

LEIS DE ESCALA EM BIOLOGIA

Guilherme José de Moraes Garcia

Agosto de 2001

LEIS DE ESCALA EM BIOLOGIA

Guilherme José de Moraes Garcia

Orientador: Prof. Jafferson Kamphorst Leal da Silva

Dissertação apresentada à UNIVERSIDADE FEDERAL DE
MINAS GERAIS, como requisito parcial para a obtenção do
grau de MESTRE EM FÍSICA.

Agosto de 2001

Agradecimentos

Meu maior agradecimento é a Deus, pois Ele tem me dado saúde e alegria. Ele tem me orientado e me ensinado muito. Obrigado Senhor Jesus.

Agradeço muito à minha querida Giselle pelo apoio, pela compreensão e, principalmente, pelo carinho e amor que ela teve comigo durante os últimos anos. Gi, você é muito especial para mim.

Agradeço demais à minha família, principalmente aos meus pais, que sempre incentivaram meus estudos. Obrigado por terem me dado condições de chegar até aqui.

Agradeço muito ao Jafferson pela orientação e amizade. Jafferson, valeu demais!

Meu muito obrigado à Cristina bibliotecária pelo constante fornecimento de artigos comut.

Agradeço também ao Anderson e ao Bismark pelo uso do scanner do Laboratório de Simulação.

Gualter, Giselle, Pai, Mãe, Cristina, Kaíque, Angela e Leonel, muito obrigado pela correção do manuscrito.

Ao CNPq, agradeço o apoio financeiro.

A Deus, à Giselle e à minha família

Índice

RESUMO

ABSTRACT

1	INTRODUÇÃO	1
1.1	Alometria	1
1.2	Alguns problemas de escala	2
1.3	A similaridade geométrica	3
1.3.1	Utilizando a similaridade geométrica em problemas de escala	4
1.4	A Lei de Kleiber	7
1.5	A alometria dos ossos e a locomoção	8
2	O MODELO DE WEST, BROWN E ENQUIST PARA A ORIGEM DAS LEIS ALOMÉTRICAS NA BIOLOGIA	9
2.1	As suposições fundamentais	9
2.2	O modelo	10
2.2.1	Determinação de γ_k e da vazão	10
2.2.2	Minimização da impedância hidrodinâmica	12
2.2.3	Relação do expoente a com β , γ e n	14
2.3	Resultados do modelo	16
2.3.1	O expoente a da taxa metabólica	16
2.3.2	Comparação entre os expoentes alométricos previstos e os valores experimentais	17
2.3.3	Considerações finais sobre o modelo	19
3	A ALOMETRIA DOS OSSOS	20
3.1	Introdução	20
3.2	Tensões nos ossos	21

3.3	Similaridade elástica	23
3.3.1	Suporte experimental para a similaridade elástica	23
3.4	Os novos dados experimentais	25
3.5	Animais pequenos x animais grandes	27
3.6	A conexão entre a alometria dos ossos e a alometria da área muscular	30
3.7	Alometria dos ossos em aves	33
3.8	Alometria da massa do esqueleto	34
4	A CORRIDA DOS ANIMAIS	35
4.1	A conexão entre a locomoção e a alometria dos ossos	35
4.1.1	Velocidade máxima	35
4.1.2	Frequência de passos à velocidade máxima	37
4.1.3	Tamanho do passo à velocidade máxima	39
4.1.4	Tempo de contato e fator de carga à velocidade máxima	40
4.2	Leis de escala na locomoção	43
4.2.1	Velocidade máxima	43
4.2.2	Velocidades fisiologicamente equivalentes	46
4.2.3	Energia da locomoção	49
5	CONCLUSÕES	54
A	Conceitos de Hidrodinâmica	56
A.1	A equação de Navier-Stokes	56
A.2	Vazão estacionária em um tubo	57
A.3	Tubo rígido com um gradiente de pressão oscilatório dado	59
B	Conceitos de resistência dos materiais	61
B.1	Introdução	61
B.2	Tensões devido à flexão	63
B.3	Flambagem	65
C	Nomenclatura dos ossos	67
C.1	Nomenclatura dos ossos dos mamíferos	67
C.2	Nomenclatura dos osso das aves	70
D	Alturas e massas de atletas	71
D.1	Os homens mais rápidos	71

D.2 Os maratonistas 72

REFERÊNCIAS **73**

Lista de Figuras

1.1	Varição da força específica ($Força_{específica}$) com a massa em vários animais. As atividades exercidas são \circ , correr; \bullet , pular; \square , puxar e empurrar; \blacksquare , nadar; \triangle , voar; \triangle , aperto da garra de caranguejo; ∇ , morder. As linhas traçadas são $Força/M = 0.5 M^{-1/3}$ e $Força/M = 20 M^{-1/3}$. As forças estão em N e as massas em kg . Fonte: Alexander (1985) [4].	5
1.2	Ilustração qualitativa da relação entre as potências metabólicas de repouso, máxima e necessária para voar.	6
1.3	Varição da potência metabólica máxima e da potência metabólica necessária para pairar no ar com a massa em mariposas. A linha inferior mostra a potência necessária para pairar no ar e a superior mostra a potência metabólica máxima.	6
1.4	Potência metabólica <i>versus</i> massa corporal em animais em repouso. Gráfico conhecido como a <i>curva do rato ao elefante</i> . Retirado do livro <i>Scaling</i> [3].	7
2.1	Ilustração do modelo.	11
3.1	Altura <i>versus</i> diâmetro de árvores que têm os mesmos valores de E/ρ , onde E é o módulo de elasticidade e ρ é a densidade da madeira. A linha cheia, com uma inclinação de $2/3$ (como prevê a equação 3.7), é a previsão teórica. A linha tracejada é a curva que melhor se ajusta aos dados e também tem uma inclinação igual a $2/3$. “Buckling” é a palavra inglesa para flambagem. Gráfico obtido por McMahon [10].	24
3.2	Ilustração da diferença de comportamento entre mamíferos pequenos e grandes na alometria dos ossos. Dados de Bertram e Biewener [14, 19].	29
3.3	Comprimento <i>versus</i> diâmetro da tíbia em coordenadas logarítmicas. A figura mostra a existência de regimes de escala distintos para mamíferos pequenos e grandes. Gráfico obtido por Christiansen [23].	29
4.1	Velocidade máxima <i>versus</i> massa corporal em coordenadas logarítmicas para 106 mamíferos. Dados de Garland [39].	36

4.2	Fator de carga <i>versus</i> massa corporal (kg). Gráfico obtido a partir dos dados da tabela 4.2.	41
4.3	Distribuição das velocidades observadas por Pennycuick. As linhas verticais são as velocidades médias e n é o número de animais observados. Fonte: Pennycuick [53].	48
4.4	Distribuição das freqüências de passos observadas por Pennycuick. As linhas verticais são as freqüências de passos médias e n é o número de animais observados. Fonte: Pennycuick [53].	48
B.1	Forças de compressão agindo em uma barra de comprimento L e área da seção reta A	61
B.2	Diagrama tensão-deformação. A figura não está em escala.	62
B.3	Barra submetida a forças de flexão.	63
B.4	Barra flexionada.	64
B.5	Uma pequena fatia da barra mostrada na figura B.4.	64
B.6	Seção reta da barra mostrada na figura B.4.	64
B.7	Barra cilíndrica sofrendo flambagem.	65
C.1	Esqueleto de um gato. Os nomes dos ossos estudados no capítulo 3 estão na tabela C.1. Fonte: Dyce, Sack e Wensing [68].	68
C.2	Esqueleto de um cavalo. Os nomes dos ossos estudados no capítulo 3 estão na tabela C.2. Fonte: Getty [69].	69
C.3	Esqueleto de uma ave. A nomenclatura dos ossos estudados na seção 3.7 está na tabela C.3. Fonte: Dyce, Sack e Wensing [68].	70

Lista de Tabelas

2.1	Comparação entre os expoentes previstos pelo modelo e os valores experimentais. Fonte: West <i>et al</i> [5].	18
3.1	Deformações específicas ϵ medidas em vários animais exercendo várias atividades.	22
3.2	Tensões máximas medidas ou estimadas nos ossos de animais correndo. σ_{axial} é a tensão devido a forças de compressão, $\sigma_{flexão}$ é a tensão devido a forças de flexão e σ_{total} é a tensão total ($\sigma_{total} = \sigma_{axial} + \sigma_{flexão}$). As tensões são dadas em mega Pascal (MPa).	22
3.3	Expoentes b da relação alométrica $L \propto D^b$ obtidos por McMahon [11].	24
3.4	Expoentes l e d (definidos pelas equações 3.1 e 3.2) obtidos por Alexander para antílopes [12].	26
3.5	Expoentes alométricos l e d obtidos por Alexander <i>et al.</i> para grupos de mamíferos e para todos os mamíferos juntos [13].	26
3.6	Expoentes alométricos l e d obtidos por Biewener para os mamíferos [14].	27
3.7	Expoentes alométricos l e d para o fêmur retirados de vários artigos.	27
3.8	Expoentes alométricos l e d para a tíbia retirados de vários artigos.	28
3.9	Expoentes alométricos l e d para o úmero retirados de vários artigos.	28
3.10	Expoentes alométricos l e d para o rádio e a ulna retirados de vários artigos.	30
3.11	Expoentes alométricos l e d obtidos por Christiansen [24] e os valores de $3d - l$ (expoente alométrico da força de flexão, equação 3.18) e $4d - 2l$ (a previsão da similaridade elástica é que $4d - 2l = 1$). r é o coeficiente de correlação. Modelo I é a regressão linear pelo método dos mínimos quadrados. Modelo II é a regressão linear pelo método “reduced major axis” (RMA).	30
3.12	Expoente alométrico a da área muscular reportado ou calculado a partir dos dados das referências citadas. O expoente a é definido pela relação $\text{Área}_{músculo} \propto M^a$	31
3.13	Expoentes l e d obtidos por Alexander para ungulados e relatados por Hokkanen [30].	32

3.14	Expoentes alométricos l e d para vários ossos de aves reportados ou calculados a partir dos dados nas referências citadas.	33
3.15	Alometria da massa do esqueleto (M_s) em função da massa corporal (M). n é o número de espécies ou número de espécimes, dependendo do artigo. r é o coeficiente de correlação.	34
4.1	Expoente alométrico da frequência de passos máxima ($f_{passos\ max}$) retirado de várias fontes. r é o coeficiente de correlação.	37
4.2	Fator de carga à velocidade máxima (β_{max}) para alguns animais pequenos. Dados retirados dos artigos de Biewener [14] e Gatesy e Biewener [42].	41
4.3	Expoentes alométricos para diversos parâmetros ligados à locomoção dos animais. Os expoentes para as aves foram retirados ou calculados do artigo [42]. Os expoentes para os ungulados foram retirados ou calculados do artigo [40]. L_{perna} é o comprimento da perna calculado a partir do comprimento dos ossos da perna.	42
4.4	Varição da velocidade máxima (v_{max} , em km/h) com a massa corporal (M , em kg). Fonte: Garland [39]. As três primeiras equações foram calculadas por nós e as outras duas estão relatadas no artigo citado. r é a correlação.	45
4.5	Várias equações para a alometria da velocidade máxima (v_{max}) e suas respectivas fontes (v_{max} em m/s). r é a correlação e n é o número de pontos.	45
4.6	Alometria das velocidades equivalentes [41]. r é a correlação.	46
4.7	Alometria da frequência de passos às velocidades equivalentes [41]. r é a correlação.	47
4.8	Custo de transporte encontrado por vários investigadores. Os dados foram compilados por Schmidt-Nielsen [3].	50
4.9	Alometria do comprimento do passo (L_{passos}) às velocidades equivalentes. Relações deduzidas dos resultados apresentados nas tabelas 4.6 e 4.7.	52
B.1	Comparação entre os módulos de Young de vários materiais. Fonte: Hibbeler [64] e Rubin and Lanyon [66].	63
C.1	Ossos estudados no capítulo 3 e seus respectivos números na figura C.1.	68
C.2	Ossos estudados no capítulo 3 e sua respectiva numeração na figura C.2.	69
C.3	Ossos de aves estudados no capítulo 3 e sua respectiva numeração na figura C.3.	70
D.1	Alturas e massas de vários corredores profissionais da prova dos 100 m rasos. Fonte: <i>USA Track & Field</i> , http://www.usatf.org/athletes/bios	71

D.2 Alturas e massas de vários corredores profissionais da maratona. Fonte:
USA Track & Field, <http://www.usatf.org/athletes/bios>. 72

Resumo

O ramo da Biologia que estuda relações de escala é a Alometria. Várias leis de escala permeiam o mundo biológico. Em particular, muitos artigos foram publicados nas últimas décadas sobre a alometria dos ossos. Entretanto, até hoje nenhum modelo foi capaz de explicar o comportamento experimentalmente observado. Em nosso trabalho, mostramos que a alometria dos ossos está diretamente ligada à alometria da área do músculo nos mamíferos e nas aves. Se considerarmos que $L \propto M^l$, $D \propto M^d$ e $A \propto M^a$, onde L e D são, respectivamente, o comprimento e o diâmetro dos ossos, M é a massa corporal e A é a área muscular, o acoplamento entre a alometria dos ossos e da área muscular significa que $3d - l = a$. Mostramos ainda que a alometria dos ossos está ligada à locomoção à velocidade máxima. Vários pesquisadores já haviam sugerido a existência dessa conexão, entretanto, nenhuma evidência real havia sido apresentada. Nós percebemos que algumas variáveis ligadas à locomoção à velocidade máxima têm, assim como a alometria dos ossos, regimes de escala distintos para mamíferos pequenos e grandes. Este fato é marcante, já que a grande maioria das relações de escala tem sido considerada válida para todos os mamíferos, sem distinguir mamíferos pequenos de grandes. Além disso, percebemos que a mesma massa corporal (50 kg) separa os mamíferos pequenos dos grandes tanto na alometria da velocidade máxima quanto na alometria dos ossos. Chamamos atenção para o fato de que a força de reação do solo e o comprimento do passo nem sempre são proporcionais, respectivamente, à massa corporal e ao comprimento da perna, como tem sido usualmente suposto. Reanalisamos dados da literatura sobre a massa do esqueleto nos mamíferos e sugerimos uma nova equação alométrica e uma nova interpretação. Fizemos uma revisão da literatura sobre a alometria da área do músculo e sobre a alometria da frequência máxima de passos. No caso da alometria da área muscular, encontramos que o expoente alométrico 0.80 é válido para todos os mamíferos. No caso da frequência máxima de passos, encontramos novas evidências que também levam ao expoente alométrico -0.18 encontrado na literatura. Não havia na literatura uma equação alométrica para o fator de carga à velocidade máxima para aves e mamíferos pequenos (fator de carga é a fração do tempo de um passo em que uma pata está em contato com o solo). Utilizando três caminhos diferentes, fomos capazes de propor o expoente alométrico -0.09 para o fator de carga à velocidade máxima para esses animais.

Abstract

Allometry is the branch of Biology concerned with scaling. Several scaling laws underlie the biological world. Particularly, bone allometry has been the subject of several studies during the last decades. However, no model capable of explaining its scaling behaviour is available up to the present day. We have shown that bone allometry is primarily coupled with muscle area allometry in birds and mammals. We have also shown that bone allometry is coupled with locomotion at top speed. Many investigators have suggested this coupling between bone allometry and locomotion, but they did not present any evidence to support it. We found out that some locomotor variables present the same two-regime behaviour observed in bone allometry. This is remarkable because most of the scaling relationships do not distinguish between small and large mammals. Furthermore, we found that the same body mass (50 *kg*) divides mammals in small and large groups regarding both bone allometry and top speed allometry. We also highlight that, despite the fact that many authors suppose that ground reaction force and stride length at top speed are proportional, respectively, to body mass and leg length, that does not happen at top speed. We have reanalysed literature data on skeleton mass and we suggest a new allometric relation and a new interpretation. We have reviewed the literature on muscle area allometry and maximum stride frequency. We found that muscle area has a regular behaviour for all mammals and that 0.80 is a reliable value for the allometric exponent. We present new evidence which suggests that -0.18 is the maximum stride frequency allometric exponent. An allometric equation for the duty factor at top speed for birds and small mammals could not be found in the literature (duty factor is the ratio of one foot's time of contact to stride period). We were able to determine this scaling relationship and we found that -0.09 is a reliable value for the allometric exponent.

Capítulo 1

INTRODUÇÃO

O personagem Gulliver, de Jonathan Swift, encontrou-se em suas viagens com os pequeninos liliputianos e os gigantes habitantes de Brobdingnag [1]. O autor descreve os liliputianos e brobdingnagianos como réplicas perfeitas do ser humano, sendo os primeiros uma miniatura e os últimos uma cópia em grande escala. Entretanto, seria realmente possível a existência de um ser humano 10 vezes mais alto do que nós? E como seria a vida de um homem de 12 cm de altura?

Os filmes de ficção científica muitas vezes assumem que, se fosse possível aumentar o tamanho de um animal, a sua força aumentaria na mesma proporção. Contudo, como veremos neste texto, os seres vivos são limitados e influenciados de várias maneiras pelo seu tamanho.

Um ser humano, por exemplo, ao sair do banho, carrega consigo pequena quantidade de água, a qual de forma alguma o impede de andar. Por outro lado, um mosquito molhado fica impossibilitado de voar, uma vez que sua massa praticamente dobra [2]. Da mesma forma, as dimensões dos ossos, a frequência cardíaca, a velocidade máxima, o tempo de vida, o tamanho do território e várias outras grandezas são profundamente influenciadas pelo tamanho do animal.

1.1 Alometria

A alometria é o ramo da Biologia que se preocupa com problemas de escala. Literalmente, alometria significa *medida diferente*. As relações alométricas são geralmente descritas por de leis de potência do tipo

$$Y = a M^b \quad , \quad (1.1)$$

onde Y é o parâmetro biológico de interesse, a é uma constante, M é a massa corporal e b é o expoente alométrico.

A importância da alometria reside principalmente nos seguintes pontos:

1. O desvio de uma dada espécie em relação ao comportamento geral permite reconhecer uma especialização daquela espécie.

Exemplo 1: As hemoglobinas da lhama e da marmota norte-americana possuem uma afinidade por oxigênio muito maior do que a esperada para animais de sua massa. Esse fenômeno reflete uma especialização para a vida em habitats pobres em oxigênio, uma vez que as lhamas vivem em grandes altitudes na cordilheira dos Andes e as marmotas norte-americanas cavam tocas de até 5 metros de profundidade. Esse comportamento também é observado em outros roedores e animais de grandes altitudes [3].

Exemplo 2: Os músculos responsáveis por levantar as asas dos beija-flores são muito maiores do que o esperado. Esses músculos representam 30% da massa de músculos ligados ao vôo nesses animais, o que contrasta com a média de 10% observada nas demais aves. Essa observação confirma o resultado encontrado pela análise de filmes com beija-flores pairando no ar: a sustentação dessa ave no ar é obtida não apenas ao bater as asas para baixo, mas também ao levantá-las [3].

2. As equações alométricas são muito úteis para a Paleontologia.

Exemplo: A partir do tamanho dos ossos de um animal extinto, como um dinossauro, podemos deduzir a massa do animal. A partir da massa, uma série de propriedades do animal pode ser inferida utilizando-se relações alométricas, como a quantidade de alimento a ser ingerido diariamente, o tempo de desenvolvimento do embrião e a sua densidade populacional.

3. As equações alométricas podem ser úteis na medicina e na veterinária.

Explicação: Ao desenvolver um novo medicamento, os pesquisadores precisam determinar a dosagem correta a ser ministrada ao paciente e com que frequência ela deve ser ingerida. A partir de equações alométricas relacionando a meia vida de uma substância no organismo com a massa corporal, os pesquisadores podem testar novos medicamentos em ratos e estimar a dosagem correta para seres humanos [3].

4. A alometria merece importância também por ser um fenômeno universal na biologia, esclarecendo quais são as restrições que o mundo físico impõe sobre os seres vivos.

A seguir, vamos analisar diversas questões, a fim de exemplificar a influência que a escala tem no mundo biológico.

1.2 Alguns problemas de escala

Algumas questões biológicas muito interessantes e que estão relacionadas à escala são:

- Por que o beija-flor é a única ave que, como os insetos, é capaz de pairar no ar por um longo tempo?

- Por que o guepardo é o animal terrestre mais veloz?
- Por que uma formiga consegue levantar objetos muitas vezes mais pesados que ela, enquanto o ser humano levanta apenas objetos que têm aproximadamente o seu peso?
- Existe um tamanho máximo para uma ave ser capaz de voar?
- Por que uma mosca consegue pousar em uma parede vertical?
- Por que o elefante quase não tem pêlo?

Vamos tratar aqui de algumas dessas perguntas, enquanto outras serão discutidas em capítulos posteriores.

1.3 A similaridade geométrica

Para facilitar o raciocínio, vamos nos familiarizar com o conceito de similaridade geométrica. Dois animais são geometricamente similares se todas as dimensões lineares do primeiro forem iguais às do segundo multiplicadas por um fator constante. Conseqüentemente, se um dado animal é 2 vezes mais alto do que outro, suas áreas serão 4 vezes maiores e sua massa será 8 vezes maior (estamos considerando que ambos são formados pelos mesmos materiais). Em outras palavras, animais geometricamente similares obedecem às seguintes relações alométricas ¹:

$$\begin{aligned} \text{Dimensões lineares} &\propto L \propto M^{1/3} , \\ \text{Áreas} &\propto L^2 \propto M^{2/3} , \\ \text{Volumes} &\propto L^3 \propto M^1 , \end{aligned}$$

onde L é qualquer medida linear, como, por exemplo, o comprimento do fêmur.

Naturalmente, os animais não são geometricamente similares, devido à enorme variedade morfológica encontrada na natureza. Entretanto, vejamos alguns dados sobre morfologia de aves coletados por Greenwalt e publicados em 1962 [3]:

$$\begin{aligned} \text{Comprimento das asas} &\propto M^{0.33} , \\ \text{Área das asas} &\propto M^{0.67} , \\ \text{Massa do grande músculo peitoral} &= 0.155 M^{1.0} , \\ \text{Massa do pequeno músculo peitoral} &= 0.016 M^{1.0} . \end{aligned}$$

Nesses casos, as previsões da similaridade geométrica são muito boas. Mas, vejamos agora dois exemplos em que a similaridade geométrica não é obedecida:

$$\begin{aligned} \text{Diâmetro da aorta} &\propto M^{0.36} , \\ \text{Área dos músculos em mamíferos} &\propto M^{0.80} . \end{aligned}$$

¹ Durante todo o texto, expoentes previstos serão representados por frações e expoentes experimentais serão representados por decimais.

Vemos que o expoente alométrico para o diâmetro da aorta não é o $1/3$ previsto pela similaridade geométrica e tampouco o expoente alométrico para área dos músculos é $2/3$ ². Contudo, quando não há um modelo mais refinado, a similaridade geométrica é utilizada como uma primeira aproximação em problemas de escala na Biologia.

1.3.1 Utilizando a similaridade geométrica em problemas de escala

Escalando paredes

Consideremos agora um conjunto de animais geometricamente similares que tentam subir uma parede vertical. Para um animal ficar aderido à parede, é necessário que a força de aderência entre as patas e a parede seja maior ou igual ao peso do animal. O peso cresce proporcionalmente à sua massa. Contudo, a força de aderência entre as patas e a parede cresce proporcionalmente à área da palma das patas, ou seja, proporcionalmente a $M^{2/3}$. Dessa forma, o peso cresce mais rápido do que a força de aderência. Percebemos, então, que, para serem capazes de tal escalada, os animais devem ter uma massa suficientemente pequena. Não vamos calcular aqui qual seria a massa máxima, contudo notamos que apenas animais suficientemente pequenos, como formigas, são capazes de escalar uma parede vertical.

A força e o tamanho dos animais

A resistência de um tubo a forças de tração e compressão é proporcional à área da seção transversal do tubo e, portanto, é proporcional a $M^{2/3}$. Uma vez que um animal não pode exercer uma força maior do que aquela que seu corpo é capaz de suportar, a força máxima que animais geometricamente similares são capazes de exercer também é proporcional a $M^{2/3}$. Conseqüentemente, em relação à massa do indivíduo, a força máxima exercida decresce, pois

$$Força_{especifica} = \frac{Força}{M} \propto \frac{M^{2/3}}{M} = M^{-1/3} . \quad (1.2)$$

Através dessa simples observação, podemos entender, qualitativamente, por que uma formiga é tão mais forte que um ser humano, em relação ao seu tamanho. A figura 1.1 é muito interessante e mostra a força máxima por unidade de massa que vários animais exercem em várias atividades sobre o meio ambiente ao seu redor. Perceba que a força por unidade de massa ($Força_{especifica}$) diminui com a massa.

O que é necessário para voar?

Há um tamanho máximo para uma ave ser capaz de voar? As informações disponíveis para se responder a essa questão não são as melhores, mas um cenário aproximado

²A alometria do diâmetro da aorta será estudada no capítulo 2 e a alometria da área dos músculos será discutida no capítulo 3.

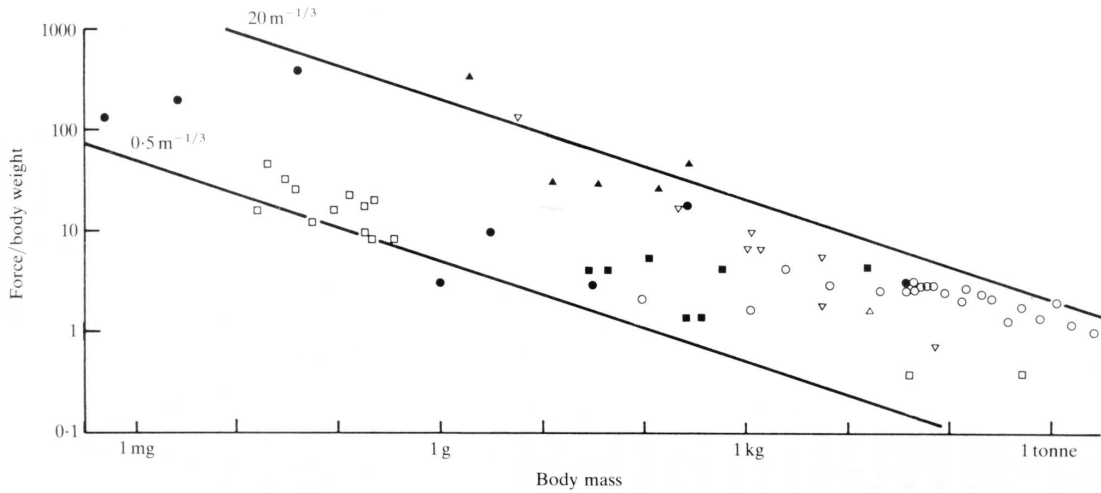


Figura 1.1: Variação da força específica ($Força_{específica}$) com a massa em vários animais. As atividades exercidas são \circ , correr; \bullet , pular; \square , puxar e empurrar; \blacksquare , nadar; \triangle , voar; \blacktriangle , aperto da garra de caranguejo; ∇ , morder. As linhas traçadas são $Força/M = 0.5 M^{-1/3}$ e $Força/M = 20 M^{-1/3}$. As forças estão em N e as massas em kg. Fonte: Alexander (1985) [4].

pode ser esboçado como se segue. Usando argumentos aerodinâmicos e experimentais, Tucker propôs, em 1973, que a potência metabólica necessária para uma ave voar é $P_{v\hat{o}o} = 84.7M^{1.0}$ [3]. Por outro lado, a potência metabólica disponível cresce mais devagar. Resultados experimentais indicam que a potência metabólica de repouso é proporcional a $M^{0.72}$ em aves, logo, uma vez que a potência metabólica máxima é aproximadamente 10 vezes a de repouso, $P_{metabólica\ max} \propto M^{0.72}$, onde $P_{metabólica\ max}$ é a potência metabólica máxima [3]. Essas relações estão ilustradas na figura 1.2.

Vemos, portanto, que, para aves grandes, a potência metabólica necessária para o vôo é maior do que aquela que o corpo pode fornecer, existindo assim um tamanho máximo para uma ave voadora. De fato, sabemos que a maior ave capaz de voar é o kori bustard, que tem uma massa de 13 kg. Aves maiores do que essa, como a ema e o avestruz, não são capazes de voar. Reflexões similares podem ser feitas com respeito a pairar no ar. Muitos dos insetos voadores são capazes de pairar no ar, enquanto os beija-flores são as únicas aves capazes de se manter imóveis no ar por um longo tempo. Para compreender essa observação, vamos analisar a figura 1.3. Ela apresenta os resultados de um estudo com mariposas. A linha inferior mostra a potência necessária para pairar no ar e a superior mostra a potência metabólica máxima, que é a potência metabólica disponível para exercer qualquer atividade.

Vemos que, mais uma vez, a potência metabólica necessária para pairar no ar cresce mais rapidamente do que a disponível. Extrapolando o gráfico, encontra-se um tamanho máximo para pairar no ar de 100 g. Este é aproximadamente o tamanho das maiores aves que pairam no ar.

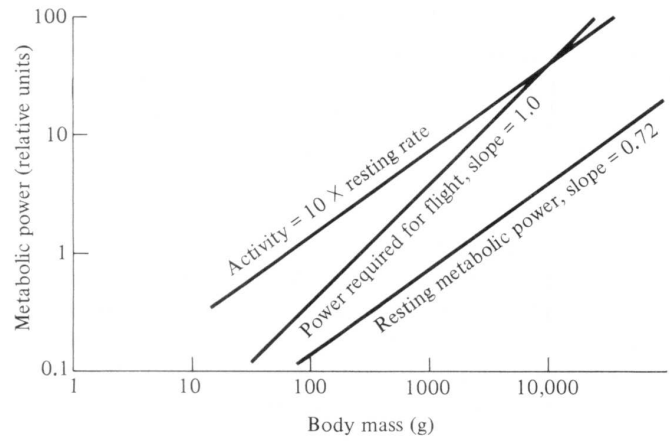


Figura 1.2: Ilustração qualitativa da relação entre as potências metabólicas de repouso, máxima e necessária para voar.

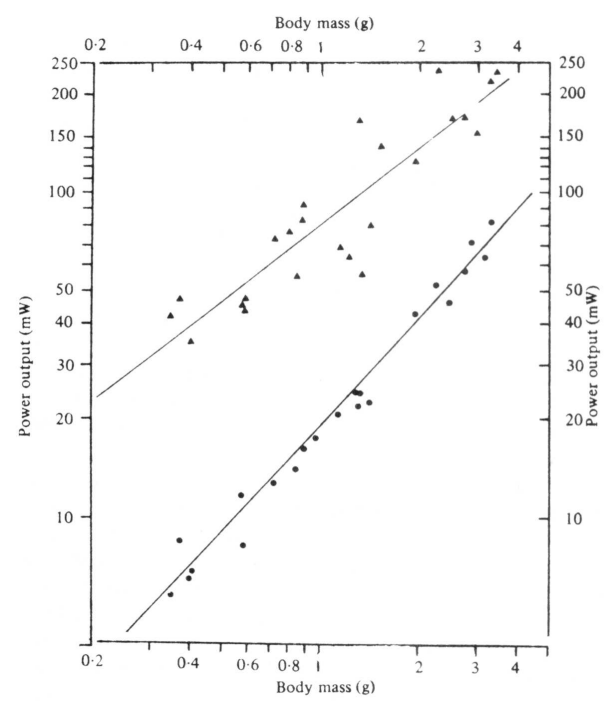


Figura 1.3: Variação da potência metabólica máxima e da potência metabólica necessária para pairar no ar com a massa em mariposas. A linha inferior mostra a potência necessária para pairar no ar e a superior mostra a potência metabólica máxima.

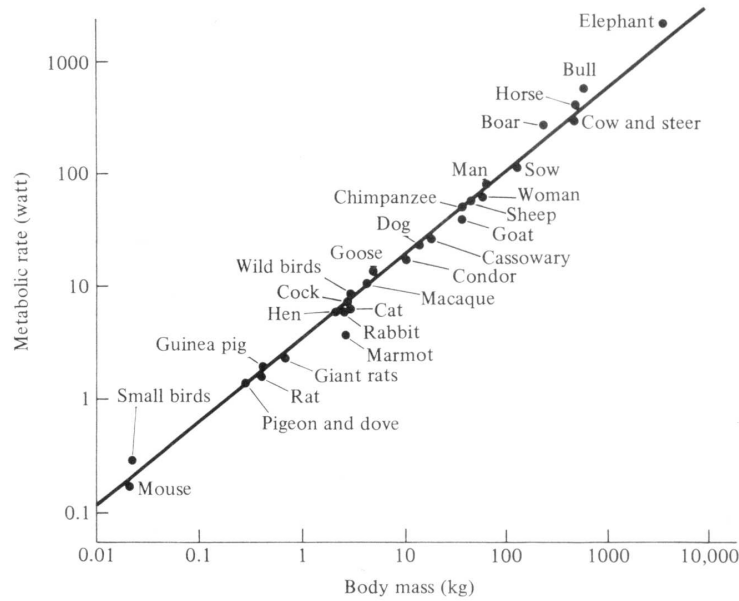


Figura 1.4: Potência metabólica *versus* massa corporal em animais em repouso. Gráfico conhecido como a *curva do rato ao elefante*. Retirado do livro *Scaling* [3].

1.4 A Lei de Kleiber

Provavelmente, a relação alométrica mais conhecida é a lei de Kleiber. Max Kleiber publicou, em 1932, a seguinte equação alométrica para a potência metabólica (energia gasta por tempo) de um animal em repouso [3]:

$$P_{\text{metabólica}} = 73.3 M^{0.74} , \quad (1.3)$$

onde $P_{\text{metabólica}}$ está em *kcal/dia* e M em *kg*. Essa relação significa que, apesar de um gato ser aproximadamente 100 vezes maior do que um rato, ele gasta apenas 30 vezes mais energia por dia para se manter vivo.

Após o trabalho de Kleiber, o assunto foi estudado por muitos outros pesquisadores, que confirmaram que o expoente alométrico para a potência metabólica é aproximadamente 0.75 e demonstraram sua validade para todos os mamíferos e aves. A figura 1.4 tornou-se famosa e é conhecida como a *curva do rato ao elefante*.

A lei de Kleiber afirma que a potência metabólica específica diminui com a massa,

$$P_{\text{metabólica específica}} = \frac{P_{\text{metabólica}}}{M} \propto M^{-0.25} , \quad (1.4)$$

ou seja, quanto maior o organismo, menos energia por célula por dia ele precisa para sobreviver e, conseqüentemente, ele precisa comer menos (em relação à sua massa). Em outras palavras, quanto maior o organismo, mais eficiente ele é.

Por um bom tempo, acreditou-se que a potência metabólica deveria ser proporcional à área superficial, ou seja, a $M^{2/3}$. Essa suposição vem da necessidade do calor gerado dentro do corpo ser transferido para o ambiente. De fato, se a potência metabólica crescesse muito mais rápido do que a área superficial, os animais grandes iriam cozinhar sob sua própria produção de calor.

Poder-se-ia argumentar que o expoente para a área superficial não é $2/3$, mas está mais próximo de 0.75. Contudo, experimentos mostram que, apesar de os animais não serem geometricamente similares, o expoente para a área superficial é, de fato, 0.67 [3].

Uma vez que o expoente alométrico da potência metabólica (0.75) é maior do que o da área superficial (0.67), os animais grandes enfrentam maiores problemas para se livrar do calor produzido internamente. Logo, a falta de pêlos na pele dos elefantes é uma forma de evitar a retenção de calor. Para ajudar no resfriamento, os elefantes possuem ainda orelhas grandes e finas.

O expoente 0.75 da potência metabólica permaneceu sem explicação durante um longo tempo. Foi só em 1997 que West, Brown e Enquist propuseram um modelo que prevê corretamente o expoente alométrico dessa e de muitas outras grandezas, como o diâmetro da aorta, a frequência cardíaca e a densidade de capilares [5]. No próximo capítulo, discutiremos esse modelo em detalhe. Veremos como ele foi bem sucedido em seu objetivo de compreender a origem de várias leis de escala na Biologia.

1.5 A alometria dos ossos e a locomoção

A origem de algumas relações alométricas, entretanto, permanece desconhecida. Durante nosso trabalho, estivemos particularmente interessados em estudar a alometria dos ossos. A forma como as dimensões dos ossos (comprimento e diâmetro) variam com a massa do animal é a questão-chave do nosso trabalho.

Encontram-se na literatura duas teorias concorrentes para explicar a alometria dos ossos, a saber: a similaridade geométrica e a similaridade elástica. Como veremos no capítulo 3, nenhuma das duas explica satisfatoriamente os resultados experimentais. Apesar de não termos sido capazes de formular um modelo final, fomos capazes de estabelecer uma ligação entre a alometria dos ossos, a alometria da área muscular e a locomoção.

O problema da alometria dos ossos será discutido detalhadamente no capítulo 3, onde veremos também como a alometria da área muscular se acopla ao problema. A conexão entre a locomoção e a alometria dos ossos será discutida no capítulo 4. Finalmente, no capítulo 5, apresentaremos as conclusões do nosso trabalho.

Capítulo 2

O MODELO DE WEST, BROWN E ENQUIST PARA A ORIGEM DAS LEIS ALOMÉTRICAS NA BIOLOGIA

No capítulo anterior, introduzimos o conceito de alometria e apresentamos vários exemplos de leis de escala na Biologia. Neste capítulo, discutiremos o modelo proposto por West, Brown e Enquist para a origem de várias leis de escala na Biologia [5]. Veremos como o modelo extrai uma série de relações alométricas de apenas três hipóteses fundamentais.

2.1 As suposições fundamentais

West e colaboradores perceberam que uma característica que unifica todos os seres vivos é a presença de uma rede de distribuição de nutrientes (o sistema circulatório no caso dos mamíferos). Explorando esse ponto de unificação, eles propuseram as seguintes suposições fundamentais:

1. A rede de distribuição de nutrientes deve ter um padrão de ramificação fractal com a propriedade de preencher todo o volume do organismo. Além disso, o volume preenchido em cada etapa de ramificação deve ser preservado.
2. A última ramificação da rede, que são os capilares no caso dos mamíferos, é uma unidade invariante (isso significa que o raio e o comprimento dos capilares e a velocidade do sangue e a diferença de pressão nos capilares são independentes da massa do mamífero).
3. A energia gasta para distribuir os nutrientes é a menor possível (essa hipótese significa que a rede será tal que a impedância total à passagem do fluido seja a menor possível).

Naturalmente, essas hipóteses são justificadas pelo sucesso do modelo. Mas, além disso, podemos também justificá-las de outra forma. Uma vez que todas as células precisam receber alimento, a rede de distribuição deve chegar a todos os pontos do corpo do indivíduo, como está colocado na primeira hipótese. Assim, como o sistema circulatório assemelha-se realmente a um fractal, a primeira suposição é bastante sensata.

A segunda hipótese pode ser justificada por observações experimentais de que as dimensões das células e dos capilares de diferentes mamíferos não dependem da massa corporal [3]. Finalmente, a terceira suposição é bem intuitiva. Ela restringe a rede fractal, dentre as várias possibilidades, a redes que resultam em uma economia de energia para o animal. Esta é, sem dúvida, uma característica esperada em organismos vivos.

Vários sistemas biológicos possuem redes de distribuição, como, por exemplo, os sistemas respiratório e circulatório dos mamíferos e o sistema vascular de distribuição da seiva em plantas. Contudo, há várias diferenças entre eles. Os tubos podem ser elásticos (artérias) ou rígidos (em plantas), o fluido para transporte de nutrientes pode ser líquido (sangue) ou gasoso (ar) e a natureza do bombeamento pode ser pulsante (nosso coração), por difusão (traquéia dos insetos) ou por pressão de vapores (plantas).

Observação : No modelo a ser proposto, complicações, como estreitamento dos tubos, turbulência e não-linearidades, serão desprezadas.

2.2 O modelo

A rede de distribuição dos nutrientes está ilustrada na figura 2.1. Ela é composta por $N + 1$ gerações de tubos. Em um nível k , a velocidade média do fluido é u_k e os tubos têm comprimento l_k , raio r_k e estão submetidos a uma diferença de pressão Δp_k . Ao passar do nível $k - 1$ para o nível k , cada um dos tubos se ramifica em n_k tubos menores. Logo, o número de tubos no nível k é

$$N_k = n_1 n_2 n_3 \dots n_k = \prod_{j=0}^k n_j . \quad (2.1)$$

A ramificação da rede pode ser caracterizada pelos fatores de escala γ_k e β_k , definidos como

$$\gamma_k = \frac{l_{k+1}}{l_k} \quad \text{e} \quad (2.2)$$

$$\beta_k = \frac{r_{k+1}}{r_k} . \quad (2.3)$$

Observe que γ_k e β_k são ambos menores que 1 e que n_k é maior que 1.

2.2.1 Determinação de γ_k e da vazão

Um fractal que preenche todo o espaço do organismo é uma estrutura natural para garantir que todas as células são servidas de nutrientes pelos vasos capilares. Um tubo

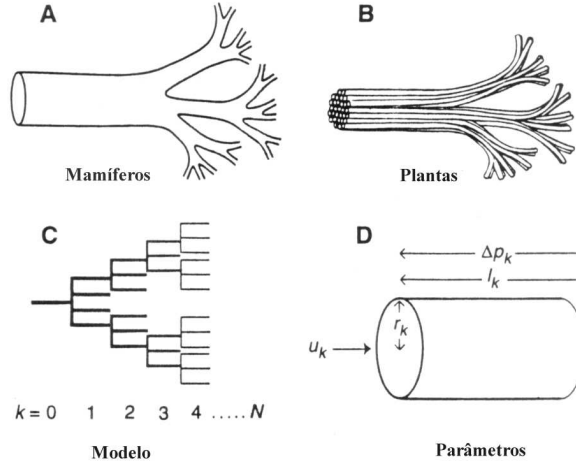


Figura 2.1: Ilustração do modelo.

no nível k alimenta um grupo de células, que será chamado de volume de serviço. Como o comprimento l_k de um tubo é muito maior que o seu raio r_k , o volume de serviço desse tubo pode ser aproximado pelo volume de uma esfera de raio $l_k/2$. Assim, a soma do volume de serviço de todos os tubos no nível k é $(4\pi/3)(l_k/2)^3 N_k$. Para um número total de ramificações N grande, essa estimativa não depende significativamente do nível específico k , sobretudo se k é grande. A hipótese 1 diz que o fractal deve preencher todo o volume e que esse volume deve ser preservado de um nível para outro. Em linguagem matemática, essa hipótese fica expressa como

$$\frac{4\pi}{3} \left(\frac{l_{k+1}}{2} \right)^3 N_{k+1} = \frac{4\pi}{3} \left(\frac{l_k}{2} \right)^3 N_k \quad , \quad (2.4)$$

que implica

$$\gamma_k^3 = \frac{N_k}{N_{k+1}} = n_{k+1}^{-1} \quad . \quad (2.5)$$

A vazão Q_k num tubo é definida por $Q_k = \pi r_k^2 u_k$, onde r_k é o raio do tubo e u_k é a velocidade média do fluido no interior do tubo. Devido à conservação do fluido, a vazão total é a mesma em todos os níveis, ou seja,

$$Q_0 = N_k Q_k = N_k \pi r_k^2 u_k = N_N \pi r_N^2 u_N \quad , \quad (2.6)$$

onde N_N é o número de capilares, r_N é o raio dos capilares e u_N é a velocidade do sangue nos capilares. A hipótese 2 da seção 2.1 implica que r_N e u_N são grandezas invariantes, isto é, não variam com a massa. Portanto, temos que

$$Q_0 \propto N_N \quad (2.7)$$

Como o fluido transporta oxigênio e nutrientes para o metabolismo, podemos dizer que a taxa metabólica ($P_{metabólica}$) é proporcional à vazão do fluido ($P_{metabólica} \propto Q_0$),

pois a taxa com que os nutrientes são entregues deve ser proporcional à taxa com que eles são consumidos. Supondo que a taxa metabólica pode ser descrita pela lei de escala $P_{metabólica} \propto M^a$, usando a equação 2.7 e a proporcionalidade entre $P_{metabólica}$ e Q_0 , obtemos

$$N_N \propto M^a \quad . \quad (2.8)$$

Outra grandeza importante é o volume total de fluido V_b presente na rede. Ele é dado por

$$V_b = \sum_{k=0}^N N_k \pi r_k^2 l_k \quad . \quad (2.9)$$

2.2.2 Minimização da impedância hidrodinâmica

Vamos ver agora quais são as conseqüências da suposição 3 da seção 2.1 (minimização da energia). Consideremos o fluxo de um fluido viscoso incompressível num tubo de comprimento l_k e raio r_k , submetido a um gradiente de pressão que oscile no tempo (o formalismo da hidrodinâmica necessário a esse estudo está no apêndice A). Se o raio do tubo for pequeno, temos que a diferença de pressão Δp_k entre as extremidades do tubo pode ser escrita como (equação A.21, apêndice A)

$$\Delta p_k = \frac{8\eta l_k}{\pi r_k^4} Q_k \exp(-imt - \pi) \quad . \quad (2.10)$$

Esta equação é conhecida como lei de Poiseuille. Como $\Delta p_k = R_k Q_k$ ¹, temos que a impedância hidrodinâmica de um tubo é $R_k = 8\eta l_k / \pi r_k^4$. Assim, assumindo que este regime seja válido para a rede toda, a impedância da rede inteira será

$$Z_1 = \sum_{k=0}^N \frac{R_k}{N_k} = \sum_{k=0}^N \frac{8\eta l_k}{\pi r_k^4 N_k} \quad . \quad (2.11)$$

Quando o raio do tubo é grande, a equação A.23 do apêndice A nos fornece a seguinte equação para a diferença de pressão Δp_k :

$$\Delta p_k = \frac{m\eta l_k}{\pi r_k^2 \nu} Q_k \exp(-imt - i\frac{\pi}{2}) \quad , \quad (2.12)$$

que implica que $R_k = m\eta l_k / \pi r_k^2 \nu$. Dessa forma, a impedância da rede inteira no caso em que o raio do tubo é grande é

$$Z_2 = \sum_{k=0}^N \frac{R_k}{N_k} = \sum_{k=0}^N \frac{m\eta l_k}{\pi r_k^2 \nu N_k} \quad , \quad (2.13)$$

com $2\pi/m$ sendo a frequência de oscilação.

¹ Essa equação é a relação da hidrodinâmica análoga à relação $V = RI$ do eletromagnetismo. A diferença de pressão Δp_k , a impedância hidrodinâmica R_k e a vazão Q_k são, respectivamente, os análogos da diferença de potencial V , da resistência elétrica R e da corrente elétrica I .

Considere o sistema mais simples: um fluido escoando laminarmente, com a impedância Z_1 . A energia W gasta pelo coração para bombear o sangue depende de todas as variáveis relevantes e é dada por ² $W(r_k, l_k, n_k, M) = Z_1 Q_0^2$. Para manter uma taxa metabólica ($P_{metabólica} \propto Q_0$) dada num organismo de massa M com um volume de sangue $V_b(M)$ dado, o princípio de minimização requer que W seja minimizado sujeito à restrição de preenchimento do volume. Utilizaremos a técnica dos multiplicadores de Lagrange. Considerando que Q_0 é constante, minimizar a energia W é equivalente a minimizar a impedância Z_1 . Assim a função auxiliar a ser minimizada F é dada por

$$F = Z_1(r_k, l_k, n_k) + \lambda[V_b(r_k, l_k, n_k) - V_b(M)] + \sum_{k=0}^N \lambda_k N_k l_k^3 + \lambda_M(M - M_0) \quad , \quad (2.14)$$

$$F = \sum_{k=0}^N \frac{8\eta l_k}{\pi r_k^4 N_k} + \lambda[\sum_{k=0}^N N_k \pi r_k^2 l_k - V_b(M)] + \sum_{k=0}^N \lambda_k N_k l_k^3 + \lambda_M(M - M_0) \quad , \quad (2.15)$$

onde λ , λ_k e λ_M são os multiplicadores de Lagrange.

Calculando $\partial_M F = 0$, obtemos

$$\frac{dV_b}{dM} = \frac{\lambda_M}{\lambda} = \text{constante} \quad , \quad (2.16)$$

que nos leva à importante conclusão de que o volume de sangue é proporcional à massa, ou seja,

$$V_b \propto M \quad . \quad (2.17)$$

Embora isto não esteja afirmado no artigo de West *et al.* [5], esse resultado é aproximado, já que a vazão Q_0 também depende da massa.

Vamos considerar, a partir de agora, que a massa é constante e calcular as derivadas de F em relação ao raio r_k , ao comprimento l_k e ao parâmetro de ramificação n_k . A primeira derivada ($\partial_{r_k} F = 0$) nos fornece

$$\lambda = \frac{16\eta}{\pi^2 r_k^6 N_k^2} \quad . \quad (2.18)$$

Como λ não depende de k , temos que $r_k^6 N_k^2 = (r_{k+1})^6 (N_{k+1})^2 = \text{constante}$. Como $\beta_k = r_{k+1}/r_k$ e $n_{k+1} = N_{k+1}/N_k$, obtemos imediatamente que o fator de escala β_k é

$$\beta_k = n_{k+1}^{-1/3} \quad . \quad (2.19)$$

A avaliação de $\partial_{l_k} F = 0$ fornece que

$$\lambda_k = -\frac{8\eta}{\pi r_k^4 N_k^2 l_k^2} \quad . \quad (2.20)$$

A princípio, λ_k depende de k e não podemos tirar nenhuma informação dessa relação. Entretanto, West e colaboradores afirmam que a avaliação de $\partial_{l_k} F = 0$ fornece que [5]

$$\gamma_k = n_{k+1}^{-1/3} \quad . \quad (2.21)$$

² Essa equação é a relação da hidrodinâmica análoga à relação $P = RI^2$ para um circuito elétrico, onde P é a energia elétrica gasta, R é a resistência elétrica e I é a corrente elétrica.

Apesar de não termos obtido a relação acima entre γ e n da forma sugerida por West *et al*, sabemos que ela é verdadeira, pois já obtivemos essa relação anteriormente (equação 2.5).

Vamos agora calcular a derivada $\partial_{n_k} F = 0$. Usando a equação 2.1, temos que

$$\frac{\partial N_k}{\partial n_i} = \begin{cases} 0 & : i > k \\ \frac{N_k}{n_i} & : i \leq k \end{cases} \quad (2.22)$$

Calculando $\partial_{n_i} F = 0$, encontramos que

$$\frac{\partial F}{\partial n_i} = - \sum_{k=i}^N \frac{8\eta l_k}{\pi r_k^4 N_k n_i} + \lambda \sum_{k=i}^N \pi r_k^2 l_k \frac{N_k}{n_i} + \sum_{k=i}^N \lambda_k l_k^3 \frac{N_k}{n_i} \quad \text{para } i = 0, 1 \dots N \quad (2.23)$$

Subtraindo a equação para $i = k + 1$ da equação para $i = k$ podemos reescrever as equações acima como

$$\frac{8\eta l_k}{\pi r_k^4 N_k n_i} - \lambda \pi r_k^2 l_k \frac{N_k}{n_i} - \lambda_k l_k^3 \frac{N_k}{n_i} = 0 \quad , \quad \text{para } k = 0, 1, \dots, N, \quad (2.24)$$

que não fornece nenhum resultado novo.

West e colaboradores afirmam que, calculando-se $\partial_{n_k} F = 0$, encontra-se que $n_k = n$ [5]. Entretanto, $\partial_{n_k} F = 0$ nos levou a uma trivialidade (equação 2.24). Assim, vamos apenas admitir que existe um único fator de ramificação. Em outras palavras, vamos supor que $n_k = n$. Utilizando essa suposição, temos que

$$\gamma = \beta = n^{-1/3} \quad (2.25)$$

Caso o sistema seja caracterizado pela impedância Z_2 para toda a rede, obtemos, via uma minimização similar a que foi feita, que

$$\beta_k = n_{k+1}^{-1/2} \quad (2.26)$$

Sabemos, pela equação 2.5, que $\gamma_k = n_{k+1}^{-1/3}$. Assumindo novamente que a rede seja caracterizada pela ramificação única $n_k = n$, obtemos que

$$\gamma = n^{-1/3} \quad , \quad (2.27)$$

$$\beta = n^{-1/2} \quad (2.28)$$

2.2.3 Relação do expoente a com β , γ e n

O expoente a da taxa metabólica ($P_{metabólica}$) é definido através da relação $P_{metabólica} \propto M^a$. Usando as equações 2.1 e 2.8, obtemos imediatamente que

$$n^N \propto M^a \quad (2.29)$$

Por outro lado, a equação 2.17 mostra que o volume de fluido é diretamente proporcional à massa. Para relacionar o expoente a com grandezas da rede, necessitamos da expressão

para o volume em termos de β , γ , N e n . Isso pode ser feito facilmente, se supormos que a rede seja um fractal, isto é, que $n_k = n$ em todos os níveis de ramificação. Agora, a rede é descrita por fatores de escala isotrópicos ($\gamma_k = \gamma$, $\beta_k = \beta$). Além disso, o número de tubos no nível k , o comprimento l_k e o raio r_k podem ser expressos em termos de n e de grandezas capilares como

$$N_k = n^k \quad , \quad (2.30)$$

$$l_k = \frac{l_N}{\gamma^{N-k}} \quad , \quad (2.31)$$

$$r_k = \frac{r_N}{\beta^{N-k}} \quad . \quad (2.32)$$

O volume de fluido pode então ser calculado:

$$V_b = \sum_{k=0}^N N_k \pi r_k^2 l_k = \frac{\pi r_N^2 l_N}{(\beta^2 \gamma)^N} \frac{1 - (\beta^2 \gamma n)^{N+1}}{1 - \beta^2 \gamma n} \quad . \quad (2.33)$$

No limite de N grande, obtemos o comportamento assintótico como sendo

$$V_b \propto \begin{cases} (\beta^2 \gamma)^{-N} & \text{se } \beta^2 \gamma n < 1 \\ N(\beta^2 \gamma)^{-N} & \text{se } \beta^2 \gamma n = 1 \\ n^N & \text{se } \beta^2 \gamma n > 1 \end{cases} \quad . \quad (2.34)$$

Utilizando as equações 2.17 e 2.34, temos que

$$(\beta^2 \gamma)^{-N} \propto M \quad , \quad (2.35)$$

quando $\beta^2 \gamma n < 1$. Usando a equação 2.29, temos que

$$n^N \propto [(\beta^2 \gamma)^{-a}]^N \quad . \quad (2.36)$$

Assim, encontramos finalmente que

$$a = -\frac{\ln(n)}{\ln(\beta^2 \gamma)} \quad , \quad (2.37)$$

quando $N \gg 1$.

No caso em que $\beta^2 \gamma n = 1$, temos que

$$N(\beta^2 \gamma)^{-N} \propto M \quad . \quad (2.38)$$

Como $N \propto \ln(M)$ (equação 2.35), essa relação se aproxima da equação 2.35 para N grande. Dessa forma, o resultado expresso pela equação 2.37 também é válido quando $\beta^2 \gamma n = 1$.

2.3 Resultados do modelo

2.3.1 O expoente a da taxa metabólica

Inicialmente, considere o sistema mais simples: um fluido newtoniano escoando laminarmente, de tal forma que a viscosidade tenha um papel predominante. A impedância é então dada por Z_1 e, como vimos, isto implica $\gamma = \beta = n^{-1/3}$ (equação 2.25). Usando a equação 2.37, o expoente ligado à taxa metabólica é $a = 1$. Este resultado está em desacordo com o valor experimental 0.75 [3].

O regime caracterizado pela impedância Z_2 possui as relações $\gamma = n^{-1/3}$ e $\beta = n^{-1/2}$ (equações 2.27 e 2.28). Usando esses valores de γ e β na equação 2.37, obtemos que $a = 3/4$, um valor em ótimo acordo com o encontrado experimentalmente. Uma observação importante: o regime caracterizado pela impedância Z_2 está ligado à propriedade de conservação das áreas. Se a área é preservada quando passamos de um nível de ramificação para outro ($N_k \pi r_k^2 = N_{k+1} \pi r_{k+1}^2$), temos que $\beta = n^{-1/2}$.

No caso dos mamíferos, entretanto, temos um fluxo pulsante em tubos elásticos. No apêndice A, desconsideramos o aspecto elástico do tubo por simplicidade e deduzimos a impedância para um gradiente de pressão oscilando no tempo, aplicado nas extremidades de um tubo rígido. Obtivemos dois regimes controlados pelo parâmetro $\alpha = r\sqrt{m\rho/\eta}$, onde r é o raio do tubo, m é a frequência angular de oscilação, ρ é a densidade do fluido e η é a viscosidade do fluido. Para r grande, como na aorta e nas grandes artérias, o fluxo é tal que a impedância é inversamente proporcional a r^2 (equação 2.13). Temos o regime de conservação das áreas e isto nos leva a $a = 3/4$. À medida que o fluido avança para os capilares, cujos raios são pequenos, a viscosidade predomina e o fluido adquire um escoamento laminar. Agora, a impedância é inversamente proporcional a r^4 (equação 2.11), o que nos levaria a $a = 1$. Um aspecto positivo da diminuição do raio dos tubos é que a velocidade do fluido diminui, permitindo assim a troca de nutrientes e gases com as células. O aspecto negativo concerne ao estabelecimento do regime de escala, que exige de nós uma discussão mais longa. O primeiro ponto dessa discussão é que os mamíferos não podem ser caracterizados por um fator de escala β_k com um valor independente de k . Uma aproximação mais realística é que β tenha dois valores, ou seja,

$$\beta_k = \begin{cases} \beta_1 = n^{-1/2} & \text{para } k < k^* \\ \beta_2 = n^{-1/3} & \text{para } k > k^* \end{cases} . \quad (2.39)$$

O valor de corte k^* pode ser obtido, observando-se que nesse nível de ramificação, r e l são tais que $R_1 = R_2$. Obtemos então que

$$r_{k^*} = \sqrt{\frac{8\nu}{m}} = \sqrt{\frac{8\eta}{m\rho}} , \quad (2.40)$$

onde usamos que $\nu = \eta/\rho$. Por outro lado, usando a equação 2.32, temos que

$$r_{k^*} = \frac{r_N}{(\beta_2)^{N-k^*}} . \quad (2.41)$$

Usando as equações 2.39, 2.40 e 2.41, obtemos que

$$k^* = N - \frac{3}{2} \frac{\ln \left(\frac{8\eta}{m\rho r_N^2} \right)}{\ln n} . \quad (2.42)$$

Usando os dados para seres humanos ($\eta = 4 \times 10^{-3} \text{ kg/ms}$, $m \approx 70 \text{ Hz}$, $r_N \approx$ raio da hemácia $= 3.75 \times 10^{-6} \text{ m}$, $\rho_{\text{sangue}} \approx \rho_{\text{água}} = 1000 \text{ kg/m}^3$ [3]) e assumindo $n = 3$ e $n^N = 2 \times 10^{10}$ [5], obtemos que $N \approx 22$ e $k^* \approx 8$, implicando que o regime de Poiseuille domina logo após algumas ramificações. À medida que a massa do animal diminui, este regime começa cada vez mais perto da aorta. Para obter o expoente da taxa metabólica, precisamos avaliar o volume de fluido, que agora é dado por

$$V_b = \sum_{k=0}^{k^*} N_k \pi r_k^2 l_k + \sum_{k=k^*}^N N_k \pi r_k^2 l_k . \quad (2.43)$$

Após algumas manipulações, obtemos que

$$V_b = \pi r_N^2 l_N n^N \left\{ n^{k^*/3} \frac{1 - n^{-(k^*+1)/3}}{1 - n^{-1/3}} + N - k^* \right\} . \quad (2.44)$$

Usando os valores acima para os seres humanos, podemos mostrar que o primeiro termo entre chaves domina. Este termo corresponde ao regime de conservação de áreas. Em geral, esse primeiro termo domina a soma e, para N grande, temos que

$$V_b \propto n^{N + \frac{k^*}{3}} \propto n^{\frac{4}{3}N} , \quad (2.45)$$

onde usamos que $k^* \approx N$ (equação 2.42). Usando a equação 2.29, temos que

$$V_b \propto M^{\frac{4}{3}a} . \quad (2.46)$$

Assim, como $V_b \propto M$ (equação 2.17), encontramos que $a = 3/4$. Portanto, o regime de conservação de áreas domina o comportamento de escala. (Observação: À medida que a massa dos mamíferos se torna pequena, existe um desvio desse expoente, já que fizemos a aproximação $N \gg 1$. A experiência confirma essa última afirmação [3]).

2.3.2 Comparação entre os expoentes alométricos previstos e os valores experimentais

Vimos até aqui como o modelo prevê corretamente o expoente $3/4$ da potência metabólica. A tabela 2.1 lista vários expoentes previstos pelo modelo e seus respectivos valores experimentais. Vamos agora usar o modelo para obter alguns dos expoentes listados.

Volume de sangue

A equação 2.17 fornece diretamente a previsão do modelo para a alometria do volume de sangue nos mamíferos: $V_b \propto M$. Vemos na tabela 2.1 que essa é uma previsão correta.

Tabela 2.1: Comparação entre os expoentes previstos pelo modelo e os valores experimentais. Fonte: West *et al* [5].

Variável	Expoente	
	Previsto	experimental
Raio da aorta r_0	$3/8 = 0.375$	0.36
Pressão na aorta Δp_0	$0 = 0.00$	0.032
Velocidade do sangue na aorta u_0	$0 = 0.00$	0.07
Volume de sangue V_b	$1 = 1.00$	1.00
Tempo de circulação	$1/4 = 0.25$	0.25
Distância de circulação	$1/4 = 0.25$	-
Frequência cardíaca	$-1/4 = -0.25$	-0.25
Número de capilares N_N	$3/4 = 0.75$	-
Raio do volume de serviço	$1/12 = 0.083$	-
Número de Womersley α	$1/4 = 0.25$	0.25
Densidade de capilares	$-1/12 = -0.083$	-0.095
Afinidade por O_2 do sangue P_{50}	$-1/12 = -0.083$	-0.089
Resistência total Z	$-3/4 = -0.75$	-0.76
Potência metabólica $P_{metabólica}$	$3/4 = 0.75$	0.75

Número de capilares

A equação 2.8 prevê que $N_N \propto M^{3/4}$, uma vez que $a=3/4$. Contudo, não há na literatura dados sobre a alometria do número de capilares para se testar essa hipótese.

Raio e comprimento da aorta

No modelo de conservação das áreas, obtemos imediatamente que

$$l_0 = \frac{l_N}{\gamma^N} \propto n^{N/3} \propto M^{a/3} \propto M^{1/4} \quad , \quad (2.47)$$

$$r_0 = \frac{r_N}{\beta_1^N} \propto n^{N/2} \propto M^{a/2} \propto M^{3/8} \quad . \quad (2.48)$$

Para os mamíferos, com β assumindo os valores β_1 e β_2 , o comprimento da aorta não sofre nenhuma modificação, pois γ só depende da propriedade do preenchimento do volume. Por outro lado, temos agora para r_0 a seguinte expressão

$$r_0 = \frac{r_{k^*}}{\beta_1^{k^*}} = \frac{1}{\beta_1^{k^*}} \frac{r_N}{\beta_2^{N-k^*}} = \left(\frac{\beta_2}{\beta_1} \right)^{k^*} \frac{r_N}{\beta_2^N} \propto n^{k^*/6+N/3} \quad . \quad (2.49)$$

Como $k^* \approx N$, obtemos de novo que $r_0 \propto n^{N/2}$, o que implica que o valor $3/8$ continua válido para o expoente. Esse valor está muito próximo do valor experimental 0.36 (tabela 2.1).

Impedância total

Para exemplificar o cálculo do expoente alométrico da resistência total, vamos usar a resistência total Z_1 (equação 2.11):

$$Z_1 = \sum_{k=0}^N \frac{8\eta l_k}{\pi r_k^4 N_k} . \quad (2.50)$$

Usando as equações 2.30, 2.31 e 2.32, encontra-se que

$$Z_1 = R_N \left(\frac{\beta^4}{\gamma} \right)^N \sum_{k=0}^N \left(\frac{\gamma}{\beta^4 n} \right)^k , \quad (2.51)$$

onde $R_N = 8\eta l_N / \pi r_N^4$ é a resistência hidrodinâmica de um capilar. Como $\gamma / \beta^4 n = 1$, temos

$$Z_1 = R_N n^{-N} (N + 1) = R_N N_N^{-1} (N + 1) . \quad (2.52)$$

Como R_N é constante e N_N cresce mais rápido do que N^3 , temos que $Z_1 \propto N_N^{-1}$. Usando a relação de escala encontrada acima para o número de capilares N_N , temos que $Z \propto M^{-3/4}$.

O mesmo resultado seria obtido, com um pouco mais de esforço, para o caso real dos mamíferos em que a resistência total é dada por Z_2 até o nível k^* e por Z_1 a partir de então.

Pressão na aorta

Uma vez que $\Delta p_0 = Z Q_0$, basta usar o comportamento de escala da resistência total ($Z \propto M^{-3/4}$) e da vazão ($Q_0 \propto M^{3/4}$) para encontrar a relação $\Delta p_0 = \text{constante}$.

Velocidade do sangue na aorta

Como $Q_0 = \pi r_0^2 u_0$, $r_0 \propto M^{3/8}$ e $Q_0 \propto M^{3/4}$, temos que $u_0 = \text{constante}$.

2.3.3 Considerações finais sobre o modelo

Apesar de termos tratado aqui somente de leis alométricas ligadas ao sistema circulatório dos mamíferos, o modelo proposto por West *et al* descreve também o sistema respiratório dos mamíferos e o sistema vascular das plantas [5]. West e colaboradores publicaram, em 1999, um artigo na *Nature* em que o modelo é aplicado exclusivamente ao sistema vascular das plantas [6]. Sugerimos ao leitor interessado em se aprofundar no modelo que também leia esse artigo [6].

É preciso dizer também que existem autores que criticam o modelo, afirmando que o expoente 3/4 da potência metabólica pode ser encontrado por métodos mais simples [7, 8]. Contudo, mesmo que a solução encontrada por West e colaboradores não seja a mais simples, ela é correta. Além disso, o modelo foi bem sucedido não só no cálculo do expoente de escala da potência metabólica, como também no cálculo das relações de escala de várias outras grandezas (ver tabela 2.1 e os artigos [5] e [6]).

³ N cresce com o logaritmo de M ($N \propto \ln(M)$, equação 2.35), enquanto que N_N cresce com M^a (equação 2.8).

Capítulo 3

A ALOMETRIA DOS OSSOS

O apêndice B é um pré-requisito para este capítulo.

No capítulo anterior, vimos como o modelo proposto por West e colaboradores explica a origem de várias leis de escala na Biologia. Neste capítulo, vamos tratar do problema da alometria dos ossos. Vamos apresentar a hipótese da similaridade elástica e, em seguida, confrontar suas previsões com os dados experimentais disponíveis na literatura. Veremos que nem a similaridade elástica nem a similaridade geométrica são capazes de explicar o comportamento observado. Finalmente, proporemos uma nova forma de encarar o problema, a saber, acoplando a alometria dos ossos à alometria da área muscular e à locomoção. Antes de seguir adiante, o leitor deve estar familiarizado com os conceitos de resistência de materiais expostos no Apêndice B.

3.1 Introdução

Como as dimensões dos ossos (comprimento e diâmetro) variam com a massa do animal? Essa questão tem sido muito discutida desde a década de 1970, mas até hoje não se encontrou uma solução. A alometria dos ossos, assim como as demais relações alométricas, são descritas por leis de potência, ou seja,

$$L \propto M^l \quad , \quad (3.1)$$

$$D \propto M^d \quad , \quad (3.2)$$

onde L e D são, respectivamente, o comprimento e o diâmetro dos ossos e M , a massa corporal. O objetivo final de um modelo para a alometria dos ossos é, portanto, prever os expoentes l e d .

Galileu Galilei, em 1637, sugeriu que os ossos dos grandes mamíferos terrestres deveriam ser proporcionalmente mais robustos do que os ossos dos mamíferos pequenos.

Em outras palavras, Galileu sugeriu que os ossos de diferentes mamíferos não podem ser geometricamente similares. Galileu chegou a essa conclusão de uma forma intuitiva, contudo vamos utilizar um argumento matemático para chegar a essa mesma conclusão. Considere que a pressão nos ossos é independente da massa do animal, ou seja,

$$Press\tilde{a}o = \frac{For\tilde{c}a}{\acute{a}rea} = constante \quad , \quad (3.3)$$

e suponha que a força aplicada seja proporcional ao peso. Essas considerações levam à seguinte lei de escala para o diâmetro D dos ossos em relação à massa corporal M :

$$D \propto M^{1/2} \quad , \quad (3.4)$$

isto é, o diâmetro dos ossos cresce mais rápido do que prediz a similaridade geométrica. Entretanto, esse é um tratamento muito reducionista do problema e, por isso, sua previsão é incorreta, como veremos adiante. Por outro lado, podemos perceber qual é a estratégia para lidar com o problema. Inicialmente, precisamos saber se podemos supor que ossos de diferentes animais estão submetidos às mesmas tensões. Em segundo lugar, precisamos saber como são as forças aplicadas aos ossos e como elas variam com a massa corporal.

3.2 Tensões nos ossos

Existem vários artigos na literatura sobre tensões em ossos. Vamos apresentar aqui apenas um deles, que nos é suficiente para responder à questão de estarem ou não os ossos de diferentes animais submetidos às mesmas tensões.

O artigo que vamos discutir é de autoria de Rubin e Lanyon e intitula-se *Dynamic Strain Similarity in Vertebrates; an Alternative to Allometric Limb Bone Scaling* [9]. Os dados importantes apresentados no artigo estão nas tabelas 3.1 e 3.2. A tabela 3.1 apresenta a deformação específica ϵ medida em vários animais durante suas atividades cotidianas. A deformação específica ϵ é definida como (veja o apêndice A)

$$\epsilon = \frac{\Delta L}{L} \quad , \quad (3.5)$$

onde ΔL é a deformação do material de comprimento inicial L devido à tensão a que está submetido. Analisando a tabela, percebe-se que as deformações específicas observadas em diferentes animais são aproximadamente as mesmas. Uma vez que a tensão é diretamente proporcional à deformação específica ($\sigma = E\epsilon$, onde E é o módulo de elasticidade do material), conclui-se que tensões aproximadamente iguais agem nos ossos dos animais.

A tabela 3.2 apresenta as tensões máximas, medidas ou estimadas¹, nos ossos de 5 animais cuja massa varia de 7.3 a 2500 kg. Analisando a tabela, percebe-se que as tensões

¹A tensão foi estimada nos dois animais maiores através da análise de filmes dos animais correndo e estimando-se a força máxima de seus músculos a partir de seus diâmetros. Por outro lado, nos três animais menores, uma placa foi implantada no osso através de um processo cirúrgico. Medindo-se a variação da resistência elétrica da placa à medida que o animal corria em uma esteira, foi possível encontrar diretamente a tensão a que o osso era submetido.

Tabela 3.1: Deformações específicas ϵ medidas em vários animais exercendo várias atividades.

Osso	Atividade	ϵ
Rádio de um cavalo	trotando	-2800×10^{-6}
Tíbia de um cavalo	galopando	-3200×10^{-6}
Metacarpo de um cavalo	acelerando	-3000×10^{-6}
Rádio de um cachorro	trotando	-2600×10^{-6}
Tíbia de um cachorro	galopando	-2100×10^{-6}
Úmero de um ganso	voando	-2800×10^{-6}
Ulna de um frango	batendo as asas	-2100×10^{-6}
Fêmur de uma ovelha	trotando	-2200×10^{-6}
Úmero de uma ovelha	trotando	-2200×10^{-6}
Rádio de uma ovelha	galopando	-2300×10^{-6}
Tíbia de uma ovelha	trotando	-2100×10^{-6}
Rádio de um porco	trotando	-2400×10^{-6}
Osso de um peixe	nadando	-3200×10^{-6}
Mandíbula de uma macaca	mordendo	-2200×10^{-6}
Tíbia de um peru	correndo	-2350×10^{-6}

Tabela 3.2: Tensões máximas medidas ou estimadas nos ossos de animais correndo. σ_{axial} é a tensão devido a forças de compressão, $\sigma_{flexão}$ é a tensão devido a forças de flexão e σ_{total} é a tensão total ($\sigma_{total} = \sigma_{axial} + \sigma_{flexão}$). As tensões são dadas em mega Pascal (MPa).

Animal	Massa (kg)	σ_{axial} (MPa)	$\sigma_{flexão}$ (MPa)	σ_{total} (MPa)
peru	7.3	11	32	43
cachorro	29.0	7	37	44
cavalo	137.0	7	46	53
búfalo	500	11	47	58
elefante	2500	6	51	57

máximas variam pouco com a massa corporal. Portanto, como uma primeira aproximação, pode-se concluir que as tensões máximas que agem nos ossos independem da massa do animal.

Uma outra informação que podemos tirar da tabela 3.2 é que a maior parte da tensão que há no osso é consequência de forças de flexão. Essa informação será muito relevante quando formos apresentar nossa forma de tratar o problema.

As conclusões importantes a que chegamos são:

- Em uma primeira aproximação, as tensões máximas aplicadas aos ossos são independentes da massa do animal.
- A maior parte das tensões é devida a forças de flexão.

Estamos agora em condições de apresentar a hipótese da similaridade elástica.

3.3 Similaridade elástica

Em 1973, Thomas McMahon supôs que a flambagem seria o elemento chave para se determinar as dimensões dos ossos e também de árvores [10]. Existe uma carga máxima que uma coluna suporta sem flambar, a qual é chamada *carga crítica*. A carga crítica para uma coluna flambar é (Apêndice B, equação B.18)

$$F = \frac{\pi^2 EI}{L^2} , \quad (3.6)$$

onde E é o módulo de elasticidade do material, I é o momento de inércia da área da seção transversal e L é o comprimento da coluna. Se considerarmos uma coluna cilíndrica ($I_{cilindro} = \pi D^4/64$) e que a carga agindo nela é proporcional à sua massa ($F \propto M = \rho V \propto \rho D^2 L$), onde ρ é a densidade da coluna, temos

$$L_{cr} \propto \left(\frac{E}{\rho}\right)^{1/3} D^{2/3} . \quad (3.7)$$

Mudanças na forma da coluna e na forma de aplicação da carga (se é distribuída continuamente pela coluna ou se está aplicada no centro de massa) alteram apenas a constante de proporcionalidade da equação acima [10]. Dessa forma, $L \propto D^{2/3}$ é a previsão da teoria elástica para colunas que quebram por flambagem. McMahon testou essa previsão para um grupo de árvores em que E/ρ é constante. A hipótese funcionou bem, como mostra a figura 3.1.

A fim de saber como o comprimento L e o diâmetro D dos ossos variam com a massa corporal M , basta usar a equação 3.7 e a hipótese de que a massa de um determinado osso é uma fração constante da massa do corpo, ou seja,

$$LD^2 \propto M , \quad (3.8)$$

como já foi usado no desenvolvimento da equação 3.7.

Dessa forma, as previsões da similaridade elástica são:

$$L \propto M^{1/4} , \quad (3.9)$$

$$D \propto M^{3/8} , \quad (3.10)$$

$$L \propto D^{2/3} . \quad (3.11)$$

3.3.1 Suporte experimental para a similaridade elástica

Dois anos depois, McMahon publicou um segundo artigo, apresentando uma lista com o comprimento e o diâmetro dos ossos de 118 mamíferos ungulados², representando 95 espécies [11]. Uma vez que ele não tinha as massas dos animais, McMahon só pôde encontrar o expoente alométrico b da relação $L \propto D^b$. Os resultados encontrados estão na

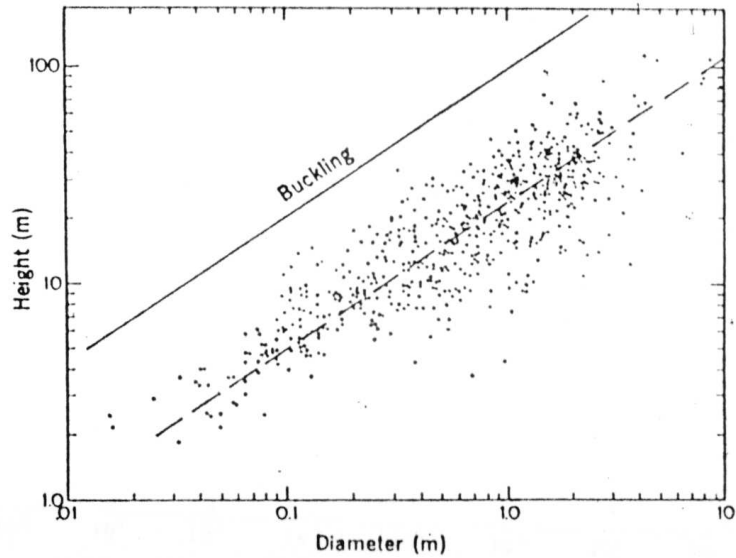


Figura 3.1: Altura *versus* diâmetro de árvores que têm os mesmos valores de E/ρ , onde E é o módulo de elasticidade e ρ é a densidade da madeira. A linha cheia, com uma inclinação de $2/3$ (como prevê a equação 3.7), é a previsão teórica. A linha tracejada é a curva que melhor se ajusta aos dados e também tem uma inclinação igual a $2/3$. “Buckling” é a palavra inglesa para flambagem. Gráfico obtido por McMahon [10].

Tabela 3.3: Expoentes b da relação alométrica $L \propto D^b$ obtidos por McMahon [11].

Osso	Expoente b	Correlação	Número de espécimes
Úmero	0.654	0.931	118
Ulna	0.623	0.851	119
Fêmur	0.721	0.956	117
Tíbia	0.599	0.875	118
Metatarso	0.683	0.824	96
Membro dianteiro	0.669	0.942	118
Membro traseiro	0.604	0.901	95

tabela 3.3. As posições no esqueleto dos ossos mencionados neste capítulo estão ilustradas no apêndice C.

Pode-se ver que os expoentes estão próximos do valor previsto ($2/3$). Alguns são um pouco maiores, outros um pouco menores. Três pontos são ressaltados pelo autor:

1. O expoente para a perna dianteira como um todo está muito próximo do valor previsto ($2/3$).
2. O expoente alométrico é consistentemente maior para o fêmur.
3. A correlação dos gráficos é consistentemente maior para os ossos próximos³ (úmero e fêmur) que para os outros (ulna, tíbia e metatarso)

Em 1977, R. McN. Alexander publicou seu artigo sobre a alometria das pernas de antílopes, no qual mais resultados a favor da similaridade elástica foram encontrados [12]. Usando dados sobre 13 espécies de ungulados, provenientes de outro autor (Sachs), Alexander encontrou as seguintes equações:

$$\text{Comprimento do corpo} = 0.315M^{0.276} , \quad (3.12)$$

$$\text{Altura do ombro} = 0.280M^{0.269} , \quad (3.13)$$

$$\text{Altura traseira} = 0.329M^{0.239} , \quad (3.14)$$

cujos expoentes estão relativamente próximos do valor esperado ($l = 1/4$). Além desses dados, o autor também fornece equações alométricas para dados coletados por ele mesmo em antílopes. Os expoentes encontrados para o comprimento e o diâmetro dos ossos em antílopes estão na tabela 3.4.

Os expoentes para o comprimento estão próximos do valor previsto ($l = 1/4$), mas os expoentes para o diâmetro se afastam um pouco do valor previsto ($d = 3/8$). Dessa forma, esses dados têm uma concordância razoável com os resultados da teoria da similaridade elástica. Entretanto, logo surgiram novos dados que estavam em completo desacordo com a teoria.

Observação: A tabela 3.4, juntamente com as demais tabelas a serem citadas a seguir, possui uma coluna denominada $3d - l$ e outra denominada $4d - 2l$. O leitor não deve se preocupar com essas colunas por enquanto. Seu significado será discutido na seção 3.6.

3.4 Os novos dados experimentais

Em 1979, Alexander e colaboradores analisaram os ossos de 37 mamíferos, indo do menor ao maior mamífero terrestre (do musaranho ao elefante) [13]. Eles encontraram relações alométricas muito diferentes das previamente encontradas e que entravam em contradição

Tabela 3.4: Expoentes l e d (definidos pelas equações 3.1 e 3.2) obtidos por Alexander para antílopes [12].

Osso	l	d	$3d - l$	$4d - 2l$
Fêmur	0.263	0.330	0.73	0.79
Tíbia	0.233	0.309	0.69	0.77
Metatarso	0.252	0.337	0.76	0.84
Úmero	0.262	0.381	0.88	1.00
Ulna	0.310	-	-	-
Metacarpo	0.255	0.355	0.81	0.91
Expoente médio ^a	0.263	0.342	0.76	0.84

^a Os expoentes l e d médios são simplesmente a média aritmética dos expoentes de cada osso. O valor médio de $3d - l$ é obtido a partir dos expoentes médios.

Tabela 3.5: Expoentes alométricos l e d obtidos por Alexander *et al.* para grupos de mamíferos e para todos os mamíferos juntos [13].

Grupo de animais	l	d	$3d - l$	$4d - 2l$
Insetívoros	0.38	0.39	0.79	0.80
Primatas	0.34	0.39	0.83	0.88
Roedores	0.33	0.40	0.87	0.94
Fissipedia	0.36	0.40	0.84	0.88
Bovinos	0.26	0.36	0.82	0.92
Todos mamíferos	0.35	0.36	0.73	0.74

com as previsões da similaridade elástica. Os expoentes alométricos encontrados estão na tabela 3.5.

Os expoentes para o grupo dos mamíferos como um todo ($l = 0.35$ e $d = 0.36$) implicam que $L \propto D$, o que é uma característica da similaridade geométrica. Esse resultado sugere que os ossos dos mamíferos são geometricamente similares, o que contradiz a idéia intuitiva de Galileu apresentada na seção 3.1.

Em 1983, Biewener apresentou novos dados experimentais, que foram interpretados como uma nova evidência de que a similaridade geométrica seria a descrição correta para a alometria dos ossos dos mamíferos [14]. Ele analisou os ossos de 32 espécies de mamíferos de 0.020 a 3500 kg e encontrou os dados apresentados na tabela 3.6. Note que os expoentes médios estão próximos de 1/3, que é o valor previsto pela similaridade geométrica.

Após os trabalhos de McMahon, Alexander *et al* e Biewener, muitos outros artigos foram publicados sobre a alometria dos ossos em mamíferos. As tabelas 3.7 a 3.10

² Ungulados são mamíferos cujos dedos são providos de cascos.

³ Veja no apêndice C a definição de ossos próximos e distais.

Tabela 3.6: Expoentes alométricos l e d obtidos por Biewener para os mamíferos [14].

Osso	l	d	$3d - l$	$4d - 2l$
Úmero	0.31	0.36	0.77	0.82
Rádio	0.32	0.37	0.79	0.84
Fêmur	0.31	0.34	0.71	0.74
Tíbia	0.28	0.34	0.74	0.80
Expoente médio ^a	0.31	0.35	0.74	0.78

^a Os expoentes l e d médios são simplesmente a média aritmética dos expoentes de cada osso. O valor médio de $3d - l$ é obtido a partir dos expontes médios.

Tabela 3.7: Expoentes alométricos l e d para o fêmur retirados de vários artigos.

Animais	l	d	$3d - l$	$4d - 2l$	Fonte
Primatas	0.21	0.38	0.93	1.10	[15]
Ceratormorfos ^a	0.24	0.39	0.93	1.08	[16]
Insetívoros e roedores ^a	0.35	0.38	0.79	0.82	[17]
Artiodáctilos	0.27	0.34	0.75	0.82	[18]
Mamíferos	0.31	0.34	0.71	0.74	[14, 19]
Primatas	0.33	0.39	0.84	0.90	[20]
Carnívoros	0.38	0.37	0.73	0.72	[20]
Roedores	0.36	0.38	0.78	0.80	[20]

^a O artigo reporta expoentes obtidos pelos métodos dos mínimos quadrados e “Reduced Major Axis”. Os expoentes aqui relatados são os obtidos pelo primeiro método.

apresentam uma compilação de dados disponíveis na literatura. Analisando as tabelas 3.4 a 3.10, o leitor perceberá que o expoente l varia de 0.18 a 0.39, enquanto d tem valores de 0.31 a 0.46. Não há, portanto, um comportamento bem definido. Os resultados experimentais dependem do osso e do grupo de animais considerado. Essa foi a maior dificuldade que encontramos em nosso estudo sobre a alometria dos ossos.

3.5 Animais pequenos x animais grandes

Uma das causas da pluralidade de expoentes alométricos encontrados é a existência de dois regimes de escala distintos. Economos foi o primeiro a sugerir a existência de comportamentos de escala distintos para mamíferos pequenos e grandes [21]. Ele propôs que os mamíferos pequenos seriam geometricamente similares, enquanto os mamíferos grandes seriam elasticamente similares. Essa idéia explicaria porque os expoentes alométricos para os bovinos eram diferentes dos resultados para os outros mamíferos (compare os resultados para os bovinos com os demais apresentados na tabela 3.5), uma vez que os

Tabela 3.8: Expoentes alométricos l e d para a tíbia retirados de vários artigos.

Animais	l	d	$3d - l$	$4d - 2l$	Fonte
Ceratormorfos ^a	0.20	0.40	1.00	1.20	[16]
Insetívoros e roedores ^a	0.25	0.43	1.04	1.22	[17]
Artiodáctilos	0.18	0.32	0.78	0.92	[18]
Mamíferos	0.27	0.36	0.81	0.90	[14, 19]

^a O artigo reporta expoentes obtidos pelos métodos dos mínimos quadrados e “Reduced Major Axis”. Os expoentes aqui relatados são os obtidos pelo primeiro método.

Tabela 3.9: Expoentes alométricos l e d para o úmero retirados de vários artigos.

Animais	l	d	$3d - l$	$4d - 2l$	Fonte
Primatas	0.30	-	-	-	[15]
Ceratormorfos ^a	0.25	0.45	1.10	1.30	[16]
Insetívoros e roedores ^a	0.34	0.39	0.83	0.88	[17]
Artiodáctilos	0.28	0.37	0.83	0.92	[18]
Mamíferos	0.31	0.36	0.77	0.82	[14, 19]
Primatas	0.39	0.39	0.78	0.78	[20]
Carnívoros	0.39	0.39	0.78	0.78	[20]
Roedores	0.35	0.36	0.73	0.74	[20]

^a O artigo reporta expoentes obtidos pelos métodos dos mínimos quadrados e “Reduced Major Axis”. Os expoentes aqui relatados são os obtidos pelo primeiro método.

intervalos de massa desses grupos são diferentes. Bertram e Biewener também ressaltaram a existência de comportamentos de escala diferentes para pequenos e grandes mamíferos [19, 22]. A figura 3.2 ilustra a diferença de comportamento entre mamíferos pequenos e grandes utilizando os dados desses autores.

Entretanto, foi só em 1999 que Christiansen, analisando uma grande quantidade de dados, estabeleceu de forma mais precisa a existência de comportamentos diferentes para mamíferos pequenos e grandes [23, 24]. A figura 3.3 mostra o gráfico comprimento versus diâmetro da tíbia obtido por Christiansen. Ele sugeriu que a massa de 50 kg é a fronteira entre os dois regimes de escala. Apesar da sugestão de Economos sobre a existência de dois regimes de escala ter sido confirmada, Christiansen demonstrou que nem a similaridade elástica nem a similaridade geométrica são boas descrições da alometria dos ossos para nenhum dos dois regimes. Os expoentes alométricos l e d encontrados por Christiansen estão na tabela 3.11.

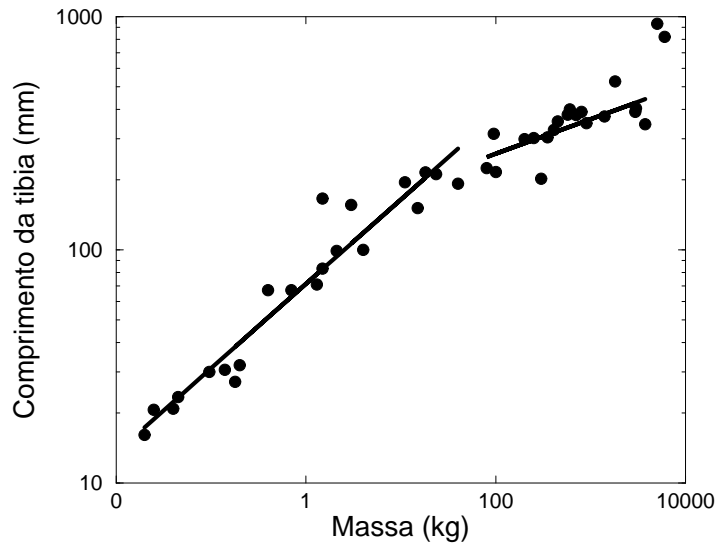


Figura 3.2: Ilustração da diferença de comportamento entre mamíferos pequenos e grandes na alometria dos ossos. Dados de Bertram e Biewener [14, 19].

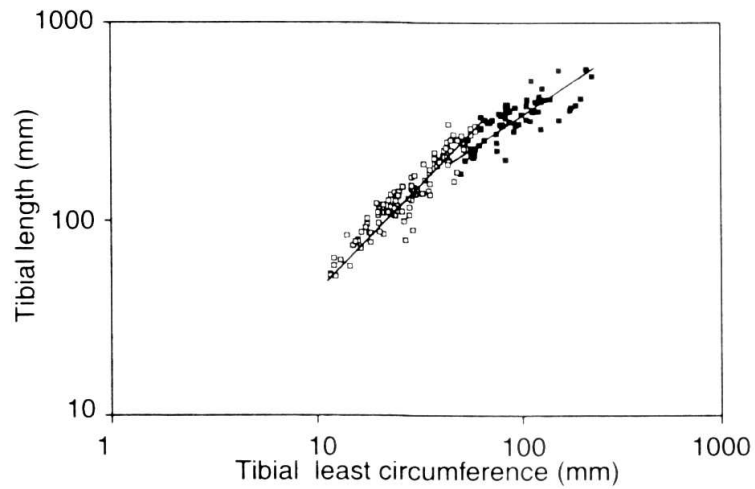


Figura 3.3: Comprimento *versus* diâmetro da tíbia em coordenadas logarítmicas. A figura mostra a existência de regimes de escala distintos para mamíferos pequenos e grandes. Gráfico obtido por Christiansen [23].

Tabela 3.10: Expoentes alométricos l e d para o rádio e a ulna retirados de vários artigos.

Animais	l	d	$3d - l$	$4d - 2l$	Fonte
Insetívoros e roedores ^a	0.29	0.46	1.09	1.26	[17]
Artiodáctilos	0.32	0.41	0.91	1.00	[18]
Mamíferos	0.31	0.39	0.86	0.94	[14, 19]

^a O artigo reporta expoentes obtidos pelos métodos dos mínimos quadrados e “Reduced Major Axis”. Os expoentes aqui relatados são os obtidos pelo primeiro método.

Tabela 3.11: Expoentes alométricos l e d obtidos por Christiansen [24] e os valores de $3d - l$ (expoente alométrico da força de flexão, equação 3.18) e $4d - 2l$ (a previsão da similaridade elástica é que $4d - 2l = 1$). r é o coeficiente de correlação. Modelo I é a regressão linear pelo método dos mínimos quadrados. Modelo II é a regressão linear pelo método “reduced major axis” (RMA).

Mamíferos pequenos - $M < 50$ kg										
	Modelo I				Modelo II				r	
osso	d	l	$3d - l$	$4d - 2l$	d	l	$3d - l$	$4d - 2l$	d	l
Fêmur	0.34	0.33	0.69	0.70	0.36	0.34	0.74	0.76	.95	.96
Tíbia	0.37	0.34	0.77	0.80	0.39	0.36	0.81	0.84	.96	.93
Úmero	0.39	0.32	0.85	0.92	0.40	0.35	0.85	0.90	.96	.91
Rádio	0.45	0.36	0.99	1.08	0.48	0.41	1.03	1.10	.94	.89
Ulna	0.11	0.35	-0.02	-0.26	0.44	0.38	0.94	1.00	.26	.92
Mamíferos grandes - $M > 50$ kg										
	Modelo I				Modelo II				r	
osso	d	l	$3d - l$	$4d - 2l$	d	l	$3d - l$	$4d - 2l$	d	l
Fêmur	0.35	0.28	0.77	0.84	0.37	0.31	0.80	0.86	.96	.90
Tíbia	0.34	0.20	0.82	0.96	0.36	0.28	0.80	0.88	.95	.73
Úmero	0.36	0.29	0.79	0.86	0.37	0.32	0.79	0.84	.97	.89
Rádio	0.31	0.28	0.65	0.68	0.36	0.35	0.73	0.74	.86	.80
Ulna	0.50	0.25	1.25	1.50	0.66	0.32	1.66	2.00	.75	.80

3.6 A conexão entre a alometria dos ossos e a alometria da área muscular

Vamos apresentar agora nossa forma de tratar o problema da alometria dos ossos. Vimos, na seção 3.2, que a maior parte das tensões em um osso é devida à flexão. A teoria de resistência dos materiais nos fornece a seguinte fórmula para o cálculo da tensão de flexão (apêndice B, equação B.9):

$$\sigma_{flexão} = \frac{\tau y}{I} \quad , \quad (3.15)$$

onde $\sigma_{flexão}$ é a tensão devida à flexão, τ é o torque, y é a distância do eixo neutro ao ponto considerado e I é o momento de inércia da área da seção reta.

Vimos na seção 3.2 que a tensão máxima agindo no osso é independente da massa.

Tabela 3.12: Expoente alométrico a da área muscular reportado ou calculado a partir dos dados das referências citadas. O expoente a é definido pela relação $\text{Área}_{\text{músculo}} \propto M^a$.

Animais	a
Antílopes [12]	0.77
Aves que correm ^{abc} [25]	0.79
Mamíferos [26]	0.80
Insetívoros e Roedores [27]	0.83
Roedores [28]	0.78
Mamíferos [29]	0.81

^a Os autores denominam “aves que correm” as aves que não voam ou que, quando perseguidas, preferem correr a voar.

^b incluindo avestruz.

^c inclui somente músculos da perna.

Considerando que esta tensão é unicamente devida à flexão, temos que

$$\sigma_{max} = \sigma_{flexão\ max} = \text{constante} \quad . \quad (3.16)$$

Considerando que o osso é um cilindro, temos $I = \pi D^4/64$. As tensões máximas ocorrem quando $y = D/2$. Como uma primeira aproximação, vamos supor que $\tau \propto F_{flexão} \cdot L$, onde $F_{flexão}$ é a força que está produzindo a flexão. Usando estas relações na equação (3.15), temos

$$F_{flexão} \propto \frac{D^3}{L} \quad , \quad (3.17)$$

que, usando as equações 3.1 e 3.2, pode ser reescrita como

$$F_{flexão} \propto M^{3d-l} \quad . \quad (3.18)$$

As tabelas 3.4 a 3.11 mostram, além dos expoentes l e d , uma coluna com os valores $3d-l$. Uma vez que Christiansen utilizou um conjunto muito maior de dados do que todos os trabalhos anteriores (98 espécimes representando 77 espécies), seus resultados são os mais confiáveis. Dessa forma, vamos analisar primeiro os valores de $3d-l$ obtidos a partir dos dados deste pesquisador (tabela 3.11). Percebemos que $3d-l$ tem aproximadamente o valor 0.80 para o fêmur, a tíbia e o úmero.

Vamos agora examinar a alometria da força muscular. A força de um músculo é proporcional à sua área [3]. Nós coletamos e calculamos o expoente alométrico médio da área muscular a partir de resultados apresentados em vários artigos. Os resultados estão na tabela 3.12. Nota-se que a alometria da área muscular tem um comportamento bastante regular, escalando como $M^{0.80}$, o que está de acordo com os valores de $3d-l$ para os dados do fêmur, da tíbia e do úmero obtidos por Christiansen.

Note que os coeficientes de correlação para o rádio e para a ulna são menores do que os dos outros ossos (veja a tabela 3.11). Isso nos faz acreditar que o rádio e a ulna têm

Tabela 3.13: Expoentes l e d obtidos por Alexander para ungulados e relatados por Hokkanen [30].

Osso	d	l	$3d - l$	$4d - 2l$
Fêmur	0.35	0.27	0.78	0.86
Tíbia	0.35	0.22	0.83	0.96
Metatarso	0.33	0.20	0.79	0.92
Úmero	0.39	0.27	0.90	1.02
Metacarpo	0.34	0.19	0.83	0.98

um comportamento de escala ainda mais irregular que os outros ossos, o que acarreta um maior afastamento de $3d - l$ em relação ao valor 0.80 para esses dois ossos ⁴.

As tabelas 3.4 a 3.10 mostram valores de $3d - l$ que oscilam em torno do valor 0.80. Em alguns casos, a discrepância é grande. Em particular, os expoentes do grupo dos ceratomorfos ⁵ estão longe desse valor. Por outro lado, a tabela 3.9 mostra que $3d - l \approx 0.80$ para vários grupos de animais. Outros dados que sugerem o acoplamento entre a alometria dos ossos e a alometria da área muscular são apresentados na tabela 3.13. Esses dados pertencem ao grupo de dados recolhidos por Alexander *et al* [13], contudo, eles foram publicados por Hokkanen [30].

Vamos agora comparar nossa previsão de que $3d - l = 0.80$ com a relação análoga da similaridade elástica. Utilizando a hipótese do McMahon de que a carga crítica de flambagem (equação 3.6) é proporcional à massa do animal, encontra-se que $4d - 2l = 1$. As tabelas 3.4 a 3.11 e 3.13 possuem uma coluna com os valores experimentais de $4d - 2l$. Analisando essas tabelas, percebe-se que $3d - l$ está muito mais próximo do valor 0.80 do que $4d - 2l$ se aproxima de 1. Dessa forma, concluímos que a flexão, e não a flambagem, é o fenômeno que dita a alometria dos ossos.

Essa conexão entre a alometria dos ossos e a alometria da área muscular havia sido proposta por Selker e Carter em 1989 [18], os quais encontraram que $3d - l = 0.82$ para seu grupo com 12 espécies de artiodáctilos e que $3d - l = 0.77$ para os dados do Biewener citados na tabela 3.6. Entretanto, apresentamos aqui um corpo maior de dados, expandindo assim os resultados deles. Em particular, mostramos que a alometria dos ossos está acoplada à alometria da área muscular mesmo quando mamíferos grandes e pequenos são separados em dois grupos distintos, o que acreditamos ser a forma correta de abordar a questão. Na próxima seção, mostraremos que essa conexão entre a alometria dos ossos e da área muscular também é observada em aves, o que não havia sido sugerido por Selker e Carter.

⁴ O rádio e a ulna têm coeficientes de correlação menores em praticamente todos os artigos.

⁵ Ceratomorfos é um grupo de mamíferos ao qual pertencem a anta, o rinoceronte e o hipopótamo.

Tabela 3.14: Expoentes alométricos l e d para vários ossos de aves reportados ou calculados a partir dos dados nas referências citadas.

Osso	d	l	$3d - l$
Fêmur [31]	0.42	0.35	0.91
Fêmur ^a [25]	0.43	0.30	0.99
Fêmur [32]	0.42	0.37	0.89
Fêmur [33]	0.383	0.342	0.802
Tibiotarso [31]	0.42	0.37	0.89
Tibiotarso ^a [25]	0.39	0.40	0.77
Tibiotarso [32]	0.39	0.37	0.80
Tibiotarso [34]	0.39	0.33	0.84
Tibiotarso [33]	0.376	0.326	0.807
Tarsometatarso [32]	0.38	0.34	0.80
Úmero ^b [31]	0.39	0.46	0.71
Úmero [33]	0.368	0.430	0.674
Ulna ^b [31]	0.36	0.43	0.65
Ulna [33]	0.351	0.393	0.660

^a incluindo avestruz.

^b animais com $M < 15$ kg.

3.7 Alometria dos ossos em aves

Até aqui discutimos apenas o problema da alometria dos ossos em mamíferos. Um comportamento similar é observado nas aves. Vimos, na tabela 3.12, que a área dos músculos das pernas das aves que correm também escala com $M^{0.80}$. Na tabela 3.14, apresentamos uma compilação de dados sobre alometria dos ossos em aves. As posições no esqueleto dos ossos mencionados na tabela 3.14 estão ilustradas no apêndice C.

Vemos que o expoente da força de flexão obedece à relação $3d - l = 0.80$ tanto para o tibiotarso quanto para o tarsometatarso. O fêmur apresenta um comportamento interessante. Para as aves em geral [33], o expoente para $F_{flexão}$ é 0.80, mas para as aves que correm [25], a força que causa a flexão parece ser o peso ($F_{flexão} \propto M$). Esta relação para as aves que correm é reforçada pelo seguinte resultado publicado por Gatesy [35]: $D \propto L^{1.46}$ para o fêmur das aves que não voam.

Tendo em vista o valor de $3d - l$ para os ossos da asa (úmero e ulna), nós previmos que a área dos músculos da asa escala geometricamente (área do músculo $\propto M^{0.67}$). Infelizmente, não encontramos dados sobre a alometria da área muscular em músculos da asa para testar essa hipótese.

Salientamos que entre todos os expoentes citados na tabela 3.14, os resultados de Olmos e colaboradores [33] são os mais confiáveis, já que esses pesquisadores utilizaram um conjunto muito maior de dados do que os outros. Com isso em mente, é interessante notar que os resultados deles apresentam expoentes bem característicos para os ossos das asas (0.67) e da perna (0.80).

Tabela 3.15: Alometria da massa do esqueleto (M_s) em função da massa corporal (M). n é o número de espécies ou número de espécimes, dependendo do artigo. r é o coeficiente de correlação.

Animais	n	Massas (kg)	Equação	r	Fonte
Peixes	11	0.003 - 1.200	$M_s = 0.033 M^{1.029}$	-	[36]
Peixes	17	0.055 - 0.658	$M_s = 0.19 M^{0.82}$	0.82	[37]
Anfíbios	75	0.005 - 0.400	$M_s = 0.0356 M^{1.004}$	0.96	[38]
Anfíbios ^a	6	0.005 - 0.400	$M_s \propto M^{0.928}$	-	[38]
Aves	311	0.0031- 80.92	$M_s = 0.065 M^{1.071}$	0.993	[31]
Mamíferos	49	0.006 - 6600	$M_s = 0.061 M^{1.090}$	0.992	[31]

^a exceto *Rana septentrionalis*.

3.8 Alometria da massa do esqueleto

Uma informação que, a princípio, pode ser de grande valia no estudo da alometria dos ossos é a alometria da massa do esqueleto. Os dados coletados sobre este assunto estão resumidos na tabela 3.15.

A observação mais importante que temos a fazer sobre esses dados se refere à equação para os mamíferos. Dos 49 animais⁶ usados por Prange *et al*, 44 têm massa inferior a 12kg. Os animais com massa maior que 12kg são um cachorro ($M = 20kg$), um castor ($M = 23kg$), um homem ($M = 67kg$) e um elefante ($M = 6600kg$). O elefante tem uma massa muito superior aos demais animais da lista e o cachorro e o homem têm esqueletos mais pesados do que o esperado para suas massas, desviando, assim, a curva para cima.

Utilizando apenas os dados dos mamíferos com massa inferior a 12kg, encontramos a relação⁷

$$M_s = 0.061 M^{1.02} , r = 0.993 , \quad (3.19)$$

onde M_s é a massa do esqueleto e M a massa corporal. Dessa forma, apesar do expoente 1.090 encontrado por Prange *et al* ser muito citado na literatura [3, 36, 37], acreditamos que 1.02 é um valor mais apropriado.

Esse resultado leva a uma interpretação dos dados diferente da universalmente feita na literatura. A interpretação difundida na literatura é a de que a massa do esqueleto nos mamíferos escala mais rápido do que a massa corporal. Contudo, a equação 3.19 mostra que, em mamíferos pequenos, a massa do esqueleto é diretamente proporcional à massa corporal. Infelizmente, não encontramos dados sobre a massa do esqueleto em mamíferos grandes para comparar o comportamento dos animais grandes com o dos animais pequenos.

⁶ Apesar dos autores relatarem ter usado 49 animais para obter o expoente 1.09, no seu artigo só aparecem dados de 48 animais.

⁷ Outra diferença entre a equação encontrada por eles e a equação 3.19 é que nós fizemos médias das dimensões dos ossos de animais da mesma espécie.

Capítulo 4

A CORRIDA DOS ANIMAIS

No capítulo anterior, vimos como a alometria dos ossos está conectada à alometria da área muscular. Intuitivamente, espera-se que a alometria dos ossos esteja relacionada também à locomoção dos animais, pois as maiores forças que agem nos ossos ocorrem durante a locomoção. Esta idéia foi proposta por vários autores, entretanto, não há na literatura nenhuma evidência que a corrobore.

Vimos, na seção 3.5, que uma característica que diferencia a alometria dos ossos das outras relações alométricas é a existência de regimes de escala distintos para mamíferos pequenos e grandes. Se a alometria dos ossos for, de fato, determinada pelas forças que agem no esqueleto quando o animal corre, é de se esperar que grandezas ligadas à locomoção também se comportem de forma diferente para mamíferos pequenos e grandes. Neste capítulo, apresentaremos dados experimentais que justificam essa previsão, sendo esse um resultado inédito na literatura. Em seguida, discutiremos vários aspectos da locomoção dos animais e veremos que ainda há muito o que ser compreendido nesse campo.

4.1 A conexão entre a locomoção e a alometria dos ossos

4.1.1 Velocidade máxima

Os melhores dados que encontramos na literatura sobre a velocidade máxima dos mamíferos estão plotados na figura 4.1. Eles foram publicados em 1983 por Theodore Garland Jr. e dizem respeito a 106 mamíferos [39]. Segundo o próprio autor, os dados pecam em precisão, mas têm a vantagem de englobar toda a literatura da época sobre o assunto. Apesar da imprecisão, os dados demonstram uma tendência bem visível: a velocidade

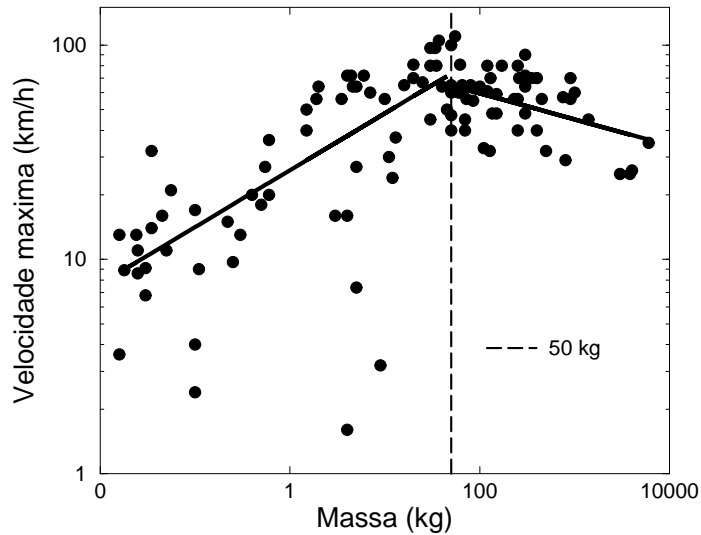


Figura 4.1: Velocidade máxima *versus* massa corporal em coordenadas logarítmicas para 106 mamíferos. Dados de Garland [39].

máxima cresce com a massa até chegar a um máximo, a partir de onde ela diminui (veja a figura 4.1).

O comportamento de escala da velocidade máxima difere bastante de todos os outros até aqui discutidos, pois este é o único caso em que a variável estudada cresce com a massa para algumas massas e diminui para outras. Logo, assim como a alometria dos ossos, a alometria da velocidade máxima possui dois regimes de escala distintos. Mas, qual será a fronteira entre esses dois regimes?

Garland ajustou um polinômio do segundo grau aos dados e obteve a equação

$$\log v_{max} = 1.47832 + 0.25892 (\log M) - 0.06237 (\log M)^2 \quad , \quad (4.1)$$

onde v_{max} é a velocidade máxima em km/h e M é a massa corporal em kg . Utilizando essa expressão, Garland encontrou que a massa que maximiza v_{max} é $119 kg$. Entretanto, a figura 4.1 mostra que o máximo está mais próximo do valor $50 kg$, sendo essa aproximadamente a massa do guepardo, o mais veloz dos mamíferos. Acreditamos, portanto, que a massa de $50 kg$ é a fronteira entre mamíferos pequenos e grandes no que diz respeito à alometria da velocidade máxima. Note que $50 kg$ é a mesma fronteira sugerida por Christiansen para dividir os mamíferos em grandes e pequenos na alometria dos ossos.

Tabela 4.1: Expoente alométrico da frequência de passos máxima ($f_{passos\ max}$) retirado de várias fontes. r é o coeficiente de correlação.

Animais	Massa (kg)	Expoente	r	Fonte
ungulados	de 20 a 1000	-0.18 ± 0.11	0.78	[40]
aves	de 0.075 a 41,5	-0.18 ± 0.16	-	[25]
mamíferos	de 0.03 a 200	-0.162 ± 0.026	0.94	[41]
bípedes	de 0.045 a 90	-0.178 ± 0.007	0.99	[42]

4.1.2 Frequência de passos à velocidade máxima

Fizemos uma revisão da literatura sobre a alometria da frequência de passos máxima ¹ ($f_{passos\ max}$) e encontramos um comportamento muito regular. A tabela 4.1 apresenta os dados encontrados. Esses resultados são interessantes, pois mostram que, apesar da existência de dois regimes de escala para v_{max} , o comportamento de escala da $f_{passos\ max}$ é descrito por uma única lei de potência para todos mamíferos e aves, a saber:

$$f_{passos\ max} \propto M^{-0.18} . \quad (4.2)$$

Além das medidas diretas de $f_{passos\ max}$ apresentadas na tabela 4.1, propomos que outros três resultados experimentais suportam a relação expressa pela equação 4.2. Apesar de os autores dos dados a serem discutidos não terem percebido, seus resultados são evidências indiretas do expoente -0.18 para a frequência de passos à velocidade máxima.

1. Primeira evidência indireta

A potência metabólica durante a locomoção foi descrita por Taylor e colaboradores como [43]

$$\frac{P_{metabólica\ locomoção}}{M} = f_1(M) \cdot v + f_2(M) , \quad (4.3)$$

onde $f_1(M)$ e $f_2(M)$ são duas funções de M e v é a velocidade do animal. Propomos uma forma mais intuitiva de se olhar para essa mesma relação

$$P_{metabólica\ locomoção} = E_{1\ passo} \cdot f_{passos} + f_2'(M) , \quad (4.4)$$

onde $E_{1\ passo}$ é a energia gasta por passo pelos músculos, f_{passos} é a frequência de passos e $f_2'(M)$ é a potência metabólica gasta pelas outras partes do corpo. Uma vez que a energia gasta pelas outras partes do corpo tem uma variação pequena com a velocidade em relação à variação da energia consumida pelos músculos e como o termo $f_2'(M)$ corresponde à potência metabólica da locomoção no limite $v \rightarrow 0$, podemos aproximá-lo pela potência metabólica de repouso. Dessa forma, a equação 4.4 pode ser reescrita como

¹ A frequência de passos utilizada quando o animal corre à velocidade máxima é a frequência de passos máxima que ele consegue alcançar.

$$P_{\text{metabólica locomoção}} = E_{1 \text{ passo}} \cdot f_{\text{passos}} + P_{\text{metabólica repouso}} \quad , \quad (4.5)$$

onde $P_{\text{metabólica repouso}}$ é a potência metabólica do animal em repouso.

Para velocidades fisiologicamente equivalentes, $E_{1 \text{ passo}}$ é proporcional à massa corporal [41]. Alguns autores questionam o significado do termo *velocidade fisiologicamente equivalente* [39]. Uma definição mais precisa pode ser: animais diferentes correm a velocidades fisiologicamente equivalentes quando eles correm com o mesmo valor de $E_{1 \text{ passo}}/M$. Deste ponto de vista, Heglund e Taylor demonstraram que a velocidade preferida para trotar, a velocidade de transição trote-galope, a velocidade preferida para galopar e a velocidade máxima sustentada aerobicamente são velocidades fisiologicamente equivalentes.

Sabemos que a potência metabólica à velocidade máxima sustentada aerobicamente ($P_{\text{metabólica max}}$) obedece à relação ² [44]

$$P_{\text{metabólica max}} = 1.94 M^{0.79} \quad , \quad (4.6)$$

onde $P_{\text{metabólica max}}$ é dado em $ml O_2 \cdot s^{-1}$ e M em kg . Nas mesmas unidades, a potência metabólica de animais em repouso é [44]

$$P_{\text{metabólica repouso}} = 0.188 M^{0.75} \quad . \quad (4.7)$$

Note que $P_{\text{metabólica repouso}}$ é 10 vezes menor do que $P_{\text{metabólica max}}$ e, portanto, pode ser desprezada. Assim, usando a proporcionalidade entre $E_{1 \text{ passo}}$ e M à velocidade máxima sustentada aerobicamente, a equação 4.5 e que $f_{\text{passos max}} \propto M^{-0.18}$, encontramos a seguinte relação aproximada:

$$P_{\text{metabólica max}} \propto M^{0.82} \quad , \quad (4.8)$$

que está de acordo com a relação experimental (equação 4.6).

² A potência metabólica máxima ($P_{\text{metabólica max}}$) foi medida por Taylor e colaboradores em 14 espécies de animais selvagens e 8 domésticos. Considerando apenas as 14 espécies de animais selvagens, a equação encontrada foi

$$P_{\text{metabólica max}} = 1,94 M^{0.790}, \quad r = 0.995 \quad .$$

A equação encontrada para as 8 espécies de animais domésticos foi

$$P_{\text{metabólica max}} = 1,69 M^{0.855}, \quad r = 0.961 \quad .$$

Usando os dados para os 22 animais domésticos e selvagens, a equação obtida foi

$$P_{\text{metabólica max}} = 1,92 M^{0.809}, \quad r = 0.987 \quad .$$

A equação mais significativa é a encontrada usando somente os animais selvagens e, por isso, os autores sugerem que ela deve ser usada como a descrição da alometria da potência metabólica máxima. A correlação menor observada para os animais domésticos se deve à grande variação na $P_{\text{metabólica max}}$ para animais de mesma massa. Cavalos e cães têm aproximadamente as mesmas massas de bois e ovelhas, respectivamente, mas têm uma potência metabólica 3.5 vezes maior.

2. Segunda evidência indireta

Rome [45] argumentou que, durante a corrida, a potência metabólica específica é proporcional à velocidade máxima de encurtamento das fibras musculares [45]. Usando seus resultados sobre a alometria da velocidade máxima de encurtamento das fibras musculares, ele propôs que

$$\frac{P_{metabólica\ max}}{M} \propto M^{-0.18} \ , \quad (4.9)$$

que, mediante os mesmos argumentos anteriores, leva a

$$f_{passos\ max} \propto M^{-0.18} \ . \quad (4.10)$$

3. Terceira evidência indireta

Young e colaboradores [46] descobriram que, durante o trote e o galope, os animais respiram uma vez por passo. Eles mediram a frequência natural de vibração da caixa torácica ($f_{natural}$) para alguns mamíferos e encontraram a relação

$$f_{natural} = 5.02 M^{-0.18} \ . \quad (4.11)$$

Uma vez que uma eficiência maior é esperada nos sistemas respiratório e cardiovascular dos mamíferos à velocidade máxima, já que os predadores estão correndo pelo seu alimento e as presas para salvar sua vida, chegamos à mesma conclusão obtida anteriormente

$$f_{passos\ max} \propto M^{-0.18} \ . \quad (4.12)$$

4.1.3 Tamanho do passo à velocidade máxima

Vimos, até aqui, que a velocidade máxima dos mamíferos possui dois comportamentos de escala distintos, enquanto a frequência de passos máxima pode ser descrita por uma única lei de potência para todos os mamíferos e aves. Naturalmente, isso implica que o comprimento do passo nos mamíferos à velocidade máxima também possui regimes de escala distintos.

Dados sobre o tamanho do passo à velocidade máxima ($L_{passo\ max}$) são relativamente escassos. Alexander e colaboradores relataram que, para 10 espécies de ungulados³ africanos, $v_{max} \propto M^{-0.08}$ e $f_{passos\ max} \propto M^{-0.18}$ [40]. Uma vez que a velocidade do animal é igual ao tamanho do passo vezes o número de passos por segundo ($v_{max} = L_{passo\ max} \cdot f_{passos\ max}$), podemos concluir que $L_{passo\ max} \propto M^{0.10}$. Gatesy e Biewener, por outro lado, mediram diretamente o comprimento do passos em 8 espécies de bípedes correndo à v_{max} [42]. Eles encontraram que $L_{passo\ max} \propto M^{0.387 \pm 0.008}$ com correlação $r^2 = 0.96$.

³ Ungulados são mamíferos cujos dedos são providos de cascos e incluem os perissodáctilos (e.g. cavalo, zebra) , os artiodáctilos (e.g. camelos, bovinos) e os proboscídeos (e.g. elefante).

Portanto, o tamanho do passo à velocidade máxima também possui regimes distintos para mamíferos grandes e pequenos. Esse fato é uma consequência da existência de dois regimes para a velocidade máxima, uma vez que a frequência de passos máxima possui um único comportamento para todos os mamíferos.

4.1.4 Tempo de contato e fator de carga à velocidade máxima

Vamos deduzir rapidamente uma fórmula que nos será bastante útil. Sabemos que o impulso é igual à variação do momento linear, ou seja,

$$\int F dt = m\Delta v \quad . \quad (4.13)$$

Se aplicarmos esta equação a um passo de um animal, temos

$$\int (Mg - F_{solo}) dt = 0 \quad , \quad (4.14)$$

que leva a

$$\overline{F}_{solo} \Delta t_c n = Mg T_{passo} \quad , \quad (4.15)$$

onde \overline{F}_{solo} é a média da componente vertical da força que uma pata faz no solo, Δt_c é o tempo de contato médio de uma pata com o solo, n é o número de patas, M é a massa corporal, g é a aceleração da gravidade e T_{passo} é o tempo de duração de um passo. Definindo o fator de carga β como

$$\beta = \frac{\Delta t_c}{T_{passo}} \quad , \quad (4.16)$$

temos que a média da componente vertical da força aplicada no solo por cada pata do animal é

$$\overline{F}_{solo} = \frac{Mg}{n\beta} \quad . \quad (4.17)$$

O parâmetro da locomoção de maior interesse para a alometria dos ossos é o fator de carga à velocidade máxima (β_{max}), pois, a partir dele, podemos usar a equação 4.17 para encontrar a maior força que o animal faz no chão.

Em seu trabalho com ungulados africanos, Alexander e colaboradores encontraram que [40]

$$\beta_{max} \propto M^{0.11 \pm 0.07} \quad (\text{patas dianteiras}) \quad r = 0.79 \quad , \quad (4.18)$$

$$\beta_{max} \propto M^{0.14 \pm 0.09} \quad (\text{patas traseiras}) \quad r = 0.78 \quad , \quad (4.19)$$

onde r é o coeficiente de correlação.

Não há uma equação alométrica para β_{max} para animais pequenos na literatura. Contudo, podemos usar alguns métodos indiretos para encontrar essa relação. Em um artigo de Biewener [14], há um gráfico de β versus velocidade para vários mamíferos

Tabela 4.2: Fator de carga à velocidade máxima (β_{max}) para alguns animais pequenos. Dados retirados dos artigos de Biewener [14] e Gatesy e Biewener [42].

Animal	Massa (kg)	β_{max}
Rato	0.034	0,413
Esquilo	0.1575	0,369
Cachorro pequeno	1.8	0,225
Cachorro grande	15	0,263
Codorna	0,17	0,51
Galinha-d'angola	1,52	0,434
Ema	20	0,352
Casuar	40	0,352
Homem	72	0,241
Avestruz	90	0,405

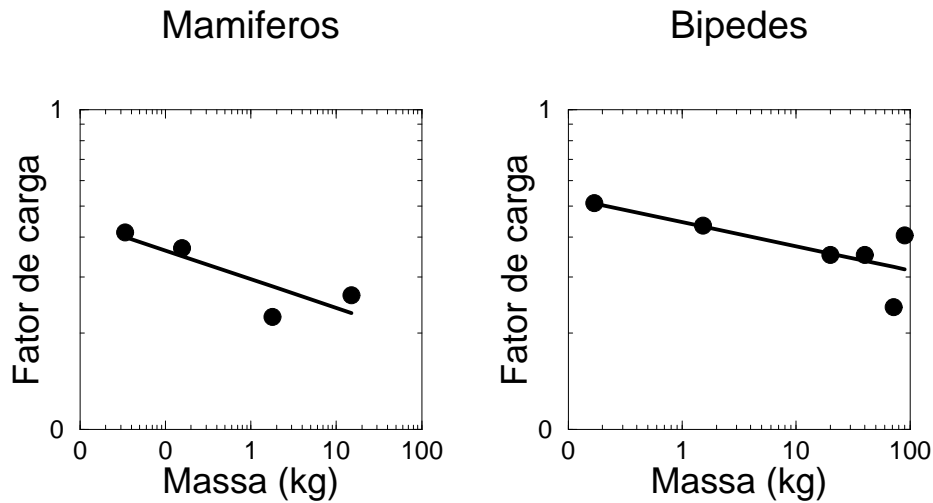


Figura 4.2: Fator de carga *versus* massa corporal (kg). Gráfico obtido a partir dos dados da tabela 4.2.

pequenos. Em outro artigo, cujos autores são Gatesy e Biewener [42], temos o mesmo gráfico para vários bípedes. A partir dessas duas fontes, retiramos os dados apresentados na tabela 4.2.

A partir desses dados obtivemos os gráficos plotados na figura 4.2 e as equações:

$$\beta_{max} = 0.30 M^{-0.09} \quad r = 0.85 \quad \text{mamíferos pequenos} \quad , \quad (4.20)$$

$$\beta_{max} = 0.45 M^{-0.08} \quad r = 0.74 \quad \text{bípedes} \quad , \quad (4.21)$$

onde r é o coeficiente de correlação.

Note que, apesar do coeficiente alométrico ser diferente nas equações 4.20 e 4.21, o expoente é praticamente o mesmo. Uma vez que os dados para mamíferos e bípedes provêm de fontes diferentes, podemos ter um pouco de confiança no valor do expoente encontrado (-0.09).

Tabela 4.3: Expoentes alométricos para diversos parâmetros ligados à locomoção dos animais. Os expoentes para as aves foram retirados ou calculados do artigo [42]. Os expoentes para os ungulados foram retirados ou calculados do artigo [40]. L_{perna} é o comprimento da perna calculado a partir do comprimento dos ossos da perna.

Parâmetro	Aves	Ungulados
$f_{passos\ max}$	$\propto M^{-0.18}$	$M^{-0.18}$
$L_{passos\ max}$	$\propto M^{0.387}$	$M^{0.10}$
v_{max}	$\propto M^{0.21}$	$M^{-0.08}$
β_{max}	$\propto M^{-0.09}$	$M^{0.11}$
L_{perna}	$\propto M^{0.38}$	$M^{0.27}$

Há ainda mais uma forma de estimar o expoente alométrico para β_{max} para os animais pequenos. Biewener mediu a razão entre os braços de alavanca da força muscular e da força do solo, a qual denominou EMA (effective mechanical advantage) [47]. Ele relata que $EMA = r/R \propto M^{0.26}$, onde r é o braço de alavanca da força muscular e R o braço de alavanca da força do solo. Uma vez que

$$F_{solo} \cdot R = F_{músculo} \cdot r \quad (4.22)$$

e que $F_{músculo} \propto M^{0.80}$ (como vimos no capítulo anterior), concluímos que $F_{solo} \propto M^{1.06}$. Mas, pela equação 4.17, sabemos que $F_{solo} \propto M/\beta$. Portanto, encontramos que $\beta_{max} \propto M^{-0.06}$. Como os animais medidos, excetuando-se o cavalo, pertenciam ao grupo dos mamíferos pequenos ($M < 50\ kg$), este resultado fortalece o valor -0.09 para expoente de β_{max} para os animais pequenos encontrado nas equações 4.20 e 4.21.

O tempo de contato de um animal com o solo varia com a velocidade e a massa do animal. Hoyt e colaboradores encontraram a seguinte equação relacionando o tempo de contato (Δt_c), o comprimento da perna (L) e a velocidade (v) [48]:

$$\Delta t_c = 0.80 \frac{L^{0.84}}{v^{0.87}}, \quad r^2 = 0.97 \quad (4.23)$$

Essa equação foi encontrada para um grupo de 12 animais, composto por 5 aves, 4 mamíferos pequenos, um homem, um pônei e um cavalo. Logo, dos 12 animais, 9 podem ser considerados animais pequenos. Dessa forma, seria de se esperar que essa equação só fosse válida para esse grupo. Mas, surpreendentemente, ela faz previsões corretas para todos os mamíferos, como pode ser testado usando os dados da tabela 4.3.

Utilizando a equação 4.23 e os dados da tabela 4.3, obtemos $\beta_{max} \propto M^{-0.04}$ para as aves, um expoente próximo a -0.09 . Essa é mais uma evidência que fortalece o valor -0.09 encontrado nas equações 4.20 e 4.21. Podemos, portanto, ter um pouco de confiança nesse valor, uma vez que ele foi obtido por três métodos diferentes.

Comparando os expoentes alométricos para o fator de carga à velocidade máxima para mamíferos pequenos (-0.09) e grandes (0.11/0.14), encontramos regimes de escala

distintos. Enquanto, para os mamíferos pequenos, β_{max} diminui com a massa, para os mamíferos grandes, β_{max} cresce com a massa⁴. Isso significa que, assim como a alometria dos ossos e a alometria da velocidade máxima, a alometria do fator de carga à velocidade máxima apresenta comportamentos distintos para mamíferos pequenos e grandes.

Um fato que deve ser ressaltado aqui é que a F_{solo} à v_{max} varia com a massa de forma diferente para animais grandes e pequenos. Quase sempre, na literatura, os autores assumem incorretamente que $F_{solo} \propto M$ para todos os mamíferos a todas as velocidades [32, 47, 49], enquanto, na verdade, $F_{solo} \propto M^{1.09}$ para animais pequenos e $F_{solo} \propto M^{0.89}$ para mamíferos grandes à v_{max} .

Outra hipótese incorreta frequentemente encontrada na literatura é a de que o comprimento do passo é proporcional ao comprimento da perna. A tabela 4.3 mostra que, apesar de ser essa uma boa suposição para aves correndo à v_{max} , ela não é válida para os ungulados galopando à v_{max} .

4.2 Leis de escala na locomoção

Uma vez que a alometria dos ossos está conectada à locomoção, um modelo geral capaz de descrever a locomoção dos animais seria de grande valia no estudo da alometria dos ossos. Pensando assim, estivemos estudando a locomoção dos animais, em busca, principalmente, de uma forma de se prever a velocidade máxima de um animal e o fator de carga à velocidade máxima. Apesar de não termos alcançado nosso objetivo, resolvemos fazer aqui algumas discussões pertinentes ao problema com a esperança de que este texto possa orientar estudos futuros.

4.2.1 Velocidade máxima

O que determina a velocidade máxima de um animal?

O que impede um animal de correr mais rápido quando ele está correndo à v_{max} ? Esta é uma pergunta fundamental cuja resposta não pode ser encontrada na literatura. Duas hipóteses foram testadas e descartadas. As hipóteses descartadas são:

1. A v_{max} é limitada pela capacidade máxima dos músculos de exercer trabalho. Essa hipótese foi feita, por exemplo, por Alexander [50];
2. A v_{max} é limitada pela potência metabólica máxima.

A primeira hipótese foi testada por Farley [51]. Ele utilizou duas espécies de lagartos e mediu suas v_{max} no plano e no plano inclinado. Caso a hipótese 1 estivesse correta, a v_{max} no plano inclinado deveria ser muito menor do que na reta, pois grande parte do

⁴ Caso a fronteira entre os dois regimes também seja 50 kg, esse comportamento implica que os mamíferos mais velozes são aqueles capazes de correr com os menores fatores de carga.

trabalho estaria sendo usado para elevar o centro de massa. Os experimentos mostraram que v_{max} de fato é menor no plano inclinado, entretanto, não é tão menor quanto prevê a hipótese ⁵.

A segunda hipótese pode ser testada da seguinte forma. A equação encontrada por Taylor e colaboradores, a qual representamos pela equação 4.3, para a potência metabólica de animais correndo é [43]

$$\frac{P_{\text{metabólica locomoção}}}{M} = 0.533 M^{-0.316} \cdot v + 0.300 M^{-0.303} \quad . \quad (4.24)$$

Substituindo a equação 4.6 na equação anterior e rearranjando os termos, temos

$$v_{max} = 3.64 M^{0.106} - 0.563 M^{0.013} \quad . \quad (4.25)$$

Segundo essa equação, v_{max} crescerá sempre com a massa. Logo, ela é incapaz de explicar os dados observados (figura 4.1) e assim a hipótese 2 está refutada.

Os homens mais rápidos

Vimos na seção 4.1.1 que os mamíferos mais rápidos não são os maiores. Sabemos que a frequência máxima de passos diminui com a massa, enquanto o comprimento do passo cresce com a massa (seção 4.1). Esses dois parâmetros escalam de tal forma que existe uma massa que maximiza a velocidade máxima nos mamíferos.

É interessante notar que existe uma massa que maximiza a velocidade máxima até mesmo para animais de uma mesma espécie. Os homens mais rápidos, por exemplo, não são nem os mais altos nem os mais baixos. O apêndice D apresenta uma lista com as alturas e massas de 18 corredores dos 100 metros rasos, a prova mais rápida do atletismo. Em média, os atletas têm 77 kg e medem 1.79 m . O apêndice D também fornece as alturas e massas de 7 maratonistas. Em média, os maratonistas são menores e mais leves que os corredores dos 100 metros rasos. Atletas de outros esportes, como o *volleyball* e o *basketball*, têm uma estatura bem maior que a dos corredores dos 100 m . Assim, existe uma massa ótima para se correr, tanto para uma determinada espécie, quanto para os mamíferos em geral.

Correndo morro acima

C.T. Farley, trabalhando com 2 espécies de lagartos, fez uma observação muito interessante [51]. Ao subir um plano inclinado correndo à v_{max} , os lagartos usam a mesma frequência de passos máxima ($f_{\text{passos max}}$) observada no plano. Ou seja, apesar de a v_{max} que um lagarto consegue alcançar em uma subida ser menor do que a v_{max} alcançada no plano, a diminuição em v_{max} é devida somente a uma diminuição no comprimento do passo, ficando a $f_{\text{passos max}}$ constante. Esse comportamento também é observado em cavalos [48].

⁵ Para maiores detalhes, ver artigo citado [51].

Tabela 4.4: Variação da velocidade máxima (v_{max} , em km/h) com a massa corporal (M , em kg). Fonte: Garland [39]. As três primeiras equações foram calculadas por nós e as outras duas estão relatadas no artigo citado. r é a correlação.

Animais	Massas (kg)	equação alométrica	r
Mamíferos com massa < 50 kg	0.016 - 45	$v_{max} = 23.4 M^{0.26}$	0.66
Mamíferos com massa < 50 kg ^a	0.016 - 45	$v_{max} = 28.1 M^{0.27}$	0.87
Mamíferos com massa > 50 kg	50 - 6000	$v_{max} = 112.7 M^{-0.14}$	0.49
Artiodáctilos	20 - 3800	$v_{max} = 114.4 M^{-0.13}$	0.46
Artiodáctilos sem o hipopótamo	20 - 1000	$v_{max} = 97.8 M^{-0.09}$	0.33

^a Retirando-se os pontos discrepantes. Os critérios para justificar a retirada de tais pontos são dados por Garland em seu artigo [39].

Tabela 4.5: Várias equações para a alometria da velocidade máxima (v_{max}) e suas respectivas fontes (v_{max} em m/s). r é a correlação e n é o número de pontos.

Animais	Massas (kg)	n	equação alométrica	r	Fonte
Ungulados	20 a 1000	10	$v_{max} = 17 M^{-0.08}$	0.50	[40]
Roedores ^a	0.0086 a 0.1052	17	$v_{max} = 8.3 M^{0.20}$	0.82	[52]
Roedores ^b	0.0089 a 0.0976	6	$v_{max} = 22 M^{0.42}$	0.83	[52]
Bípedes	0.045 a 90	8	$v_{max} \propto M^{0.21}$	-	[42]

^a experimentos feitos em laboratório

^b experimentos feitos em campo

Dados experimentais

Vamos agora apresentar algumas equações alométricas relacionando v_{max} e M . Utilizando os dados de Garland discutidos na seção 4.1.1, podemos ajustar leis de potência a grupos específicos de mamíferos. A tabela 4.4 apresenta algumas equações que obtivemos. Note que o expoente alométrico para a velocidade máxima depende do grupo considerado. Note também que os coeficientes de correlação são, de forma geral, muito baixos.

Podemos comparar as equações assim obtidas com outras relações alométricas para a velocidade máxima disponíveis na literatura. A tabela 4.5 resume os dados encontrados.

Podemos comparar o expoente alométrico encontrado por Alexander e colaboradores [40] para os ungulados com o encontrado por Garland para os artiodáctilos ⁶. Percebemos que os resultados são indistinguíveis (-0.08 e -0.09 , respectivamente), se considerarmos os artiodáctilos sem o hipopótamo.

Os bípedes do trabalho de Gatesy e Biewener são compostos por 7 espécies de aves e o homem [42]. É interessante que o expoente para os bípedes (0.21) seja similar ao

⁶ Ungulados são mamíferos cujos dedos são providos de cascos e incluem os perissodáctilos (e.g. cavalo, zebra), os artiodáctilos (e.g. camelos, bovinos) e os proboscídeos (e.g. elefante).

Tabela 4.6: Alometria das velocidades equivalentes [41]. r é a correlação.

Velocidade equivalente	velocidade (m/s)	r^2
v mínima para trotar	$v = 0.593 M^{0.249}$	0.84
v preferida para trotar	$v = 1.09 M^{0.222}$	0.91
v transição trote-galope	$v = 1.54 M^{0.216}$	0.90
v preferida para galopar	$v = 2.78 M^{0.176}$	0.87
v máxima sustentada aerobicamente	$v = 3.71 M^{0.176}$	0.87

expoente para os mamíferos pequenos (0.27), apesar de estarmos comparando aves com mamíferos e bípedes com quadrúpedes. Deve-se perceber ainda que uma das duas equações apresentadas para os roedores possui praticamente o mesmo expoente encontrado para os bípedes (0.20).

A velocidade máxima está correlacionada ao comprimento do corpo

A velocidade máxima está mais correlacionada ao comprimento do corpo do que à massa, pelo menos para os dados de Alexander e colaboradores [40]. Em seu trabalho sobre ungulados africanos, esses pesquisadores publicaram duas equações para v_{max} . A primeira já foi apresentada na tabela 4.5 e está reescrita a seguir:

$$v_{max} = 17 M^{-0.08} \quad r = 0.50 \quad , \quad (4.26)$$

onde v_{max} está em km/h . A segunda equação relaciona a velocidade máxima (v_{max}) com o comprimento do corpo (L_c) e possui uma correlação muito maior

$$v_{max} = 46 L_c^{-0.35} \quad r = 0.96 \quad , \quad (4.27)$$

onde v_{max} está em *comprimentos do corpo/segundo*.

Note que a velocidade máxima está mais correlacionada ao comprimento do corpo do que à massa.

4.2.2 Velocidades fisiologicamente equivalentes

Heglund e Taylor propuseram a existência de 5 velocidades fisiologicamente equivalentes para os mamíferos [41]. A variação dessas velocidades e da frequência de passos a essas velocidades com a massa está descrita nas tabelas 4.6 e 4.7.

Nesse artigo, Heglund e Taylor utilizaram a equação 4.24 para calcular a energia gasta por cada animal a cada passo. Eles chegaram à seguinte conclusão: a todas as velocidades equivalentes (exceto a velocidade mínima para trotar), a energia gasta por passo por unidade de massa é constante. Na notação que utilizamos na equação 4.5, isso significa que $E_1_{passo}/M = constante$. Os valores dessa constantes são: $5.0 J kg^{-1} passo^{-1}$ para a

Tabela 4.7: Alometria da frequência de passos às velocidades equivalentes [41]. r é a correlação.

Velocidade equivalente	$f_{passos} (s^{-1})$	r^2
v mínima para trotar	$f_{passos} = 2.42 M^{-0.091}$	0.71
v preferida para trotar	$f_{passos} = 3.35 M^{-0.13}$	0.92
v transição trote-galope	$f_{passos} = 4.19 M^{-0.15}$	0.93
v preferida para galopar	$f_{passos} = 4.44 M^{-0.156}$	0.95
v máxima sustentada aerobicamente	$f_{passos} = 4.70 M^{-0.162}$	0.94

velocidade preferida para trotar; $5.3 J kg^{-1} passo^{-1}$ para a velocidade de transição trote-galope; $7.5 J kg^{-1} passo^{-1}$ para a velocidade preferida para galopar e $9.4 J kg^{-1} passo^{-1}$ para a velocidade máxima sustentada aerobicamente. Observe que a energia gasta por passo por unidade de massa cresce com a velocidade. Observe também que o fato de que $E_1_{passo}/M = constante$ foi usado por nós na seção 4.1.2.

O que é velocidade preferida?

Ao se locomoverem em seu habitat natural, os animais não utilizam o intervalo inteiro de velocidades que são capazes de usar. Poucas velocidades são escolhidas, as quais recebem o nome de velocidades preferidas. Pennycuick observou este comportamento em gazelas e gnus em migração na África [53]. A figura 4.3 mostra o número de animais observados em cada intervalo de velocidades. A figura 4.4 mostra o número de animais observados em cada intervalo de frequência de passos. Observe que as velocidades preferidas para galopar não são as velocidades máximas, uma vez que a velocidade máxima da gazela Thomson é $22.5 m/s$ ⁷ e a velocidade máxima do gnu é $25 m/s$, segundo Garland [39].

A frequência de passos a velocidades preferidas varia com o comprimento da perna elevado ao expoente ≈ 0.5 , como mostram as equações abaixo obtidas por Pennycuick [53]:

$$v \text{ preferida andar } f_{passos} \propto h^{-0.571} \quad , \quad (4.28)$$

$$v \text{ preferida trotar } f_{passos} \propto h^{-0.527} \quad , \quad (4.29)$$

$$v \text{ preferida galopar } f_{passos} \propto h^{-0.493} \quad , \quad (4.30)$$

onde h é a altura do ombro até o chão, estando o animal em repouso. Um resultado similar foi obtido por Alexander e colaboradores [40] para ungulados galopando:

$$v \text{ preferida galopar } f_{passos} = 2.5 h^{-0.51} \quad r = 0.87 \quad , \quad (4.31)$$

onde h é a altura da perna traseira, estando o animal em repouso. Esse comportamento é muito interessante, já que ele é similar ao comportamento de um pêndulo simples

⁷ Alexander relata um valor bastante inferior a este ($14 m/s$) [12], mas que ainda é superior à velocidade preferida para galopar mostrada na figura 4.3.

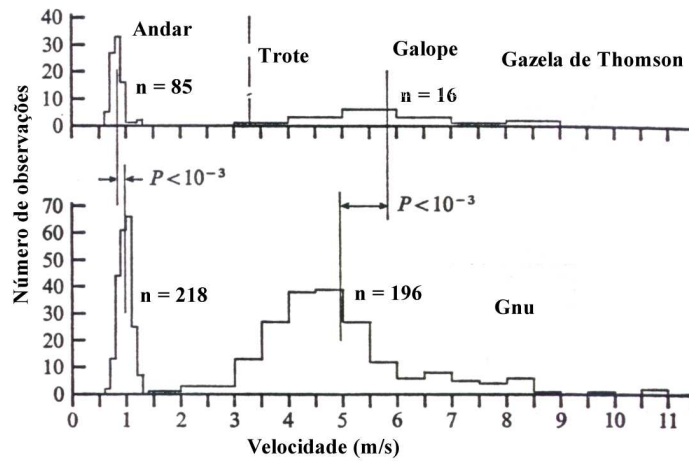


Figura 4.3: Distribuição das velocidades observadas por Pennycuick. As linhas verticais são as velocidades médias e n é o número de animais observados. Fonte: Pennycuick [53].

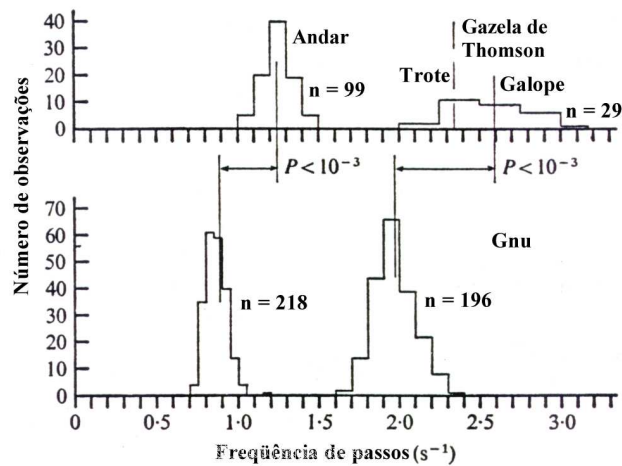


Figura 4.4: Distribuição das frequências de passos observadas por Pennycuick. As linhas verticais são as frequências de passos médias e n é o número de animais observados. Fonte: Pennycuick [53].

($f_{p\grave{e}ndulo} \propto l^{-1/2}$, onde $f_{p\grave{e}ndulo}$ é a frequência de oscilação e l o comprimento do pêndulo). Parece, portanto, que os animais preferem correr utilizando frequências de passos iguais às suas frequências naturais de oscilação, economizando, assim, energia metabólica. De fato, medidas feitas em cavalos indicam que animais livres escolhem galopar e trotar com velocidades próximas àquelas em que o animal gasta menos energia por distância percorrida [54].

É importante ressaltar que a proporcionalidade entre a frequência de passos e $h^{-0.5}$, onde h é o comprimento da perna, não é válida quando os animais correm à velocidade máxima. Para se conferir a invalidez dessa relação para a frequência de passos máxima, basta usar os dados da tabela 4.3.

Frequência de passos e frequência de mastigação

Druzinsky mediu a frequência de mastigação em 26 mamíferos de 0.007 a 2812 *kg* [28]. A expressão reportada por ele é

$$f_{mastigar} = 126 M^{-0.128} \quad , \quad (4.32)$$

onde $f_{mastigar}$ está em s^{-1} e M em gramas. Esse resultado é curioso porque o expoente alométrico para a $f_{mastigar}$ é muito semelhante aos expoentes alométricos da f_{passos} reportados na tabela 4.7. Em particular, o valor -0.13 encontrado para o expoente da frequência de mastigação é o mesmo encontrado para a frequência de passos à velocidade preferida para trotar. Esse comportamento de escala provavelmente deve estar presente sempre que músculos estiverem sendo solicitados repetidas vezes, como na mastigação e na locomoção.

4.2.3 Energia da locomoção

Uma questão importante relativa à locomoção dos animais se refere à quantidade de energia gasta por um animal para se locomover e como essa energia depende da massa e da velocidade do animal. Taylor *et al* obtiveram a seguinte relação experimental (equação 4.24, seção 4.2.1) para a potência metabólica durante a locomoção:

$$\frac{P_{metabólica\ locomoção}}{M} = 0.533 M^{-0.316} \cdot v + 0.300 M^{-0.303} \quad , \quad (4.24)$$

onde $P_{metabólica\ locomoção}$ é a potência metabólica consumida em unidades de $ml\ O_2/s$, v é velocidade em m/s e M é massa em *kg*.

Taylor e colaboradores estavam procurando demonstrar uma correlação entre a potência metabólica da locomoção ($P_{metabólica\ locomoção}$) e a taxa de variação da energia mecânica total dos animais ($P_{mecânica}$). Para esse fim, eles filmaram vários animais correndo, mediram os momentos de inércia dos segmentos do corpo e assim foram capazes de determinar a energia mecânica do centro de massa e dos segmentos do corpo em

Tabela 4.8: Custo de transporte encontrado por vários investigadores. Os dados foram compilados por Schmidt-Nielsen [3].

Animaís	Custo de transporte	Custo para M = 1kg
7 mamíferos	$Custo = 8.46 M^{-0.40}$	0.53
8 répteis	$Custo = 5.9 M^{-0.33}$	0.60
7 aves	$Custo = 2.45 M^{-0.20}$	0.62
22 mamíferos	$Custo = 6.35 M^{-0.34}$	0.61
52 mamíferos, aves e répteis	$Custo = 5.01 M^{-0.32}$	0.55
69 aves, mamíferos e répteis	$Custo = 3.89 M^{-0.28}$	0.56
72 mamíferos, aves, répteis, formigas	$Custo = 8.61 M^{-0.352}$	0.76
62 mamíferos, aves	$Custo = 4,73 M^{-0.316}$	0.53

relação ao centro de massa em cada quadro do filme [55, 56, 57]. A partir desses dados, eles chegaram à relação

$$\frac{P_{mecânica}}{M} = 0.478 v^{1.53} + 0.685 v + 0.072 \quad . \quad (4.33)$$

Essa equação diz que, em termos específicos, a taxa de variação da energia mecânica total depende apenas da velocidade, o que é surpreendente, já que a potência metabólica específica (equação 4.24) não depende somente da velocidade, mas também da massa. Os autores se viram obrigados a concluir que não é possível explicar a alometria da energia metabólica da locomoção simplesmente correlacionando-a à variação da energia mecânica. Conseqüentemente, a energia metabólica não está diretamente relacionada ao trabalho feito pelos músculos.

O custo de transporte

O termo $f_1(M)$ na equação 4.3 tem unidade de energia por unidade de distância por unidade de massa. Ele foi denominado custo de transporte e representa a energia gasta por um animal para transportar cada quilograma seu a distância de 1 km. Schmidt-Nielsen coletou vários dados na literatura para o custo de transporte [3]. Os dados compilados por ele estão na tabela 4.8.

Knut Schmidt-Nielsen acredita que o custo de transporte tem um comportamento universal, escalando como $M^{-1/3}$. Isso justifica colocar mamíferos, aves, répteis e formigas em um mesmo gráfico, como foi feito em um dos trabalhos citados (ver tabela 4.8). Schmidt-Nielsen justifica o expoente $-1/3$ para o custo de transporte através do argumento que se segue. Considere animais geometricamente similares. O número de passos n necessários para um animal andar uma distância D é

$$n = \frac{D}{L_{passo}} \quad , \quad (4.34)$$

onde L_{passo} é o comprimento do passo.

O trabalho que um músculo faz pode ser escrito como

$$W_{1 \text{ músculo}} = F_{\text{músculo}} \cdot \Delta L_{\text{músculo}} \quad , \quad (4.35)$$

onde $F_{\text{músculo}}$ é a força que o músculo faz e $\Delta L_{\text{músculo}}$ é o encurtamento do músculo. Experimentalmente, sabemos que a força máxima de um músculo é proporcional à sua área e o encurtamento máximo é 0.3 vezes o comprimento do músculo relaxado [3]. Assim,

$$W_{1 \text{ músculo}} \propto A_{\text{músculo}} \cdot L_{\text{músculo}} \propto M_{1 \text{ músculo}} \quad , \quad (4.36)$$

onde $A_{\text{músculo}}$ é a área da seção reta do músculo, $L_{\text{músculo}}$ é o comprimento do músculo e $M_{1 \text{ músculo}}$ é a massa do músculo. Uma vez que a massa total de músculos é proporcional à massa do corpo [3] e cada músculo se contrai 1 vez por passo, temos que

$$W_{1 \text{ passo}} \propto M \quad , \quad (4.37)$$

onde $W_{1 \text{ passo}}$ é o trabalho feito pelo animal em um passo e M é a massa corporal do animal. Assim, o custo da locomoção pode ser escrito como

$$\text{Custo} = \frac{\text{Energia}}{\text{distância} \cdot M} = \frac{n \cdot W_{1 \text{ passo}}}{D \cdot M} \propto \frac{1}{L_{\text{passo}}} \quad . \quad (4.38)$$

Considerando que os animais são geometricamente similares, L_{passo} é proporcional a $M^{1/3}$, pois é uma medida linear. Logo,

$$\text{Custo} \propto M^{-1/3} \quad . \quad (4.39)$$

Essa dedução é atraente, porém ela possui alguns problemas. Primeiramente, ela supõe que a energia metabólica utilizada seja proporcional ao trabalho feito pelos músculos. Isso não é correto, pois os músculos podem fazer força sem alterar seu comprimento, ou seja, os músculos podem gastar energia sem realizar trabalho. Depois, a força de um músculo é proporcional à área do músculo quando este exerce sua força máxima. Contudo, durante a locomoção, os músculos não exercem sua força máxima o tempo todo. Logo, não podemos afirmar que as forças que os músculos exercem sejam sempre proporcionais às suas áreas.

Vamos apresentar agora outra origem para o expoente -1/3 do custo da locomoção. Utilizando a equação 4.5, o custo da locomoção pode ser escrito como

$$\text{Custo} = \frac{E_{1 \text{ passo}}}{M \cdot L_{\text{passo}}} \quad . \quad (4.40)$$

Vimos que $E_{1 \text{ passo}}$ é proporcional à M , logo

$$\text{Custo} \propto \frac{1}{L_{\text{passo}}} \quad . \quad (4.41)$$

Tabela 4.9: Alometria do comprimento do passo (L_{passos}) às velocidades equivalentes. Relações deduzidas dos resultados apresentados nas tabelas 4.6 e 4.7.

Velocidade equivalente	L_{passos}
v mínima para trotar	$L_{passos} \propto M^{0.34}$
v preferida para trotar	$L_{passos} \propto M^{0.35}$
v transição trote-galope	$L_{passos} \propto M^{0.37}$
v preferida para galopar	$L_{passos} \propto M^{0.33}$
v máxima sustentada aerobicamente	$L_{passos} \propto M^{0.34}$

Não sabemos prever a alometria de L_{passo} , mas podemos usar os dados das tabelas 4.6 e 4.7 para saber como L_{passo} escala com a massa para várias velocidades. A tabela 4.9 fornece os resultados. Vemos que os expoentes de L_{passos} estão todos próximos do valor $1/3$, o que está de acordo com o expoente $-1/3$ da alometria do custo da locomoção ⁸.

A hipótese de Kram e Taylor

Uma proposta interessante e que merece ser discutida é a hipótese de Kram e Taylor para a potência metabólica durante a locomoção. Esses autores propuseram que a energia metabólica gasta pelos músculos durante a locomoção é proporcional à taxa de aplicação da força, o que significa que [58]

$$P_{metabólica\ locomoção} - P_{metabólica\ repouso} = \frac{c \cdot M}{\Delta t_c} , \quad (4.42)$$

onde $P_{metabólica\ locomoção}$ é a potência metabólica durante a locomoção, $P_{metabólica\ repouso}$ é a potência metabólica quando a velocidade é zero, c é o coeficiente de custo, M é a massa corporal e Δt_c é o tempo de contato com o solo ⁹.

Como

$$\frac{P_{metabólica\ locomoção}}{M} - \frac{P_{metabólica\ repouso}}{M} = Custo \cdot v , \quad (4.43)$$

temos que

$$Custo = \frac{c}{v \cdot \Delta t_c} . \quad (4.44)$$

Definindo $l_c = v \cdot \Delta t_c$, onde l_c é a distância horizontal que o animal percorre enquanto uma pata está em contato com o solo, temos

$$Custo = \frac{c}{l_c} . \quad (4.45)$$

Kram e Taylor testaram essa hipótese medindo o custo de transporte e l_c para vários mamíferos [58] e aves [59] correndo a várias velocidades e encontraram que a hipótese

⁸ Lembre-se de que, à velocidade máxima, $L_{passo} \propto M^{0.10}$ nos ungulados, como mostra a tabela 4.3. Isso significa que o custo da locomoção em ungulados correndo à velocidade máxima não escala com $M^{-1/3}$.

⁹ $P_{metabólica\ locomoção} - P_{metabólica\ repouso}$ é a energia gasta pelos músculos e $M/\Delta t_c$ é a taxa de aplicação da força.

descrita pela equação 4.42 explica de 70 a 90% da variação na potência metabólica com o aumento da velocidade nos animais testados. Assim, a hipótese descrita pela equação 4.42 não é completamente satisfatória.

Outros problemas encontrados foram:

- o coeficiente c encontrado não é constante (nos mamíferos $c = 0.16 M^{0.04}$ e nas aves $c = 0.25 M^{0.05}$);
- apesar de aves e mamíferos terem o mesmo Custo de transporte, o coeficiente c é 1.7 vezes maior nas aves. Os autores esperavam que o coeficiente tivesse o mesmo valor em aves e mamíferos [59];
- como vimos anteriormente, o Custo de transporte é o termo $f_1(M)$ na equação 4.3. Universalmente, na literatura considera-se que esta grandeza depende apenas da massa do animal [58]. Contudo, se a hipótese de Kram e Taylor for correta, o Custo de transporte depende também da velocidade (usando a equação 4.23, temos que $l_c = v \cdot \Delta t_c = 0.80 L^{0.84} v^{0.13}$, logo, l_c varia com a velocidade e, portanto, o Custo de transporte varia com a velocidade).

Por outro lado, uma evidência positiva para a hipótese de Kram e Taylor foi encontrada por Hoyt e colaboradores [48]. Esses investigadores observaram que cavalos aumentam o tempo de contato com o solo (Δt_c) quando carregam cargas, o que está de acordo com a hipótese, pois, aumentando o tempo de contato com o solo, o cavalo está procurando diminuir a energia metabólica gasta.

Capítulo 5

CONCLUSÕES

A alometria dos ossos tem sido bastante estudada nas últimas décadas, entretanto, até hoje, não se encontrou um modelo capaz de explicar os resultados experimentais. O problema da alometria dos ossos, assim como os demais problemas de escala na Biologia, é descrito por leis de potência: $L \propto M^l$ e $D \propto M^d$, onde L e D são, respectivamente, o comprimento e o diâmetro dos ossos e M é a massa corporal. Fizemos uma grande revisão dos dados experimentais disponíveis na literatura e pudemos perceber que os expoentes alométricos l e d não tem valores bem definidos, variando de um osso para outro e de um grupo de animais para outro. Consequentemente, nenhum modelo que proponha valores fixos para l e d , como por exemplo o modelo da similaridade elástica, é uma boa descrição da alometria dos ossos.

Nós demonstramos que, apesar da variação dos expoentes l e d , a quantidade $3d - l$ tem um valor aproximadamente constante e igual a a , onde $a = 0.80$ é o expoente alométrico da força muscular (*força muscular* \propto *área muscular* $\propto M^a$). Portanto, a relação $3d - l = a$ descreve um acoplamento entre a alometria dos ossos e a alometria da área muscular. Um lado importante desse resultado é que ele surge de considerações sobre a flexão dos ossos, em contraste com o modelo da similaridade elástica que baseia-se em considerações sobre flambagem. Nós observamos este acoplamento entre a alometria dos ossos e a alometria da área muscular em vários grupos de mamíferos e também nos ossos das pernas das aves.

Não há, na literatura, nenhuma evidência de que a alometria dos ossos esteja conectada à locomoção, embora vários investigadores tenham proposto que esta conexão deveria existir, já que é durante a locomoção que os ossos são submetidos às maiores forças. Nós percebemos que a alometria da velocidade máxima e a alometria do comprimento do passo à velocidade máxima apresentam regimes de escala distintos para mamíferos pequenos e grandes. Mostramos que a fronteira entre os dois regimes está próxima dos 50 kg. Encontramos ainda que a alometria do fator de carga à velocidade máxima também

distingüe mamíferos pequenos de grandes. Uma vez que Christiansen demonstrou que mamíferos pequenos e grandes se comportam de formas distintas quando o assunto é alometria dos ossos e propôs que a massa de 50 *kg* seria a fronteira entre esses dois regimes, obtivemos evidências experimentais da conexão entre a alometria dos ossos e a locomoção. Este resultado é importante, pois mostra que a alometria dos ossos é um problema dinâmico e não estático. Esse ponto mostra outra vantagem do nosso tratamento em relação ao modelo da similaridade elástica, pois forças de flexão ocorrem durante a locomoção, enquanto, por outro lado, a flambagem está relacionada à compressão pura, que é um evento pouco provável durante a corrida dos animais.

Não havia na literatura uma relação alométrica para o fator de carga à velocidade máxima para mamíferos pequenos e aves. Utilizando três procedimentos distintos, encontramos a relação $\beta_{max} \propto M^{-0.09}$, onde β_{max} é o fator de carga à velocidade máxima. Utilizando também dados da literatura, encontramos três evidências indiretas que suportam a relação alométrica $f_{passos\ max} \propto M^{-0.18}$ para a frequência de passos máxima.

Vários autores supõem que a força que os mamíferos aplicam no solo é proporcional a seu peso a todas as velocidades. Mostramos que essa suposição não é válida à velocidade máxima. Vimos também que o comprimento do passo não é proporcional ao comprimento da perna para todos mamíferos a todas velocidades, como é usualmente suposto.

Utilizando dados da literatura, encontramos que a massa do esqueleto é proporcional a $M^{1.02}$ em mamíferos pequenos. Esse resultado leva a uma interpretação dos dados diferente da universalmente feita na literatura. Nossa interpretação é a de que a massa do esqueleto é proporcional à massa corporal em mamíferos pequenos.

Enfim, fomos capazes de dar algumas contribuições ao problema da alometria dos ossos.

Apêndice A

Conceitos de Hidrodinâmica

Neste apêndice, vamos apresentar a equação de Navier-Stokes, obter a lei de Poiseuille para um tubo e discutir a vazão num tubo rígido devido a oscilações temporais do gradiente de pressão.

A.1 A equação de Navier-Stokes

Muitos dos conceitos apresentados aqui podem ser encontrados de uma forma mais explícita em livros-textos [60]. Um fluido pode ser tratado tanto na descrição de Lagrange como na de Euler. Na descrição de Lagrange, o foco está em cada partícula do fluido, sendo que cada uma delas é caracterizada por sua posição \vec{r} e sua velocidade \vec{v} no tempo t . Por outro lado, na descrição de Euler, o foco está no fluido, o qual é caracterizado por campos escalares e vetoriais como densidade, pressão ou velocidade. Assim $\rho(\vec{r}, t)$ é a densidade do fluido no ponto \vec{r} e no tempo t , $p(\vec{r}, t)$ é a pressão no ponto \vec{r} e no tempo t e $\vec{v}(\vec{r}, t)$ é a velocidade do fluido no ponto \vec{r} e no tempo t , ou seja, a velocidade que os elementos de fluido adquirem quando estão na posição \vec{r} no tempo t . Aqui, utilizaremos a descrição de Euler.

A equação de Navier-Stokes surge da aplicação da equação de movimento $\vec{F} = m\vec{a}$ para um elemento de fluido. Como $\vec{v}(\vec{r}, t)$ é a velocidade do fluido, a derivada parcial da velocidade em relação ao tempo, $\partial_t \vec{v}$, não é a aceleração de um elemento de fluido. Para obter a aceleração, imagine que, no instante t_0 , um elemento de fluido esteja em \vec{r}_0 com velocidade $\vec{v}(\vec{r}_0, t_0)$. No instante $t_0 + dt$, o elemento estará em $\vec{r}_0 + \vec{v}(\vec{r}_0, t_0)dt$, com velocidade $\vec{v}(\vec{r}_0 + \vec{v}(\vec{r}_0, t_0)dt, t_0 + dt)$. Assim, a aceleração de um elemento de fluido será dada por

$$\vec{a} = \frac{\vec{v}(\vec{r}_0 + \vec{v}(\vec{r}_0, t_0)dt, t_0 + dt) - \vec{v}(\vec{r}_0, t_0)}{dt} = \partial_t \vec{v} + (\vec{v} \cdot \nabla) \vec{v} \quad , \quad (\text{A.1})$$

onde ∇ é o operador gradiente.

As forças que agem num elemento de fluido são devidas à pressão, à viscosidade e a potenciais externos. Aqui, não consideraremos os potenciais externos.

Para encontrar a força devida à pressão do fluido, considere um elemento cúbico de volume $dx dy dz$. A componente x da força resultante terá contribuições da pressão atuando nas duas faces opostas com normais na direção x e de áreas iguais a $dy dz$. Essas faces estão localizadas nas posições x e $x + dx$, respectivamente. Assim, temos que $-F_x = [p(x + dx, y, z, t) - p(x, y, z, t)] dy dz$ ¹. Expandindo essa expressão, obtemos que a força por unidade de volume na direção x será $f_x = -\partial_x p$. Aplicando-se um raciocínio similar às outras faces, obtemos que a força por unidade de volume devida à pressão será dada por

$$\vec{f}_p = -\nabla p \quad . \quad (\text{A.2})$$

A tensão de escoamento na direção x devida à viscosidade que uma camada de fluido (plano xz) localizada em $y + dy$ faz na camada localizada em y é definida por $\sigma_{x,y} = \eta \partial_y v_x$, onde η é o coeficiente de viscosidade. Para encontrar a componente x da força devida à viscosidade, considere novamente um elemento de fluido cúbico de volume $dx dy dz$. As faces opostas de normais na direção y , localizadas nas posições y e $y + dy$, contribuem para F_x . Assim, temos que $F_x = [\sigma_{x,y}(x, y + dy, z, t) - \sigma_{x,y}(x, y, z, t)] dx dz$. Expandindo e dividindo pelo volume, obtemos que a componente x da força viscosa por unidade de volume é $f_x = \eta \frac{\partial^2 v_x}{\partial y^2}$. Utilizando argumentos similares para as outras componentes, obtém-se que²

$$\vec{f}_\eta = \eta \nabla^2 \vec{v} \quad . \quad (\text{A.3})$$

É bom salientar que a expressão acima é válida apenas para fluidos em que $\nabla \cdot \vec{v} = 0$ [60].

Utilizando as três equações acima, obtemos a equação de Navier-Stokes:

$$\partial_t \vec{v} + (\vec{v} \cdot \nabla) \vec{v} = -\frac{1}{\rho} \nabla p + \nu \nabla^2 \vec{v} \quad , \quad (\text{A.4})$$

onde $\nu = \eta/\rho$ é a viscosidade cinemática.

Na ausência de fontes ou sumidouros, a massa do fluido é conservada. Essa conservação é expressa em termos da equação da continuidade, ou seja,

$$\partial_t \rho + \nabla \cdot (\rho \vec{v}) = 0 \quad . \quad (\text{A.5})$$

Finalmente, necessitamos de uma equação de estado que relacione a densidade com a pressão e a temperatura. No caso mais simples, assumimos que o fluido é incompressível ($\rho = \text{constante}$). Da equação de continuidade obtemos então que $\nabla \cdot \vec{v} = 0$.

A.2 Vazão estacionária em um tubo

Vamos estudar a vazão estacionária de um fluido viscoso incompressível num tubo de comprimento L . Escolhemos o eixo z paralelo ao comprimento do tubo. Claramente, a

¹ O sinal negativo aparece porque $p(x + dx) < p(x)$, ou seja, a pressão cai com x .

² Esta não é uma demonstração rigorosa. Esses argumentos estão apresentados aqui apenas para dar uma idéia da origem do termo dado pela equação A.3.

velocidade do fluido tem que estar na direção z e, portanto, a relação $\nabla \cdot \vec{v} = 0$ implica que $\partial_z v_z = 0$. Dessa forma, a velocidade do fluido depende somente de x e y . Temos que $\vec{v} = v_z(x, y)\vec{k}$.

As componentes x e y da equação de Navier-Stokes fornecem que $\partial_x p = 0$ e $\partial_y p = 0$, implicando que a pressão só depende da variável z . Já a componente z da mesma equação nos fornece que

$$\frac{dp}{dz} = \eta \left[\frac{\partial^2 v_z}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 v_z}{\partial y^2} \right] . \quad (\text{A.6})$$

Como o lado esquerdo da equação é função de x e y e o direito é função somente de z , os dois lados devem ser iguais a uma constante. Logo, o gradiente de pressão é constante e pode ser escrito como $dp/dz = [p(L) - p(0)]/L$. Assim, a distribuição de velocidades é obtida de $\nabla^2 v_z = \text{constante}$. A condição de fronteira é que a velocidade do fluido em contato com o tubo deve ser nula. Se o tubo tiver uma seção circular de raio R , então as coordenadas cilíndricas (r , θ e z) são adequadas. Devido à simetria, a velocidade é independente de θ . A condição de fronteira agora é $v_z(r = R) = 0$. Usando a expressão do Laplaciano nessas coordenadas, a equação acima fica

$$\frac{1}{r} \frac{d}{dr} \left(r \frac{dv_z}{dr} \right) = \frac{p(L) - p(0)}{\eta L} . \quad (\text{A.7})$$

A integração direta nos fornece que

$$v_z = \frac{p(L) - p(0)}{4\eta L} r^2 + a \ln(r) + b . \quad (\text{A.8})$$

Como v_z deve ser finito no centro do tubo, temos que $a = 0$. A constante b é determinada pela condição de fronteira. Assim, obtemos a distribuição parabólica de velocidades, ou seja,

$$v_z(r) = \frac{\Delta p}{4\eta L} (R^2 - r^2) , \quad (\text{A.9})$$

onde $\Delta p = p(0) - p(L)$ é a diferença de pressão entre os terminais do tubo. A vazão Q , definida como $Q = \int v_z da$, é integrada facilmente. Obtemos que

$$Q = \frac{\pi R^4}{8\eta L} \Delta p . \quad (\text{A.10})$$

Essa expressão é conhecida como lei de Poiseuille. Por analogia com a relação $V = RI$ do eletromagnetismo, onde V é a diferença de potencial, R é a resistência elétrica e I é a corrente elétrica, definimos a resistência hidrodinâmica $Z = 8\eta L/\pi R^4$ de tal forma que $\Delta p = ZQ$. Assim, a diferença de pressão Δp é o análogo da diferença de potencial V , a resistência hidrodinâmica Z é o análogo da resistência elétrica R e a vazão Q é o análogo da corrente elétrica I .

A.3 Tubo rígido com um gradiente de pressão oscilatório dado

Vamos apresentar a solução para a vazão de um fluido incompressível viscoso num tubo de comprimento L e raio R , quando um gradiente de pressão oscilatório é aplicado no tubo. Essa solução foi apresentada por J. R. Womersley [61].

Trabalharemos em coordenadas cilíndricas (z , r e θ), com o eixo z paralelo ao comprimento do tubo. A velocidade do fluido é $\vec{v} = v_z \vec{k}$. Devido a incompressibilidade do fluido e a simetria do problema, $v_z = v_z(r, t)$. Considerando as componentes r e θ da equação de Navier-Stokes obtemos que $p = p(z, t)$. Assim, a componente z dessa equação é

$$\frac{\partial p}{\partial z} = \frac{\rho \nu}{r} \frac{\partial}{\partial r} \left(r \frac{\partial v_z}{\partial r} \right) - \rho \frac{\partial v_z}{\partial t} . \quad (\text{A.11})$$

Consideraremos um gradiente de pressão

$$\frac{\partial p}{\partial z} = \frac{\Delta p}{L} \exp(imt) , \quad (\text{A.12})$$

periódico no tempo com frequência $f = m/(2\pi)$. Aqui, $\Delta p = p(L) - p(0)$. Supondo uma solução do tipo $v_z(r, t) = u(r) \exp(imt)$ e definindo $y = r/R$, $\alpha = R\sqrt{m/\nu}$ e $A = \Delta p/L$, podemos reescrever a equação (A.11) da seguinte forma:

$$\frac{d^2 u}{dy^2} + \frac{1}{y} \frac{du}{dy} - i\alpha^2 u = \frac{AR^2}{\eta} . \quad (\text{A.13})$$

Note que $u = u(y)$, y toma valores entre 0 e 1 e a condição de contorno é agora $u(1) = 0$. A solução particular dessa equação é $u_1 = iAR^2/(\alpha^2\eta)$. A solução da equação homogênea é obtida definindo-se a variável $x = i^{3/2}\alpha y$ e reescrevendo a equação acima como

$$\frac{d^2 u}{dx^2} + \frac{1}{x} \frac{du}{dx} + u = 0 . \quad (\text{A.14})$$

Essa equação é a equação diferencial de Bessel [62], cujas soluções são as funções de Bessel $J_0(x)$ e $N_0(x)$. No limite $x \rightarrow 0$, $J_0(x) \sim 1$ e $N_0(x)$ diverge. Como $x = 0$ descreve o fluido no centro do tubo, apenas J_0 aparecerá na solução. A solução para $u(y)$ será

$$u(y) = \frac{iAR^2}{\alpha^2\eta} + C J_0(i^{3/2}\alpha y) . \quad (\text{A.15})$$

Determinando-se C mediante a condição de contorno $u(1) = 0$, obtemos que $v_z(r, t)$ é dado por

$$v_z(r, t) = \frac{iAR^2}{\alpha^2\eta} \left[1 - \frac{J_0(i^{3/2}\alpha r/R)}{J_0(i^{3/2}\alpha)} \right] \exp(imt) . \quad (\text{A.16})$$

A vazão Q é definida como

$$Q = \int v_z(r, t) da = 2\pi R^2 \int_0^1 v_z(y, t) y dy . \quad (\text{A.17})$$

A partir da expressão para $v_z(y, t)$ e utilizando-se a seguinte relação entre as funções de Bessel [63]

$$xJ_0(x) = \frac{d}{dx} [xJ_1(x)] \quad , \quad (\text{A.18})$$

obtemos que a vazão é dada por

$$Q(t) = \frac{i\pi AR^4}{\alpha^2 \eta} \left[1 - \frac{2}{i^{3/2} \alpha} \frac{J_1(i^{3/2} \alpha)}{J_0(i^{3/2} \alpha)} \right] \exp(imt) \quad . \quad (\text{A.19})$$

Observe que o parâmetro $\alpha = R\sqrt{m/\nu}$ controla o comportamento da vazão. Utilizando as definições das funções de Bessel [62], pode-se mostrar que, no limite de x pequeno,

$$\frac{J_1(x)}{J_0(x)} = \frac{x}{2} \left(1 + \frac{x^2}{8} \right) + \dots \quad . \quad (\text{A.20})$$

Portanto, no limite de α pequeno, a vazão

$$Q \sim \frac{\pi R^4}{8\eta L} \Delta p \exp(imt + i\pi) \quad (\text{A.21})$$

apresenta o comportamento de Poiseuille. Note que α pequeno implica que R é pequeno ou que a viscosidade é muito grande.

Como, no limite de x grande o comportamento das funções de Bessel é dado por

$$J_\beta(x) \sim \sqrt{\frac{2}{\pi x}} \cos \left(x - \frac{\beta\pi}{2} - \frac{\pi}{4} \right) \quad , \quad (\text{A.22})$$

o comportamento da vazão para $\alpha \gg 1$ é dado por

$$Q(t) \sim \frac{\pi R^2 \nu}{m\eta L} \Delta p \exp \left(imt + i\frac{\pi}{2} \right) \quad . \quad (\text{A.23})$$

Esse limite corresponde a um raio grande ou a uma viscosidade pequena.

Apêndice B

Conceitos de resistência dos materiais

Este apêndice apresenta os conceitos da teoria de resistência dos materiais usados no capítulo 3. Esses conceitos podem ser encontrados em livros-texto de resistência dos materiais [64, 65].

B.1 Introdução

Quando aplicamos uma força \mathbf{F} ao longo do eixo de uma barra (como mostra a figura B.1), a barra se deforma. Muitos materiais, como madeira, aço e pedras, têm a propriedade de voltar à sua forma original quando a força é retirada, contanto que a força aplicada não ultrapasse certos limites. Esse fenômeno é conhecido como elasticidade.

Para se conhecer as propriedades elásticas de um material, um dos experimentos mais importantes é o ensaio de compressão (ou de tração). Um ensaio de compressão consiste em se comprimir um corpo de prova com cargas cada vez maiores ao mesmo tempo em que se mede a deformação do material. Antes de analisarmos os resultados de um ensaio de compressão, precisamos definir as variáveis tensão e deformação específica.

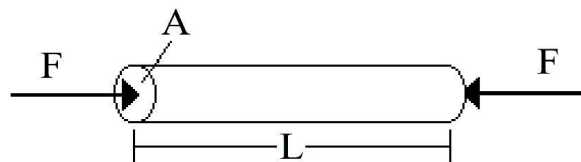


Figura B.1: Forças de compressão agindo em uma barra de comprimento L e área da seção reta A .

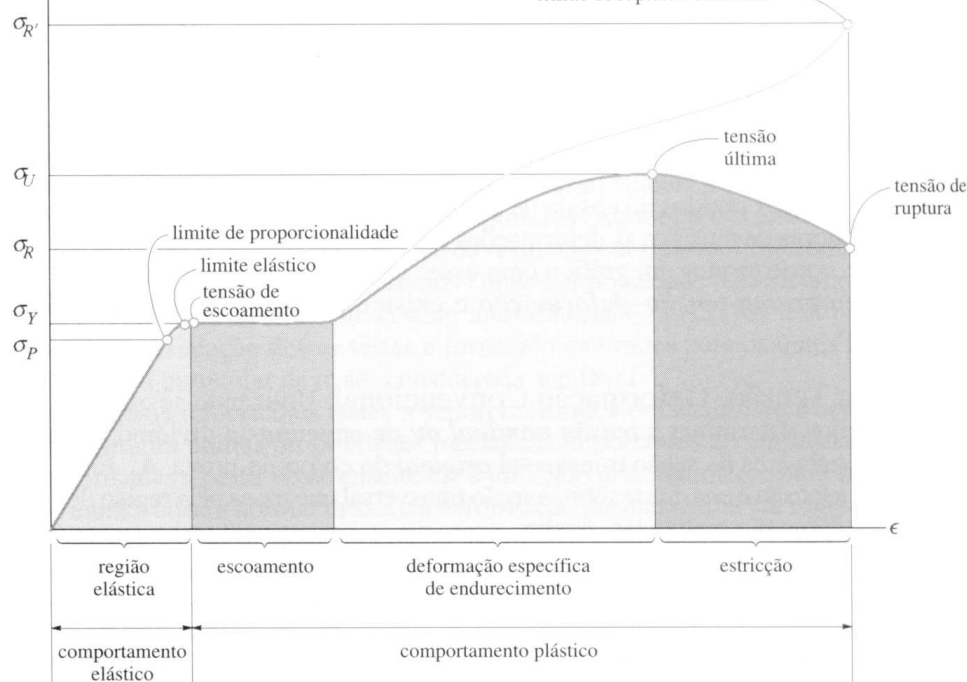


Figura B.2: Diagrama tensão-deformação. A figura não está em escala.

A tensão σ à qual um material está submetido é definida por

$$\sigma = \lim_{\Delta A \rightarrow 0} \frac{\Delta F}{\Delta A} \quad , \quad (\text{B.1})$$

onde F é a força aplicada e A é a área da seção reta perpendicular à força F ¹. A deformação específica ϵ da barra é definida por

$$\epsilon = \frac{\Delta L}{L} \quad , \quad (\text{B.2})$$

onde ΔL é a deformação do material de comprimento inicial L .

A figura B.2 mostra um resultado típico de um ensaio de compressão. Vemos que, para cargas suficientemente pequenas, a tensão é diretamente proporcional à deformação específica. Esta região é conhecida como região elástica. Nessa região, a seguinte relação é válida

$$\sigma = E\epsilon \quad , \quad (\text{B.3})$$

onde E é uma constante característica do material e é chamada módulo de Young ou módulo de elasticidade. Quanto maior for o módulo de Young de um material, mais tenaz (menos flexível) ele é. A tabela B.1 apresenta os módulos de Young de vários materiais.

Note que, usando as equações B.1 e B.2, podemos escrever a equação B.3 como

$$F = \frac{EA}{L} \Delta L \quad , \quad (\text{B.4})$$

¹ A tensão definida pela equação B.1 é a chamada *tensão normal*, pois é devida a uma força normal à seção reta considerada. A tensão devida à uma força tangente à seção reta é chamada *tensão cisalhante* ($\sigma_{\text{cisalhante}}$) e é definida como

$$\sigma_{\text{cisalhante}} = \lim_{\Delta A \rightarrow 0} \frac{\Delta F_t}{\Delta A} \quad ,$$

onde F_t é uma força tangente à seção reta de área A .

Tabela B.1: Comparação entre os módulos de Young de vários materiais. Fonte: Hibbeler [64] e Rubin and Lanyon [66].

Material	Módulo de Young (GPa)
Liga de aço (Aço-ferramenta L2)	200
Concreto de alta resistência	29.0
Osso	18.2
Madeira estrutural de alta qualidade	13.1

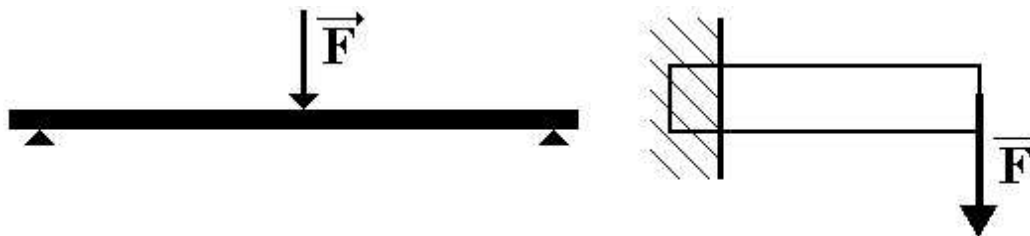


Figura B.3: Barra submetida a forças de flexão.

que é a lei de Hooke ($F \propto \Delta L$), quando E , A e L são constantes.

Como mostra a figura B.2, quando aumentamos a carga aplicada ao corpo de prova além do limite de proporcionalidade, o material sofre uma grande deformação sem aumento na tensão. Essa região do gráfico chama-se escoamento. Quando um material escoar ele sofre uma deformação permanente, o que se contrapõe ao regime elástico, onde um material é capaz de recuperar sua forma original se retirarmos a carga aplicada.

Em um animal vivo, os ossos não podem sofrer escoamento, pois um osso permanentemente deformado traria problemas para o animal. (Da mesma forma, colunas e vigas são projetadas na construção civil para trabalhar dentro do regime elástico). Portanto, a partir daqui vamos estar lidando apenas com materiais trabalhando no regime elástico.

B.2 Tensões devido à flexão

Consideremos agora uma barra cilíndrica submetida a forças de flexão como está ilustrado na figura B.3. Em uma situação como esta, a barra fica curvada, como mostra a figura B.4. Como são as tensões dentro da barra nessa situação? Podemos perceber que o material do lado de dentro da barra na figura B.4 será comprimido, enquanto o material do lado de fora será tracionado. Entre essas duas regiões, há uma superfície que não é nem tracionada nem comprimida e que é chamada de superfície neutra.

Vamos analisar o que ocorre em uma fatia pequena da barra, a qual está ilustrada na figura B.5. Usando semelhança de triângulos, podemos escrever

$$\frac{\Delta l}{y} = \frac{l}{R} , \quad (\text{B.5})$$

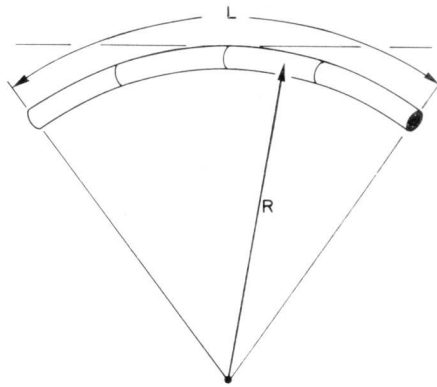


Figura B.4: Barra flexionada.

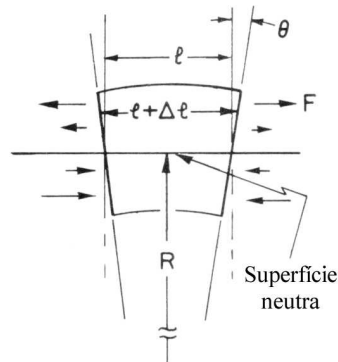


Figura B.5: Uma pequena fatia da barra mostrada na figura B.4.

onde y é a distância do ponto em consideração em relação à superfície neutra (veja a figura B.6), R é o raio de curvatura da barra (veja as figuras B.4 e B.5), l é o comprimento da fatia antes da barra ser flexionada e Δl é a deformação do segmento de comprimento l .

Usando as equações B.1, B.2, B.3 e B.5, temos a força que atua no elemento de espessura Δy

$$\Delta F = E \frac{y}{R} \Delta A \quad . \quad (\text{B.6})$$

A fatia mostrada na figura B.5 está em equilíbrio. Dessa forma, sabemos que o torque produzido na superfície direita da fatia pelas partículas da fatia é igual ao torque produzido nessa mesma superfície pela parte da barra que está à direita da superfície considerada. O torque τ que age na seção reta é dado por

$$\tau = \int_{\text{seção reta}} y dF \quad , \quad (\text{B.7})$$

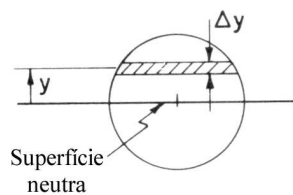


Figura B.6: Seção reta da barra mostrada na figura B.4.

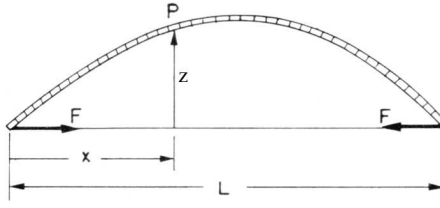


Figura B.7: Barra cilíndrica sofrendo flambagem.

que, usando a equação B.6, pode ser reescrito como

$$\tau = \frac{EI}{R} , \quad (\text{B.8})$$

onde $I = \int y^2 dA$ é o momento de inércia da área da seção transversal. Finalmente, usando as equações B.2, B.3, B.5 e B.8, temos que

$$\sigma_{flexão} = \frac{\tau y}{I} , \quad (\text{B.9})$$

onde $\sigma_{flexão}$ é a tensão devida às forças de flexão.

B.3 Flambagem

Vamos agora explicar o que é flambagem e calcular a carga crítica para uma barra flambar. Consideremos uma barra submetida à compressão pura como está ilustrado na figura B.1. Se a barra for esbelta, uma força suficientemente grande causa um deslocamento lateral na barra como está ilustrado na figura B.7². Esse fenômeno é conhecido como flambagem. (Deve ficar claro para o leitor a diferença entre flexão e flambagem. Na flexão, a barra se curva devido a forças perpendiculares ao eixo da barra, como mostra a figura B.3, enquanto na flambagem a barra se curva devido a forças ao longo do eixo da barra, como mostram as figuras B.1 e B.7).

A pergunta que queremos responder é a seguinte: dada a situação mostrada na figura B.7, qual é o módulo da força F que quebra a barra? O torque que age no ponto P da figura B.7 é

$$\tau = Fz , \quad (\text{B.10})$$

onde z é a altura da barra no ponto x em relação à posição inicial da barra (veja a figura B.7). Como o torque dado pela equação B.10 é anulado pelo torque devido à tensão interna da barra (dado pela equação B.8), podemos igualar as equações B.8 e B.10, ficando com

$$Fz = \frac{EI}{R} , \quad (\text{B.11})$$

ou seja,

$$\frac{1}{R} = \frac{Fz}{EI} . \quad (\text{B.12})$$

² O leitor é aconselhado a observar este fenômeno usando uma régua flexível.

O inverso do raio de curvatura ($1/R$) pode ser escrito como [67]

$$\frac{1}{R} = \frac{d^2z/dx^2}{[1 + (dz/dx)^2]^{3/2}} . \quad (\text{B.13})$$

Se considerarmos apenas deformações pequenas, a derivada dz/dx será pequena e poderemos assim desprezar seu valor em comparação com 1. Assim temos que $1/R = (d^2z/dx^2)$ e portanto

$$\frac{d^2z}{dx^2} \approx -\frac{F}{EI} z . \quad (\text{B.14})$$

O sinal negativo é devido à curva ser côncava. A solução da equação B.14 é simplesmente

$$z = \text{sen} \left[\left(\frac{F}{EI} \right)^{1/2} x \right] , \quad (\text{B.15})$$

$$\left(\frac{F}{EI} \right)^{1/2} L = n\pi , \quad n = \dots -2, -1, 0, 1, 2 \dots \quad (\text{B.16})$$

Da figura B.6, podemos ver que o comprimento de onda (λ) da curva é $2L$. Sabemos que na função $\text{sen}(kx)$, o valor de k é $2\pi/\lambda$. Logo a equação B.15 é da forma $\text{sen}(\pi x/L)$. Portanto, $n = 1$ e ficamos com

$$\left(\frac{F}{EI} \right)^{1/2} L = \pi , \quad (\text{B.17})$$

e assim, o módulo da força F necessário para a configuração mostrada na figura B.7 é

$$F = \frac{\pi^2 EI}{L^2} . \quad (\text{B.18})$$

Essa força é conhecida como carga crítica ou carga de Euler.

O interessante sobre esse resultado é que, para pequenos deslocamentos, a força é independente do deslocamento z . Ora, se com essa força temos a situação de equilíbrio da figura B.7, uma força menor do que essa não é suficiente para encurvar a barra, enquanto uma força maior flexionaria ainda mais a barra. Para fins práticos, considera-se que a carga crítica (equação B.18) é a força que quebra a barra por flambagem.

Apêndice C

Nomenclatura dos ossos

Este apêndice é uma fonte rápida para a identificação dos ossos estudados no capítulo 3. Os ossos estudados são os chamados *ossos longos*, que são os maiores ossos dos membros dianteiro e traseiro.

C.1 Nomenclatura dos ossos dos mamíferos

A figura C.1 mostra o esqueleto de um gato e a figura C.2 o esqueleto de um cavalo. A nomenclatura dos ossos estudados no capítulo 3 está dada, respectivamente, nas tabelas C.1 e C.2.

Os ossos mais próximos do corpo do animal (o fêmur e o úmero) são chamados de *ossos próximos*. Os ossos mais distantes (a tíbia, a fíbula, o rádio e a ulna) são chamados de *ossos distais*.

Nos mamíferos em geral, a fíbula e a ulna são muito pequenas, de forma que a sustentação se dá principalmente pela tíbia e pelo úmero respectivamente.

Tabela C.1: Ossos estudados no capítulo 3 e seus respectivos números na figura C.1.

Ossos do membro traseiro

fêmur	→	osso 11
tíbia ^a	→	osso 13
fíbula	→	osso 12
metatarso	→	osso 15

Ossos do membro dianteiro

úmero	→	osso 5
rádio	→	osso 6
ulna	→	osso 7

^aTambém chamada perônio.

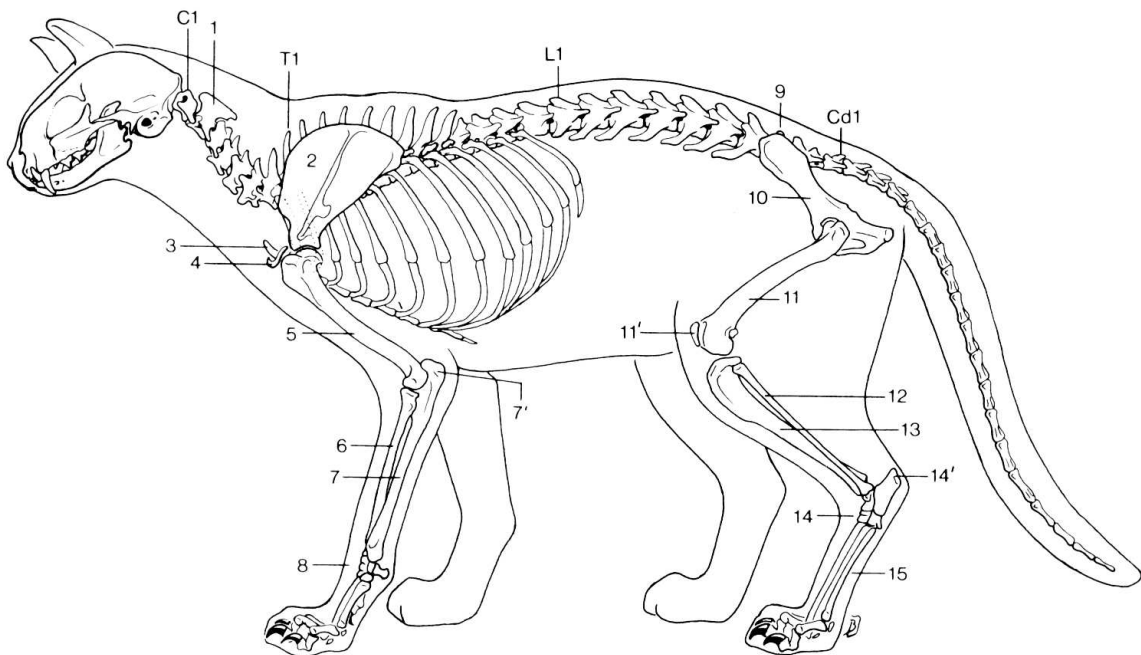


Figura C.1: Esqueleto de um gato. Os nomes dos ossos estudados no capítulo 3 estão na tabela C.1. Fonte: Dyce, Sack e Wensing [68].

Tabela C.2: Ossos estudados no capítulo 3 e sua respectiva numeração na figura C.2.

Ossos do membro traseiro

fêmur	→	osso 18
tíbia ^a	→	osso 21
fíbula	→	osso 23
metatarso	→	osso 25

Ossos do membro dianteiro

úmero	→	osso 4
rádio	→	osso 9
ulna	→	osso 7
metacarpo	→	osso 12

^aTambém chamada perônio.

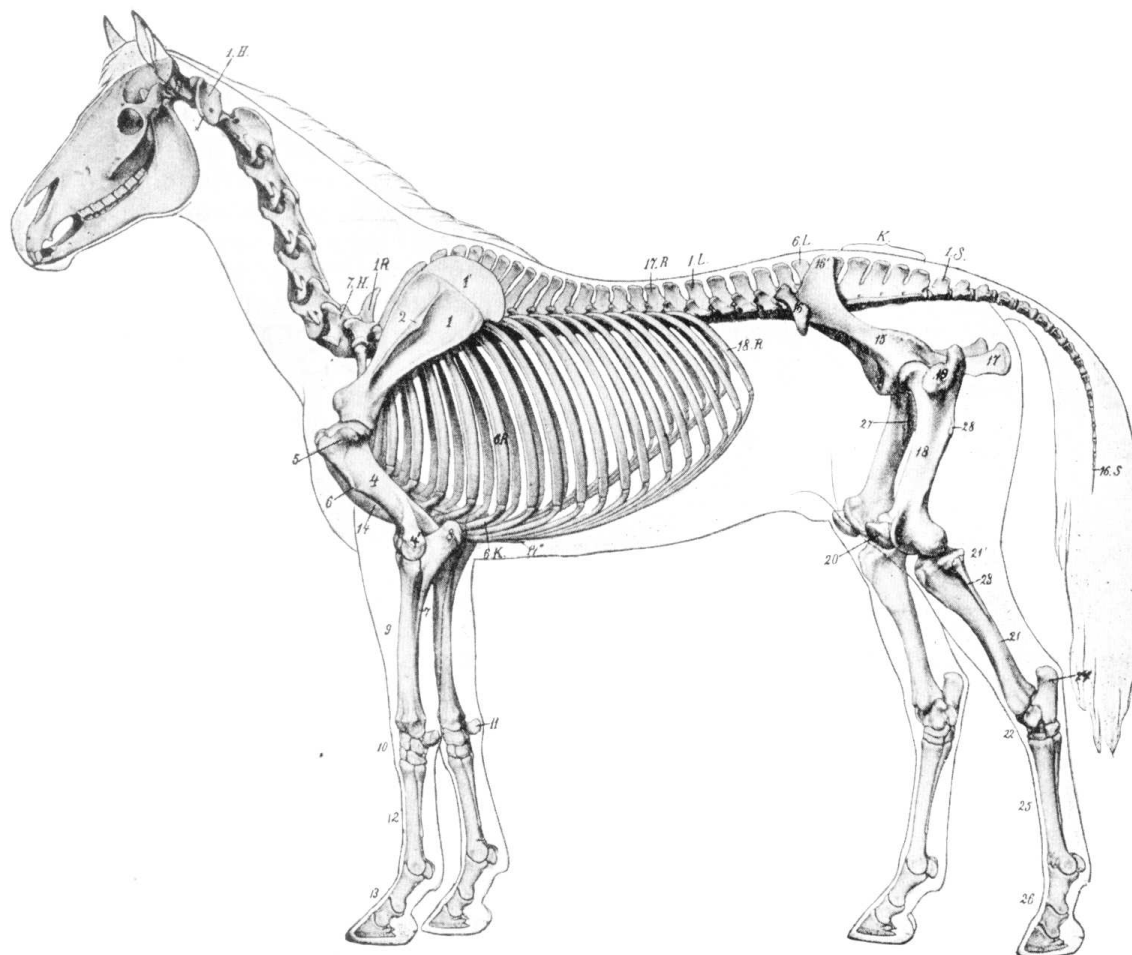


Figura C.2: Esqueleto de um cavalo. Os nomes dos ossos estudados no capítulo 3 estão na tabela C.2. Fonte: Getty [69].

C.2 Nomenclatura dos osso das aves

Os ossos das aves têm nomes um pouco diferentes dos ossos dos mamíferos. A figura C.3 mostra o esqueleto de uma ave e a tabela C.3 fornece a nomenclatura dos ossos estudados na seção 3.7.

Tabela C.3: Ossos de aves estudados no capítulo 3 e sua respectiva numeração na figura C.3.

Ossos do membro traseiro

fêmur	→	osso 21
tíbiotarso	→	osso 31
fíbula	→	osso 30
tarsometatarso	→	osso 33

Ossos do membro dianteiro

úmero	→	osso 9
rádio	→	osso 10
ulna	→	osso 11

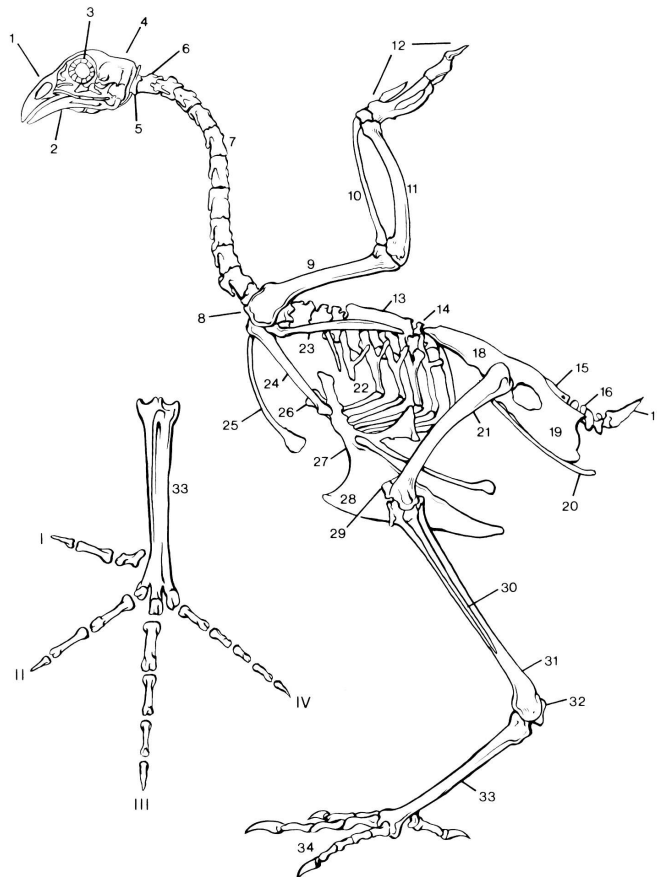


Figura C.3: Esqueleto de uma ave. A nomeclatura dos ossos estudados na seção 3.7 está na tabela C.3. Fonte: Dyce, Sack e Wensing [68].

Apêndice D

Alturas e massas de atletas

D.1 Os homens mais rápidos

A tabela D.1 fornece as alturas e as massas de 18 corredores dos 100 *m* rasos, a prova mais rápida do atletismo. Note que todos os atletas têm massas entre 70 e 84 *kg*.

Tabela D.1: Alturas e massas de vários corredores profissionais da prova dos 100 *m* rasos. Fonte: *USA Track & Field*, <http://www.usatf.org/athletes/bios>.

Atleta	altura (<i>m</i>)	massa (<i>kg</i>)
Bernard Willians	1.83	81
Brian Lewis	1.73	72
Coby Miller	1.75	84
Curtis Johnson	1.80	80
Dennis Mitchell	1.75	70
Floyd Heard	1.78	76
Gentry Bradley	1.83	77
Ja'Warren Hooker	1.78	79
John Capel	1.80	82
Jon Drummond	1.75	73
Ken Brokenburr	1.78	79
Kevin Little	1.83	73
Maurice Greene ^a	1.75	79
Michael Johnson	1.85	79
Shawn Crawford	1.80	75
Terrence Trammell	1.88	79
Tim Harden	1.78	82
Tim Montgomery	1.78	70
Média	1.79	77

^a Medalha de ouro na olimpíada de Sydney (2000) e atual recordista mundial.

D.2 Os maratonistas

A tabela D.2 apresenta as alturas e as massas de 7 maratonistas. Observe que, em média, os maratonistas são mais baixos e, principalmente, mais leves que os corredores dos 100 *m* rasos.

Tabela D.2: Alturas e massas de vários corredores profissionais da maratona. Fonte: *USA Track & Field*, <http://www.usatf.org/athletes/bios>.

Atleta	altura (<i>m</i>)	massa (<i>kg</i>)
Alfredo Vigueiras	1.65	59
David morris	1.73	61
Jerry Lawson	1.83	69
Keith Brantly	1.78	64
Khalid khannouchi ^a	1.65	57
Peter de la Cerda	1.78	79
Rod Dehaven	1.73	59
Média	1.74	64

^a Atual recordista mundial.

Referências

- [1] Swift J. *As viagens de Gulliver*
- [2] Prince P.W. (1997) *Insect ecology*, 3rd edition, John Wiley & Sons, New York.
- [3] Schmidt-Nielsen K. (1984) *Scaling: Why Is Animal Size so Important?*, Cambridge University Press.
- [4] Alexander R.McN. (1985) *The maximum forces exerted by animals*, Journal of Experimental Biology **115**, 231-238.
- [5] West G.B., Brown J.H. and Enquist B.J. (1997) *A general model for the origin of allometric scaling laws in biology*, Science **276**, 122-126.
- [6] West G.B., Brown J.H. and Enquist B.J. (1999) *A general model for the structure and allometry of plant vascular systems*, Nature **400**, 664-667.
- [7] Banavar J.R., Maritan A. and Rinaldo A. (1999), *Size and form in efficient transportation networks*, Nature **399**, 130-132.
- [8] Dreyer O. (2001) *Allometric scaling and central source systems*, Physical Review Letters **87**, art. no. 038101.
- [9] Rubin C.T. and Lanyon L.E. (1984) *Dynamic Strain Similarity in Vertebrates; an Alternative to Allometric Limb Bone Scaling*, Journal of Theoretical Biology **107**, 321-327.
- [10] McMahon T.A. (1973) *Size and Shape in Biology*, Science **179**, 1201-1204.
- [11] McMahon T.A. (1975) *Allometry and biomechanics: limb bones in adult ungulates*, The American Naturalist **109**, 547-563.
- [12] Alexander R.McN. (1977) *Allometry of the limbs of antelopes (Bovidae)*, Journal of Zoology **183**, 125-146.
- [13] 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)*, Journal of Zoology **189**, 305-314.

- [14] Biewener A.A. (1983) *Allometry of quadrupedal locomotion - the scaling of duty factor, bone curvature and limb orientation to body size*, Journal of Experimental Biology **105**, 147-171.
- [15] Steudel K. (1984) *Limb Bone Allometry in Primates: A Test of the Elastic Similarity Model*, American Journal of Physical Anthropology **65**, 323-328.
- [16] Prothero D.R. and Sereno P.C. (1982) *Allometry and paleoecology of medial Miocene dwarf rhinoceroses from Texas Gulf Coastal Plain*, Paleobiology **8**, 16-30.
- [17] Bou J., Casinos A. and Ocaña J. (1987) *Allometry of the Limb Long Bones of Insectivores and Rodents*, Journal of Morphology **192**, 113-123.
- [18] Selker F. and Carter D.R. (1989) *Scaling of the Long Bone Fracture Strength with Animal Mass*, Journal of Biomechanics **22**, 1175-1183.
- [19] Bertram J.E.A. and Biewener A.A. (1992) *Allometry and curvature in the long bones of quadrupedal mammals*, Journal of Zoology **226**, 455-467.
- [20] Polk J.D., Demes B., Jungers W.L., Biknevicius A.R., Heinrich R.E. and Runestad J.A. (2000) *A comparison of primate, carnivoran and rodent limb bone cross-sectional properties: are primates really unique?*, Journal of Human Evolution **39**, 297-325.
- [21] Economos A.C. (1983) *Elastic and/or Geometric Similarity in Mammalian Design?*, Journal of Theoretical Biology **103**, 167-172.
- [22] Bertram J.E.A. and Biewener A.A. (1990) *Differential Scaling of the Long Bones in the Terrestrial Carnivora and Other Mammals*, Journal of Morphology **204**, 157-169.
- [23] Christiansen P. (1999) *Scaling of mammalian long bones: small and large mammals compared*, Journal of Zoology **247**, 333-348.
- [24] Christiansen P. (1999) *Scaling of the Limb Long Bones to Body Mass in Terrestrial Mammals*, Journal of Morphology **239**, 167-190.
- [25] Maloiy G.M.O., Alexander R.McN., Njau R. and Jayes A.S. (1979) *Allometry of the legs of running birds*, Journal of Zoology **187**, 161-167.
- [26] Alexander R.McN., Jayes A.S., Maloiy G.M.O. and Wathuta E.M. (1981) *Allometry of the leg muscles of mammals*, Journal of Zoology **194**, 539-552.
- [27] Castiella M.J. and Casinos A. (1990) *Allometry of the leg muscles in insectivores and rodents*, Annales des Sciences Naturelles-Zoologie et Biologie Animale **11**, 165-178.
- [28] Druzinsky R.E. (1993) *The time allometry of mammalian chewing movements: chewing frequency scales with body mass in mammals*, Journal of Theoretical Biology **160**, 427-440.

- [29] Pollock C.M. and Shadwick R.E. (1994) *Allometry of muscle, tendon, and elastic energy-storage capacity in mammals*, American Journal of Physiology **266**, R1022-R1031.
- [30] Hokkanen J.E.I. (1986) *Notes Concerning Elastic Similarity*, Journal of Theoretical Biology **120**, 499-501.
- [31] Prange H.D., Anderson J.F. and Rahn H. (1979) *Scaling of skeletal mass to body mass in birds and mammals*, American Naturalist **113**, 103-122.
- [32] Alexander R.McN. (1983) *Allometry of the leg bones of moas (Dinornithes) and other birds*, Journal of Zoology **200**, 215-231.
- [33] Olmos M., Casinos A. and Cubo J. (1996) *Limb allometry in birds*, Annales des Sciences Naturelles-Zoologie et Biologie Animale **17**, 39-49.
- [34] Bennett M.B. (1996) *Allometry of the leg muscles of birds*, Journal of Zoology **238**, 435-443.
- [35] Gatesy S.M. (1991) *Hind Limb Scaling in Birds and Other Theropods: Implications for Terrestrial Locomotion*, Journal of Morphology **209**, 83-96.
- [36] Reynolds W.W. and Karlotski W.J. (1977) *Allometric relationship of skeleton weight to body-weight in Teleost fishes - Preliminary comparison with birds and mammals*, Copeia **1**, 160-163.
- [37] Berrios-Lopez M., Lewis A.R. and Hensley D.A. (1996) *Scaling of Skeletal Mass to Body Mass in Fishes*, Journal of Morphology **227**, 87-92.
- [38] Leclair R., Lamontagne C. and Aubin A. (1993) *Allometry of the skeletal mass in anuran amphibians*, Canadian Journal of Zoology **71**, 352-357.
- [39] Garland T.Jr. (1983) *The relation between maximal running speed and body mass in terrestrial mammals*, Journal of Zoology **199**, 157-170.
- [40] Alexander R.McN., Langman V.A. and Jayes A.S. (1977), *Fast locomotion of some African ungulates*, Journal of Zoology **183**, 291-300.
- [41] 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?*, Journal of Experimental Biology **138**, 301-318.
- [42] Gatesy S.M. and Biewener A.A. (1991) *Bipedal locomotion: effects of speed, size and limb posture in birds and humans*, Journal of Zoology **224**, 127-147.
- [43] 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*, Journal of Experimental Biology **97**, 1-21.

- [44] Taylor C.R., Maloiy G.M.O., Weibel E.R., Langman V.A., Kamau J.M.Z., Seehrman H.J. and Heglund N.C. (1981) *Design of the mammalian respiratory system. III. Scaling maximum aerobic capacity to body mass: wild and domestic mammals*, Respiration Physiology **44**, 25-37.
- [45] Rome L.C. (1992) *Scaling of muscle fibres and locomotion*, Journal of Experimental Biology **168**, 243-252.
- [46] Young I.S., Warren R.D. and Altrigham J.D. (1992) *Some properties of the mammalian locomotory and respiratory systems in relation to body mass*, Journal of Experimental Biology **164**, 283-294.
- [47] Biewener A.A. (1989) *Scaling body support in mammals: Limb posture and muscle mechanics*, Science **245**, 45-48.
- [48] 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*, Journal of Experimental Biology **203**, 221-227.
- [49] Biewener A.A. (1990) *Biomechanics of mammalian terrestrial locomotion*, Science **250**, 1097-1103.
- [50] Alexander R.McN. and Jayes A.S. (1983) *A dynamic similarity hypothesis for the gaits of quadrupedal mammals*, Journal of Zoology **201**, 135-152.
- [51] Farley C.T. (1997) *Maximum speed and mechanical power output in lizards*, Journal of Experimental Biology **200**, 2189-2195.
- [52] Djawdan M. and Garland T.Jr. (1988) *Maximal running speeds of bipedal and quadrupedal rodents*, Journal of Mammalogy **69**, 765-772.
- [53] Pennycuik C.J. (1975) *On the running of the gnu (connochaetes taurinus) and other animals*, Journal of Experimental Biology **63**, 775-799.
- [54] Wickler S.J., Hoyt D.F., Cogger E.A. and Hirschbein M.H. (2000) *Preferred speed and cost of transport: the effect of incline*, Journal of Experimental Biology **203**, 2195-2200.
- [55] 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*, Journal of Experimental Biology **97**, 23-40.
- [56] 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*, Journal of Experimental Biology **97**, 41-56.

- [57] Heglund N.C., Fedak M.A., Taylor C.R. and Cavagna G.A. (1982) *Energetics and mechanics of terrestrial locomotion IV. Total mechanical energy changes as a function of speed and body size in birds and mammals*, Journal of Experimental Biology **97**, 57-66.
- [58] Kram R. and Taylor C.R. (1990) *Energetics of running: a new perspective*, Nature **346**, 265-267.
- [59] Roberts T.J., Kram R., Weyand P.G. and Taylor C.R. (1998) *Energetics of bipedal running I. Metabolic cost of generating force*, Journal of Experimental Biology **201**, 2745-2751.
- [60] Landau L.D. and Lifshitz E.M. (1987) *Fluid Mechanics*, 2nd edition, Pergamon Press, Oxford.
- [61] Womersley J.R. (1955) *Method for the calculation of velocity, rate of flow and viscous drag in arteries when the pressure gradient is known*, Journal of Physiology **127**, 553-563.
- [62] Jackson J.D. (1975) *Classical Electrodynamics*, 2nd edition, John Wiley & Sons, New York.
- [63] Butkov E. (1988) *Física Matemática*, Editora Guanabara, Rio de Janeiro.
- [64] Hibbeler R.C. (2000) *Resistência dos Materiais*, Livros Técnicos e Científicos Editora S.A..
- [65] Feynman R.P., Leighton R.B. and Sands M. (1964) *The Feynman Lectures on Physics*, volume II, capítulo 38.
- [66] Rubin C.T. and Lanyon L.E. (1982) *Limb mechanics as a function of speed and gait: a study of functional strains in the radius and tibia of horse and dog*, Journal of Experimental Biology **101**, 187-211.
- [67] Simmons (1987) *Cálculo com Geometria Analítica*, volume 2, páginas 290-292.
- [68] Dyce K.M., Sack W.O. and Wensing C.J.G. (1996) *Textbook of veterinary anatomy*, W.B. Saunders company.
- [69] Getty R. (1975) *Sisson and Grossman's The anatomy of the domestic animals*, Volume 1, W.B. Saunders company.