção das curvas médias (n=6 para 2 e 3 Km/h; n=5 para 4 Km/h; n=4 para 5 e 6 Km/h; n=3 para 7 e 8 Km/h). Coeficiente angular estatisticamente diferente de zero (a).

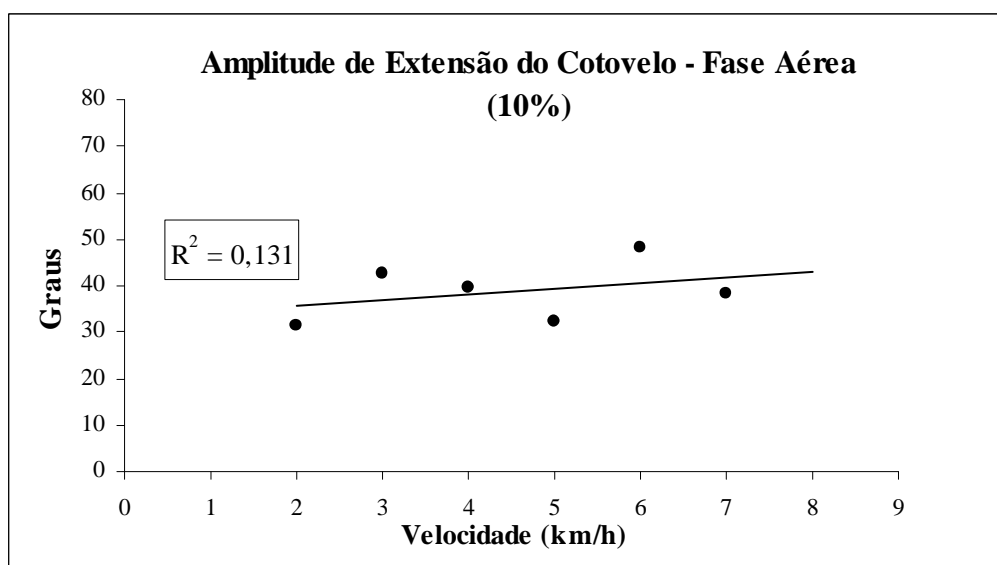


Figura 2.8 – Amplitude de extensão do cotovelo direito durante fase aérea em função da velocidade. Dados extraídos de curvas médias específicas para cada velocidade, na respectiva inclinação (10%). Número amostral utilizado na construção das curvas médias (n=6 para 2 e 3 Km/h; n=5 para 4 Km/h; n=4 para 5 e 6 Km/h; n=3 para 7 Km/h). Coeficiente angular estatisticamente diferente de zero (a).

Cotovelo direito – Fase de contato - 10% de inclinação

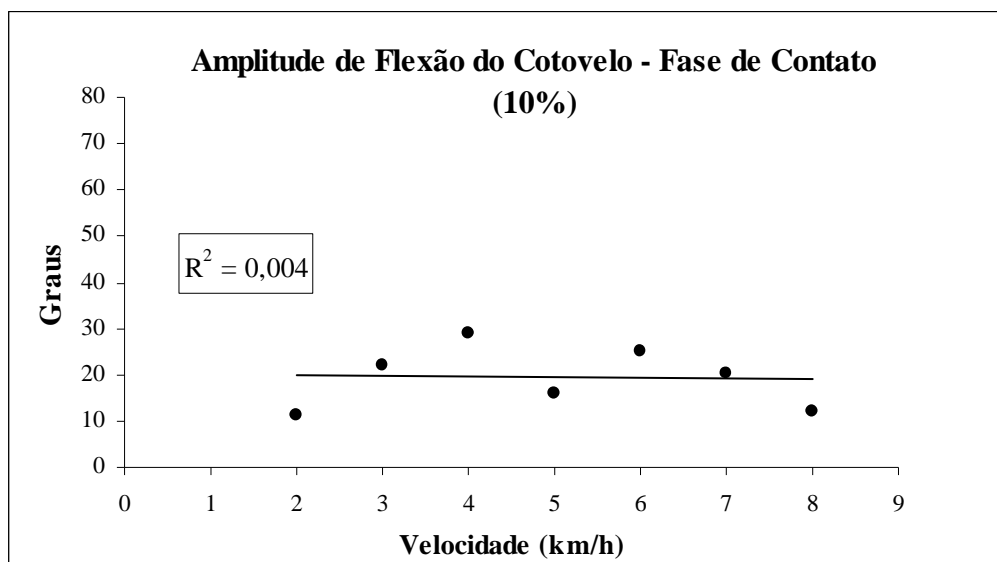


Figura 2.9 – Amplitude de flexão do cotovelo direito durante fase de contato em função da velocidade. Dados extraídos de curvas médias específicas para cada velocidade, na respectiva inclinação (10%). Número amostral utilizado na construção das curvas médias (n=6 para 2 e 3 Km/h; n=5 para 4 Km/h; n=4 para 5 e 6 Km/h; n=3 para 7 e 8 Km/h). Coeficiente angular estatisticamente diferente de zero (a).

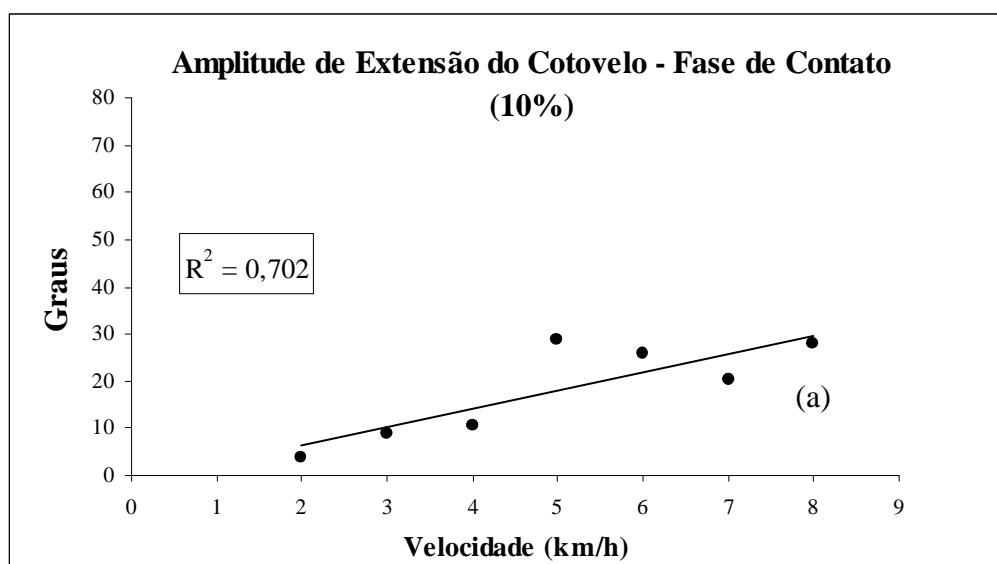


Figura 2.10 – Amplitude de extensão do cotovelo direito durante fase de contato em função da velocidade. Dados extraídos de curvas médias específicas para cada velocidade, na respectiva inclinação (10%). Número amostral utilizado na construção das curvas médias (n=6 para 2 e 3 Km/h; n=5 para 4 Km/h; n=4 para 5 e 6 Km/h; n=3 para 7 e 8 Km/h). Coeficiente angular estatisticamente diferente de zero (a).

As amplitudes de flexão e extensão do cotovelo direito, em ensaios experimentais ocorridos a 10% de inclinação estão registradas nas figuras acima (figura 2.7 até figura 2.10). As figuras 2.7 e 2.8 correspondem à fase aérea e as figuras 2.9 e 2.10 referem-se à fase de contato. De maneira preliminar estes dados indicam que a amplitude de flexão durante a fase aérea (figura 2.7) e a amplitude de extensão durante a fase de contato (figura 2.10) tendem a aumentar com o aumento da velocidade a 10% de inclinação. Tais tendências são confirmadas pelas análises de regressão empregadas neste grupo de dados (figura 2.7 até figura 2.10). Especificamente, foi demonstrado que apenas as funções lineares relativas à amplitude de flexão do cotovelo direito durante a fase aérea (figura 2.7) e a amplitude de extensão do cotovelo direito durante a fase de contato (figura 2.10) exibem coeficientes angulares estatisticamente diferentes de zero ($P < 0,05$). Os valores dos interceptos e coeficientes angulares das funções relativas a este conjunto de dados (figura 2.7 e figura 2.10) estão expressos na tabela 2.1. Por fim, também deve ser salientado que apenas os dados expressos nas figuras 2.7 e 2.10 exibem coeficientes de regressão satisfatórios ($R^2 \approx 0,7$).

Joelho direito – Fase aérea - 0% de inclinação

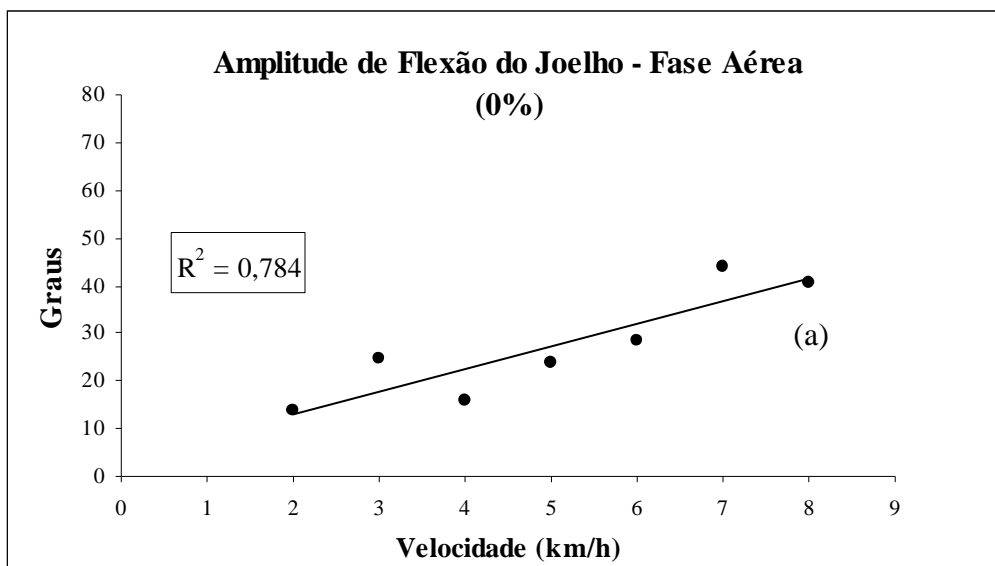


Figura 2.11 – Amplitude de flexão do joelho direito durante fase aérea em função da velocidade. Dados extraídos de curvas médias específicas para cada velocidade, na respectiva inclinação (0%). Número amostral utilizado na construção das curvas médias (n=5 para 2 e 3 Km/h; n=6 para 4 Km/h; n=4 para 5 e 6 Km/h; n=3 para 7 e 8 Km/h). Coeficiente angular estatisticamente diferente de zero (a).

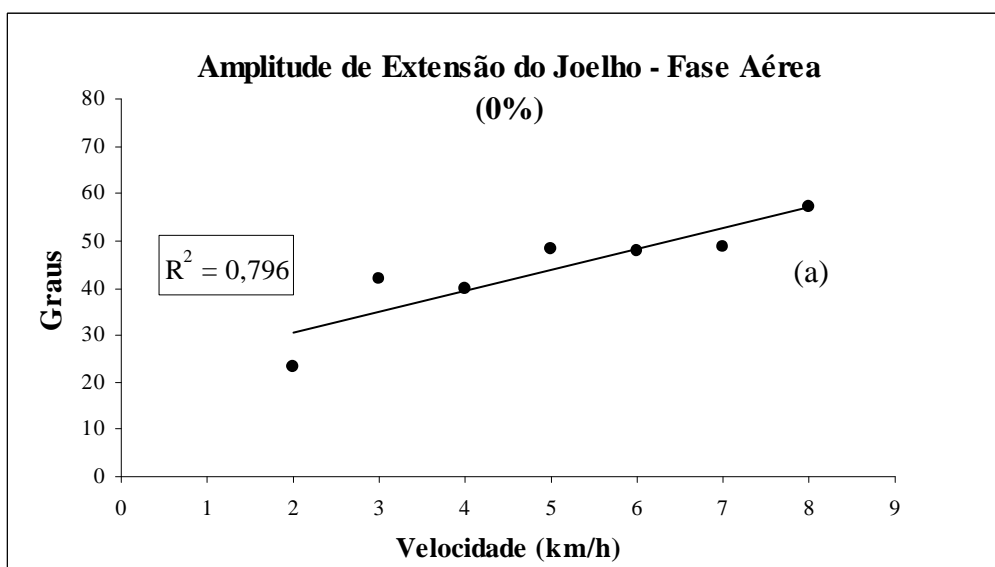


Figura 2.12 – Amplitude de extensão do joelho direito durante fase aérea em função da velocidade. Dados extraídos de curvas médias específicas para cada velocidade, na respectiva inclinação (0%). Número amostral utilizado na construção das curvas médias (n=5 para 2 e 3 Km/h; n=6 para 4 Km/h; n=4 para 5 e 6 Km/h; n=3 para 7 e 8 Km/h). Coeficiente angular estatisticamente diferente de zero (a).

Joelho direito – Fase de contato - 0% de inclinação

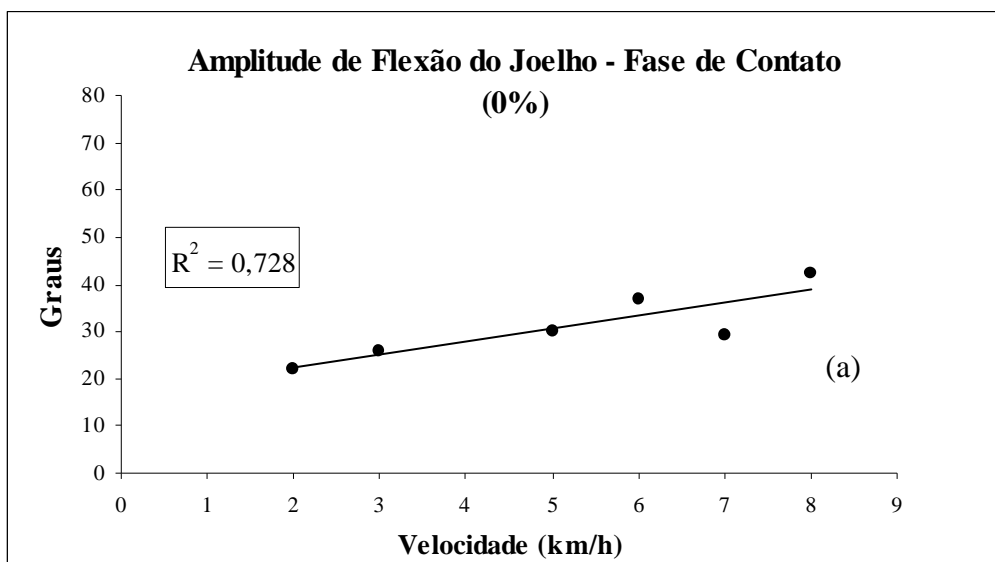


Figura 2.13 – Amplitude de flexão do joelho direito durante fase de contato em função da velocidade. Dados extraídos de curvas médias específicas para cada velocidade, na respectiva inclinação (0%). Número amostral utilizado na construção das curvas médias (n=5 para 2 e 3 Km/h; n=4 para 5 e 6 Km/h; n=3 para 7 e 8 Km/h). Coeficiente angular estatisticamente diferente de zero (a).

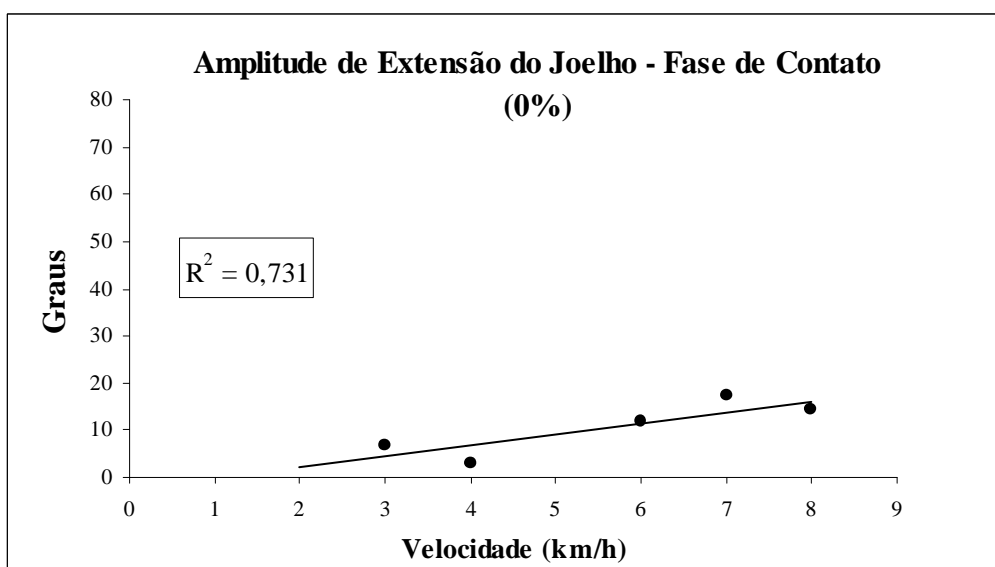


Figura 2.14 – Amplitude de extensão do joelho direito durante fase de contato em função da velocidade. Dados extraídos de curvas médias específicas para cada velocidade, na respectiva inclinação (0%). Número amostral utilizado na construção das curvas médias (n=5 para 3 Km/h; n=6 para 4 Km/h; n=4 para 6 Km/h; n=3 para 7 e 8 Km/h). Coeficiente angular estatisticamente diferente de zero (a).

As amplitudes de flexão e extensão do joelho direito, em experimentos ocorridos a 0% de inclinação, estão plotadas em função da velocidade nas figuras acima (figuras 2.11 até 2.14). Especificamente, as figuras 2.11 e 2.12 referem-se à fase aérea, ou seja, quando a pata traseira direita não está em contato com plano que apóia o animal. Já as figuras 2.13 e 2.14 correspondem ao período no qual a pata mencionada está em contato com o plano de apoio (fase de contato). Uma avaliação geral sobre este conjunto de dados indica que as amplitudes de flexão e extensão, em ambas as fases (aérea e de contato), tendem a aumentar com o incremento da velocidade. As análises de regressão aplicadas sobre estes dados (figuras 2.11 até 2.14) indicam que todas as funções, exceto aquela correspondente à amplitude de extensão do joelho direito durante a fase de contato (figura 2.14), exibem coeficientes angulares estatisticamente diferentes de zero ($P < 0,01$ para as amplitudes de flexão e extensão durante fase aérea - figuras 2.11 e 2.12; $P < 0,05$ para a amplitude de flexão durante a fase de contato – figura 2.13). O valor de P relativo à amplitude de extensão do joelho direito durante a fase de contato foi de 0,65. Os valores dos interceptos e coeficientes angulares das funções relativas a este conjunto de dados (figura 2.11 e figura 2.14) estão expressos na tabela 2.1. Por fim, deve ser mencionado que a dispersão dos dados em torno das linhas de tendência, expressas nas figuras correspondentes (figuras 2.11 até 2.14), pode ser considerada satisfatória. Os dados relativos à amplitude de flexão e extensão do joelho direito durante a fase aérea exibem $R^2 \approx 0,8$ (figuras 2.11 e 2.12). Já os dados relacionados à fase de contato apresentam $R^2 \approx 0,7$ (figuras 2.13 e 2.14).

Joelho direito – Fase aérea - 10% de inclinação

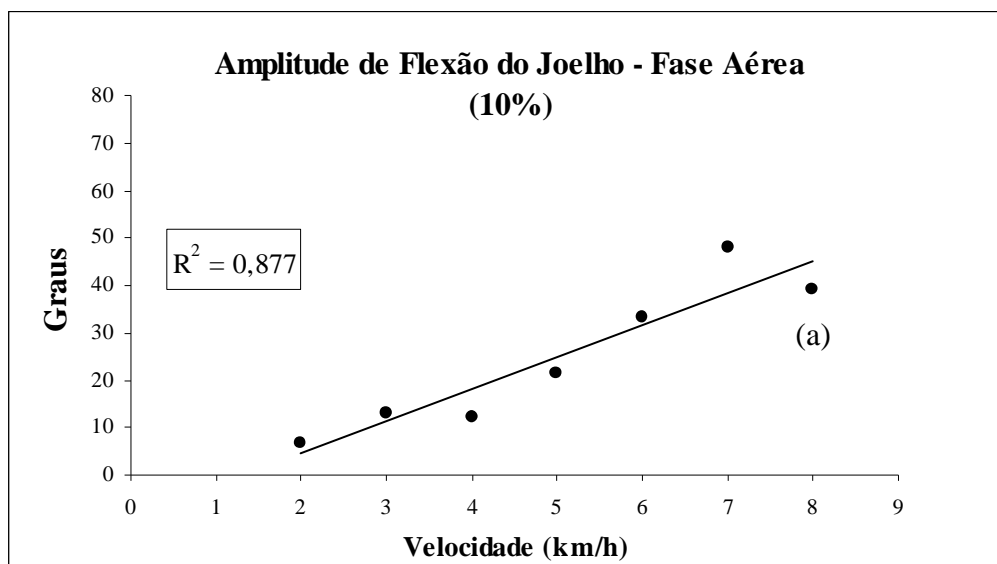


Figura 2.15 – Amplitude de flexão do joelho direito durante fase aérea em função da velocidade. Dados extraídos de curvas médias específicas para cada velocidade, na respectiva inclinação (10%). Número amostral utilizado na construção das curvas médias (n=6 para 2 e 3 Km/h; n=5 para 4 Km/h; n=4 para 5 e 6 Km/h; n=3 para 7 e 8 Km/h). Coeficiente angular estatisticamente diferente de zero (a).

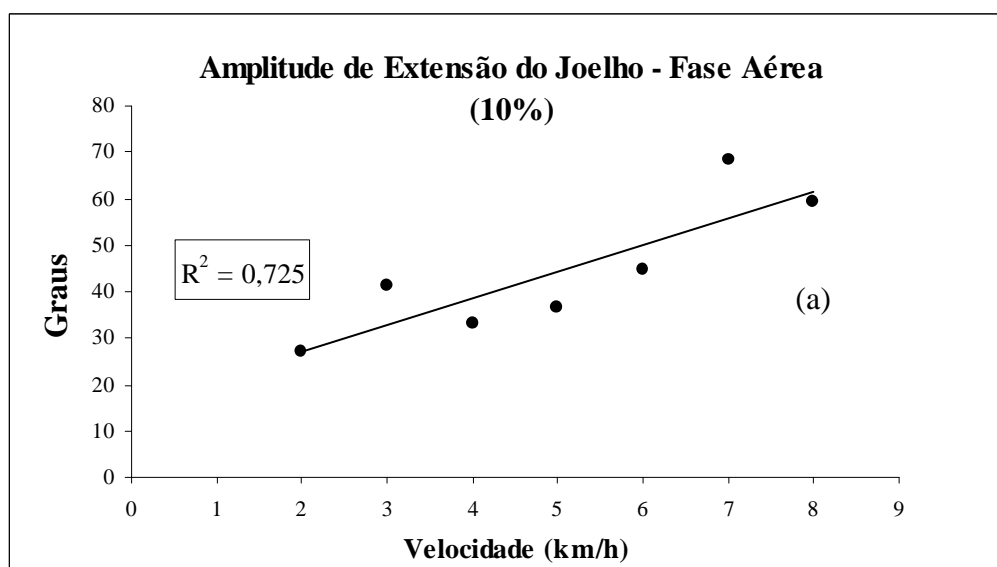


Figura 2.16 – Amplitude de extensão do joelho direito durante fase aérea em função da velocidade. Dados extraídos de curvas médias específicas para cada velocidade, na respectiva inclinação (10%). Número amostral utilizado na construção das curvas médias (n=6 para 2 e 3 Km/h; n=5 para 4 Km/h; n=4 para 5 e 6 Km/h; n=3 para 7 e 8 Km/h). Coeficiente angular estatisticamente diferente de zero (a).

Joelho direito – Fase de contato - 10% de inclinação

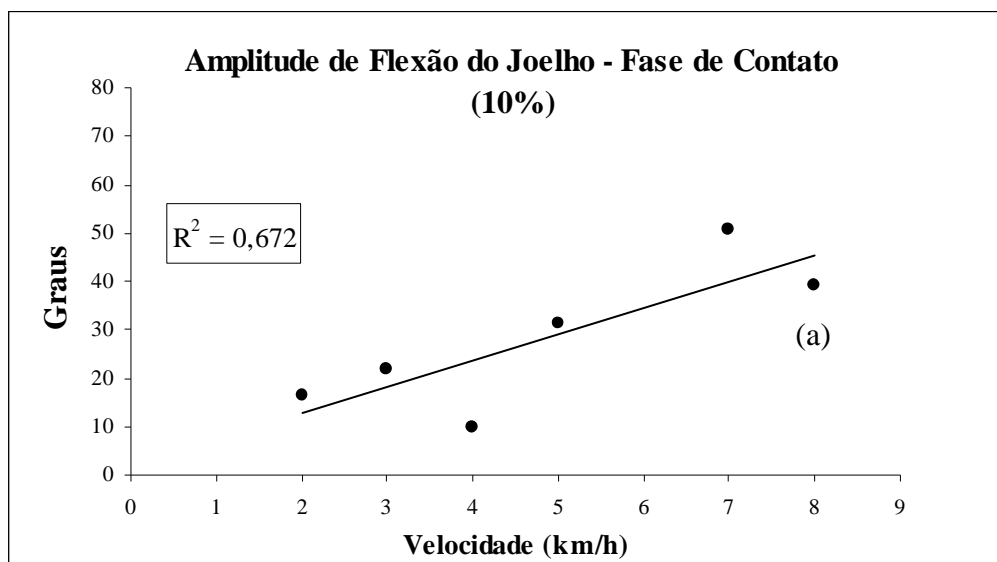


Figura 2.17 – Amplitude de flexão do joelho direito durante fase de contato em função da velocidade. Dados extraídos de curvas médias específicas para cada velocidade, na respectiva inclinação (10%). Número amostral utilizado na construção das curvas médias (n=6 para 2 e 3 Km/h; n=5 para 4 Km/h; n=4 para 5 Km/h; n=3 para 7 e 8 Km/h). Coeficiente angular estatisticamente diferente de zero (a).

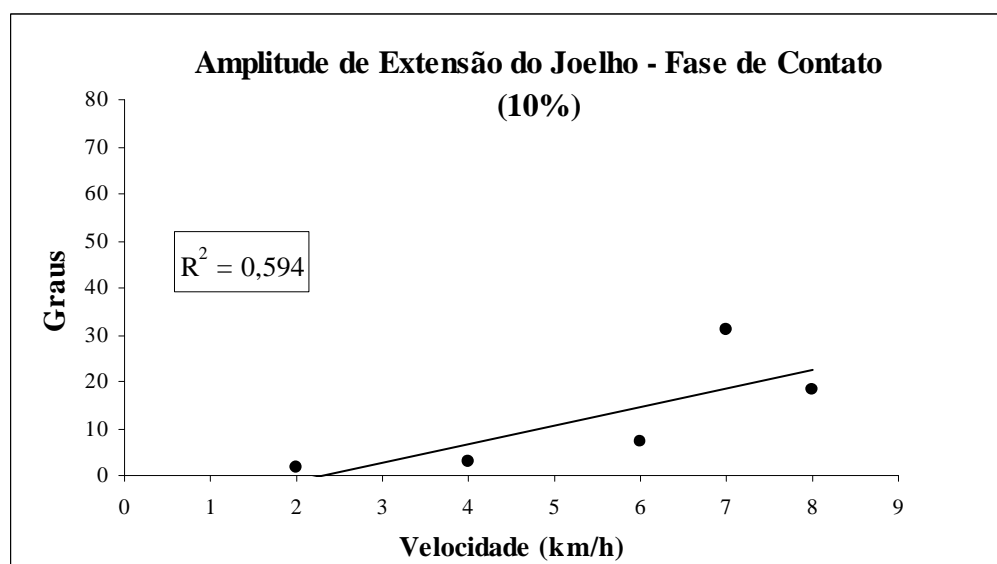


Figura 2.18 – Amplitude de extensão do joelho direito durante fase de contato em função da velocidade. Dados extraídos de curvas médias específicas para cada velocidade, na respectiva inclinação (10%). Número amostral utilizado na construção das curvas médias (n=6 para 2 Km/h; n=5 para 4 Km/h; n=4 para 6 Km/h; n=3 para 7 e 8 Km/h). Coeficiente angular estatisticamente diferente de zero (a).

As amplitudes de flexão e extensão do joelho direito, em experimentos ocorridos a 10% de inclinação estão plotadas em função da velocidade nas figuras acima (figuras 2.15 até 2.18). Seguindo a padrão de apresentação, as duas primeiras figuras (2.15 e 2.16) referem-se à fase aérea. Já as figuras 2.17 e 2.18 correspondem à fase de contato. Assim como ocorreu com os ensaios experimentais a 0% de inclinação, aqui, o padrão geral deste conjunto de dados também sugere que as amplitudes de flexão e extensão, tanto na fase aérea quanto na fase de contato, tendem a aumentar com a elevação da velocidade. As análises de regressão aplicadas sobre estes dados (figuras 2.15 até 2.18) indicam que todas as funções, exceto aquela correspondente à amplitude de extensão do joelho direito durante a fase de contato (figura 2.18), exibem coeficientes angulares estatisticamente diferentes de zero ($P < 0,01$ para a amplitude de flexão durante a fase aérea – figura 2.15; $P < 0,05$ para a amplitude de extensão durante a fase aérea e amplitude de flexão durante a fase de contato – figuras 2.15 e 2.17, respectivamente). Os valores dos interceptos e coeficientes angulares das funções relativas a este conjunto de dados (figura 2.15 e figura 2.2.18) estão expressos na tabela 2.1. Com respeito à dispersão dos resultados em torno das correspondentes linhas de tendência, deve ser mencionado que os dados relativos à amplitude de flexão durante a fase aérea (figura 2.15) apresentam um coeficiente altamente satisfatório ($R^2 \approx 0,8$). Os dados referentes à amplitude de extensão durante a fase aérea e amplitude de flexão durante a fase de contato (figuras 2.16 e 2.17, respectivamente) apresentam $R^2 \approx 0,7$. Por fim, os dados relacionados à amplitude de extensão na fase de contato apresentam $R^2 \approx 0,6$ (figuras 2.18).

Tabela 2.1 - Valores de coeficientes angulares e interceptos observados em análises de regressão (linear) efetuadas sobre dados relativos aos graus de flexão e extensão obtidos em diferentes velocidades (2 a 8 Km/h).

Junta ou Segmento	Fase	Período	Inclinação	Coefficiente angular	Intercepto
Cotovelo	Aérea	Flexão	0%	3,51	11,21
			10%	4,09	7,89
		Extensão	0%	0,16	38,86
			10%	1,24	33,18
	Contato	Flexão	0%	-0,01	29,96
			10%	-0,19	20,39
		Extensão	0%	1,75	13,65
			10%	3,91	-1,58
Joelho	Aérea	Flexão	0%	4,73	3,71
			10%	6,73	-8,78
		Extensão	0%	4,41	21,73
			10%	5,74	15,57
	Contato	Flexão	0%	2,74	16,88
			10%	5,40	2,16
		Extensão	0%	2,37	-2,71
			10%	3,95	-9,07
Coluna	Ciclo de passo completo	Flexão	0%	2,49	-1,52
			10%	1,89	-0,86

RESULTADOS METABÓLICOS
(Parte III)

Consumo de oxigênio - 0% e 10% de inclinação

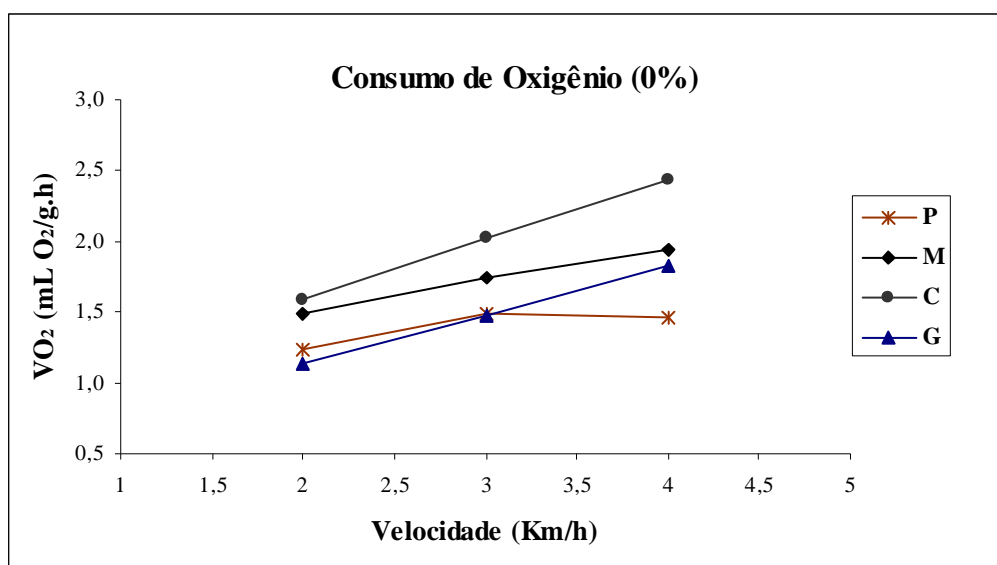


Figura 3.1 - Dados individuais de consumo de oxigênio, em função da velocidade, obtidos a 0% de inclinação. Cada letra na legenda corresponde a um sujeito experimental. Número amostral (n=4).

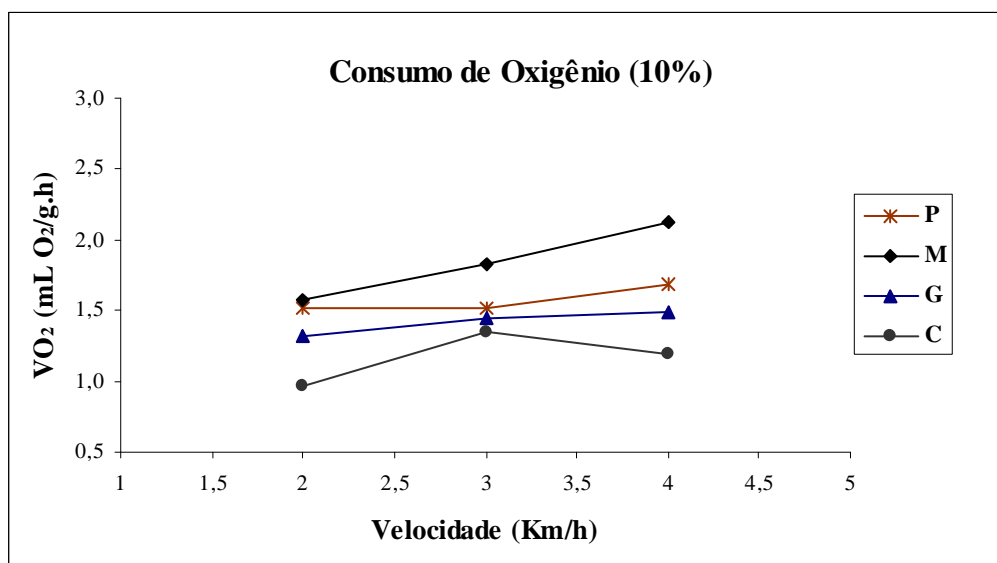


Figura 3.2 - Dados individuais de consumo de oxigênio, em função da velocidade, obtidos a 10% de inclinação. Cada letra na legenda corresponde a um sujeito experimental. Número amostral (n=4).

Os dados relativos ao consumo de oxigênio dos animais durante a locomoção em esteira rolante estão expressos nas figuras 3.1 e 3.2 (0% e 10% de inclinação, respectivamente). Como padrão geral, podemos mencionar que, em ambas as inclinações (0% e 10%), o consumo de oxigênio dos sujeitos experimentais utilizados tende a aumentar com o incremento da velocidade. O teste estatístico aplicado (teste de Friedman) para avaliar a presença de diferenças significativas em relação ao consumo de oxigênio dos animais, obtido em diferentes velocidades, mostra que a 0% de inclinação (figura 3.1) tais diferenças são consistentes ($P < 0,05$). Especificamente, o pós-teste empregado (teste de comparações múltiplas de Dunn) mostrou que a diferença mencionada é constatada quando se compara taxas obtidas a 2 Km/h e 4 Km/h ($P < 0,05$). Em relação aos dados obtidos a 10% de inclinação (figura 3.2), a análise estatística aplicada (teste de Friedman) aponta para a inexistência de diferenças significativas entre o consumo de oxigênio dos animais obtidos em diferentes velocidades ($P > 0,05$). Todavia, a ausência de diferenças significativas aqui constatadas deve ser interpretada com cautela. Isto porque, no referido teste, o valor de P (0,058) ficou muito próximo do nível de significância estipulado (5%). Por fim, deve ser mencionado que durante a execução dos testes relativos ao consumo de oxigênio a 10% de inclinação, os dados referentes ao indivíduo C (figura 3.2) foram excluídos de tais análises. Tal medida foi adotada em função deste animal (C), sobretudo a 2 Km/h e 4 Km/h (10% de inclinação), correr durante todo o experimento apoiado com a cauda na parte traseira da câmara metabólica. Sendo assim, consideramos prudente eliminar tais dados das análises aplicadas.

Custo de transporte - 0% e 10% de inclinação

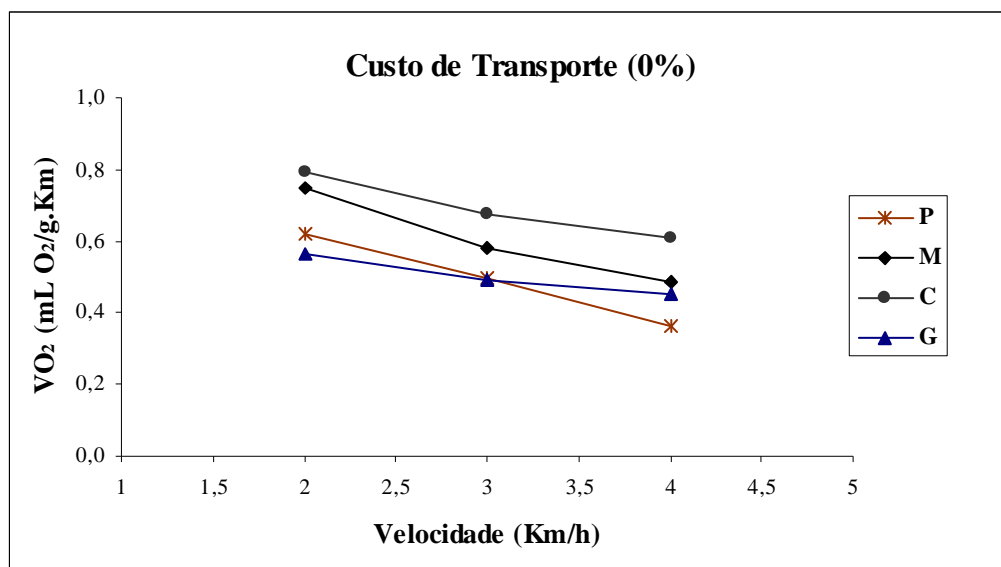


Figura 3.3 - Dados individuais de custo de transporte, em função da velocidade, obtidos a 0% de inclinação. Cada letra na legenda corresponde a um sujeito experimental. Número amostral (n=4).

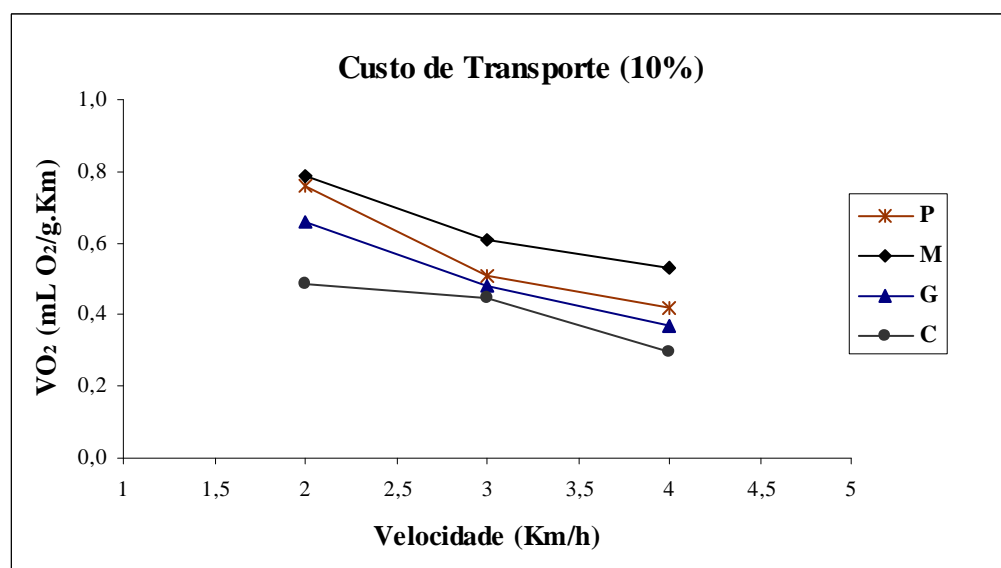


Figura 3.4 - Dados individuais de custo de transporte, em função da velocidade, obtidos a 10% de inclinação. Cada letra na legenda corresponde a um sujeito experimental. Número amostral (n=4).

Os dados de custo de transporte, tanto a 0% quanto a 10% de inclinação, indicam que tal parâmetro diminui substancialmente com o incremento da velocidade (figuras 3.3 e 3.4). O teste estatístico (teste de Friedman) aplicado sobre este conjunto de dados mostra que o custo de transporte nas duas condições (0% e 10% de inclinação) é estatisticamente diferente em velocidades distintas ($P < 0,01$ para o custo de transporte a 0% de inclinação; $P < 0,05$ para o custo de transporte a 10% de inclinação). Especificamente, o pós-teste empregado (teste de comparações múltiplas de Dunn) mostrou que a diferença mencionada é constatada, nas duas condições (0% e 10% de inclinação), quando se compara taxas obtidas a 2 Km/h e 4 Km/h ($P < 0,05$). Aqui, deve ser mencionado que, pelos motivos expressos anteriormente, os dados do animal designado por C obtidos a 10% de inclinação (figura 3.4) não foram incluídos na análise estatística empregada (teste de Friedman).

Consumo de oxigênio x Frequência de passos - 0% de inclinação

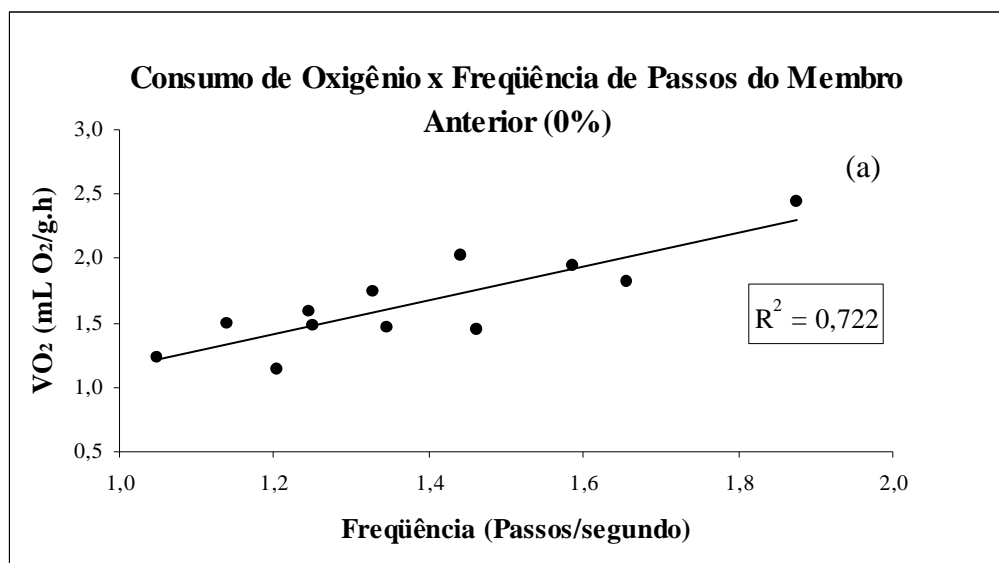


Figura 3.5 – Consumo de oxigênio em função da frequência de passos do membro anterior. Dados obtidos a 2, 3 e 4 Km/h (0% de inclinação). Número amostral (n=4). Coeficiente angular estatisticamente diferente de zero (a).

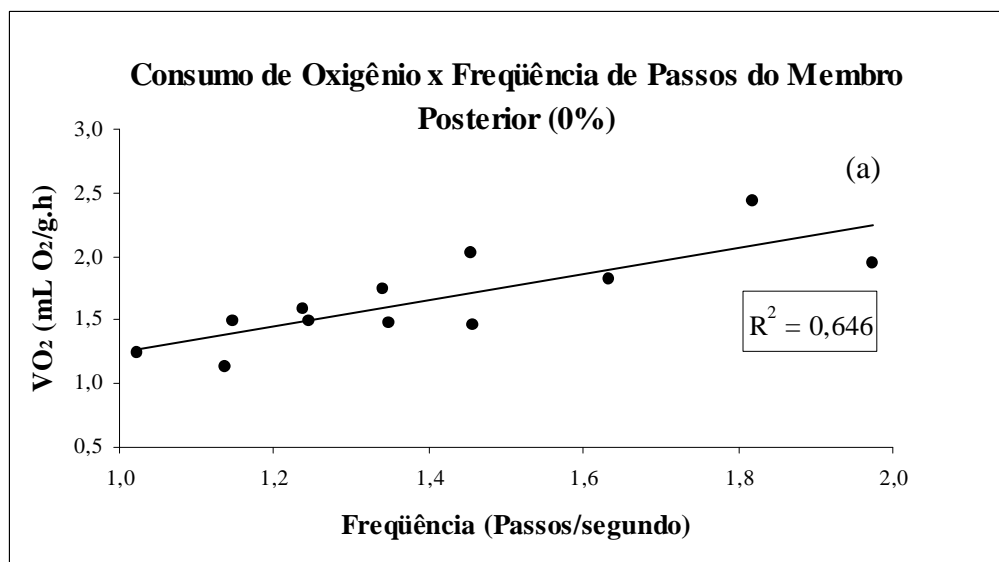


Figura 3.6 – Consumo de oxigênio em função da frequência de passos do membro posterior. Dados obtidos a 2, 3 e 4 Km/h (0% de inclinação). Número amostral (n=4). Coeficiente angular estatisticamente diferente de zero (a).

Consumo de oxigênio x Frequência de passos - 10% de inclinação

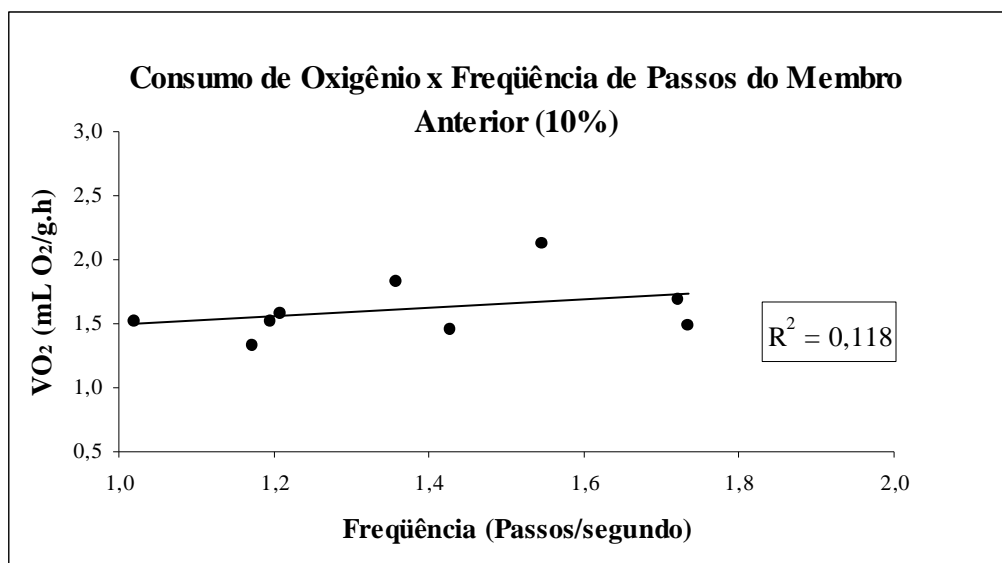


Figura 3.7 – Consumo de oxigênio em função da frequência de passos do membro anterior. Dados obtidos a 2, 3 e 4 Km/h (10% de inclinação). Número amostral (n=3). Coeficiente angular estatisticamente diferente de zero (a).

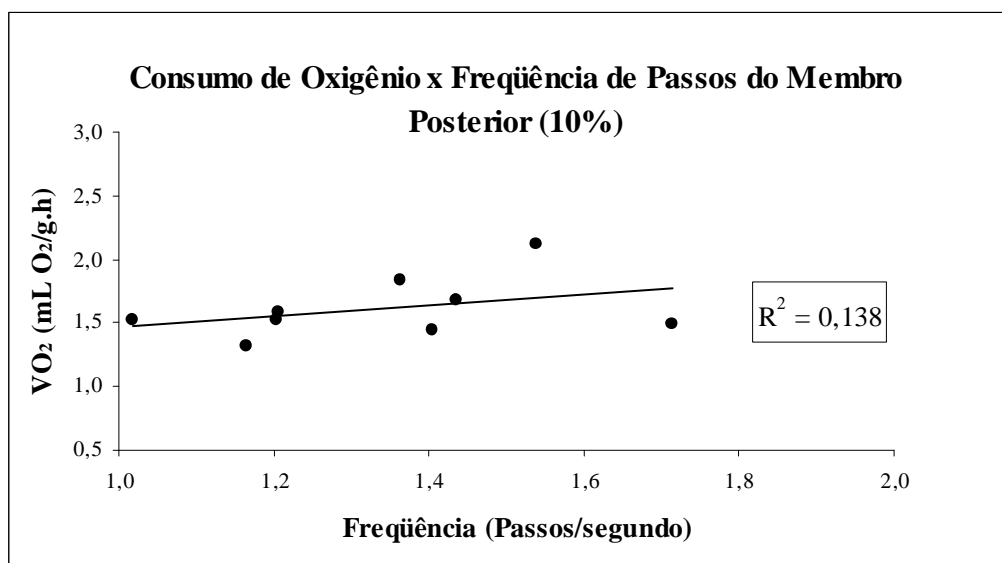


Figura 3.8 – Consumo de oxigênio em função da frequência de passos do membro posterior. Dados obtidos a 2, 3 e 4 Km/h (10% de inclinação). Número amostral (n=3). Coeficiente angular estatisticamente diferente de zero (a).

Os dados apresentados nas figuras 3.5 e 3.6 sugerem que o consumo de oxigênio exibido pelos animais experimentais durante corrida em esteira rolante, nas velocidades adotadas (2 Km/h, 3 Km/h e 4 Km/h), pode ser relacionado às frequências de passos dos membros anterior direito e posterior direito dos respectivos sujeitos experimentais. Especificamente, estes dados (figuras 3.5 e 3.6) sugerem que o aumento no consumo de oxigênio é proporcional ao incremento na frequência de passos. Tal colocação é corroborada pelo posicionamento das linhas de tendência e, pelos resultados dos testes estatísticos aplicados. Estas análises mostram que os coeficientes angulares das funções expressas pelas linhas de tendência das figuras 3.5 e 3.6 são estatisticamente diferentes de zero ($P < 0,01$). Os valores dos interceptos e coeficientes angulares das funções relativas às figuras 3.5 e 3.6 estão expressos na tabela 3.2. Por fim, deve ser citado que o posicionamento dos dados em torno das referidas linhas pode ser considerado satisfatório, sobretudo para as funções obtidas a partir de dados de frequências do membro anterior direito ($R^2 \approx 0,7$). Para as funções obtidas a partir dos dados das frequências do membro posterior direito, o respectivo coeficiente exibe um valor um pouco mais baixo ($R^2 \approx 0,6$).

Diferente do que se observa nas figuras 3.5 e 3.6, a 10% de inclinação (figuras 3.7 e 3.8), a relação consumo de oxigênio e frequência de passos parece não ser consistente. Estas suposições são confirmadas pelas análises empregadas. Tais análises mostram que as inclinações das funções expressas nas figuras mencionadas (3.7 e 3.8), de fato, não desviam de zero de maneira significativa ($P > 0,05$). Os valores dos interceptos e coeficientes angulares das funções relativas às figuras 3.7 e

3.8 estão expressos na tabela 3.2. Para finalizar, deve ser citado que os valores de R^2 expressos nas figuras 3.7 e 3.8 são altamente insatisfatórios ($R^2 \approx 0,1$ em ambos os casos).

Consumo de oxigênio x Tempo de contato - 0% de inclinação

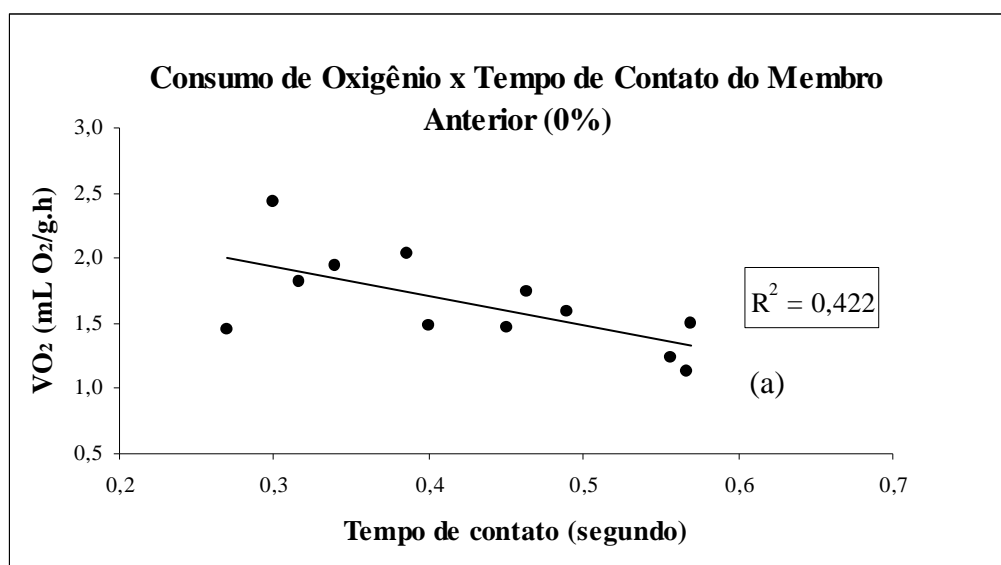


Figura 3.9 – Consumo de oxigênio em função do tempo de contato do membro anterior. Dados obtidos a 2, 3 e 4 Km/h (0% de inclinação). Número amostral (n=4). Coeficiente angular estatisticamente diferente de zero (a).

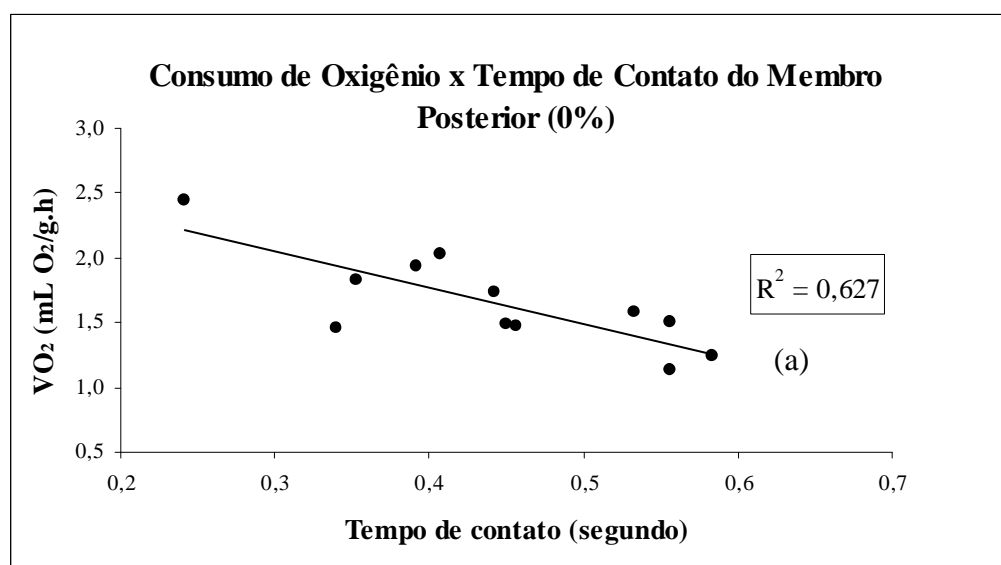


Figura 3.10 – Consumo de oxigênio em função do tempo de contato do membro posterior. Dados obtidos a 2, 3 e 4 Km/h (0% de inclinação). Número amostral (n=4). Coeficiente angular estatisticamente diferente de zero (a).

Consumo de oxigênio x Tempo de contato - 10% de inclinação

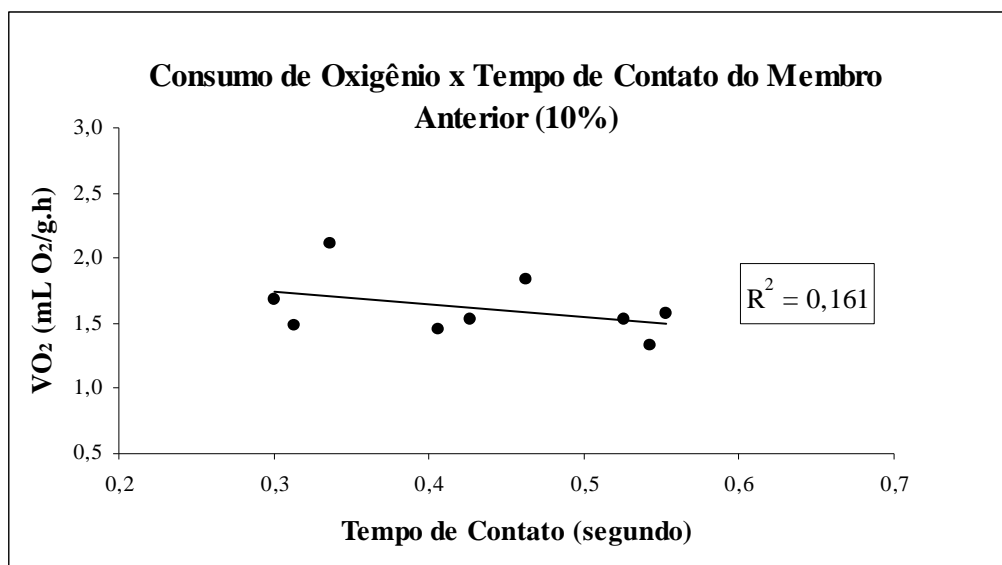


Figura 3.11 – Consumo de oxigênio em função do tempo de contato do membro anterior. Dados obtidos a 2, 3 e 4 Km/h (10% de inclinação). Número amostral (n=3). Coeficiente angular estatisticamente diferente de zero (a).

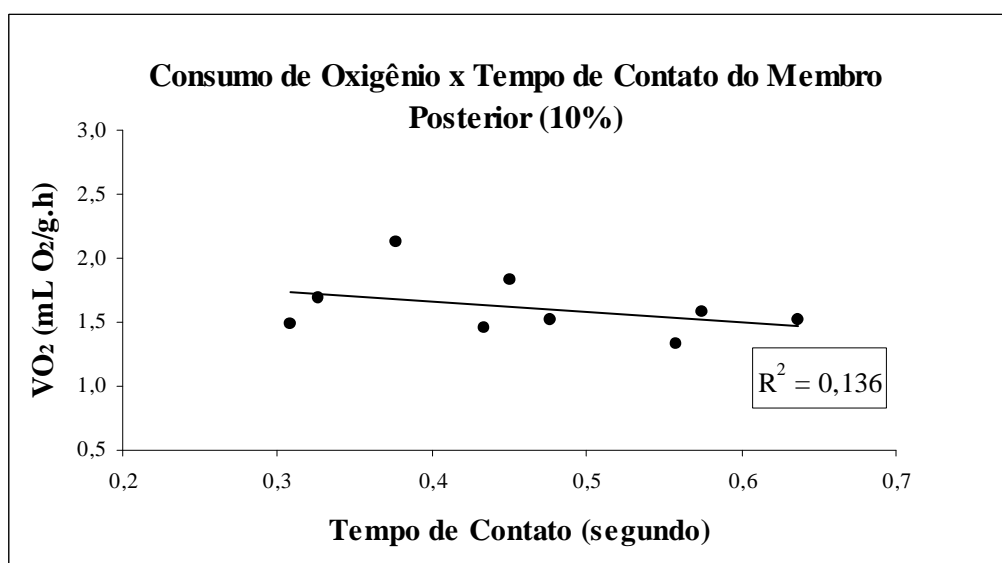


Figura 3.12 – Consumo de oxigênio em função do tempo de contato do membro posterior. Dados obtidos a 2, 3 e 4 Km/h (10% de inclinação). Número amostral (n=3). Coeficiente angular estatisticamente diferente de zero (a).

Assim como ocorreu com a relação consumo de oxigênio e frequência de passos (0% de inclinação – figuras 3.5 e 3.6), a relação entre consumo de oxigênio e tempo de contato, a 0% de inclinação (figuras 3.9 e 3.10), também sugere a visualização de uma provável função. Particularmente, estes dados (figuras 3.9 e 3.10) sugerem que o aumento no consumo de oxigênio é inversamente proporcional ao aumento no tempo de contato de ambos os membros. Tal colocação é aduzida pelo posicionamento das linhas de tendência (figuras 3.9 e 3.10) e confirmada pelas análises estatísticas empregadas. Especificamente, os testes estatísticos demonstram que os coeficientes angulares das funções expressas pelas linhas de tendência das figuras 3.9 e 3.10 são estatisticamente diferentes de zero ($P < 0,05$ para a relação consumo de oxigênio x tempo de contato do membro anterior direito; $P < 0,01$ para a relação consumo de oxigênio x tempo de contato do membro posterior direito). Os valores dos interceptos e coeficientes angulares das funções relativas às figuras 3.9 e 3.10 estão expressos na tabela 3.2. Contudo, também deve ser citado que os valores de R^2 , expressos nas figuras 3.9 e 3.10 ($\approx 0,4$ e $\approx 0,6$, respectivamente), indicam que as funções representadas pelas linhas de tendência correspondentes devem ser interpretadas com prudência.

As relações entre tempo de contato dos membros anterior direito e posterior direito e consumo de oxigênio, a 10% de inclinação, estão expressas, respectivamente, nas figuras 3.11 e 3.12. Com respeito a tais relações, o que inicialmente pode ser mencionado é que as mesmas parecem não ser consistentes. As análises estatísticas aqui aplicadas corroboram com a sugestão inicial. Especificamente, os testes mostram que as inclinações das linhas de tendência, apresentadas nas figuras 3.11 e

3.12, não são estatisticamente diferentes de zero ($P > 0,05$). Os valores dos interceptos e coeficientes angulares das funções relativas às figuras 3.11 e 3.12 estão expressos na tabela 3.2. Por fim, deve ser mencionado que os valores de R^2 , tanto para as relações que envolvem os dados do membro anterior direito ($R^2 \approx 0,2$), assim como do posterior direito ($R^2 \approx 0,1$), são altamente insatisfatórios (figuras 3.11 e 3.12, respectivamente).

Consumo de oxigênio x Comprimento dos passos - 0% de inclinação

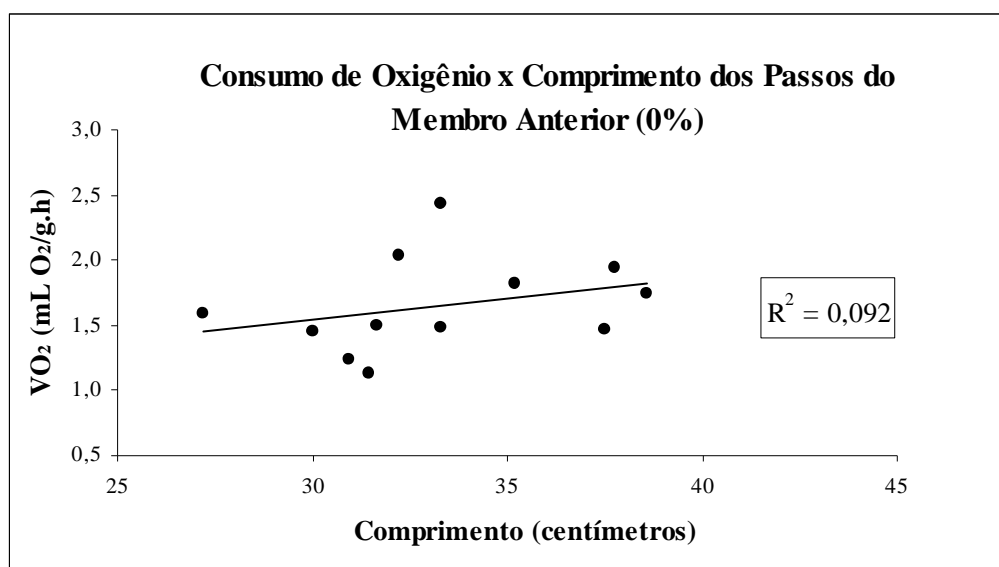


Figura 3.13 – Consumo de oxigênio em função do comprimento dos passos do membro anterior. Dados obtidos a 2, 3 e 4 Km/h (0% de inclinação). Número amostral (n=4). Coeficiente angular estatisticamente diferente de zero (a).

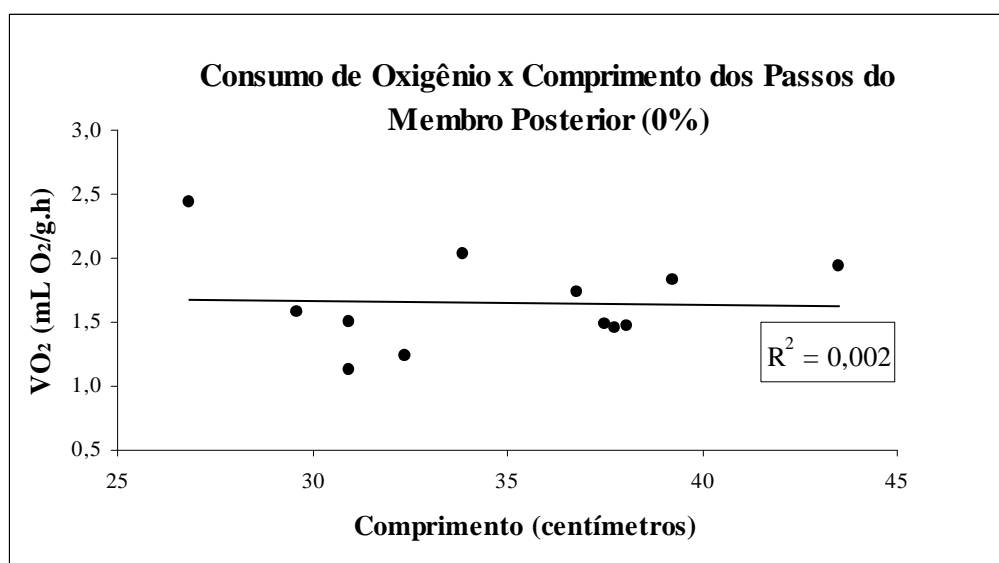


Figura 3.14 – Consumo de oxigênio em função do comprimento dos passos do membro posterior. Dados obtidos a 2, 3 e 4 Km/h (0% de inclinação). Número amostral (n=4). Coeficiente angular estatisticamente diferente de zero (a).

Consumo de oxigênio x Comprimento dos passos – 10% de inclinação

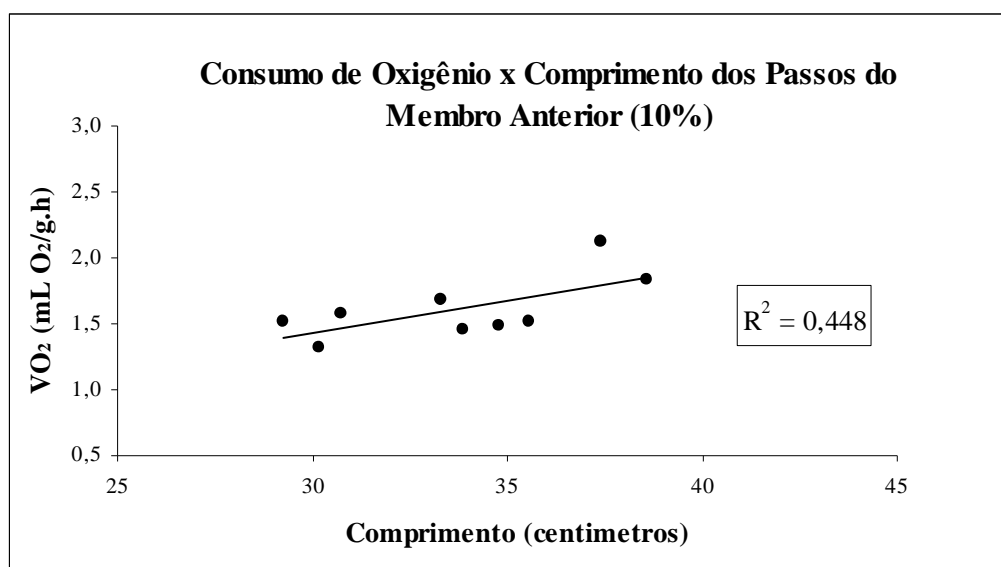


Figura 3.15 – Consumo de oxigênio em função do comprimento dos passos do membro anterior. Dados obtidos a 2, 3 e 4 Km/h (10% de inclinação). Número amostral (n=3). Coeficiente angular estatisticamente diferente de zero (a).

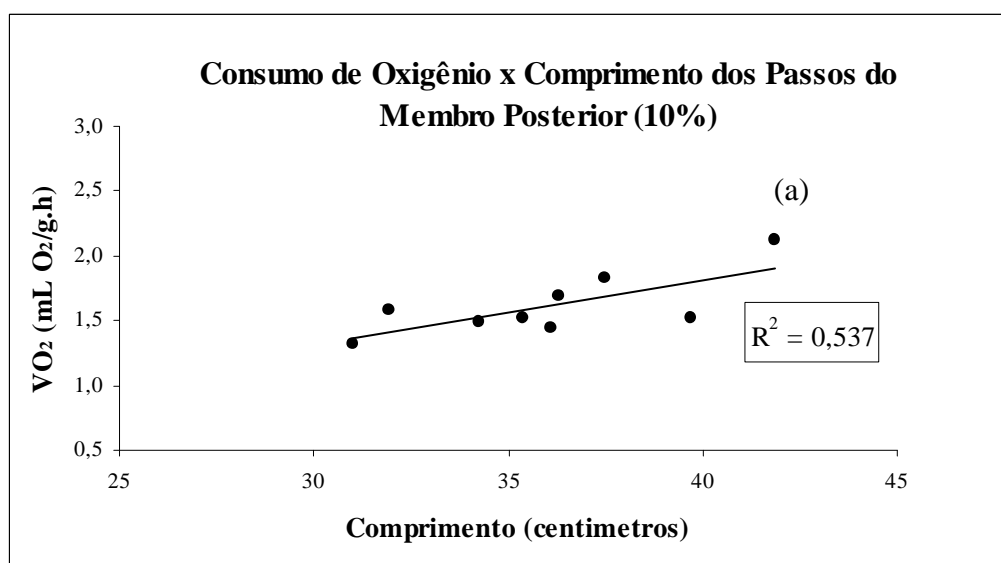


Figura 3.16 – Consumo de oxigênio em função do comprimento dos passos do membro posterior. Dados obtidos a 2, 3 e 4 Km/h (10% de inclinação). Número amostral (n=3). Coeficiente angular estatisticamente diferente de zero (a).

O consumo de oxigênio em função do comprimento dos passos obtidos durante corridas a 0% de inclinação (2 Km/h, 3 Km/h e 4 Km/h) está expresso nas figuras 3.13 e 3.14. A linha de tendência expressa nos dados relativos ao membro anterior (figura 3.13) sugere que o consumo de oxigênio tende a aumentar moderadamente com a extensão do comprimento do passo. Todavia, o teste estatístico empregado mostrou que o coeficiente angular da função proposta não é estatisticamente diferente de zero ($P > 0,05$). Em adição, o baixo valor de R^2 ($\approx 0,1$) também não confere solidez a tal relação. Com respeito aos dados do membro posterior (figura 3.14), deve ser mencionado que o posicionamento da linha de tendência, a dispersão dos dados e o valor do coeficiente ($R^2 \approx 0$) são fortes indícios para a ausência de relação entre consumo de oxigênio e dimensão do comprimento do passo. Tais indícios são confirmados pela análise estatística que mostra que o coeficiente angular não desvia de zero de forma significativa ($P > 0,05$). Os valores dos interceptos e coeficientes angulares das funções relativas às figuras 3.13 e 3.14 estão expressos na tabela 3.2.

No tocante à relação entre consumo de oxigênio e comprimento dos passos, a 10% de inclinação (figuras 3.15 e 3.16), deve ser mencionado que, assim como o observado na figura 3.13, aqui (figuras 3.15 e 3.16) o posicionamento das linhas de tendência também sugere que o consumo de oxigênio tende a aumentar moderadamente com a extensão do comprimento dos passos. Os testes estatísticos mostram que apenas a inclinação relativa à função expressa na figura 3.16 desvia de zero de maneira significativa ($P < 0,05$). Todavia, deve ser mencionado que o valor de P , relativo à inclinação da função expressa na figura 3.15, ficou muito

próximo do nível de significância adotado ($P=0,051$). Os valores dos interceptos e coeficientes angulares das funções relativas às figuras 3.15 e 3.16 estão expressos na tabela 3.2. Para finalizar, deve ser mencionado que os valores de R^2 expressos nas figuras 3.15 e 3.16 (respectivamente, $\approx 0,4$ e $\approx 0,5$) sugerem ser prudente inferir com cautela tais relações.

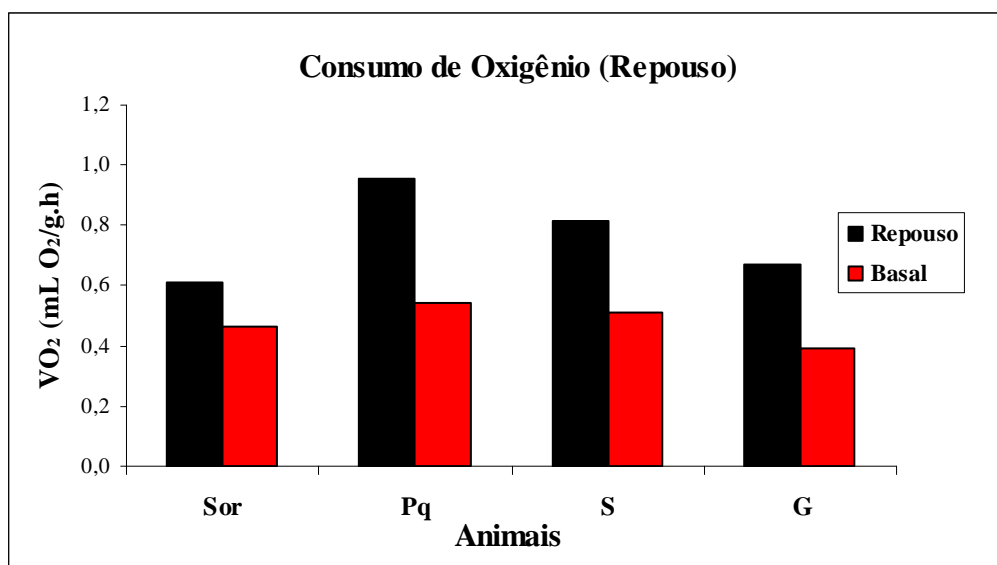


Figura 3.17 – Consumo de oxigênio no repouso. Para cada animal (Sor, Pq, S e G) está representado medidas de consumo de oxigênio massa-específico. Tais medidas, designadas como medidas de repouso, foram obtidas com os animais parados e acordados dentro da câmara metabólica (repouso). Em adição, também são apresentadas medidas basais para os referidos sujeitos experimentais calculadas a partir de Kleiber (1932).

Ao observar a figura 3.17 é possível constatar que, conforme o esperado, as medidas de consumo de oxigênio dos animais em repouso foram superiores as taxas basais inferidas a partir da massa corpórea (Kleiber, 1932 – ver anexo II). Como padrão geral, as taxas no repouso corresponderam a $\pm 1,7$ vezes o valor esperado para as medidas basais. A exceção foi o sujeito designado por Sor. Este animal apresentou medida de repouso que correspondeu a $\pm 1,3$ vezes o valor da medida basal esperada.

Tabela 3.1 – Valores de consumo de oxigênio (VO_2) e custo de transporte (C.T.) observados e esperados (quadrúpedes, em geral). O consumo de oxigênio está expresso em mL O_2 /g.h. O custo de transporte está expresso em mL O_2 /Km.g.

Animal	Velocidade (Km/h)	VO_2 esp.	VO_2 obs.	%	C.T. esp.	C.T. obs.	%
P	2	1,56	1,24	79	0,77	0,62	80
	3	1,95	1,48	76	0,63	0,49	79
	4	2,33	1,45	62	0,56	0,36	65
M	2	1,58	1,50	95	0,78	0,75	96
	3	1,97	1,74	88	0,64	0,58	91
	4	2,36	1,94	82	0,57	0,49	85
C	2	1,68	1,59	94	0,83	0,79	96
	3	2,10	2,03	97	0,68	0,68	99
	4	2,51	2,44	97	0,61	0,61	100
G	2	1,21	1,13	93	0,59	0,56	95
	3	1,51	1,47	97	0,48	0,49	102
	4	1,81	1,82	101	0,43	0,46	107

Consumo de oxigênio (VO_2) esperado calculado segundo Taylor et. al., 1982 (ver anexo II).

Custo de transporte (C.T.) esperado calculado segundo Taylor et. al., 1970 (ver anexo II).

A tabela 3.1 apresenta os valores de consumo de oxigênio (VO_2) e custo de transporte (C.T.) obtidos experimentalmente, a 0% de inclinação, nas velocidades indicadas. Em adição, também são apresentados valores esperados para os referidos parâmetros, calculados a partir da massa corpórea e velocidade (ver anexo II). Como pode ser constatado, em quase todos os animais, o consumo de oxigênio observado esteve abaixo do que seria esperado segundo a equação de Taylor et. al. (1982). A exceção foi o indivíduo G a 4 Km/h. Os valores observados, em média,

atingiram $88,4 \pm 11,5\%$ do que seria esperado segundo a referida equação de predição para quadrúpedes. Ainda, com respeito a esse conjunto de dados (consumo de oxigênio apresentado na tabela 3.1), deve ser mencionado que quando os valores observados são plotados em conjunto com as médias dos valores esperados e respectivos intervalos de confiança ($\alpha=0,05$), os dados (valores observados), em sua maioria, ficam dentro ou próximos dos limites dos intervalos citados (ver abaixo - figura 3.18). Em relação ao custo de transporte, deve ser mencionado que, exceto os indivíduos C e G a 4 Km/h, nas demais situações o custo de transporte observado também esteve abaixo dos valores esperados (rever tabela 3.1). Em média, os valores observados atingiram $91,3 \pm 11,9\%$ dos dados preditos.

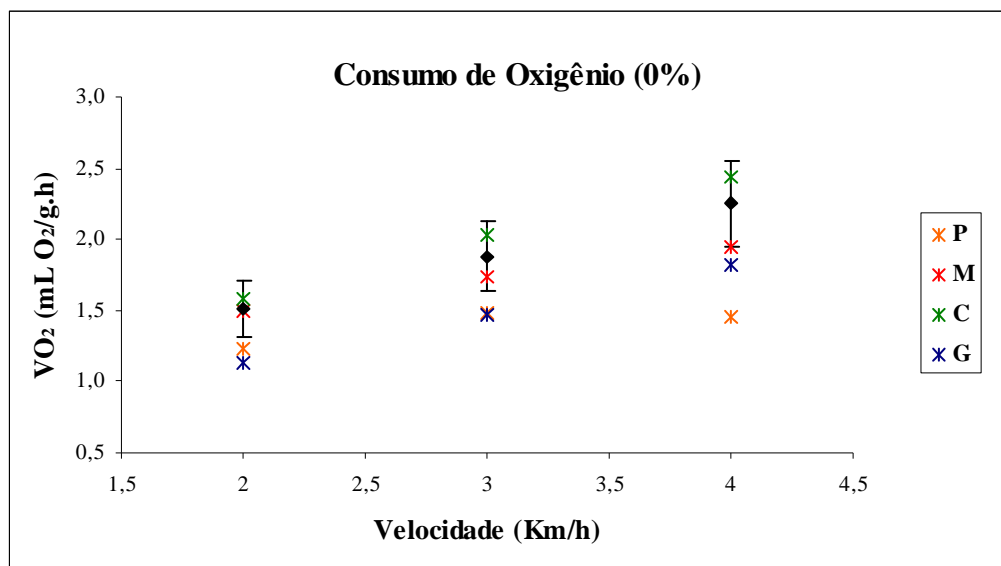


Figura 3.18 – Valores individuais de consumo de oxigênio (0% de inclinação) plotados em conjunto com a média dos valores esperados e respectivos intervalos de confiança ($\alpha=0,05$). A legenda exibe os símbolos para os valores individuais. Os símbolos para os valores médios e as barras que representam os intervalos de confiança correspondentes estão apresentados em preto.

Tabela 3.2 – Valores de coeficientes angulares e interceptos obtidos em análises de regressão (linear) efetuadas a partir do consumo de oxigênio observado em função de parâmetros cinemáticos.

Análise	Membro	Inclinação	Coefficiente angular	Intercepto
Consumo de O₂ x Frequência de passos	Anterior	0%	1,30	-0,14
		10%	0,33	1,16
	Posterior	0%	1,02	0,22
		10%	0,42	1,05
Consumo de O₂ x Comprimento de passos	Anterior	0%	0,03	0,59
		10%	0,05	-0,05
	Posterior	0%	0,00	1,78
		10%	0,06	-0,22
Consumo de O₂ x Tempo de contato	Anterior	0%	-2,20	2,59
		10%	-0,96	2,02
	Posterior	0%	-2,77	2,88
		10%	-0,75	1,96

DISCUSSÃO

Padrão de locomoção

O primeiro aspecto que tem que ser abordado com respeito ao estudo desenvolvido corresponde ao padrão de locomoção apresentado pelos sujeitos experimentais utilizados. Todavia, antes de tecer considerações a esse respeito, é importante mencionar o que está estabelecido para primatas e quadrúpedes em relação ao modo de locomoção. Em função do ambiente arbóreo explorado por praticamente todos os representantes da ordem Primata, com exceção de *Homo sapiens*, os padrões de movimentos exibidos por primatas são complexos (Martin, 1990). Entretanto, um padrão básico de coordenação locomotora pode ser caracterizado quando se considera a seqüência de movimento dos membros durante o andar sobre um substrato plano (Martin, 1990). Em primatas, o membro posterior direito é o primeiro a ser projetado para frente (se considerarmos o respectivo membro como referência inicial). A seguir, o membro anterior esquerdo é normalmente o próximo a entrar em contato com o solo, seguido pelo membro posterior esquerdo e, finalmente, pelo membro anterior direito, completando o ciclo. Esta seqüência, típica do andar em primatas, foi observada por Hildebrand (1967) e definida por este pesquisador como seqüência diagonal. Em contrapartida, mamíferos placentários não primatas exibem uma seqüência típica um pouco distinta durante o andar (Martin, 1990). De acordo com a terminologia proposta por Hildebrand (1967), esta seqüência pode ser definida como seqüência lateral. Na seqüência lateral, a projeção do membro posterior direito (referência inicial) é seguida pela projeção do membro anterior direito. A seguir, o membro posterior esquerdo é projetado, seguido pelo membro anterior esquerdo, ao final do ciclo. A

estabilidade na locomoção, segundo Martin (1990) está vinculada à utilização de uma ou outra estratégia (seqüência diagonal ou lateral). Se o centro de gravidade está equidistante em relação a membros anteriores e posteriores, ou se o mesmo está mais próximo dos membros anteriores, a seqüência lateral configura-se como a estratégia mais estável (Martin, 1990). Em contrapartida, se o centro de gravidade está mais próximo dos membros posteriores, a seqüência diagonal torna-se a mais estável (Martin, 1990). Estas aceitações conduzem à predição de que o centro de gravidade deva estar mais próximo dos membros posteriores em primatas, enquanto que em quadrúpedes não primatas, o mesmo deve localizar-se entre as patas posteriores e anteriores ou, mais próximo destas últimas. Para tanto, o peso corpóreo, em primatas, deve concentrar-se preponderantemente sobre os membros posteriores. Já nos demais quadrúpedes placentários, o peso corpóreo deve estar igualmente distribuído entre os membros ou centrado principalmente sobre os membros anteriores. Corroborando com tais colocações, os dados de Kimura et. al. (1979) e Rollinson & Martin (1981) mostram que primatas, comparado a outros quadrúpedes, suportam uma maior fração do peso corpóreo sobre seus membros posteriores. Em adição, as conclusões de Tomita (1967) também convergem no mesmo sentido. O estudo de Tomita (1967) mostrou que cachorros substituem a seqüência lateral pela diagonal quando pesos eram aderidos à parte posterior do animal.

Ao analisarmos, quadro a quadro, as filmagens dos sujeitos experimentais, locomovendo-se sobre esteira rolante, constatamos que o padrão de locomoção definido acima como seqüência diagonal é o apresentado pelos animais por nós utilizados, na maioria das velocidades experimentais utilizadas no presente estudo (2 a 6 Km/h – 0% e 10% de

inclinação). Os animais que conseguiram correr em velocidades mais elevadas (7 e 8 Km/h) exibiram, nestas velocidades, um padrão de movimentação seqüencial dos membros um pouco diferenciado. Neste novo padrão, referido aqui como galope, os animais projetavam o membro anterior direito (referência inicial) seguido pelo membro anterior esquerdo. Quando, pelo menos o membro anterior direito (referência inicial) já estava em contato com o plano de apoio, o membro posterior direito era acionado, seguido pelo membro posterior esquerdo. Assim sendo, uma fase exclusivamente aérea (as quatro patas sem contato com o substrato) não foi observada durante o referido padrão de locomoção. Ainda, com respeito ao padrão de locomoção apresentado, deve ser citado que um exemplar (*Macaca mulatta* – 2,56 Kg) estudado por Vilensky (1980) ostentou o mesmo modelo de locomoção exibido pelos indivíduos utilizados no presente estudo. Especificamente, Vilensky (1980) reporta que o indivíduo estudado exibiu o padrão diagonal de locomoção durante a corrida até 6,5 Km/h. Acima desta velocidade, o animal começava a galopar. Sendo assim, nossas observações com respeito ao padrão de locomoção apresentado por primatas (no caso, *Cebus apella*) são convergentes às observações de Vilensky (1980).

Um aspecto de grande interesse em nossas observações, e nas informações relatadas por Vilensky (1980), é a razão pela qual *Cebus apella* e *Macaca mulatta* respectivamente, começaram a galopar acima de dada velocidade. É plausível imaginar que animais alteram o padrão de locomoção (os chamados “gaits”) porque em determinado(s) aspecto(s) o novo padrão adotado deve ser vantajoso (por exemplo, minimizar o custo energético e/ou reduzir picos de força sobre músculos e esqueleto para evitar injúrias sobre tais estruturas). Neste sentido, Heglund et. al. (1974)

faz inferências a elementos adicionais que seriam recrutados a cada padrão de locomoção. Estes novos elementos possibilitariam maior estoque de energia elástica e, por conseqüência, um abrandamento no incremento do custo energético com a elevação da velocidade. Tais suposições foram substancialmente ancoradas em estudos posteriores que demonstraram que vertebrados de grande porte exibem a capacidade de estocar e recuperar consideráveis quantias de energia potencial elástica durante a locomoção (Full, 1991). Especificamente, esta capacidade foi inferida quando se constatou que a eficiência do corpo com um todo (trabalho positivo efetuado pelo músculo/ energia química utilizada pelo músculo; > 25%) excede significativamente as estimativas de picos de eficiência para músculos isolados (até 25%; Cavagna et. al., 1964; Cavagna et. al., 1976; Cavagna & Kaneko, 1977; Cavagna et. al., 1977; Heglund, et. al., 1982b). Novas considerações a esse respeito serão oportunamente apresentadas adiante.

Para complementar as considerações relativas ao padrão de locomoção exibido pela espécie estudada, deve ser reiterado que vários estudos (Farley & Taylor, 1991; Hoyt & Taylor, 1981) mostram que quadrúpedes não primatas, em velocidades moderadas, tendem a trotar (rever Introdução/ A locomoção quadrúpede). No presente estudo, o trote não foi observado durante as velocidades intermediárias entre o andar e o galope. Sendo assim, este estudo apresenta um importante diferencial entre a locomoção quadrúpede do primata estudado (*Cebus apella*) e não primatas. Corroborando com as observações do estudo presente, Schmitt et. al. (2006), após avaliarem o padrão de locomoção em doze espécies de primatas durante a corrida, mencionam que todas as espécies estudadas adotam, em velocidades intermediárias (entre o andar e o galope), um

andar esquipado (patas anterior e posterior contra laterais movem-se juntas) sem a presença de uma fase exclusivamente aérea (as quatro patas sem contato com o substrato). Conforme mencionado acima, neste estudo os exemplares de *Cebus apella* também não exibiram uma fase exclusivamente aérea. Em adição, a movimentação simultânea das patas anteriores e posteriores contra laterais foi um padrão que se intensificou com o incremento da velocidade (até a transição para o galope). De acordo com as análises apresentadas em Schmitt et. al. (2006), o andar esquipado confere maior estabilidade. Segundo este estudo (Schmitt et. al., 2006), o referido padrão de locomoção (andar esquipado) assegura um contínuo contato do corpo com a substrato, além de reduzir dramaticamente as oscilações do centro de massa. Isto pode explicar porque o trote é substituído pelo andar esquipado em grandes mamíferos terrestres (elefantes, por exemplo) e em mamíferos arbóreos (primatas, por exemplo), que estão continuamente se locomovendo sobre galhos instáveis (Schmitt et. al., 2006). Neste contexto, deve ser mencionado que Lemelin et. al. (2003) verificou que o padrão de locomoção exibido por primatas também é observado em um marsupial arborícola (*Caluromys philander*). Tal observação sustenta a interpretação de que o padrão de locomoção observado em primatas reflete uma adequação para a movimentação no estrato arbóreo.

Medidas cinemáticas

Além de convergirem, no tocante ao padrão de locomoção, os dados deste estudo e os resultados de Vilensky (1980) também convergem com respeito à magnitude dos parâmetros cinemáticos (frequência e comprimento dos passos) em relação ao que é exibido por quadrúpedes não primatas de similar massa corpórea. Especificamente, no presente estudo, a frequência de passos dos macacos-pregos (*Cebus apella*) na velocidade de transição para o galope atingiu, em média, $\pm 60\%$ do valor esperado para quadrúpedes não primatas com massa corpórea correspondente (rever Resultados/ Resultados Cinemáticos/ Tabela 1.2). Por outro lado, o comprimento dos passos alcançou, em média, $\pm 131\%$ do valor predito para quadrúpedes não primatas de similar massa corpórea (rever Resultados/ Resultados Cinemáticos/ Tabela 1.3). Vilensky (1980) reporta que a frequência de passos da *Macaca mullata* é, aproximadamente, metade do valor esperado para quadrúpedes não primatas. Com relação ao comprimento dos passos da *Macaca mullata*, tal parâmetro foi o dobro do que seria predito para os respectivos quadrúpedes de mesma massa corpórea (Vilensky, 1980). Apesar do fato dos dados (frequência de passos e comprimento dos passos) de Vilensky (1980) apresentarem um maior grau de diferenciação em relação ao que seria esperado para um não primata quadrúpede, fato é que no estudo realizado por Vilensky (1980), e no presente estudo, ambas as espécies de primatas (*Cebus apella* e *Macaca mulatta*) exibiram medidas cinemáticas totalmente distintas do que seria anunciado para um quadrúpede não primata, com massa corpórea similar (frequência de passos menor e comprimento dos passos maior). Corroborando com tal

observação, Alexander & Maloiy (1984), ao avaliar dados relativos à locomoção de primatas (*Galapago crassicaudatus*, *Cercopithecus aethiops*, *Papio spp.*, *Macaca mulatta*, *Macaca speciosa*, *Gorilla gorilla* e *Pan troglodites*), concluem que primatas quadrúpedes exibem, qualquer que seja a velocidade, comprimento dos passos maiores do que seria predito para quadrúpedes não primatas. Em adição, esses pesquisadores (Alexander & Maloiy, 1984) também mencionam que ao galopar quadrúpedes primatas apresentam frequência de passos com valores menores do que seria esperado para quadrúpedes não primatas. Em contrapartida, quando a atenção é voltada para a velocidade de transição para o galope, o que se constata é que tanto o exemplar de *Macaca mulatta* (Vilensky, 1980), quanto os indivíduos da espécie *Cebus apella* (utilizados neste estudo), adotam o galope como padrão de locomoção em velocidades próximas ao que seria esperado para um quadrúpede não primata de mesma massa corpórea. Para um quadrúpede hipotético de três quilogramas, o que se espera, segundo a equação de predição expressa por Heglund & Taylor (1988), é que o mesmo adote o galope como padrão de locomoção a 7 Km/h. Conforme mencionado acima, os exemplares de *Cebus apella* (este estudo) e o exemplar de *Macaca mulatta* (Vilensky, 1980) transitaram para o galope a ± 7 Km/h e 6,5 Km/h, respectivamente. Assim sendo, o aspecto mais interessante de tal constatação é que, a despeito das diferenças relativas à frequência e comprimento dos passos, os fatores que parecem governar a transição para o galope em quadrúpedes não primatas, também parecem ditar tal transição em quadrúpedes primatas. Considerações adicionais a este respeito serão expressas adiante.

A despeito dos macacos-pregos exibirem, em dada velocidade, valores de frequência de passos mais baixos do que seria esperado para um quadrúpede não primata de similar massa corpórea, nossos dados indicam que tal parâmetro corresponde ao elemento preponderante para adequação da locomoção a novas condições do meio (alteração de velocidade – rever Resultados/ Resultados Cinemáticos/ Figuras 1.1 até 1.12). A observação destes dados, a princípio, também permite apontar o tempo de contato como elemento central para a acomodação da locomoção animal a velocidades mais altas. Todavia, deve ser reiterado que nossos dados indicam que a duração da fase aérea de determinado membro (anterior direito ou posterior direito), ao longo do ciclo de passo, não se altera substancialmente com a velocidade (rever Resultados/ Resultados Cinemáticos/ Figuras 1.13 até 1.16). Deste modo, pode ser afirmado que a redução na frequência de passos com o incremento da velocidade ocorre, preponderantemente, em função de uma redução proeminente da fase de contato. Assim sendo, a duração do tempo de contato pode ser interpretada como uma função direta da duração da frequência de passos.

A estratégia de ajustar a velocidade da locomoção com base em alterações na frequência de passos, indubitavelmente, pode ser reconhecida como o mecanismo mais provável. Tal afirmação está ancorada em estudos anteriores que já objetivavam elucidar as relações entre energética e mecanismos de locomoção terrestre. Dentre esses estudos, a investigação de Hill (1950) merece destaque. Nesse estudo (Hill, 1950), é proposto que cada grama de músculo realiza a mesma quantidade de trabalho e consome a mesma quantidade de energia durante um passo. Como animais menores, em função de suas pernas mais curtas,

têm que desenvolver um número maior de passos para cumprir uma mesma distância, inevitavelmente, para desenvolver uma velocidade similar, animais menores devem exibir uma frequência de passos maior e consumir energia em taxas mais elevadas. Quase três décadas depois, Heglund et. al. (1974) também fizeram avaliações centradas no mecanismo subjacente à locomoção terrestre. Nesse estudo (Heglund et. al, 1974), além de ser novamente demonstrado que a frequência de passos aumenta com a elevação da velocidade, foi pela primeira vez reportado que tal parâmetro varia regularmente com a massa corpórea (massa corpórea^{-0,14}), quando mamíferos quadrúpedes correm em velocidades nas quais se constata a transição do trote para o galope. Tal descoberta, conduziram Taylor et. al. (1982) a comparar o custo energético da locomoção de quadrúpedes terrestres em velocidades fisiologicamente equivalentes (velocidade de transição do trote para o galope). Os resultados desse estudo (Taylor et. al., 1982) mostraram que o custo energético por passo para cada grama de músculo é praticamente o mesmo, tanto para grandes como para pequenos animais. Assim sendo, tais dados indicam que o estudo de Hill (1950), a despeito de não ter utilizado velocidades fisiologicamente equivalentes (efetuou medidas em picos de velocidade), exibiu uma lógica correta.

As observações acima indicam que nossos resultados são coerentes com resultados reportados previamente na literatura (Heglund et. al., 1974; Heglund & Taylor, 1988, por exemplo), ou seja, os resultados aqui apresentados mostram que os exemplares de *Cebus apella* se acomodam a velocidades mais altas, preponderantemente, diminuindo a frequência de passos e, por consequência, o tempo de contato. Em adição, análises estatísticas empregadas neste estudo (análise com delineamento split-plot

com correção pelo método de Salterthwaite) indicam que a mudança na inclinação não promove alteração significativa nos parâmetros cinemáticos (frequência de passos, tempo de contato e comprimento dos passos dos membros anterior direito e posterior direito) investigados neste estudo (rever Resultados/ Resultados Cinemáticos/ Tabela 1.1). Todavia, estas análises (análise com delineamento split-plot com correção pelo método de Salterthwaite) indicam que a inclinação, quando associada ao fator velocidade (rever Resultados/ Resultados Cinemáticos/ Tabela 1.1), responde por alterações nos parâmetros cinemáticos mencionados (rever Resultados/ Resultados Cinemáticos/ Tabela 1.1). Sendo assim, é coerente inferir que além da necessidade de ter que adequar a velocidade de movimentação dos membros a novas condições do meio (velocidades mais elevadas), outros fatores também podem ser preponderantes no tocante à amplitude dos parâmetros citados, quando a inclinação é considerada. Dentre os hipotéticos fatores, uma sobrecarga sobre a musculatura dos membros inferiores, em função da inclinação, pode ser uma possibilidade. Para gerar mais força para suprir a demanda imposta pela nova condição, a taxa de geração de força teria que se intensificar na respectiva musculatura e/ou o volume de fibras musculares ativas teria que aumentar. A esse respeito, deve ser destacado que, ao investigar aspectos biomecânicos da locomoção em cavalos, Dutto et. al. (2004) demonstraram que, quando estes animais são submetidos a corridas em um plano inclinado (10% de inclinação) há uma alteração na distribuição de forças entre membros anteriores e posteriores. Especificamente, nesse estudo (Dutto et. al., 2004) foi demonstrado que a 0% de inclinação, a força gerada pelos músculos dos membros anteriores e posteriores para suportar a massa corpórea é proporcional à distribuição do peso destes

animais junto aos respectivos membros (57% da força total sendo gerada por membros anteriores e 43% por membros anteriores). Já a 10% de inclinação, o que se constata é uma intensificação da participação dos membros posteriores (52% da força total sendo gerada por membros anteriores e 48% por membros anteriores). Com base nos resultados de Dutto et. al. (2004), pode-se inferir que a inclinação em *Cebus apella* pode estar impondo, conforme a situação acima (estudo de Dutto et. al., 2004), uma sobrecarga sobre a musculatura dos membros inferiores. Neste sentido, seria importante testar esta possibilidade em *Cebus apella*. Aqui deve ser mencionado que, segundo Demes et. al. (1994), primatas exibem um tipo de locomoção cuja propulsão é desencadeada a partir dos membros traseiros. Sendo assim, dados que demonstrem a ocorrência, ou não, de sobrecarga sobre a musculatura dos membros posteriores em primatas, assim como ocorre em cavalos quando correm em plano inclinado (Dutto et. al., 2004), poderiam trazer uma importante contribuição para o entendimento mais amplo da locomoção de quadrúpedes terrestres.

Sítios de armazenamento de energia

Durante este estudo, análises pontuais capazes de detectar, no macaco-prego, estrutura(s) capaz(es) de aumentar a eficiência muscular durante a locomoção não foram efetuadas. Todavia, é importante reiterar que há dados na literatura que indicam que a eficiência muscular tende a aumentar com o incremento da velocidade, durante a locomoção de quadrúpedes terrestres. Especificamente, conforme mencionado anteriormente (rever Introdução/ Energética da locomoção terrestre), Heglund et. al. (1982b) demonstraram que o trabalho positivo total da locomoção, excluindo-se o fator massa (massa-específico), aumenta de modo curvilíneo com a velocidade. Já o custo metabólico da locomoção massa-específico (Taylor et. al., 1982) aumenta linearmente com a velocidade. Sendo assim, a análise conjunta destes dados mostra que é plausível pressupor que a eficiência muscular deva aumentar em velocidades mais altas. Seguindo nesta linha de coerência, e embasado em dados experimentais, Alexander (1984) afirma que durante a corrida, a energia pode ser estocada temporariamente como energia potencial elástica em tendões e outras estruturas músculo-esqueléticas para posteriormente ser convertida em energia cinética e energia potencial gravitacional.

De acordo com o esboço acima, é aceitável imaginar que, assim como outros quadrúpedes, o macaco-prego deva apresentar estruturas que possam ser vinculadas a um aumento na eficiência muscular. Os nossos resultados indicam que a coluna pode ser um sítio importante para o armazenamento de energia elástica, durante a locomoção. Conforme pode

ser observado em Resultados (Amplitude de flexão/ Figuras 2.1 e 2.2), em ambas as inclinações (0% e 10%) à quais os animais foram submetidos, a amplitude de flexão da coluna tende a aumentar com o incremento da velocidade. Este comportamento credencia tal segmento corpóreo como provável sítio para armazenamento de energia durante a locomoção. A atribuição desta importante função à coluna pode estar respaldada, de certa forma, em características morfológicas dessa estrutura em *Cebus apella*. Erikson (1963) revela que o gênero *Cebus* exibe uma região lombar mais extensa em razão de um maior número de vértebras lombares. Segundo Erikson (1963) e Fleagle (1988), como conseqüência da existência de uma região lombar mais alongada, haveria um incremento na capacidade de flexão e extensão de tal segmento. Como resultado, uma força propulsora extra poderia ser fornecida, eventualmente, para o salto.

Com respeito aos dados relativos às amplitudes de flexão e extensão (fase aérea e fase de contato) das juntas corpóreas analisadas (cotovelo direito e joelho direito), deve ser mencionado que, como padrão geral, nossos resultados indicam que as respectivas amplitudes (flexão e extensão em ambas as fases) tendem a aumentar com a velocidade, quando se trata do joelho. Especificamente, com respeito ao cotovelo, os dados mostram que apenas a amplitude de flexão durante a fase aérea (0% e 10% de inclinação) e a amplitude de extensão durante a fase de contato (10% de inclinação), parecem estar relacionadas à velocidade (rever Resultados/ Amplitude de flexão e extensão/ Figuras 2.3 até 2.10). Quanto ao joelho, exceto a amplitude de extensão do joelho (0% e 10% de inclinação), os demais parâmetros estão todos vinculados à velocidade (rever Resultados/ Amplitude de flexão e extensão/ Figuras 2.11 até 2.18).

Para entender o comportamento diferenciado exibido por tais juntas (cotovelo e joelho), talvez seja importante nos reportarmos ao estudo de Heglund & Cavagna (1985). Esse estudo mostrou que o pico de eficiência em músculos de ratos e sapos é mais elevado após estiramento prévio dos músculos. Assim sendo, pode-se esperar que as amplitudes de flexão e extensão sejam constatadas com maior facilidade nas juntas correspondentes aos membros que predominantemente geram força e, portanto, desenvolvem mais trabalho durante a locomoção. No macaco-prego, conforme mencionado acima (rever Discussão/ Padrão de locomoção), os membros posteriores são os responsáveis pela propulsão. Assim sendo, é de se esperar que alterações nas amplitudes de flexão e extensão do joelho sejam mais significativas que no cotovelo. Para finalizar, deve ser mencionado que as estruturas dos membros (músculos e tendões) podem, potencialmente, ser importantes sítios para o armazenamento de energia. Tal afirmação está embasada em estudos que demonstram que sobretudo os tendões são capazes de minimizar consideravelmente o custo energético da locomoção a partir do estoque de energia potencial elástica. Como exemplo, podemos citar o estudo de Ker et. al. (1987). Nesse estudo, foi demonstrado que a energia cinética e a energia potencial estocadas em estruturas elásticas (tendões, principalmente) do pé em seres humanos, durante a primeira metade da fase de contato, são posteriormente utilizadas durante a segunda metade da respectiva fase, a partir do recolhimento elástico. Sendo assim, podemos entender as estruturas elásticas dos membros como candidatos potenciais a sítios de armazenamento de energia em *Cebus apella*. Obviamente, tais suposições precisam ser experimentalmente comprovadas. Por fim, deve ser mencionado que há estudos que

demonstram a importante participação de estruturas elásticas dos membros, com respeito ao armazenamento de energia, em outros animais (Alexander et. al., 1979; Alexander & Dimery, 1985, Dimery & Alexander, 1985; Dimery et. al., 1986; Ker et. al., 1986). Esses estudos encontram-se comentados de forma abreviada na Introdução (rever energética da locomoção terrestre).

O custo da locomoção

O primeiro aspecto a ser abordado com respeito aos experimentos que envolveram medidas de taxa metabólica (consumo de oxigênio) deve ser o número de animais utilizados e a faixa de velocidades empregada (2 a 4 Km/h). A expectativa inicial, com relação aos experimentos que envolveram medidas energéticas, era efetuar tais medidas em toda a faixa de velocidade empregada nos experimentos que envolveram apenas medidas cinemáticas (2 a 8 Km/h). Todavia, como os experimentos relativos a medidas metabólicas impunham aos animais a obrigatoriedade de correr com maior constância e, por um tempo mais elevado (cinco minutos), a dificuldade foi muito maior. Disso resultou que apenas uma parcela dos animais (n=4), em velocidades mais baixas (até 4 Km/h), conseguiu desenvolver o protocolo estipulado a contento. Conforme mencionado anteriormente (Materiais e métodos), mesmo os animais que apresentaram um padrão de locomoção sobre a esteira rolante adequado aos nossos propósitos, em velocidades acima de 5 Km/h começavam a buscar estratégias para evitar a corrida durante o experimento. Dentre as estratégias observadas, apoiar-se no fundo e nas laterais da esteira e apoiar-se com os dedos na saída de ar da câmara eram as mais comuns.

Em decorrência das dificuldades experimentais apresentadas acima, o número amostral dos experimentos que envolveram medidas de taxas metabólicas ficou mais restrito. Conseqüentemente, todas as considerações efetuadas sobre os respectivos dados experimentais devem sempre estar atreladas às limitações interpretativas impostas pelo reduzido número amostral. Feito tal ressalva, o primeiro aspecto que pode ser abordado com respeito a esse conjunto de dados (consumo de oxigênio) é

o delineamento do mesmo frente à variação de velocidade. Conforme esperado, o consumo de oxigênio dos sujeitos experimentais utilizados aumentou com o incremento da velocidade (rever Resultados/ Resultados Metabólicos/ Figuras 3.1 e 3.2). Em adição, com respeito a esse conjunto de dados, também deve ser citado que os mesmos (dados de consumo de oxigênio – Resultados/ Resultados Metabólicos/ Figuras 3.1 e 3.2), em sua maioria, exibiram valores muito próximos (entre 90% e 100%) daqueles previstos por Taylor et. al. (1982) para quadrúpedes não primatas, nas respectivas velocidades (rever Resultados/ Resultados Metabólicos/ Tabela 3.1). A exceção, conforme pode ser observado na tabela 3.1, ficou por conta do animal designado por P. Este indivíduo exibiu valores de consumo de oxigênio que estão entre 62% e 79% dos valores preditos (por Taylor et. al., 1982). Tal disparidade com relação aos resultados dos demais sujeitos experimentais utilizados, pelo menos em parte, pode ser explicada pelo desempenho específico desse animal. Sobretudo nos experimentos a 0% de inclinação (2 a 4 Km/h), apesar de que em nenhum momento ele tenha tentado buscar apoio, este animal tinha a constância de seus movimentos interrompida por pequenas quedas. Ao reavaliar as filmagens dos experimentos realizados com esse indivíduo, percebe-se, a todo o momento, que a sua atenção se voltava para o recinto (olhava para trás). Este comportamento, provavelmente, deve ter conduzido a uma falta de atenção, que acabava por proporcionar as pequenas quedas mencionadas. Em função do ocorrido, é plausível imaginar que os dados obtidos (consumo de oxigênio) tenham sofrido interferências ocasionadas pela quebra na constância dos movimentos.

O próximo aspecto a ser abordado diz respeito às hipóteses levantadas por Taylor (Taylor et. al., 1980). Por mais de três décadas,

Taylor e colaboradores examinaram como a energética e os mecanismos de locomoção estão associados entre si. Durante esses anos, inúmeros estudos (Fedak et. al., 1982; Heglund & Taylor, 1988; Heglund et. al., 1982; Heglund et. al., 1982b; Kram & Taylor, 1990; Taylor, 1985; Taylor, et. al., 1980; Taylor, et. al., 1982) foram conduzidos, mostrando que o custo energético da locomoção é determinado pelo custo de geração de força nas fibras musculares. Tal hipótese se apóia em um robusto corpo teórico, onde Rome (1992) demonstrou que em velocidades mais elevadas os animais devem recrutar fibras mais rápidas e, portanto, mais dispendiosas (rever Introdução/ Energética da locomoção terrestre). Partindo do pressuposto de que a hipótese de Taylor está correta a princípio, a seguinte previsão pode ser feita a partir dos dados obtidos neste e em outros estudos (Alexander & Maloiy, 1984; Vilensky, 1980) que objetivaram avaliar a locomoção em quadrúpedes primatas: Se quadrúpedes não primatas, numa dada velocidade, exibem frequência de passos mais alta que quadrúpedes primatas, então, estes últimos deverão estar recrutando, na velocidade em questão, fibras musculares mais lentas em relação àquelas que seriam recrutadas por quadrúpedes não primatas. Conseqüentemente, ao se aplicar a hipótese proposta por Taylor, quadrúpedes primatas devem exibir taxas de consumo de oxigênio também mais baixas que quadrúpedes não primatas em uma dada velocidade. Os dados aqui apresentados, apesar de limitados quanto à faixa de velocidades empregada e número amostral, não mostram isso (rever Resultados/ Resultados Metabólicos/ Tabela 3.1). Assim sendo, a seguinte indagação pode ser feita: O que explica taxas de consumo similares entre quadrúpedes primatas e não primatas em uma dada velocidade se os mesmos diferem significativamente quanto à frequência de passos? Para

responder essa questão, é necessário tecer considerações com respeito à intensidade da força a ser gerada, uma vez que é plausível imaginar que um quadrúpede com uma dada massa corpórea, primata ou não primata, precisa gerar, a partir do seu sistema muscular, uma força cuja intensidade seja condizente com a potência (trabalho/tempo) necessária para o deslocamento do tronco e membros, em uma determinada velocidade. Se admitirmos que a hipótese de Taylor (Taylor et. al., 1980) está correta, a similaridade entre valores de consumo de oxigênio esperados e observados no presente estudo apóia tal idéia (rever Resultados/ Resultados Metabólicos/ Tabela 3.1). Em adição, aqui também deve ser mencionado que Biewener (1989), Goldspink (1980) e Rome et. al. (1990) demonstraram que o pico de força por área de secção transversal de músculo, em mamíferos, é aproximadamente constante ($\pm 50 \text{ N/cm}^2$). Os valores obtidos a partir das equações de predição para primatas, e para mamíferos em geral (exceto espécies saltadoras), expressas em Alexander et. al. (1981), mostram que ambos os grupos exibem áreas de secção transversal bastante similares, na maioria dos grupos musculares estudados (rever Resultados/ Resultados Cinemáticos/ Tabela 1.6). Assim sendo, tais dados também corroboram a idéia de que quadrúpedes primatas e quadrúpedes não primatas devem gerar intensidades de força similares para suprir a potência necessária durante a locomoção. Todavia, esses dados, assim como os dados de metabolismo apresentados neste estudo, ainda não são suficientes para esclarecer como quadrúpedes primatas geram intensidades de força similares a quadrúpedes não primatas ao desempenharem um padrão locomotor caracterizado por frequências de passos mais baixas. Com base nos resultados disponíveis, a resposta para tal indagação parece estar na quantidade de massa muscular

utilizada. Segundo as equações alométricas de Alexander et. al. (1981), os primatas, quando comparados a mamíferos não primatas (excluindo mamíferos saltadores), exibem grupos musculares associados aos membros posteriores com maior massa muscular (rever Resultados/ Resultados Cinemáticos/ Tabela 1.6). Sendo assim, é plausível imaginar que para a realização de determinado trabalho, os quadrúpedes primatas possam gerar força em intensidades similares às exibidas por quadrúpedes não primatas empregando uma maior massa muscular. Especificamente, as taxas mais baixas de geração de força estariam sendo compensadas por uma maior massa muscular ativa. Por fim, deve ser mencionado que o incremento na massa muscular associada aos membros traseiros condiz com animais que, conforme mencionado anteriormente, exibem um tipo de locomoção cuja propulsão é desencadeada a partir dos membros traseiros (Demes et. al., 1994).

Ainda com respeito à relação consumo de oxigênio e intensidade de geração de força, algumas observações feitas em nossos experimentos devem ser citadas, pois, a princípio, corroboram com tal relação. Conforme mencionado anteriormente (Resultados/ Resultados Metabólicos), um dos animais (designado por C) utilizados nos experimentos de medida de taxa metabólica a 10% de inclinação correu por praticamente todo o experimento com a cauda apoiada na parte traseira da esteira (2 Km/h e 4 Km/h, principalmente). Conforme pode ser constatado na figura 3.2 (Resultados/Resultados Metabólicos), na condição experimental destacada (2 Km/h e 4 Km/h – 10% de inclinação) o consumo de oxigênio massa –específico deste indivíduo foi sensivelmente mais baixo que o exibido pelos mesmo sujeito a 0% de inclinação. Esta informação torna-se relevante quando se verifica que as

frequências de passos (rever Resultados/ Resultados Cinemáticos/Figura 1.1 até figura 1.4) e os tempos de contato (rever Resultados/ Resultados Cinemáticos/ Figura 1.9 até figura 1.12) deste animal, em ambas as condições experimentais (0% e 10% de inclinação), não exibem diferenças tão significativas como àquela constatada entre as taxas de consumo de oxigênio nos referidos experimentos (rever Resultados/ Resultados Metabólicos/ Figuras 3.1 e 3.2). Como o padrão de locomoção e os parâmetros cinemáticos (frequência de passos e tempo de contato) não alteraram de forma significativa, é plausível supor que a aceleração média do centro de massa não difere substancialmente nas duas condições (experimentos a 0% e 10% de inclinação). Se a massa do animal é a mesma, com base nas relações Newtonianas ($\text{Força resultante} = \text{massa} \times \text{aceleração}$), pode-se concluir que as resultantes das forças que estão atuando no sistema, em ambas as condições (0% e 10% de inclinação), devem ser similares. Todavia, o consumo de oxigênio mais baixo observado a 10% de inclinação indica que o animal está gerando força a partir dos seus músculos com menor intensidade (hipótese de Taylor et. al., 1980). Para que as resultantes sejam similares em ambas as condições, o déficit decorrente de uma geração de força muscular com menor intensidade deve ser suprido. Como o animal apoiava a cauda na parte traseira de esteira por praticamente todo o experimento, é plausível conceber que forças de reação (ação e reação), oriundas do contato com a parte de trás da esteira, possam estar suprindo o déficit acima mencionado. Sendo assim, nossas observações corroboram com a relação consumo de oxigênio e intensidade de geração de força (hipótese de Taylor et. al., 1980). Para finalizar, é importante mencionar que o comprimento dos passos não foi destacado na comparação acima

(condição a 0% e 10% de inclinação) porque, em ambas as condições, a magnitude de tal parâmetro ficou oscilando ao redor de 30 centímetros.

Outro aspecto que tem que ser considerado quando se quer tecer considerações a respeito da energética da locomoção terrestre é o custo de transporte. Este parâmetro foi inicialmente investigado por Taylor et. al. (1970). Nesse estudo, Taylor e colaboradores demonstraram que, em quadrúpedes, tal parâmetro tende a diminuir com o incremento da velocidade. Posteriormente, Fedak & Seeherman (1979), além de chegar às mesmas conclusões, também demonstraram que o custo de transporte, em dada velocidade, não difere significativamente entre bípedes e quadrúpedes. Resultados dessa natureza conduziram a estudos posteriores (Alexander et. al., 1979; Dimery & Alexander, 1985; Dimery et. al., 1986; Ker et. al., 1986) que se concentraram na investigação de possíveis sítios de armazenamento de energia. No presente estudo, os dados relativos a essa questão seguem o perfil esperado, ou seja, a redução do consumo de oxigênio (portanto, redução da energia aeróbia transferida) com o incremento da velocidade (rever Resultados/ Resultados Metabólicos/ Figuras 3.3 e 3.4). Em adição, também deve ser mencionado que neste estudo também há indícios de que a redução no custo de transporte é decorrente do estoque e da reutilização de energia em estruturas elásticas (rever Discussão/ Sítios de armazenamento de energia).

As considerações acima mostram que os dados obtidos neste estudo propiciaram que a discussão dos mesmos fosse desenvolvida em inúmeras frentes. Durante esta ampla discussão, evidenciou-se que os dados deste estudo, em diversos aspectos, se ajustaram a tendências ou hipóteses construídas em estudos diversos que utilizaram uma ampla variedade de modelos experimentais. Todavia, os resultados do nosso estudo ganham

importância do ponto de vista biológico quando também são analisados em conjunto com observações do comportamento da espécie em seu ambiente natural. Neste sentido, acreditamos que os nossos resultados também possam ser perfeitamente interpretados sob uma perspectiva ecológico-comportamental. Conforme mencionado anteriormente, a despeito de sua ampla capacidade adaptativa a diversos habitats que, em boa parte pode ser associada a sua flexibilidade alimentar (Kinzey, 1997), a espécie *Cebus apella* preferencialmente explora florestas com o dossel fechado, ocupando estratos que se encontram entre 5 e 20 metros de altura (Kinzey, 1997). Inserido em tal ambiente, até mesmo pela dificuldade imposta por inúmeros obstáculos (galhos, por exemplo), estes animais não devem se deparar com a necessidade de ter que desenvolver por grandes distâncias uma corrida sustentada. O mais provável é imaginar que os indivíduos da espécie *Cebus apella* tenham que saltar de um galho para outro ou realizem corridas inesperadas, porém de curtas distâncias. Para desempenhar com eficácia tais atividades, deve-se esperar que estes animais exibam uma locomoção explosiva para, por exemplo, capturar uma presa, escapar de um potencial predador, ou vencer com pujança a gravidade que se opõe durante o salto. Neste sentido, a interpretação dada aos nossos resultados condiz com as situações descritas. É coerente imaginar que, para se locomover rapidamente em direção a estratos mais elevados, estes animais devem apresentar um maior volume muscular associado aos membros posteriores. Este volume muscular mais elevado poderia, a princípio, proporcionar a propulsão necessária nas situações acima descrita. Em adição, também pode ser concebido que o respectivo volume muscular exiba um predomínio de fibras rápidas. Tais fibras poderiam dar suporte à explosiva locomoção destes animais observada em

cativeiro (observada ao longo do desenvolvimento do presente estudo) e em seu ambiente natural (Jalles-Filho, informação pessoal). Obviamente, estudos posteriores precisam ser desenvolvidos para comprovar o predomínio mencionado.

Conclusão

Nossas observações mostram que *Cebus apella* se locomove em velocidades baixas e moderadas, seguindo predominantemente o padrão de locomoção definido por Hildebrand (1967) como seqüência diagonal. Nossos resultados também indicam que a frequência de passos é o parâmetro preponderantemente ajustado para o animal conseguir suportar as alterações do meio (alteração na velocidade). Em adição, os resultados também indicam que a coluna pode ser um importante sítio de armazenamento de energia em *Cebus apella*. Por fim, a integração dos resultados metabólicos e cinemáticos sugere que uma taxa mais baixa de geração de força por parte das fibras musculares pode, ao menos em parte, estar sendo compensada por uma maior massa muscular ativa.

RESUMO

O presente estudo teve como objetivo avaliar o custo energético e alguns aspectos da biomecânica associados à locomoção em *Cebus apella* (macaco-prego). Para tanto, medidas de taxa metabólica (consumo de oxigênio) e de parâmetros cinemáticos (frequência de passos, tempo de contato das patas com o plano de apoio, comprimento dos passos e amplitudes de flexão e extensão de juntas e segmentos corpóreos) foram obtidas com os sujeitos experimentais se locomovendo sobre esteira rolante. Nossos resultados mostram que apesar da espécie estudada exibir frequência de passos inferior ao esperado para mamíferos quadrúpedes de massa corpórea similar, esse parâmetro cinemático é o elemento preferencial do padrão de locomoção que é ajustado para que o animal possa suportar as novas condições do meio (alteração de velocidade). Em adição, os dados de consumo de oxigênio obtidos neste estudo indicam que diferenças significativas não devem ser esperadas entre o custo energético da locomoção de quadrúpedes primatas e não primatas. Sendo assim, foi possível inferir que um outro elemento, além da taxa de geração de força (inferida a partir da frequência de passos), pode responder pela magnitude do custo energético da locomoção em primatas. Nossas inferências sugerem que características anatômicas de primatas (maior volume muscular associado aos membros posteriores) podem constituir-se no elemento central para o entendimento do custo metabólico exibido pela espécie estudada (similar a quadrúpedes não primatas). Por fim, deve ser salientado que nossos dados indicam que a flexão da coluna pode ser um importante mecanismo para armazenamento de energia (energia elástica) durante a locomoção em *Cebus apella*, sobretudo em velocidades mais altas.

ABSTRACT

This study aimed to evaluate the energy expenditure and biomechanical aspects associated to the locomotion of *Cebus apella* (capuchin monkey). Measurements of metabolic rate (oxygen consumption) and kinematic parameters (stride frequency, foot contact time, step length and degree of flexion-extension of the joints and body segments) were obtained with the experimental subjects moving on a motorized treadmill. Our results show that although the species studied displays a lower stride frequency than quadruped mammals with similar body masses, this is the kinematic parameter that is preferentially adjusted by the animal to cope with faster velocities. In addition, oxygen consumption data obtained in this study indicate that significant differences between the energy cost of locomotion of primates and non-primates quadrupeds should not be expected. Based on this result, we suggest that another element besides the rate of generating force (inferred from the stride frequency) could explain the energy cost of locomotion in primates. We suggest that anatomic characteristics of primates (larger muscular volume associated with the hind limbs) might be a key element to understand the cost of locomotion showed by capuchin monkeys (similar to non-primate quadrupeds). Our results also indicate that flexion of the column can be an important mechanism for elastic energy storage during locomotion in *Cebus apella*, particularly at higher velocities.

ANEXO I

(Figuras)



Figura 1 – *Cebus apella* (macaco-prego).



Figura 2 – Vista externa do laboratório e do recinto utilizado para manter os animais.



Figura 3 – Objeto de calibração.



Figura 4 – Digitalização de pontos pertencentes ao modelo espacial.

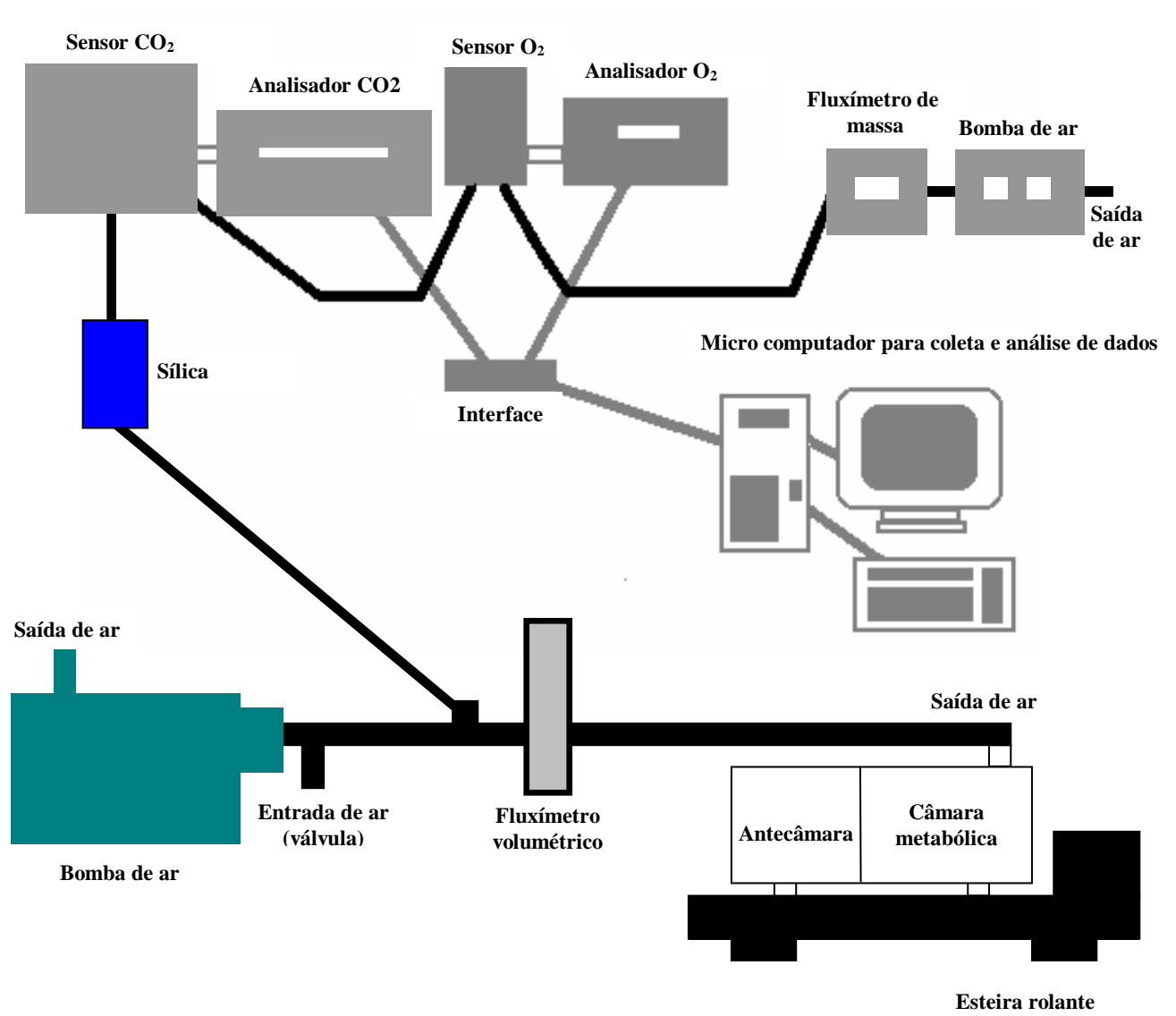


Figura 5 – Desenho experimental.

ANEXO II

(Cálculos)

❖ **Consumo de oxigênio (Withers, 1977).**

$$VO_2 = (VE \cdot (FIO_2 - FEO_2) - VCO_2 \cdot FIO_2) / (1 - FIO_2)$$

VO₂ (taxa de consumo de oxigênio).

VE (fluxo de ar que sai da câmara).

FIO₂ (concentração fracional de oxigênio entrando na câmara).

FEO₂ (concentração fracional de oxigênio saindo da câmara).

VCO₂ (taxa de produção de gás carbônico).

Após o cálculo, o consumo de oxigênio foi corrigido para as condições normais de temperatura e pressão (STPD).

❖ **Consumo de oxigênio esperado (Taylor et. al., 1982).**

$$VO_2/M_b = 0,533 \cdot M_b^{-0,316} \cdot V + 6,03 \cdot M_b^{-0,303}$$

VO₂/M_b (consumo de oxigênio massa específica – mL de O₂/s·Kg).

M_b (massa corpórea – Kg).

V (velocidade – m/s).

❖ **Taxa metabólica basal (Kleiber, 1932).**

$$P = 3,6 \cdot M_b^{0,73}$$

P (taxa metabólica basal – Watts).

M_b (massa corpórea – Kg).

❖ **Custo de transporte esperado (Taylor et. al., 1970).**

$$M = 8,5 \cdot M_b^{-0,40} + 6,0/V \cdot M_b^{-0,25}$$

M (custo de transporte massa específica - mL de O₂/g·Km).

M_b (massa corpórea – g).

V (velocidade – Km/h).

❖ **Frequência de passos do membro anterior esperada para a transição trote-galope (Heglund & Taylor, 1988).**

$$F_{\text{esp}}=4,19 \cdot M_b^{-0,150}$$

F_{esp} (frequência esperada para a transição trote-galope - pata dianteira direita - passos/s).

M_b (massa corpórea – Kg).

❖ **Velocidade esperada para a transição trote-galope (Heglund & Taylor, 1988).**

$$V_{\text{esp}}=1,54 \cdot M_b^{0,216}$$

V_{esp} (velocidade esperada para a transição trote-galope – m/s).

M_b (massa corpórea – Kg).

❖ **Tempo de contato do membro posterior esperado para quadrúpedes (Hoyt et. al., 2000).**

$$tc_{\text{esp}}=0,80 \cdot L^{0,84} / V^{0,87}$$

tc_{esp} (tempo de contato esperado para o membro posterior – s).

L (comprimento do membro posterior – m).

V (velocidade – m/s).

❖ **Comprimento do passo do membro posterior esperado para quadrúpedes (Heglund et. al., 1974).**

$$CP_{\text{esp}}=0,35 \cdot W_b^{0,38}$$

CP_{esp} (comprimento do passo esperado para o membro posterior – m).

W_b (massa corpórea – Kg).

❖ **Tamanho do membro anterior esperado para quadrúpedes (Alexander et. al., 1979).**

$$MA_{\text{esp}} = 131 * M_b^{0,363}$$

MA_{esp} (tamanho esperado para o membro anterior de quadrúpedes – mm).
 M_b (massa corpórea – Kg).

❖ **Tamanho do membro posterior esperado para quadrúpedes (Alexander et. al., 1979).**

$$MP_{\text{esp}} = 164 * M_b^{0,327}$$

MP_{esp} (tamanho esperado para o membro posterior de quadrúpedes – mm).
 M_b (massa corpórea – Kg).

❖ **Tamanho do membro anterior esperado para primatas (Alexander et. al., 1979).**

$$MA_{\text{esp}} = 153 * M_b^{0,345}$$

MA_{esp} (tamanho esperado para o membro anterior de primatas – mm).
 M_b (massa corpórea – Kg).

❖ **Tamanho do membro posterior esperado para primatas (Alexander et. al., 1979).**

$$MA_{\text{esp}} = 186 * M_b^{0,340}$$

MA_{esp} (tamanho esperado para o membro posterior de primatas – mm).
 M_b (massa corpórea – Kg).

❖ **Constantes das equações alométricas utilizadas nos cálculos das dimensões de grupos musculares associados aos membros posteriores (Alexander et. al., 1981).**

As equações têm o formato $X=aM^b$

M (massa corpórea – Kg).

X (massa do grupo muscular – g / comprimento da fibra muscular – mm).

Grupo Muscular	Quadrúpede	Massa Muscular		Comprimento da Fibra Muscular	
		A	b	a	b
Adutores	Primata	22,8	1,06	44,6	0,26
	Não Primata	21,1	1,10	43,9	0,27
Quadríceps	Primata	19,0	0,99	14,6	0,39
	Não Primata	10,2	1,08	15,6	0,32
Extensores do tornozelo	Primata	5,4	1,12	12,4	0,30
	Não Primata	5,1	0,97	10,6	0,14
Flexores	Primata	4,2	0,76	17,6	0,16
	Não Primata	1,6	1,01	10,6	0,20

ANEXO III
(Curvas Médias)

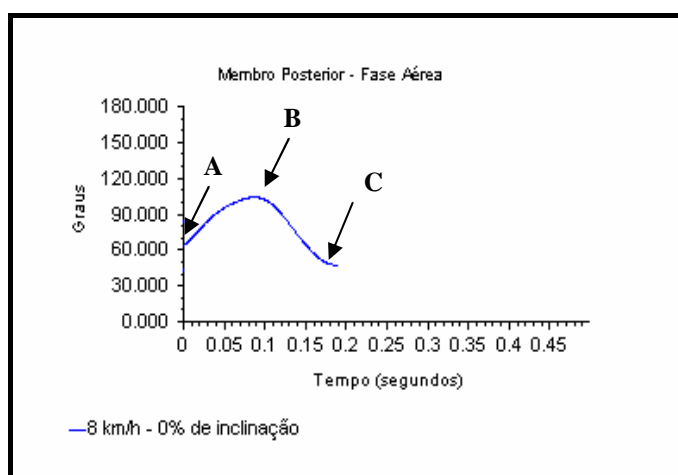
Após a completa digitalização dos quadros de imagens selecionados para a análise, o programa de computador empregado (Peak Motus 32) é capaz de calcular inúmeras variáveis cinemáticas relativas aos pontos e segmentos estabelecidos previamente no modelo espacial adotado (por exemplo, o ângulo formado entre dois segmentos consecutivos). Assim sendo, é possível obter para cada segmento de imagem selecionado, curvas que exibam a variação na amplitude de determinado parâmetro em função do tempo. Todavia, se o experimentador tem a sua disposição vários segmentos de imagens correspondentes a uma mesma condição experimental (por exemplo, inúmeros sujeitos experimentais correndo na mesma velocidade e inclinação), o programa Peak Motus 32 é capaz de gerar uma única curva baseada em dados individuais (curva média). Para tanto, basta que eventos comuns aos experimentos (por exemplo, início e final da fase de contato da pata anterior direita) tenham sido devidamente sinalizados quando da digitalização dos segmentos de imagens individuais. Aqui deve ser mencionado que o programa (Peak Motus 32) permite, ao longo da digitalização, fazer marcações para que as mesmas possam ser posteriormente utilizadas como pontos de referência para delimitação de eventos comuns aos diversos ensaios experimentais (por exemplo, início e final da fase de contato da pata anterior direita).

No estudo presente, antes de serem utilizados na construção de curvas médias, os dados individuais foram filtrados com o emprego do filtro digital Butterworth. Este filtro, segundo orientações contidas no próprio programa (Peak Motus 32) deve ser empregado para filtrar ruídos aleatórios que ocorrem em frequência constante. Como a digitalização manual impõe um erro aleatório em frequência constante, o filtro digital

Butterworth acaba se configurando como um filtro adequado para minimizar erros introduzidos pela digitalização manual. O âmbito da filtragem é controlado por um parâmetro do filtro, a frequência de corte. Neste estudo, a referida frequência foi estabelecida em 10 Hz.

Após a filtragem dos dados individuais, os mesmos foram empregados na construção de curvas médias. Para tanto, estes dados devem ser normalizados. A normalização ocorre de forma temporal, a intervalos de 0,5% do tempo total (duração dos segmentos de imagem delimitada por eventos preestabelecidos). Após a normalização, a interpolação da curva média é feita sobre o conjunto de dados empregado na construção da mesma. Para tanto, o programa (Peak Motus 32) utiliza um algoritmo apropriado (Cubic Spline).

De posse das curvas médias, as mesmas foram utilizadas para a obtenção de valores utilizados nos cálculos da amplitude de flexão (coluna, joelho e cotovelo) e extensão (joelho e cotovelo). A figura abaixo e as respectivas indicações exemplificam como estes parâmetros foram obtidos:



- Exemplo 1 - Amplitude de flexão do joelho (junta estudada no membro posterior) durante a fase aérea na velocidade e inclinação indicada (8 Km/h e 0% de inclinação): (coordenada correspondente ao eixo Y do ponto B) – (coordenada correspondente ao eixo Y do ponto A).
- Exemplo 2 - Amplitude de extensão do joelho (junta estudada no membro posterior) durante a fase aérea na velocidade e inclinação indicada (8 Km/h e 0% de inclinação): (coordenada correspondente ao eixo Y do ponto B) – (coordenada correspondente ao eixo Y do ponto C).

BIBLIOGRAFIA

Alexander, R. McN. 1975. Mechanics of bipedal locomotion. In Experimental Animal Biology (ed. P. Spencer Davis). Oxford: Pergamon. In Pennycuik, C. J. 1975. On the running of the gnu (*Connochaetes taurinus*) and other animals. J. Exp. Biol. 63. 775-799.

Alexander, R. McN. 1984. Stride lengths and stride frequencies of primates. J. Zool., Lond. 202. 557-582.

Alexander, R. McN. and Maloiy, G. M. O. 1984. Stride lengths and stride frequencies of primates. J. Zool. Lond. 202. 577-582.

Alexander, R. McN. and Dimery, N. J. 1985. Elastic properties of the forefoot of the Donkey, *Equus asinus*. J. Zool., Lond. (A) 205. 511-524.

Alexander, R. McN., Jayes, A. S., Maloiy, G. M. O. and Wathuta, E. M. 1979. Allometry of the limb bones of mammals from shrews (*Sorex*) to elephant (*Loxodonta*). J. Zool., Lond. 189. 305-314.

Alexander, R. McN., Maloiy, G. M. O., Njau, R. and Jayes, A. S. 1979b. Mechanics of running of the ostrich (*Struthio camelus*). J. Zool., Lond. 187. 169-178.

Alexander, R. McN., Jayes, A. S., Maloiy, G. M. O. and Wathuta, E. M. 1981. Allometry of the leg muscles of mammals. J. Zool. Lond. 194. 539-552.

- Barany, M. A. 1967. ATPase activity of myosin correlated with speed of muscle shortening. *J. Gen. Physiol.* 50. 197-218.
- Bartholomew, G. A. and Lighton, J. R. B. 1986. Oxygen consumption during hover-feeding in free-ranging Anna hummingbird. *J. Exp. Biol.* 123. 191-199.
- Baudinette, R. V., Gannon, B. J., Runciman, W. B. and Wells, S. 1987. Do cardiorespiratory frequencies show entrainment with hopping in the tammar wallaby? *J. Exp. Biol.* 129. 251-263.
- Baudinette, R. V., Snyder, G. K. and Frappell, P. B. 1992. Energetic cost of locomotion in the tammar wallaby. *Am. J. Physiol.* 262. R771-R778.
- Biewener, A. A. 1983. Allometry of quadrupedal locomotion: The scaling of duty factor, bone curvature and limb orientation to body size. *J. Exp. Biol.* 105. 147-171.
- Biewener, A. A. 1989. Scaling body support in mammals: Limb posture and muscle mechanics. *Science.* 245. 45-48.
- Biewener, A. A. and Taylor, C. R. 1986. Bone strain: A determinant of gait and speed? *J. Exp. Biol.* 123. 383-400.

- Biewener, A. A., Konieczynski, D. D. and Baudinette, R. V. 1998. In vivo muscle force-length behavior during steady-speed hopping in tammar wallabies. *J. Exp. Biol.* 201. 1681-1694.
- Camp, C. L. and Smith, N. 1942. Phylogeny and functions of the digital ligaments of the horse. *Mem. Univ. Calif.* 13 (2). 69-124. In Pennycuick, C. J. 1975. On the running of the gnu (*Connochaetes taurinus*) and other animals. *J. Exp. Biol.* 63. 775-799.
- Carrier, D. R., Gregersen, C. S. and Silverton, N. A. 1998. Dynamic gearing in running dogs. *J. Exp. Biol.* 201. 3185-3195.
- Cavagna, G. A. 1970. Elastic bounce of the body. *J. Appl. Physiol.* 29. 279-282 In Pennycuick, C. J. 1975. In Pennycuick, C. J. 1975. On the running of the gnu (*Connochaetes taurinus*) and other animals. *J. Exp. Biol.* 63. 775-799.
- Cavagna, G. A. and Margaria, R. 1966. Mechanics of walking. *J. Appl. Physiol.* 21. 271-278. In Pennycuick, C. J. 1975. On the running of the gnu (*Connochaetes taurinus*) and other animals. *J. Exp. Biol.* 63. 775-799.
- Cavagna, G. A. and Kaneko, M. 1977. Mechanical work and efficiency in level walking and running. *J. Physiol. Lond.* 268. 647-681.
- Cavagna, G. A., Saibene, F. P. and Margaria, R. 1964. Mechanical work in running. *J. Appl. Physiol.* 19. 249-256. In Full, R. J. 1991.

The concepts of efficiency and economy in land locomotion. 97-131. In *Efficiency and economy in animal physiology*. Ed. Blake, R.W. Cambridge Univ. Press. Boston.

Cavagna, G. A., Thys, H. and Zamboni, A. 1976. The sources of external work in level walking and running. *J. Physiol. Lond.* 262. 639-657.

Cavagna, G. A., Heglund, N. C. and Taylor, C. R. 1977. Mechanical work in terrestrial locomotion: Two basic mechanisms for minimizing energy expenditure. *Am. J. Physiol.* 233 (5). R243-R261.

Chaui-Berlinck, J. G. and Bicudo, J. E. P. W. 2000. Further analysis in open respirometry systems: An a-compartmental mechanistic approach. *Braz. J. Med. Biol. Res.* 33. 967-982.

Christel, M. I. and Billard, A. 2002. Comparison between macaques' and humans' kinematics of prehension: The role of morphological differences and control mechanisms. *Behavioral Brain Research.* 131. 169-194.

Dawson, T. J. and Taylor, C. R. 1973. Energetic cost of locomotion in kangaroos. *Nature.* 246 (5431). 313-314.

Demes, B., Larson, S. G., Stern Jr., J. T., Jungers, W. L., Biknevicius, A. R., Schmitt, D. 1994. The kinetics of primate quadrupedalism: "hindlimb drive" reconsidered. *J. Hum. Evol.* 26. 353-374.

Dimery, N. J. and Alexander, R. McN. 1985. Elastic properties of the hind foot of the Donkey, *Equus asinus*. J. Zool., Lond. (A) 207. 9-20.

Dimery, N. J., Ker, R. F. and Alexander, R. McN. 1986. Elastic properties of the feet of deer (Cervidae). J. Zool., Lond. (A) 208. 161-169.

Donelan, J. M., Kram, R. and Kuo, A. D. 2001. Mechanical and metabolic determinants of the preferred step width in human walking. Proc. R. Soc. Lond. B 268. 1985-1992. In Donelan, J. M., Kram, R. and Kuo, A. D. 2002. Mechanical work for step-to-step transitions is a major determinant of the metabolic cost of human walking. J. Exp. Biol. 205. 3717-3727.

Donelan, J. M., Kram, R. and Kuo, A. D. 2002. Mechanical work for step-to-step transitions is a major determinant of the metabolic cost of human walking. J. Exp. Biol. 205. 3717-3727.

Dutto, D. J., Hoyt, D. F., Cogger, E. A. and Wickler, S. J. 2004. Ground reaction forces in horses trotting up an incline and on the level over a range of speeds. J. Exp. Biol. 207. 3507-3514.

Eisenberg, J.F. 1989. Mammals of the Neotropics the Northern Neotropics, Volume 1. Panamá, Colombia, Venezuela, Guyana, Suriname, French Guiana. The University of Chicago Press. Chicago and London.

Erickson, G. E. 1963. Brachiation in New World monkeys and in anthropoid apes. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 10:135-164. In Shapiro, L. 1993. Functional morphology of the vertebral column in primates. In D. Gebo. *Postcranial Adaptation in Nonhuman Primates*. 121-149. De Kalb: Northern Illinois University press.

Farley, C. T. and Taylor, C. R. 1991. A mechanical trigger for the trot-gallop transition in horses. *Science*. 253. 306-308.

Fedak, M. A., Pinshow, B. and Schmidt-Nielsen, K. 1974. Energy cost of bipedal running. *Am. J. Physiol.* 227 (5). 1038-1044.

Fedak, M. A. and Seeherman, H. J. 1979. Reappraisal of energetics of locomotion shows identical cost in bipeds and quadrupeds including ostrich and horse. *Nature* Vol. 282. 713-716.

Fedak, M. A., Heglund, N. C. and Taylor, C. R. 1982. Energetics and mechanics of terrestrial locomotion. II. Kinetic energy changes of the limbs and body as a function of speed and body size in birds and mammals. *J. Exp. Biol.* 79. 23-40.

Fedigan, L. M., Rosenberger, A. L., Boinski, S., Norconk, M. A. and Garber, P. A. 1996. Critical issues in Cebine evolution and behavior. In Norconk, M. A., Rosenberger, A. L. and Garber, P. A. (eds) *Adaptative Radiations of Neotropical Primates*. Plenum Press.

Fleagle, J. G. 1988. Primate Adaptation and Evolution. New York: Academic Press. In Shapiro, L. 1993. Functional morphology of the vertebral column in primates. In D. Gebo. Postcranial Adaptation in Nonhuman Primates. 121-149. De Kalb: Northern Illinois University press.

Freese, C. H. and Oppenheimer, J. R. 1981. The capuchin monkeys, genus *Cebus*. In Ecology and Behavior of Neotropical Primates (eds Coimbra-Filho, A. F. and Mittermeier, R. A.). Academia Brasileira de Ciências: Rio de Janeiro. 331-390. In Kinzey, W. G. 1997. *Cebus*. In New World Primates ecology, evolution, and behavior. Kinzey, W. G. (ed) Aldine de Gruyter.

Full, R. J. 1991. The concepts of efficiency and economy in land locomotion. In Efficiency and economy in animal physiology. Ed. R. W. Blake Cambridge Univ. Press. Boston. pp. 186.

Garcia, E. R. 2004. Uso de ferramentas por macacos-pregos (*Cebus apella*): Análise biomecânica. Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, para obtenção de título de Mestre em Ciências, na área de Fisiologia. pp. 63.

Gatesy, S. M. and Biewener, A. A. 1991. Bipedal locomotion: Effects of speed, size and limb posture in birds and humans. J. Zool., Lond. 224. 127-147.

Gillis, G. B. and Biewener, A. A. 2001. Hindlimb muscle function in relation to speed and gait: In vivo patterns of strain and activation in a hip and knee extensor of the rat (*Rattus norvegicus*). J. Exp. Biol. 204. 2717-2731.

Goldspink, G. 1980. Locomotion and the sliding filament mechanism. In "Aspects of Animal Movement" (H. Y. Elder and E. R. Trueman, eds.), pp. 1-26. Cambridge Univ. Press. Boston.

Gregersen, C. S., Silverton, N. A. and Carrier, D. R. 1998. External work and potential for elastic storage at the limb joints of running dogs. J. Exp. Biol. 201. 3197-3210.

Gregor, R. J., Roy, R. R., Whiting, W. C., Lovely, R. G., Hodgson, J. A. and Edgerton, V. R. 1988. Mechanical output of the cat soleus during treadmill locomotion: In vivo vs. in situ characteristics. J. Biomech. 21. 721-732. In Gillis, G. B. and Biewener, A. A. 2001. Hindlimb muscle function in relation to speed and gait: In vivo patterns of strain and activation in a hip and knee extensor of the rat (*Rattus norvegicus*). J. Exp. Biol. 204. 2717-2731.

Heglund, N. C. and Cavagna, G. A. 1985. Efficiency of vertebrate locomotory muscles. J. Exp. Biol. 115. 283-292.

Heglund, N. C. and Taylor, C. R. 1988. Speed, stride frequency and energy cost per stride: How do they change with body size and gait? J. Exp. Biol. 138. 301-318.

- Heglund, N. C., Taylor, C. R. and McMahon, T. A. 1974. Scaling stride frequency and gait to animal size: Mice to horses. *Science*. 186. 1112-1113.
- Heglund, N. C., Cavagna, G. A. and Taylor, C. R. 1982. Energetics and mechanics of terrestrial locomotion. III. Energy changes of the centre of mass as a function of speed and body size in birds and mammals. *J. Exp. Biol.* 79. 41-56.
- Heglund, N. C., Fedak, M. A., Taylor, C. R. and Cavagna, G. A. 1982b. Energetics and mechanics of terrestrial locomotion. IV. Total mechanical energy changes as a function of speed and body size in birds and mammals. *J. Exp. Biol.* 79. 57-66.
- Hill, A. V. 1950. The dimensions of animals and their muscular dynamics. *Sci. Progr., Lond.* 38.209. In Taylor, C. R., Heglund, N. C., McMahon, T. A. and Looney, T. R. 1980. Energetic cost of generating muscular force during running. A comparison of large and small animals. *J. Exp. Biol.* 86. 9-18.
- Hill, R. W. 1972. Determination of oxygen consumption by use of the paramagnetic oxygen analyzer. *J. Appl. Physiol.* 33 (2). 261-263.
- Hildebrand, M. 1967. Symmetrical gaits of primates. *Am. J. Phys. Anthropol.* 26. 119-130.

Hoyt, D. F. and Taylor, C. R. 1981. Gait and the energetics of locomotion in horses. *Nature*. 292 (5820). 239-240.

Hoyt, D. F., Wickler, S. J. and Cogger, E. A. 2000. Time of contact and step length: The effect of limb length, running speed, load carrying and incline. *J. Exp. Biol.* 203. 221-227.

Jalles-Filho, E., Ribeiro, M. C. P. e Bicudo, J. E. W. P. 2003. Dispendio energético no uso de ferramentas em macaco-prego (*Cebus apella*) - Uma análise biomecânica. Apresentação em Simpósio (Depto. de Fisiologia da Faculdade de Medicina da USP de Ribeirão Preto). Ribeirão Preto. SP.

Kleiber, M. 1932. Body size and metabolism. *Hilgardia* 6. 315-353.

Ker, R. F., Dimery, N. J. and Alexander, R. McN. 1986. The role of tendon elasticity in hopping in a wallaby (*Macropus rufogriseus*). *J. Zool., Lond. (A)*. 208. 417-428.

Ker, R. F., Bennett, M. B., Bibby, S. R., Kester, R. C. and Alexander, R. McN. 1987. The spring in the arch of the human foot. *Nature*. 325. 147-149.

Kinzey, W. G. 1997. *Cebus*. In *New World Primates ecology, evolution, and behavior*. Kinzey, W. G. (ed) Aldine de Gruyter.

Kimura, T., Okada, M. and Ishida, H. 1979. Kinesiological characteristics

of primate walking: Its significance in human walking. In *Environment, Behavior and Morphology: Dynamic Interactions in Primates* (eds Morbeck, M. E., Preuschoft, H. and Gomberg, N.). Gustav Fischer: New York, pp. 297-311. In Martin, R. D. 1990. *Primate origins and evolution: A phylogenetic reconstruction*. Princeton University Press. New Jersey.

Kram, R. and Taylor, C. R. 1990. Energetics of running: A new perspective. *Nature*. 346. 265-267.

Kram, R. and Dawson, T. J. 1998. Energetics and biomechanics of locomotion by red kangaroos (*Macropus rufus*). *Comp. Biochem. Physiol. (B)*. 120. 41-49.

Kuo, A. D. 1999. Stabilization of lateral motion in passive dynamic walking. *Intl. J. Robot. Res.* 18. 917-930. In Donelan, J. M., Kram, R. and Kuo, A. D. 2002. Mechanical work for step-to-step transitions is a major determinant of the metabolic cost of human walking. *J. Exp. Biol.* 205. 3717-3727.

Larson, S. G. 1993. Functional morphology of the shoulder in primates. In D. L. Gebo (ed.) *Postcranial adaptation in nonhuman primates*. 45-67. DeKalb: Northern Illinois University Press. In Jalles-Filho, E., Ribeiro, M. C. P. e Bicudo, J. E. W. P. 2003. *Dispêndio energético no uso de ferramentas em macaco-prego (Cebus apella) - Uma análise biomecânica*. Apresentação em Simpósio (Depto. de Fisiologia da

Faculdade de Medicina da USP de Ribeirão Preto). Ribeirão Preto. SP.

Lemelin, P. and Schmitt, D. 1998. The relation between hand morphology and quadrupedalism in primates. *Am. J. Phys. Anthropol.* 105. 185-197.

Lemelin, P., Schmitt, D. and Cartmill, M. 2003. Footfall patterns and interlimb co-ordination in opossums (Family Didelphidae): evidence for the evolution of diagonal-sequence walking gaits in primates. *J. Zool.* 260. 423-429.

Martin, R. D. 1990. Primate origins and evolution: A phylogenetic reconstruction. Princeton University Press. New Jersey.

Oxnard, C. E. 1967. A note on the fragmentary sterkfontein scapula. *Am. J. Phys. Anthropol.* 28. 213-218.

Parsons, P. E. and Taylor, C. R. 1977. Energetics of brachiation versus walking: A comparison of a suspended and an inverted pendulum mechanism. *Physiol. Zool.* 50 (3). 182-188.

Pennycuik, C. J. 1975. On the running of the gnu (*Connochaetes taurinus*) and other animals. *J. Exp. Biol.* 63. 775-799.

Perry, A. K., Blickhan, R., Biewener, A. A., Heglund, N. C. and Taylor, C. R. 1988. Preferred speeds in terrestrial vertebrates: Are they equivalent? *J. Exp. Biol.* 137. 207-219.

- Pinshow, B., Fedak, M. A. and Schmidt-Nielsen, K. 1977. Terrestrial locomotion in Penguins: It cost more to waddle. *Science*. 195. 592-594.
- Prilutsky, B. I., Herzog, W. and Allinger, T. L. 1996. Mechanical power and work of cat soleus, gastrocnemius, and plantaris muscles during locomotion: Possible functional significance of muscle design and force patterns. *J. Exp. Biol.* 199. 801-814.
- Oates, J. F. 1987. Food distribution and foraging behavior. In Smuts, B. B., Cheney, D. L. Seyfarth, R. M. Wrangham, R. W. and Struhsaker, T. T. (eds) *Primates Societies*. The University of Chicago press. Chicago.
- Rall, J. A. 1986. Energetic aspects of skeletal muscle contraction: Implications of fiber types. *Exer. Sports Sci. Rev.* 13 (R. L. Terjung ed.), Macmillan, N. Y. 33-74. In Full, R. J. 1991. The concepts of efficiency and economy in land locomotion. In *Efficiency and economy in animal physiology*. Ed. R. W. Blake Cambridge Univ. Press. Boston. pp. 186.
- Roberts, T. J., Marsh, R. L., Weyand, P. G. and Taylor, C. R. 1997. Muscular force in running turkeys: The economy of minimizing work. *Science*. 275. 1113-1115.

- Roberts, T. J., Kram, R., Weyand, P. G. and Taylor, C. R. 1998. Energetics of bipedal Running. I. Metabolic cost of generating force. *J. Exp. Biol.* 201. 2745-2751.
- Rollinson, J. M. M. and Martin, R. D. 1981. Comparative aspects of primate locomotion, with special reference to arboreal cercopithecines. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 48. 377-427. In Martin, R. D. 1990. *Primate origins and evolution: A phylogenetic reconstruction*. Princeton University Press. New Jersey.
- Rome, L. C., Sosnicki, A. A. and Goble, D. O. 1990. Maximum velocity of shortening of three fibre types from the horse soleus muscle: Implications for scaling with body size. *J. Physiol. Lond.* 431. 173-185.
- Rome, L. C. 1992. Scaling of muscle fibres and locomotion. *J. Exp. Biol.* 168. 243-252.
- Schmitt, D., Cartmill, M., Griffin, T. M., Hanna, J. B. and Lemelin, P. 2006. Adaptive value of ambling gaits in primates and other mammals. *J. Exp. Biol.* 209. 2042 -2049.
- Seger, J. and Stubblefield, J. W. 1996. Optimization and adaptation . In M. R. Rose and G. V. Lauder (eds.) *Adaptation*. 93-123. San Diego: Academic Press.

- Taylor C. R. 1985. Force development during sustained locomotion: A determinant of gait, speed and metabolic power. *J. Exp. Biol.* 115. 253-262.
- Taylor, C. R. 1994. Relating mechanics and energetics during exercise. In *Comparative Vertebrate Exercise Physiology* (ed. J. H. Jones). pp. 181-215. San Diego: Academic Press.
- Taylor, C. R., Gillis, G. B. and Biewener, A. A. 2001. Hindlimb muscle function in relation to speed and gait: In vivo patterns of strain and activation in a hip and knee extensor of the rat (*Rattus norvegicus*). *J. Exp. Biol.* 204. 2717-2731.
- Taylor, C. R., Schmidt-Nielsen, K. and Raab, J. L. 1970. Scaling of energetic cost of running to body size in animals. *Am. J. Physiol.* 219 (4). 1104-1107.
- Taylor, C. R., Heglund, N. C., McMahon, T. A. and Looney, T. R. 1980. Energetic cost of generating muscular force during running. A comparison of large and small animals. *J. Exp. Biol.* 86. 9-18.
- Taylor, C. R., Heglund, N. C. and Maloiy, G. M. O. 1982. Energetics and mechanics of terrestrial locomotion. I. Metabolic energy consumption as a function of speed and body size in birds and mammals. *J. Exp. Biol.* 79. 1-21.
- Tomita, M. (1967) A study on the movement patterns of four limbs in walking. *J. Anthropol. Soc. Nippon*, 75:120-146. In Martin, R. D. 1990. *Primate origins and evolution: A phylogenetic reconstruction*. Princeton University Press. New Jersey.

- Vilensky, J. A. 1980. Trot-gallop transition in a macaque. *Am. J. Phys. Anthropol.* 53. 347-348.
- Weyand, P. G., Sternlight, D. B., Bellizzi, M. J. and Wright, S. 2000. Faster top running speeds are achieved with greater ground forces not more rapid leg movements. *J. Appl. Physiol.* 89. 1991-1999. In Gillis, G. B. and Biewener, A. A. 2001. Hindlimb muscle function in relation to speed and gait: In vivo patterns of strain and activation in a hip and knee extensor of the rat (*Rattus norvegicus*). *J. Exp. Biol.* 204. 2717-2731.
- Withers, P. C. 1977. Measurement of VO_2 , VCO_2 , and evaporative water loss with a flow-through mask. *J. Appl. Physiol.: Respirat. Environ. Exercise Physiol.* 42 (1). 120-123.
- Whiting, W. C., Gregor, R. J., Roy, R. R. and Edgerton, V. R. 1984. A technique for estimating mechanical work of individual muscles in the cat during treadmill locomotion. *J. Biomech.* 17. 685-694. In Gillis, G. B. and Biewener, A. A. 2001. Hindlimb muscle function in relation to speed and gait: In vivo patterns of strain and activation in a hip and knee extensor of the rat (*Rattus norvegicus*). *J. Exp. Biol.* 204. 2717-2731.