



INGENIERIA
BIOLÓGICA



LIBIAM



PEDECIBA
MEC-UDELAR



CENUR
Litoral Norte
Paysandú



UNIVERSIDAD
DE LA REPÚBLICA
URUGUAY

Energética y coordinación muscular en un modelo asimétrico de locomoción

Germán Pequera Lara

Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas
Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas
Universidad de la República

Paysandú – Uruguay
Abril de 2023



INGENIERIA
BIOLÓGICA



LIBIAM



PEDECIBA
MEC-UDELAR



CENUR
Litoral Norte
Paysandú



UNIVERSIDAD
DE LA REPÚBLICA
URUGUAY

Energética y coordinación muscular en un modelo asimétrico de locomoción

Germán Pequera Lara

Tesis de Doctorado presentada al Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas, Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas de la Universidad de la República, como parte de los requisitos necesarios para la obtención del título de Doctor en Ciencias Biológicas.

Director:

Dr. Carlo Massimo Biancardi

Codirector:

Dr. Ing. Ignacio Ramirez Paulino

Paysandú – Uruguay

Abril de 2023

Pequera Lara, Germán

Energética y coordinación muscular en un modelo asimétrico de locomoción / Germán Pequera Lara. - Paysandú: Universidad de la República, Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas, 2023.

XV, 117 p.: il.; 29, 7cm.

Director:

Carlo Massimo Biancardi

Codirector:

Ignacio Ramirez Paulino

Tesis de Doctorado – Universidad de la República, Programa en Ciencias Biológicas, 2023.

Referencias bibliográficas: p. 97 – 110.

1. Costo metabólico, 2. Galope, 3. Electromiografía, 4. Sinergias musculares. I. Biancardi, Carlo Massimo,*et al.* II. Universidad de la República, Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas. III. Título.

INTEGRANTES DEL TRIBUNAL DE DEFENSA DE TESIS

Ph.D. Prof. Richard Fariña

Ph.D. Prof. Felipe Carpes

Ph.D. Prof. Gabriel Fábrica

Paysandú – Uruguay

Abril de 2023

Agradecimientos

Esta tesis no hubiera sido posible sin la dedicación y la generosidad de mis orientadores Carlo Biancardi e Ignacio Ramírez. Les agradezco profundamente las charlas, los consejos y su humildad para compartir sus conocimientos y sus experiencias.

Quisiera agradecer a Juan Cardelino y a todo el equipo de Ingeniería Biológica por el impulso y por la libertad que me dieron para trabajar en líneas de investigación de mi interés, sin ningún tipo de cuestionamiento.

El LIBIAM y sus integrantes han sido parte central de este trabajo. Gracias por hacerme sentir uno más del grupo.

Agradezco especialmente a Daniel Peluffo, por darnos el impulso necesario para iniciar este proyecto.

Carla, Salva e Isma: los amo. Gracias por sostenerme en esta etapa importante de la vida.

Mamá, Papa, Diego, Elo, Agus, Dante y tía. Gracias por apoyarme siempre en todo.

RESUMEN

La locomoción es una actividad diaria que les permite a los seres vivos cumplir con sus funciones vitales. Comúnmente los humanos se desplazan usando la marcha y la carrera, que representan modos de locomoción simétricos. La generación de fuerza, el movimiento de los segmentos y el costo metabólico son características estudiadas con frecuencia en estos tipos de paso. Sin embargo, la relación entre estas características aún está en debate. En esta tesis se analizan las relaciones entre la activación muscular, las asimetrías y el costo energético en el galope humano, un modelo de locomoción asimétrico altamente costoso. Estas características permiten explorar escenarios no reproducibles en marcha y carrera, y así poner a prueba nuevas hipótesis. Se evalúa la electromiografía, la cinemática y el consumo de oxígeno en personas caminando, corriendo y galopando. Se estudia si la organización de la activación muscular es compartida en el galope y en los tipos de locomoción comunes, mediante el análisis de sinergias musculares. La relación entre las asimetrías, el aumento de velocidad y el costo energético también es estudiada. Por último, se evalúa el impacto de cambios en la frecuencia de ciclo y en el tiempo de apoyo en la activación muscular durante el galope, dado que su condición asimétrica permite desacoplar estos parámetros a diferencia de la marcha y la carrera. Las sinergias muestran similitudes en el galope y en los tipos de locomoción simétricos, sugiriendo una organización común en todos los tipos de locomoción humana. El descenso del costo metabólico en el galope puede ser determinado por el ajuste en las longitudes de los pasos a medida que aumenta la velocidad. En la última parte, se destaca que los patrones tiempo-frecuencia de activación muscular son dependientes del tiempo de contacto con el piso pero no de la frecuencia de ciclo, sugiriendo que los tipos de locomoción están definidos por las características de reclutamiento muscular. Los estudios que abordan estas relaciones tienen impacto en el desarrollo de terapias de rehabilitación, así como en el rendimiento deportivo y la robótica.

Palabras claves:

Costo metabólico, Galope, Electromiografía, Sinergias musculares.

ABSTRACT

Locomotion is a daily activity that allows living beings to fulfill their vital functions. Humans commonly move using walking and running, which represent two symmetrical gaits. Force generation, segment movement, and metabolic cost are frequently studied characteristics of these gaits. However, the relationship between these features is still under debate. In this thesis, the relationships between muscle activation, asymmetries and energy cost in unilateral skipping, a highly expensive asymmetric locomotion model, are analyzed. These features allow to explore scenarios that cannot be replicated in walking and running, and therefore to test new hypotheses. Electromyography, kinematics and oxygen consumption are evaluated in people walking, running and skipping unilaterally. Analyzing muscular synergies, we assess whether the organization of the muscular activation is shared in skipping and in the common gaits. The relationship between asymmetries, speed increase and energy cost is also studied. Lastly, the impact of changes in cycle frequency and stance time on muscle activation during skipping is evaluated, given that its asymmetric condition allows these parameters to be uncoupled, unlike walking and running. The synergies show similarities between skipping and symmetrical gaits, suggesting a common organization in all human gaits. The decrease in metabolic cost in skipping can be achieved by adjusting stride lengths as speed increases. In the last part, it is highlighted that the time-frequency patterns of muscle activation are dependent on the contact time with the floor but not on the cycle frequency, suggesting that gaits are defined by the characteristics of muscle recruitment. Studies that address these relationships have an impact on the development of rehabilitation therapies, as well as on sports performance and robotics.

Keywords:

Metabolic cost, Gallop, Unilateral skipping, Electromyography, Muscle synergies.

Lista de figuras

1.1	Intercambios de energía durante la marcha y la carrera	4
1.2	Diagrama de marchas de un animal bípedo	5
1.3	Representación del modelo mecánico que se describe para el galope	6
1.4	Energética de la locomoción	7
1.5	Esquema representando los parámetros espacio-temporales du- rante un ciclo de marcha asimétrico	11
1.6	Caminadora de cinta dividida	11
1.7	Representación del resultado de la implementación de NMF en un conjunto de datos de EMG	17
1.8	Señal de EMG en los dominios tiempo y frecuencia	26
1.9	Señal de EMG enventanada	27
2.1	Sujeto de experimentación con marcadores colocados	35
2.2	Electromiógrafo Delsys	36
2.3	Metabógrafo Cosmed K5	36
2.4	Voluntario equipado para registrar cinemática, electromiografía y consumo de O_2	37
2.5	Cálculo de índices de asimetría	39
2.6	Preprocesamiento de señal de EMG para análisis de sinergias . .	42
2.7	Ejemplo de representación del análisis de sinergias con tres com- ponentes	43
2.8	Esquema del método utilizado para establecer el número de si- nergias	44
2.9	Ordenamiento de sinergias	45
2.10	Banco de filtros	47
3.1	Parámetros espacio-temporales durante la marcha, la carrera y el galope	52

3.2	Señales de EMG para cada tipo de locomoción durante un ciclo de paso	54
3.3	Número de sinergias para cada condición experimental	55
3.4	Sinergias musculares en marcha, carrera y galope	56
3.5	Similaridad entre sinergias de distintas condiciones	57
3.6	Centros de activación de sinergias	58
3.7	Bucles 3D del desplazamiento del centro de masa durante un ciclo	59
4.1	Potencia metabólica y costo de transporte en función de la velocidad	68
4.2	Asimetrías de tiempo de paso durante el galope y la carrera . .	69
4.3	Asimetrías de longitud de paso durante el galope y la carrera . .	69
4.4	Rigidez de las piernas en función de la velocidad	70
5.1	Duty factor y frecuencia de ciclo durante galope y carrera	79
5.2	Duty factor y frecuencia de ciclo en ambas piernas del galope . .	80
5.3	Distribución de frecuencias para cada tipo de locomoción en la pierna trasera	82
5.4	Distribución de frecuencias para cada tipo de locomoción en la pierna delantera	83
5.5	Distribución de frecuencias durante el galope en piernas derecha y trasera	84

Lista de tablas

1.1	Tipos de fibras musculares	23
2.1	Conjunto de datos	34
2.2	Definición de segmentos corporales	34
2.3	Indices de wavelets y Frecuencias centrales para $scale = 0.3$, $q = 1.45$ y $r = 1.959$	46
1.1	Pruebas T (parametrico) o prueba de Wilcoxon (no parametrico) para evaluar parametros espacio-temporales. Se muestran únicamente los valores p de las comparaciones que arrojaron diferencias significativas.	114
1.2	Pruebas T (parametrico) o prueba de Wilcoxon (no parametrico) para evaluar la intensidad de EMG de los distintos músculos entre la marcha y la carrera en las distintas bandas de frecuencia. Se muestran únicamente los valores p de las comparaciones que arrojaron diferencias significativas.	115
1.3	Pruebas T (parametrico) o prueba de Wilcoxon (no parametrico) para evaluar la intensidad de EMG de los distintos músculos entre la pierna delantera y la trasera durante el galope en las distintas bandas de frecuencia. Se muestran únicamente los valores p de las comparaciones que arrojaron diferencias significativas.	116
1.4	Continuación Tabla 1.3.	117

Lista de símbolos

DF Duty factor

$error$ Error residual del modelo NMF

H Matriz de características temporales (sinergias)

L Longitud desde el trocanter mayor al piso cuando el individuo está parado

M Masa total del cuerpo

k_{leg} Rigidez de la pierna

V Matriz de datos de EMG

V_b Matriz concatenada de datos de EMG

$Asym_{stiff}$ Asimetría de la rigidez

$Asym_l$ Asimetría de longitud de paso)

$Asym_t$ Asimetría del tiempo de paso)

cf Frecuencia central

CoA Centro de activación

$cosim$ Similaridad del coseno

$\hat{\Delta}L$ Desplazamiento de la pierna

Ek_y Energía cinética en dirección horizontal

EMG_r Reconstrucción de la matriz V mediante NMF

$EMG_{r,b}$ Reconstrucción de la matriz V mediante NMF

E_{total} Energía mecánica total

E_z Energía potencial gravitatoria

F_c Frecuencia de ciclo

F_{EMG} Espectro de la señal de EMG

$\hat{F}_{max}$ Fuerza máxima modelada

g Longitud del segmento i

$I_{j,n}$ Intensidad de EMG

k Número de sinergias

l_i Longitud del segmento i
 L_c Longitud de ciclo)
 $l_{del \rightarrow tras}$ Longitud del paso rebotante
 $l_{tras \rightarrow del}$ Longitud del paso pendular
 m_i Masa del segmento i
 TF Matriz tiempo-frecuencia
 pd_i Fracción de la longitud del segmento i a la que se encuentra el centro de masa desde el extremo proximal
 R *recovery*
 RQ Cociente respiratorio
 $scale$ Parámetro que define wavelet en el dominio de la frecuencia
 S_j Espectro de intensidad
 t_c Tiempo de contacto
 $t_{del \rightarrow tras}$ Duración del paso rebotante
 $t_{tras \rightarrow del}$ Duración del paso pendular
 t_v Tiempo de vuelo)
 $\dot{V}_{O_2}$ Consumo de Oxígeno
 W Matriz de características invariantes (sinergias)
 W_{ext} Trabajo externo
 W_f Trabajo en dirección horizontal
 W_{int} Trabajo interno
 W_{total} Trabajo mecánico total
 W_v Trabajo en dirección vertical
 y_i Posición del marcador i en la dirección antero-posterior

Lista de siglas

CM centro de masa

ANOVA Análisis de varianza

B-SLIP *bipedal spring loaded inverted pendulum*

BF Bíceps Femoral

CENUR Centro Universitario Regional Litoral Norte

CoT Costo de Transporte

EMG Electromiografía

FA Análisis de Factor

GLRM Modelos Generalizados de Bajo Rango

Gas Gastrocnemio Medial

GluM Glúteo medio

ICA Análisis de Componentes Independientes

LIBiAM Laboratorio de Investigación en Biomecánica y Análisis del Movimiento

NMF Factorización de Matrices No Negativas

PCA Análisis de Componentes Principales

RF Recto Femoral

SENIAM *Surface ElectroMyoGraphy for the Non-Invasive Assessment of Muscles*

Sol Sóleo

Tib Tibial Anterior

VAF Varianza Total Acumulada

Vas Vasto Medial

Tabla de contenidos

Lista de figuras	VIII
Lista de tablas	X
Lista de símbolos	XII
Notaciones	XII
Lista de siglas	XIII
1 Introducción	1
1.1 Biomecánica y energética de la locomoción	3
1.2 Asimetrías de paso	9
1.3 Sinergias musculares	13
1.4 Reclutamiento	22
1.5 Propósito de la tesis	29
2 Métodos	32
2.1 Muestra	32
2.2 Protocolo experimental	32
2.3 Adquisición de datos	33
2.4 Análisis de datos	37
3 Patrones motores comunes en locomoción simétrica y asimétrica	49
3.1 Introducción	49
3.2 Resultados	52
3.3 Discusión	59
3.4 Conclusiones	64

4	Reduciendo el costo de transporte durante un tipo de locomoción asimétrico	65
4.1	Introducción	65
4.2	Resultados	68
4.3	Discusión	70
4.4	Conclusiones	75
5	Desacoplando la frecuencia de ciclo del duty factor	77
5.1	Introducción	77
5.2	Resultados	79
5.3	Discusión	85
5.4	Conclusiones	87
6	Discusión general	89
6.1	Similitudes entre la pierna delantera del galope y la carrera . . .	91
6.2	Coordinación intermuscular vs intramuscular	92
6.3	Reclutamiento y costo de la locomoción	93
6.4	Implicancias prácticas	94
6.5	Conclusiones	95
	Bibliografía	97
	Glosario	110
	Apéndices	111
	Anexos	112
	Anexo 1 Tablas con valores estadísticos	113

Capítulo 1

Introducción

La locomoción, junto con la alimentación y la reproducción, es una de las tareas clave que le permite a los seres vivos evolucionar. Las oportunidades que brinda el medio fueron explotadas por los seres vivos dando lugar a diferentes comportamientos locomotores. Así, el estudio de la locomoción animal representa un campo relevante para comprender la adaptación de las especies al medio.

La forma en que los animales se desplazan depende del medio en donde viven. Los animales terrestres se desplazan principalmente usando patas, y se caracterizan por la necesidad de invertir energía para mantener la locomoción. En particular, la locomoción con patas requiere más energía que en el caso de las especies que vuelan o nadan, debido a la necesidad de reposicionar los segmentos cada vez que se requiera mover el centro de masa (Saibene y Minetti, 2003). En este sentido, el entendimiento de los determinantes del costo metabólico de la locomoción representa un aspecto clave para comprender los mecanismos fisiológicos que subyacen la actividad locomotora.

En las décadas del 20 y el 30 del siglo XX investigadores como A.V. Hill, Fenn y Margaria estudiaron cuál es el costo de los músculos para generar fuerza y cómo estos funcionan durante la locomoción (Fenn, 1930; Hill, 1927; Margaria y Edwards, 1934). Los trabajos de Hill, ganador del premio Nobel de Fisiología y Medicina en 1922, fueron centrales para el entendimiento de las relaciones entre la energética, la producción de calor y el desarrollo de fuerza por parte del músculo esquelético (Hill, 1927). Fenn, quien inició sus trabajos en el laboratorio de Hill, fue también reconocido por sus estudios sobre la producción de calor durante la contracción muscular demostrando que un músculo que

es acortado mientras está siendo activado produce más calor que un músculo que se contrae de forma isométrica (Fenn, 1923). Además, Fenn fue pionero al cuantificar el trabajo mecánico realizado por los segmentos corporales durante la locomoción, desarrollando un abordaje que hasta el día de hoy es utilizado (Fenn, 1930). Hill continuó desarrollando sus estudios sobre la producción de calor durante la contracción muscular y en 1938 publicó resultados que no solo describen las relaciones termodinámicas que ocurren durante una contracción muscular, sino también las relaciones entre dos variables mecánicas como la fuerza y la velocidad de contracción muscular (Hill, 1938). En las décadas del 60 y 70, Cavagna realizó aportes centrales en el entendimiento de la eficiencia energética de los diferentes modos de locomoción. La implementación de plataformas de fuerza y de modelos básicos para comprender los intercambios de energía mecánica que realiza el centro de masa durante la locomoción permitió entender algunos de los mecanismos que los animales utilizan para ahorrar energía cuando se desplazan (G. A. Cavagna et al. 1977; Margaria et al. 1963; Margaria, 1976). En simultáneo con el desarrollo de estos estudios, Nikolai Bernstein desarrolla teorías y conceptos centrales para el inicio del estudio del control motor, desarrollando un área que denominó «Fisiología de la Acción» (Bernstein, 1967). Richard Taylor, desde la Universidad de Harvard, continuó impulsando líneas asociadas a la fisiología comparada con el objetivo de entender cómo los factores de escala impactan en la función locomotora (C. R. Taylor et al. 1982). Sobre fin del siglo XX, Kram y Taylor proponen una nueva perspectiva sobre el origen del costo metabólico dando inicio a la teoría de «el costo de generar fuerza» (Kram y Taylor, 1990). Estos investigadores mostraron que el costo metabólico durante la locomoción está fuertemente asociado al tiempo de contacto con el piso. En los años 90 y los 2000, contemporáneo a los estudios de Rodger Kram, Alberto Minetti de la Universidad de Milán desarrolló diversos trabajos sobre los intercambios de energía mecánica durante la locomoción, continuando las líneas del trabajo de Cavagna. Los trabajos de Minetti permitieron desarrollar nuevos modelos sobre el impacto del trabajo mecánico y los parámetros cinemáticos en el costo metabólico de la locomoción en diferentes condiciones (Biancardi y Minetti, 2012; A. Minetti, 1998; A. Minetti et al. 1993; A. E. Minetti, 1998; Pavei et al. 2015; Saibene y Minetti, 2003). Desde el 2005, el grupo de Francesco Laquaniti, a partir de principios desarrollados por Bernstein trabajó fuertemente en teorías que intentan explicar cómo los músculos se coordinan durante la locomoción (Lac-

quaniti et al. 2012).

Los antecedentes que se describen arriba resumen de forma sintética los grupos de investigadores que han abordado las relaciones entre la coordinación muscular, la cinemática del movimiento y el costo energético asociado.

1.1. Biomecánica y energética de la locomoción

Energía metabólica y modelos mecánicos en la locomoción

A pesar de la amplia diversidad de tamaños y animales que se desplazan con patas, la literatura describe 3 tipos de locomoción básicos (Saibene y Minetti, 2003). La marcha como aquella preferida para velocidades bajas, la carrera como la preferida para velocidades altas, y el galope preferentemente para velocidades aún más altas. La marcha, la carrera y el galope han sido consideradas clásicamente como modos distintos de locomoción por sus notables diferencias en los aspectos mecánicos y energéticos. La marcha puede describirse con el modelo de péndulo invertido (G. A. Cavagna et al. 1977; Margaria et al. 1963; Margaria, 1976). En este modelo, a lo largo de un ciclo completo, la energía cinética y la energía potencial del centro de masa se comportan en oposición de fase generando una interconversión entre ellas (Figura 1.1). En el trote o la carrera, el intercambio de energías puede describirse con el modelo masa-resorte (Blickhan, 1989). Durante el contacto con el piso, parte de la energía cinética y potencial es almacenada en forma de energía elástica en los tendones, músculos y otros tejidos circundantes, y recuperada en la fase de propulsión. (R. M. Alexander, 1988, 2002). Por tanto, ambos tipos de locomoción pueden describirse por modelos mecánicos que minimizan la energía neta necesaria para que el sistema actúe mediante el intercambio de energías.

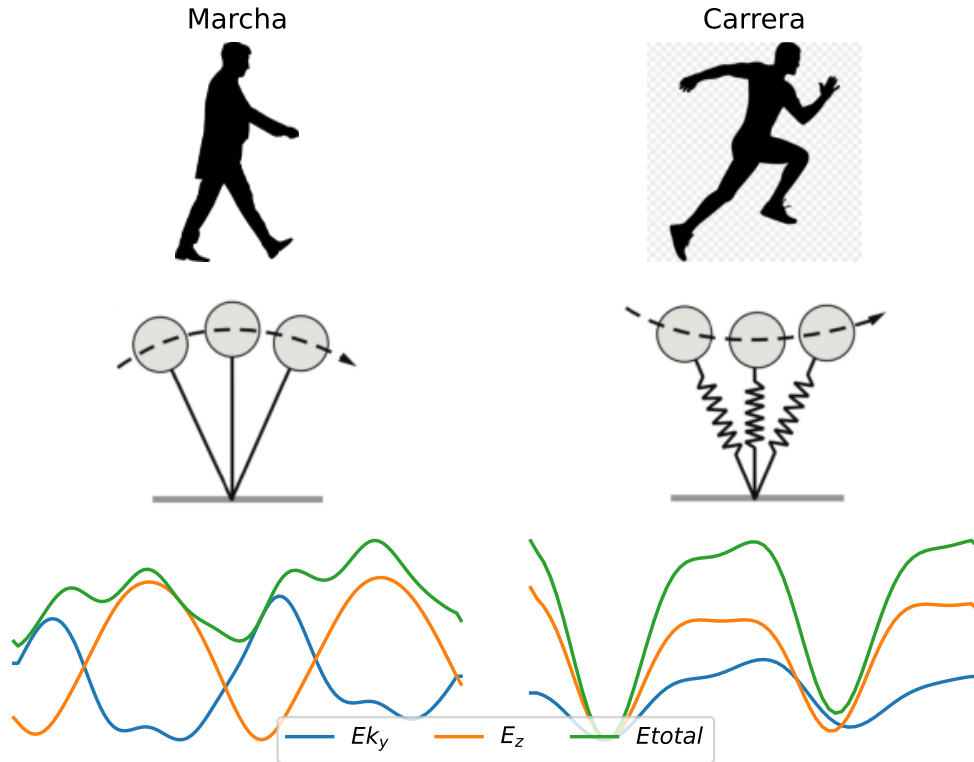


Figura 1.1: Intercambios de energía durante la marcha y la carrera. En la marcha, el modelo mecánico que representa mejor los intercambios de energía es un péndulo invertido, en donde la energía cinética en sentido horizontal (E_{k_y}) está en oposición de fase con la energía potencial gravitatoria (E_z). En la carrera, tanto E_{k_y} y E_z se comportan en fase y el modelo masa-resorte es el que describe mejor este comportamiento. E_{total} representa la energía mecánica total.

Tanto la marcha como la carrera representan tipos de locomoción simétricos, en donde ambos miembros de un par tienen características de movimiento iguales. El galope representa un tipo de locomoción asimétrico en donde un miembro presenta características temporales y espaciales diferentes al del otro. Un diagrama utilizado para ilustrar las diferencias en las características espacio-temporales es el «diagrama de marchas» o «diagrama de huellas» que muestra la Figura 1.2. Como consecuencia de la asimetría, en el galope es posible detectar una pierna trasera que inicialmente se contacta con el suelo y una pierna delantera que hace contacto con el suelo en segundo lugar (Hildebrand, 1977). Además este tipo de locomoción presenta características presentes en la marcha, como el doble apoyo; y una fase de vuelo al igual que la carrera (A. Minetti, 1998). Mecánicamente, el modelado y la simulación del galope han sido implementados a partir de un modelo conocido como *bipedal spring*

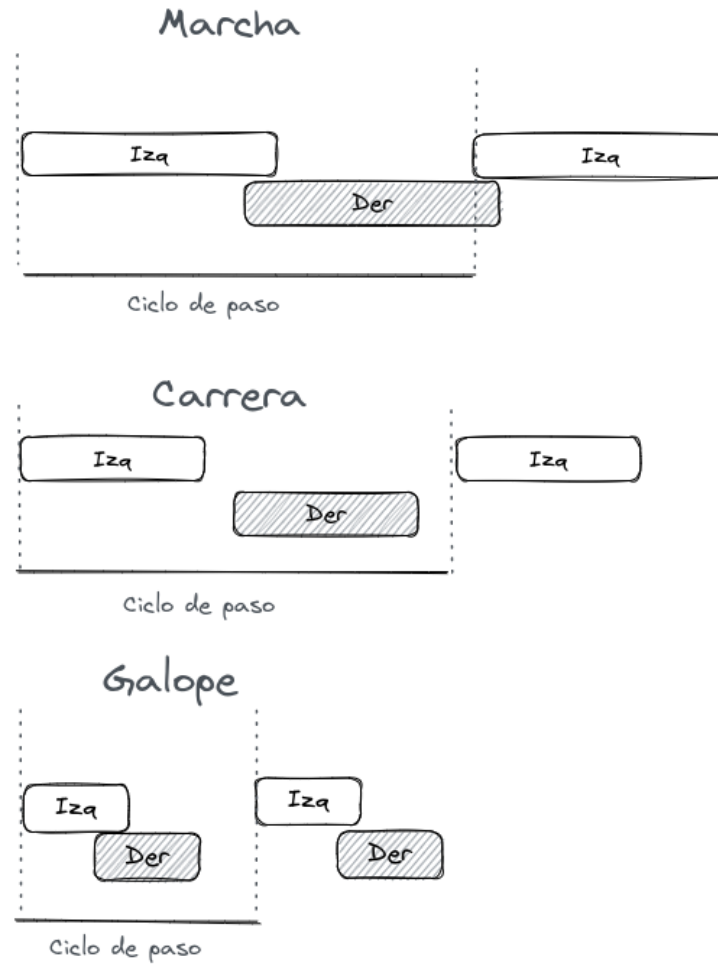


Figura 1.2: Diagrama de marchas de un animal bípedo. Cada barra negra representa el intervalo de tiempo en que un pie está apoyado en el suelo. Durante la marcha existe una fase de doble apoyo, en donde hay un intervalo de tiempo en donde ambos pies están apoyados en el piso. Durante la carrera se observa una fase de vuelo, en donde ningún pie está apoyado en el suelo. En el galope, existe una fase de doble apoyo y luego del impulso con la pierna delantera se desarrolla una fase de vuelo.

loaded inverted pendulum (B-SLIP) (Andrada et al. 2016; A. Minetti, 1998) (Figura 1.3). El galope bípedo en humanos es usado con muy poca frecuencia, sin embargo este tipo de locomoción es observado en la niñez y en el caso de los adultos en situaciones particulares como el descenso por escaleras o en condiciones de gravedad reducida (Ackermann y van den Bogert, 2012; A. Minetti, 1998; A. Minetti et al. 2012; Pavei et al. 2015). Mientras que en los cuadrúpedos (y en algunos primates bípedos) el galope permite alcanzar altas velocidades, en los humanos resulta un tipo de locomoción con gasto metabólico muy superior al de la marcha y la carrera; y por esta razón los humanos lo

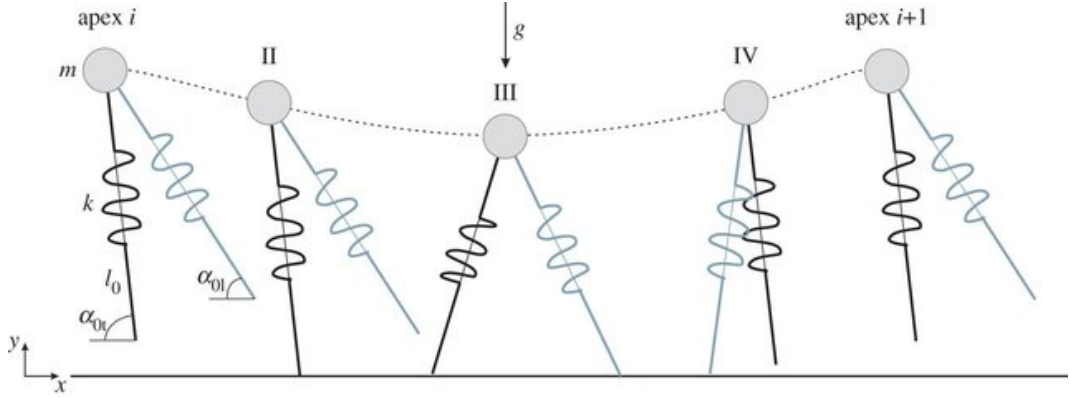


Figura 1.3: Representación del modelo mecánico que se describe para el galope. El ciclo inicia cuando la pierna trasera hace contacto con el suelo. Luego, la pierna delantera contacta con el suelo e inicia a fase de doble apoyo. Esta fase termina cuando la pierna trasera despegas del suelo. Posteriormente, la pierna delantera empuja para iniciar la fase de vuelo (Figura tomada de Andrada et al. 2016).

hemos descartado de nuestro repertorio de locomoción (Pavei et al. 2015). Aún está bajo debate cuál es el origen de los determinantes del costo de transporte durante la locomoción. La energética y la biomecánica de la locomoción han dado algunas respuestas (R. M. Alexander, 1988; Fiers et al. 2013; A. Minetti, 1998; Pavei et al. 2015), pero sin demostrar de forma sólida cómo se relacionan los parámetros electrofisiológicos y mecánicos; y cómo esta relación influye en el costo de transporte.

La marcha, la carrera y el galope presentan comportamientos energéticos distintos. La medida comúnmente utilizada para cuantificar aspectos metabólicos de la locomoción es el Costo de Transporte (CoT) (Schmidt-Nielsen, 1972), que representa una medida del cuánta energía metabólica (en Joules) es invertida por kilogramo y por metro recorrido. El CoT de la marcha tiene una forma de «U» cuando es graficado en función de la velocidad. Este comportamiento se mantiene tanto para animales cuadrúpedos como para humanos, mostrando un CoT menor para los cuadrúpedos. El perfil de CoT durante la marcha sugiere que existe una velocidad (óptima) de marcha en donde el gasto de energía por Kg y por metro recorrido es mínimo (Figura 1.4). La literatura ha demostrado que la velocidad óptima de marcha es muy cercana a la velocidad que comúnmente los animales utilizan para caminar (velocidad auto-seleccionada) (Saibene y Minetti, 2003). Cuando se evalúa el CoT en caballos durante el trote, el comportamiento energético es similar al de la marcha, observándose una velocidad óptima de trote en cuadrúpedos. Los estudios clásicos de carrera

en humanos han demostrado un perfil de COT constante e independiente, en función de la velocidad, de aproximadamente 4 J/Kg.m en un rango de 2 m/s a 4 m/s (Saibene y Minetti, 2003). Nuevos estudios han ampliado el rango de velocidades a estudiar durante la carrera, mostrando comportamientos con una velocidad de carrera óptima también para humanos corredores sub-elite (Batliner et al. 2018). Estas tendencias en el CoT y las elecciones del tipo de locomoción utilizada por los animales en función de la velocidad a la que se desplazan sugieren que el CoT es una variable de optimización para moverse de la forma en que se gaste menos energía por Kg y por metro recorrido. En caballos, el galope cuadrúpedo, muestra un comportamiento energético similar al de la marcha y la carrera, con un mínimo de CoT (Hoyt y Taylor, 1981).

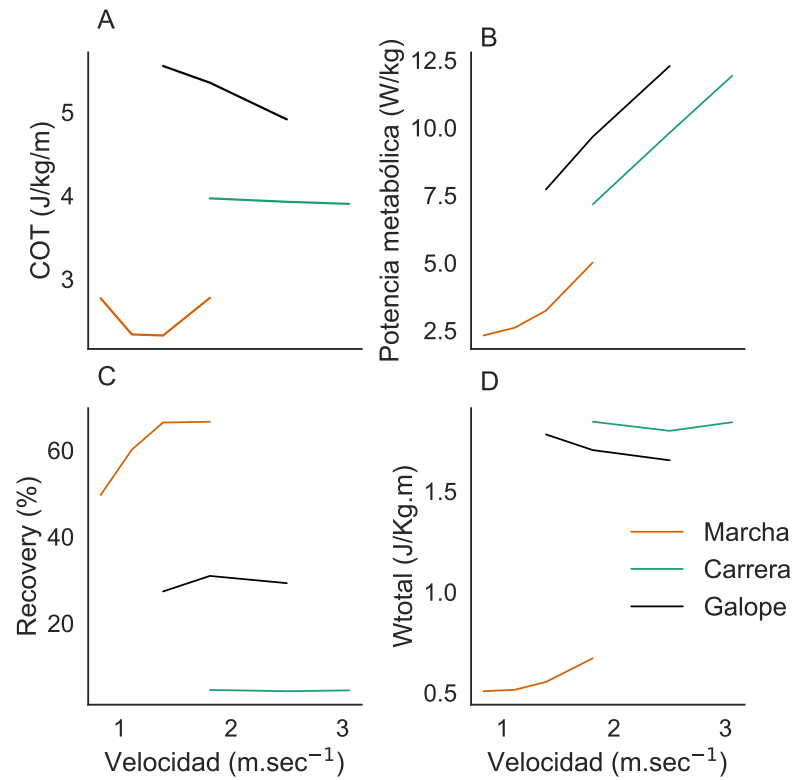


Figura 1.4: Energética de durante la marcha, la carrera y el galope a distintas velocidades. (A) Costo de transporte (CoT), (B) Potencia metabólica, (C) *Recovery* y (D) Trabajo total (W_{total}).

Trabajo mecánico, *recovery* y eficiencia

Invertir la energía necesaria para mover el centro de masa en cada paso requiere la realización de trabajo mecánico. Este trabajo requerido puede dividirse en dos: el Trabajo Externo (W_{ext}), definido como el necesario para mover el centro de masa, y el trabajo necesario para mover los segmentos corporales con respecto al centro de masa, denominado Trabajo interno (W_{int}). La transformación de la energía potencial en energía cinética (y viceversa) del centro de masa durante la marcha (Figura 1.1) es un mecanismo efectivo para reducir la variación de energía mecánica total del centro de masa, es decir el W_{ext} . Existe un parámetro llamado *recovery* (R) utilizado para medir la eficiencia con la que se da la transformación de estas energías. Este parámetro es el complemento de la tasa entre el W_{ext} y la suma del Trabajo en sentido vertical (W_v , principalmente compuesto por la energía potencial gravitatoria) y el Trabajo en sentido horizontal (W_f , principalmente compuesto por la energía cinética).

$$R = \frac{(W_v + W_f - W_{ext})}{(W_v + W_f)} = 1 - \frac{W_{ext}}{(W_v + W_f)} \quad (1.1)$$

En un péndulo ideal $W_f=W_v$ y por tanto $W_{ext} = 0$; una situación similar a esta se da a velocidades intermedias de marcha ($\sim 5\text{km/h}$) donde se alcanza el valor máximo de *recovery* (Figura 1.4). De hecho, la velocidad «óptima de marcha» es la velocidad a la que se dan estas condiciones obteniendo como resultado la minimización del CoT (Figura 1.4). Sin embargo, el CoT no es únicamente dependiente del W_{ext} , sino también del W_{int} que aumenta con la velocidad a la que se mueven segmentos corporales (Saibene y Minetti, 2003). A diferencia de la marcha, durante la carrera se dan cambios en fase de energía cinética (en la dirección de avance) y de energía potencial (Figura 1.4). Cuando el pie es apoyado en el piso, el centro de masa comienza a desacelerar, generando trabajo negativo y absorbiendo energía. Este trabajo es generado por estructuras elásticas, principalmente tendones, que se deforman y almacenan energía mecánica. Durante la siguiente fase, las unidades músculo-esqueléticas deformadas anteriormente se acortan generando trabajo positivo para elevar el centro de masa. Parte de este trabajo positivo es realizado por la energía mecánica almacenada en la fase anterior.

Parámetros espacio-temporales

Los patrones de apoyo son capaces de caracterizar los diferentes modos de locomoción (Hildebrand, 1977). Estos patrones de apoyo se cuantifican mediante los parámetros espacio-temporales. Entre estos están, la frecuencia de ciclo, el tiempo de ciclo, la longitud de ciclo y el Duty factor. Un ciclo locomotor se define como el intervalo de tiempo necesario para dar dos pasos y es equivalente al tiempo de ciclo. Este parámetro es inversamente proporcional a la frecuencia de ciclo. La Longitud de ciclo es la distancia recorrida en un ciclo locomotor y una forma de estimar este parámetro es a través de la velocidad de desplazamiento. El Duty factor es un parámetro relativo que indica la fracción del tiempo de contacto con el piso en relación al tiempo de ciclo. Dada la ausencia de fase de vuelo en la marcha y la presencia de un doble apoyo, este tipo de locomoción presenta un Duty factor mayor a 0.5. Es decir, cada uno de los pies están en contacto más de la mitad del tiempo de ciclo. La carrera presenta una fase de vuelo, y por tanto un Duty factor menor que 0.5. El galope también presenta fase de vuelo, y por lo tanto tendrá un Duty factor menor que 0.5. Sin embargo, su carácter asimétrico describe valores distintos cuando se compara la pierna delantera con la trasera.

1.2. Asimetrías de paso

Introducción

Los humanos generalmente usamos modos de locomoción simétricos para desplazarnos. Sin embargo, en determinadas situaciones utilizamos formas de movernos en donde cada pierna presenta parámetros biomecánicos espaciales y temporales diferentes. Las formas asimétricas de desplazarnos pueden darse de forma natural; por ejemplo al bajar una escalera, al hacer una curva o en condiciones de gravedad reducida. El tipo de locomoción que usamos naturalmente para realizar estas acciones es el galope. Por otra parte, los humanos también presentan marchas asimétricas como producto del desarrollo de enfermedades neurológicas, accidentes cerebro-vasculares, amputaciones, lesiones óseas o musculares, entre otras. Los parámetros de asimetría de paso más evaluados son:

- la asimetría en la longitud de paso, en donde se cuantifica la diferen-

cia relativa entre la distancia recorrida por un paso de una pierna y la longitud recorrida en un paso de la otra pierna.

- la asimetría en el tiempo de paso, que cuantifica la diferencia relativa de tiempo que transcurre entre el paso de una pierna y el paso de la otra.

La Figura 1.5 muestra un esquema para facilitar el entendimiento de estos parámetros. A efectos de entender cómo los sistemas neuromuscular y esquelético responden a las asimetrías generadas y cómo estas respuestas impactan en la energética de la locomoción, el estudio y la caracterización de las asimetrías de paso en distintas poblaciones y contextos se ha vuelto un tema de interés en áreas como la neurociencia, la fisiología comparada y la rehabilitación. Distintos trabajos demostraron que los tipos de locomoción asimétricos son mas costosos que los simétricos, tanto en la marcha (Ellis et al. 2013), como en la carrera (Beck et al. 2018). A pesar de esto, varios estudios han propuesto que la asimetría es un parámetro a optimizar desde el punto de vista energético (Ellis et al. 2013; Stenum y Choi, 2020). Este tipo de conclusiones se realizaron a partir de experimentos en donde se generan asimetrías mediante metrónomos audibles para producir pasos de distinta duración durante el ciclo locomotor (Beck et al. 2018; Ellis et al. 2013). Además otros diseños recientes se propusieron generar asimetrías en la longitud de paso mediante el uso de retroalimentación visual (Browne et al. 2021) o el uso de exoesqueletos (McCain et al. 2021).

En los últimos años, se desarrollaron diseños experimentales para generar asimetrías de paso. Un modelo experimental muy utilizado para generar asimetrías de paso en el ciclo de marcha implica el uso de caminadoras de cinta dividida. Este dispositivo permite generar velocidades diferentes para cada pie mientras la persona está en la cinta caminadora (Figura 1.6). La generación de diferentes velocidades produce asimetrías de paso espaciales y temporales (Finley et al. 2013). El uso de esta metodología se ha convertido en un modelo experimental atractivo para entender cómo las asimetrías impactan los mecanismos de ahorro de energía y también para entender cómo funcionan los mecanismos de aprendizaje motor, dado que permite generar pasos asimétricos en condiciones controladas. Recientemente, se ha combinado el uso de las cintas caminadoras divididas con mecanismos de feedback con metrónomos audibles e imágenes para dirigir el posicionamiento del pie en cada paso a los efectos de controlar con mayor precisión las asimetrías generadas. A continua-

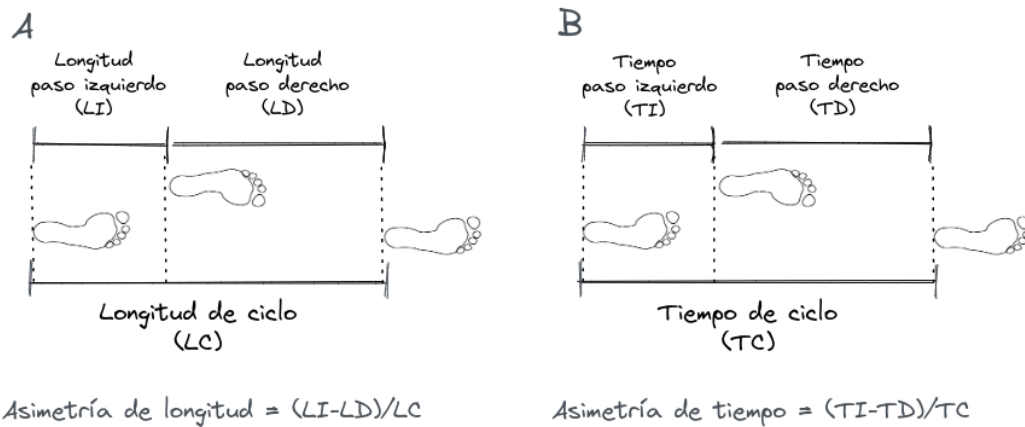


Figura 1.5: Esquema representando los parámetros espacio-temporales durante un ciclo de marcha asimétrico. (A) La longitud de paso se define como la distancia recorrida por un pie desde que es apoyado en el piso hasta que el pie contra-lateral es apoyado. (B) El tiempo de paso se define como el intervalo de tiempo entre el apoyo de un pie y el apoyo del pie contra-lateral.



Figura 1.6: Caminadora de cinta dividida de la marca Bertec.

ción se describen resultados que aplican distintas metodologías para generar asimetrías.

Costo de asimetrías en personas sanas

Los artículos de Ellis y colaboradores (2013); y de Beck y colaboradores (2018) demostraron de forma contundente que en los pasos temporalmente asimétricos no se optimiza el funcionamiento de los mecanismos minimizadores de energía en marcha y carrera, respectivamente. Por tanto, estos trabajos

sugieren que la locomoción simétrica es energeticamente óptima en adultos saludables. Un reciente trabajo exploró la posibilidad de que los aumentos en el costo metabólico en asimetrías sean generados por la restricción del movimiento de determinadas articulaciones y no efectivamente por las asimetrías de paso (McCain et al. 2021). Para esto se generaron asimetrías temporales de paso restringiendo el movimiento de articulaciones de forma unilateral y bilateral. Los resultados indican que los excesos de gasto metabólico con respecto al control son mayores en la condición donde el rango de movimiento de las articulaciones son restringidas bilateralmente (y sin asimetría) que en la condición de asimetría generada por la restricción unilateral de las articulaciones. Este estudio refuerza la idea de que la simetría no es siempre una condición óptima desde el punto de vista energético (McCain et al. 2021).

Por otra parte, en los últimos años se ha trabajado en el diseño de metodologías que permitan la realización de longitudes de paso asimétricas en la cinta caminadora. Cuando mediante retroalimentación visual las longitudes de paso en un pie son restringidas, los humanos eligen caminar de forma asimétrica (Browne et al. 2021). Además, este trabajo demuestra que el costo metabólico de la condición simétrica cuando la longitud de paso de una pierna está limitada es mayor que la condición asimétrica elegida por los participantes. En este sentido, la optimización de energía parece tener un rol importante a la hora de establecer una preferencia por pasos asimétricos o simétricos cuando una pierna está limitada debido a desórdenes o lesiones neuromusculares.

Costo de asimetrías usando caminadoras de cintas divididas

Cuando los humanos se desplazan en caminadoras de cinta dividida se producen asimetrías de paso. Luego de mantener entre 10 y 15 minutos la marcha en estas condiciones, los individuos logran gradualmente producir longitudes de paso simétricas (Reisman et al. 2005; Reisman et al. 2007). Esta adaptación motora genera cambios en la energía metabólica invertida, mostrando que la reducción de la asimetría de paso, en parte, está orientada a disminuir la energía metabólica producida (Finley et al. 2013). Recientemente, Stenum y Choi mostraron que cuando se generan asimetrías de paso caminando en la cinta dividida, las asimetrías del tiempo de paso están optimizadas desde el punto de vista energético. Es decir, la asimetría de tiempo de paso elegida por

la persona que está caminando en la cinta es la que produce menor consumo metabólico. Sin embargo, las asimetrías de longitud de paso no están optimizadas, mostrando que las características espaciales de paso aún tienen margen para seguir mejorando la economía de transporte. Los autores explican este resultado sugiriendo que es posible que existan otras presiones que impiden optimizar la longitud de cada paso tales como cargas en diferentes articulaciones, dolor o estabilidad (Stenum y Choi, 2020).

El grupo de Donelan y Finley describió los mecanismos que hacen posible la reducción de la potencia metabólica al adoptar pasos asimétricos durante la marcha en cintas divididas. En particular, describen cómo el trabajo mecánico generado por la cinta es aceptado por los individuos (Sánchez et al. 2019). Posteriormente, demuestra que mediante una adaptación prolongada de alrededor de 40 minutos, se generan asimetrías en la longitud de paso inversas a las iniciales que mejoran aún más la economía de transporte (Sánchez et al. 2021). Estos resultados complementan los trabajos de Stenum y Choi, mostrando que sí es posible seguir mejorando la economía de transporte a través de nuevos ajustes en la asimetría de paso.

El estudio y los modelos experimentales que evalúan el impacto de pasos asimétricos en la energética de la locomoción están siendo explorados recientemente. Estos últimos resultados permitieron avances en el entendimiento de cómo las asimetrías impactan la energética de la locomoción y por tanto han generado conocimientos que pueden ser relevantes para mejorar la calidad de vida en personas que padecen marcha patológica como producto de lesiones musculo-esqueléticas o enfermedades neurológicas. Además, el entendimiento de cómo se relacionan la asimetría y el gasto de energía es relevante desde un punto de vista evolutivo. En este sentido, resulta interesante comprender por qué los animales seleccionan distintos tipos de paso para moverse, dentro de un conjunto de tipos de locomoción acotado a pesar de la amplia diversidad animal.

1.3. Sinergias musculares

Introducción

El aparato locomotor humano presenta una estructura compleja compuesta por cientos de articulaciones, cada una de ellas con varios grados de libertad.

De esta forma, el control de la locomoción y el resto de los movimientos implica estrategias de reducción de dimensionalidad. Este problema dio origen a un campo de estudio llamado control motor; que se inicia con los trabajos de Nikolai Bernstein (Bernstein, [1967](#)).

Las sinergias musculares (o módulos de activación) han sido propuestas como unidades discretas generadoras del comportamiento motor a partir de su combinación, de modo de reducir la dimensionalidad del problema a controlar (d'Avella et al. [2003](#)). En 1999, Tresch, Saltiel y Bizzi mostraron que la estimulación de circuitos neurales de la médula espinal de ranas produce respuestas motoras que son el resultado de la activación combinada de un conjunto pequeño de grupos musculares (Tresch et al. [1999](#)). Este resultado es presentado como una de las primeras evidencias de sinergias musculares como unidades subyacentes a la producción del movimiento. Este estudio evaluó si el mecanismo de control a través de sinergias musculares es capaz de desarrollarse en gatos, antes y después de transección espinal de la médula. Este trabajo impulsó el desarrollo de líneas de investigación relacionadas a la generación neural de patrones de locomoción, basada en la identificación de sinergias musculares a partir de señales de Electromiografía (EMG) mediante métodos de factorización de matrices (d'Avella y Bizzi, [2005](#); Hart y Giszter, [2004](#)).

Se ha sugerido en varios trabajos que las sinergias musculares están organizadas en la médula espinal (Hart y Giszter, [2010](#)). El trabajo de Dominici y colaboradores muestra que patrones de sinergias musculares similares se observan durante la locomoción de diferentes especies, como también en distintas etapas del desarrollo humano (Dominici et al. [2011](#)). Estos resultados dan lugar a dos conclusiones: la primera es que las sinergias son un mecanismo de organización conservado desde el punto de vista filogenético, la segunda es que dada la gran diferencia que existe en la corteza cerebral de los modelos animales utilizados en este trabajo, estas estructuras podrían estar localizadas en la parte baja del sistema nervioso central. Por otra parte, los resultados de otro trabajo apoyan la idea de que estas estructuras se organizan dentro de la médula espinal (Desrochers et al. [2019](#)). A continuación se desarrollan los métodos para la identificación de sinergias a partir de medidas de EMG y se describen los principales resultados obtenidos en el marco de las sinergias musculares durante la locomoción.

Extracción de sinergias a partir de EMG

Los métodos de factorización de matrices han sido los más usados para identificar sinergias musculares a partir de señales de EMG (d’Avella et al. 2003; Tresch et al. 2006). La idea de aplicar este tipo de análisis es identificar unos pocos módulos básicos que puedan describir el conjunto de datos originales. Estos métodos pertenecen a una categoría llamada Modelos Generalizados de Bajo Rango (GLRM). Los GLRM proponen que dada una matriz original, existen dos matrices de baja dimensión tales que cuando son multiplicadas entre sí es posible aproximarse a la matriz original minimizando una función objetivo (Udell et al. 2016). La siguiente ecuación describe el modelo:

$$m \left\{ \overbrace{\begin{bmatrix} A \end{bmatrix}}^n \right\} \approx m \left\{ \overbrace{\begin{bmatrix} X \end{bmatrix}}^k \overbrace{\begin{bmatrix} Y \end{bmatrix}}^n \right\} k \quad (18.1)$$

donde A tiene m filas y n columnas. X tiene el mismo número de filas de A (m) pero un número de columnas k , menor que A ($k < n$). Y tiene k filas y el mismo número de columnas que A (n).

Distintos modelos de este tipo han sido utilizados para la identificación de sinergias musculares. El más implementado es la Factorización de Matrices No Negativas (NMF)) (Dominici et al. 2011; Tresch et al. 2006); sin embargo otros métodos como Análisis de Componentes Principales (PCA), Análisis de Componentes Independientes (ICA) y Análisis de Factor (FA) también se han implementado para la extracción de sinergias musculares (Tresch et al. 2006). Todos los modelos mencionados anteriormente utilizan diferentes suposiciones que afectan el rendimiento de cada algoritmo. Existe destacada bibliografía con ejemplos de datos de EMG donde se comparan algunos de los métodos mencionados anteriormente y también en donde se justifica el uso de NMF como método *gold standard* para la extracción de sinergias musculares. (Rabbi et al. 2020). A continuación se describe con más detalle la NMF.

Factorización de matrices no negativas (NMF) El modelo conocido como NMF) desarrollado por Lee y Seung (1999) ha sido el más utilizado en los trabajos que identifican sinergias musculares durante la locomoción.

Esta técnica es un GLRM que aproxima una matriz no negativa a partir del producto de dos matrices más pequeñas, también no negativas. A los efectos de

aproximar la factorización $V \approx WH$, los autores consideran definir funciones objetivo a minimizar para cuantificar la calidad de la factorización:

1. la distancia Euclideana entre dos matrices A y B

$$\|A - B\|^2 = \sum_{ij} (A_{ij} - B_{ij})^2$$

2. la divergencia de la matriz A hasta la matriz B

$$D(A\|B) = \sum_{ij} (A_{ij} \log \frac{A_{ij}}{B_{ij}} - A_{ij} + B_{ij})$$

Dadas las funciones objetivo se formula la NMF como dos problemas de optimización alternativos:

1. Minimizar $\|V - WH\|^2$ donde $W, H \geq 0$
2. Minimizar $D(V\|WH)$ donde $W, H \geq 0$

A los efectos de resolver los problemas de optimización, los autores definen reglas multiplicativas de actualización que se describen en detalle en la bibliografía (D. D. Lee y Seung, 1999). Como su nombre lo indica, este método se diferencia de otros como el PCA en la no negatividad de sus componentes. Esta limitante hace que los componentes sean sólo aditivos y por tanto que sea más interpretable en términos fisiológicos, dado que el tejido muscular solo tiene la capacidad de contraerse.

Cuando la NMF es aplicada sobre un conjunto de datos de EMG (V), la matriz de sinergias, W , representa un conjunto de características que captura los patrones de actividad de EMG que son invariantes, mientras que la matriz de coeficientes, H , representa las características temporales que especifican la contribución de cada sinergia W_i a la actividad de EMG medida (Figura 1.7).

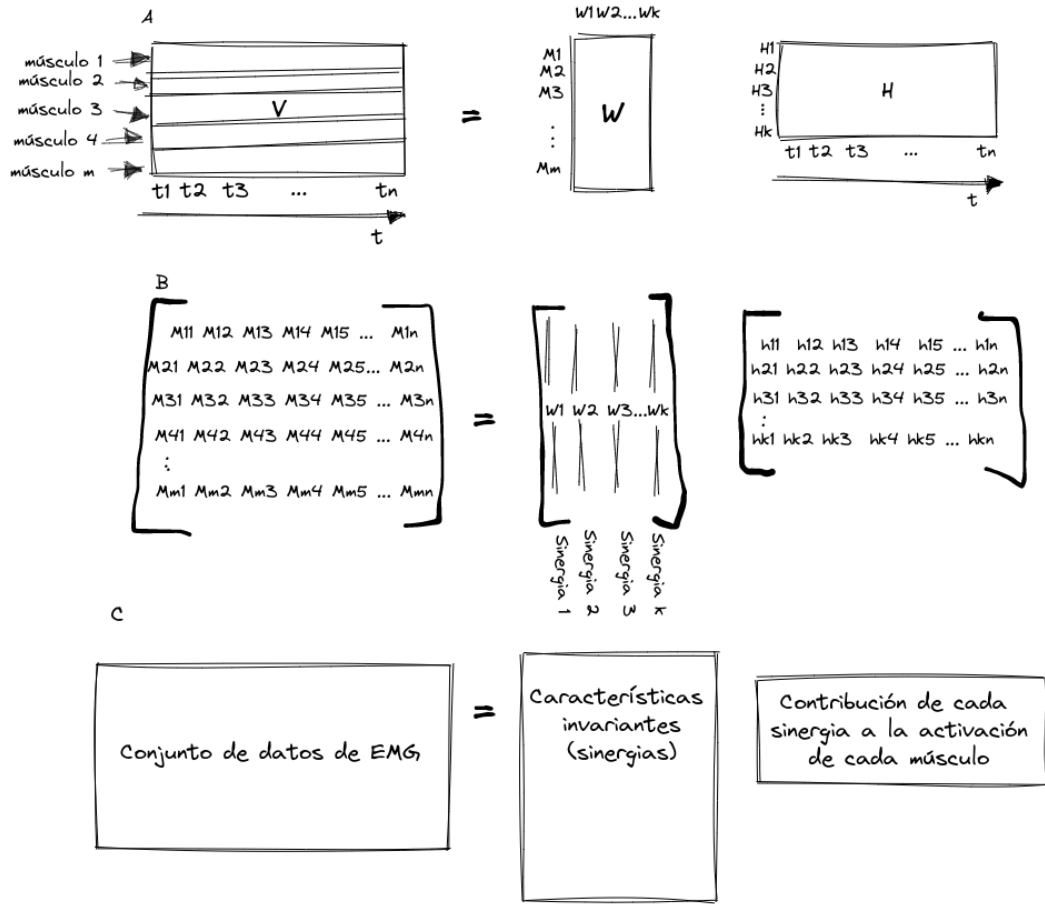


Figura 1.7: Representación del resultado de la implementación de NMF en un conjunto de datos de EMG mediante tres esquemas que destacan distintos aspectos de la factorización. En el primer esquema (A) se destaca la organización de los datos de EMG en la matriz V donde cada fila representa la actividad de un músculo a lo largo de n muestras. m representa el número de músculos registrados y por tanto la cantidad de filas de V . Cada columna de W indica la composición de cada sinergia (B), es decir el peso relativo de cada músculo en la sinergia. W representa la matriz de características invariantes en el tiempo (o matriz de sinergias), k es el número de columnas de W e indica la cantidad de sinergias. La matriz H muestra las características temporales de cada sinergia. Por tanto tiene k filas y n columnas.

Número de sinergias En NMF, como en PCA y otros modelos, es necesario determinar la cantidad de componentes (o rango), k , de la matriz H requerido para reconstruir los datos originales (Ecuación 18.1). En el caso de la implementación de NMF en señales de EMG, k representa el número de sinergias. Esto resulta un problema a los efectos de establecer mecanismos fisiológicos de cómo son coordinados los músculos. Por tanto, el número de sinergias es un parámetro libre. Los métodos para establecer este número en los trabajos que

evalúan sinergias musculares han sido implementados de forma arbitraria. La mayoría están basados en establecer métricas o índices de la curva de Varianza Total Acumulada (VAF) vs k . La VAF representa una medida de qué tan bueno es el ajuste del modelo y se define generalmente como:

$$VAF = 1 - \frac{\|(V - WH)\|^2}{\|V\|^2} \quad (1.2)$$

El número de músculos medidos, los métodos de factorización y las técnicas de preprocesamiento realizadas a la señal de EMG influyen en la VAF (Turpin et al. 2021). Estos aspectos imposibilitan la comparación entre diferentes estudios. Para construir la curva VAF vs número de sinergias es necesario implementar la NMF múltiples veces con distintos números de componentes k como entrada, y cuantificar la VAF en cada iteración. Típicamente se han utilizado umbrales de VAF de 90 % para fijar el número de sinergias. Es decir, cuando se alcanza un número de sinergias que computa una VAF mayor al 90 % se establece ese número como k . La idea por detrás de esta técnica es asegurar que una alta proporción de variabilidad de los registros de EMG es capturada mediante NMF. Sin embargo, no es claro por qué se utiliza comúnmente el valor de umbral de 90 %. En relación a los consensos sobre el umbral de VAF, un trabajo reciente muestra que el 10 % de VAF residual contiene actividad muscular relevante a la ejecución de la tarea, y que por tanto en ciertos casos el umbral de 90 % en la VAF capturada podría no ser suficiente. (Barradas et al. 2020). En la bibliografía se encuentran otros valores umbrales (Cappellini et al. 2006), pero en ninguno de los casos se establece por qué un determinado valor umbral podría representar una mejor medida para establecer el número de sinergias k . Además de establecer umbrales en los valores de VAF existen otras metodologías basadas en la curva VAF vs número de sinergias para establecer k . Por ejemplo la identificación de un punto de inflexión en esta curva. Cuando se alcanza este punto de inflexión se establece que los datos no contienen estructura, o que agregar nuevas sinergias a partir de ese punto implica capturar ruido de la señal de EMG (Turpin et al. 2021). Este punto puede ser difícil de establecer visualmente en algunos casos (Turpin et al. 2021), sin embargo algunos autores establecen técnicas para aproximarse a su identificación (Santuz, Ekizos, Janshen et al. 2018). Actualmente existen pocos trabajos que revisen con rigor las decisiones arbitrarias que ha tomado la comunidad para establecer parámetros importantes como el número de sinergias. Esto dificulta

el análisis comparativo entre diferentes trabajos y hace difícil la interpretación de resultados.

Origen (no) neural de las sinergias

El auge de los algoritmos de inteligencia artificial ha colocado una discusión interesante que comúnmente se identifica como Causalidad versus Correlación. El uso de modelos de bajo rango para identificar sinergias musculares no es ajeno a este debate. Según Kutch y Valero-Cuevas (2012) entender los mecanismos de control motor en el marco de un abordaje basado en sinergias implica distinguir entre sinergias descriptivas que se extraen a partir de los datos de EMG, de sinergias prescriptivas implementadas por un controlador del sistema nervioso. Es decir, existen limitantes biomecánicas de los segmentos corporales que inevitablemente generan estructuras de datos correlacionadas que determinan espacios de baja dimensión escondidos en un espacio de mayor dimensión. En este marco de clasificación, las sinergias extraídas a partir de datos de EMG son descriptivas. Un desafío interesante en el área es cómo inferir sinergias prescriptivas a partir de sinergias descriptivas (Kutch y Valero-Cuevas, 2012). En este trabajo, además de plantear el debate, los autores demuestran un caso en donde la hipótesis de sinergias musculares no es adaptable al control de los músculos de la mano. El trabajo de de Rugy y colaboradores, también ha sido crítico con la interpretación de la baja dimensionalidad de los registros de EMG (de Rugy et al. 2013).

En 2013 una revisión contesta al artículo citado anteriormente (Bizzi y Cheung, 2013). Un aspecto relevante que se destaca en esta revisión es que según el trabajo de Tresch y colaboradores (2006), la mayoría de los algoritmos usados para factorizar matrices (excepto PCA) tienen resultados similares. Este hecho evidencia que la agrupación de los músculos en sinergias no depende de las asunciones particulares de cada modelo de factorización, sino que reflejan patrones básicos de activación. Por otra parte, existen artículos que han mostrado evidencia de que las activaciones temporales de sinergias musculares identificadas mediante los métodos de factorización de matrices se correlacionan con la actividad de neuronas de ranas (Hart y Giszter, 2010), gatos (Yakovenko et al. 2011) y monos (Overduin et al. 2012). Aunque aún es una pregunta abierta, estos últimos trabajos han soportado la hipótesis de la sinergias musculares como estrategia neural de control del movimiento, además de validar los méto-

dos de factorización de matrices para identificar las sinergias musculares. A pesar de esto, distintos investigadores que apoyan la teoría reconocen que es necesario seguir trabajando en diseños experimentales que permitan afirmar la base neural de las sinergias musculares y que la aplicación de los algoritmos esté basada en conocimiento derivado de la neurofisiología (Cheung y Seki, 2021). Aún no hay consenso sobre si los patrones extraídos a partir de señales de EMG son un resultado de restricciones anatómicas o biomecánicas, o si hay un mecanismo fisiológico por detrás. Este debate es central a los efectos de la validación de las sinergias musculares como mecanismo de control motor, y por supuesto para todas las áreas de estudio asociadas a la rehabilitación clínica, la robótica y el rendimiento deportivo.

Un punto importante a destacar es que esta tesis no desarrolla hipótesis sobre este debate. La metodología de este no está diseñada para establecer si las sinergias estimadas a partir de EMG son únicamente descriptivas o son prescriptivas. A pesar de esto, es importante notar que el debate está presente.

Sinergias musculares durante la locomoción humana

Trabajos realizados por Davis y Vaughan, 1993 y Olree y Vaughan, 1995 demostraron que la compleja actividad electromiográfica que resulta de la ejecución de un patrón locomotor como la marcha puede ser expresada combinando algunos patrones básicos. Extendiendo los trabajos anteriores, Ivanenko y colaboradores (Ivanenko et al. 2004) realizaron medidas a diferentes velocidades de marcha y en diferentes condiciones de carga midiendo la EMG de superficie de 25 músculos en forma simultánea. Los resultados de este trabajo apoyan las conclusiones arribadas por trabajos anteriores, mostrando que unos pocos componentes de activación básicos son capaces de generar un amplio repertorio de activaciones necesarias para ejecutar la marcha a diferentes velocidades y en diferentes condiciones de carga. De acuerdo con algunos trabajos pueden reconocerse patrones de activación muscular muy similares en la marcha y la carrera humana (Cappellini et al. 2006; Ivanenko et al. 2004). Es decir, estos componentes básicos se ven afectados en muy poca medida por cambios en la velocidad de locomoción (Ivanenko et al. 2004) o por el tipo de locomoción, cuando se considera marcha y carrera (Cappellini et al. 2006; Ivanenko et al. 2008). Estos trabajos sugieren que la forma en que el sistema controla la marcha y la carrera puede ser considerada como una secuencia de

activación temporal de los mismos cinco componentes de activación muscular. Además, estos investigadores muestran que la activación previa de uno de los cinco módulos es responsable del cambio de patrón cinemático necesario para pasar de caminar a correr.

En 2011, un importante estudio evaluó a partir de sinergias musculares, cómo es el desarrollo de los patrones locomotores observados en adultos (Dominici et al. 2011). En este sentido, los autores realizaron medidas de EMG en neonatos, niños entre dos y tres años, pre-escolares (entre 4 y 5 años) y adultos. Además, los patrones de sinergias musculares extraídas en humanos fueron comparados con patrones extraídos de monos, gatos, ratas y pavos. Los resultados de este trabajo arrojan sinergias musculares similares a lo largo del desarrollo humano y en diferentes especies, sosteniendo la hipótesis de que los patrones locomotores observables en humanos adultos son originados a partir de patrones primitivos básicos. Es decir, estas sinergias parecen ser conservadas a pesar de la diferente filogenia y morfología de las distintas especies. Desde principios de los años 2000 a la fecha se han publicado una vasta cantidad de trabajos mostrando la existencia de sinergias musculares compartidas durante la locomoción en diversas condiciones de carga (Ivanenko et al. 2004), inclinación (Saito et al. 2018b), gravedad (Hagio et al. 2021). Incluso se han evidenciado módulos compartidos entre la marcha y el ciclismo (Barroso et al. 2014); y la marcha y la activación postural (Ting y McKay, 2007).

Los estudios mencionados anteriormente han respondido preguntas de carácter básico acerca del control de la locomoción, mostrando evidencia de cómo los patrones de activación muscular son compartidos a través de las especies y de diferentes modos de locomoción. Sin embargo, el uso de las sinergias musculares en la salud ha marcado un precedente en el área sirviendo en algunos casos como herramienta de evaluación clínica. El trabajo de Clark y colaboradores (Clark et al. 2010) marcó un hito en este sentido, evaluando las sinergias musculares en pacientes luego de haber padecido un accidente cerebro-vascular. La pregunta inicial del trabajo citado consiste en evaluar cómo es la salida, desde el punto de vista biomecánico, cuando estas sinergias (o módulos) están lesionadas. Otra pregunta interesante que se aborda en el trabajo es si los módulos disponibles de pacientes que padecieron accidentes cerebro-vasculares son un subconjunto de los módulos de un individuo sano. El estudio sugiere que el número de sinergias extraídas podría ser un índice de complejidad con la que es ejecutada la tarea motora. Esta sugerencia es planteada a los efectos de que

los pacientes tienen un desempeño pobre de la marcha (alto costo metabólico) a cambio de ganar estabilidad y que siempre obtuvieron un número menor de sinergias. Además, se concluye que esta pérdida de independencia modular observada en los pacientes es el resultado de la combinación de módulos observados en personas saludables (Clark et al. [2010](#)).

1.4. Reclutamiento

Introducción

Entender cómo se regula la fuerza generada por un músculo es un aspecto importante que determina la calidad de la función muscular. Las unidades motoras son la unidad funcional contráctil de los músculos y se componen de una motoneurona y todas las fibras musculares que ésta inerva. El proceso que da inicio a la actividad mecánica y eléctrica de las unidades motoras, y por tanto de las fibras musculares se denomina reclutamiento. Existen dos mecanismos para regular la fuerza muscular: uno implica aumentar la velocidad con la que se activa una fibra muscular y el otro implica reclutar un número mayor de fibras musculares. Existen estrategias de reclutamiento bien descritas en la bibliografía como el «Principio del tamaño» (Somjen et al. [1965](#)), sin embargo diversos trabajos discuten la posibilidad de que los animales puedan implementar estrategias alternativas a los efectos de cumplir con las demandas mecánicas de forma eficiente (Smith et al. [1980](#); Wakeling et al. [2011](#)). Estos mecanismos de reclutamiento serán introducidos en las siguientes secciones.

Tipos de fibras musculares

Existen tres tipos de unidades motoras. Esta clasificación se basa en distintas características fisiológicas tales como velocidad de acción y el grado de resistencia a la fatiga (Burke 1981). Estos tres grupos de unidades motoras son: de contracción rápida, fatigables (FF, de *fast-twitch fatigable*, en inglés); de contracción rápida resistentes a la fatiga (FR, de *fast-twitch resistant-fatigue*, en inglés); y de contracción lenta, que son las más resistentes a la fatiga (S, de *slow-twitch*, en inglés). Las de tipo FF se caracterizan por presentar, entre otras cosas, alto contenido de ATPasa para la utilización de energía anaeróbica y alta

velocidad de acción. Las unidades motoras de tipo S presentan bajo contenido de ATPasa y alto número de mitocondrias para aportar energía oxidativa. La variación en las propiedades morfológicas y electrofisiológicas de las motoneuronas individuales que comprenden un pool de motoneuronas se corresponde con una variación en las propiedades fisiológicas de las unidades musculares que éstas inervan. De esta forma, las fibras musculares que están inervadas por una motoneurona particular, presentan características bioquímicas y contráctiles casi idénticas. Así, las fibras musculares también pueden clasificarse en tres tipos: fibras de contracción rápida, glicolítica (FG, o el equivalente humano tipo IIb); fibras de contracción rápida, oxidativa-glicolítica (FOG, tipo IIa), y fibras de contracción lenta, oxidativa (SO, tipo I). La Tabla 1.1 resume las características metabólicas y contráctiles de las fibras musculares. Es importante mencionar que las diferencias entre los tipos de fibras musculares son cualitativas, y describen en realidad un espectro continuo de distintos tipos de fibras musculares. El reclutamiento de distintas poblaciones de fibras permite ejecutar tareas particulares dependiendo del movimiento que se quiera realizar. En los próximos apartados serán desarrolladas algunas de las estrategias de reclutamiento empleadas por el sistema nervioso que reporta la bibliografía.

Tabla 1.1: Propiedades de los distintos tipos de fibras musculares.

Características	Lenta Oxi- dativa	Rápida Oxidativa- Glicolítica	Rápida Glicolítica
Otras clasificaciones	Tipo I	Tipo IIa	Tipo IIb
Velocidad de contracción	Lenta	Rápida	Rápida
Número de mitocondrias y capilares	Alto	Intermedio	Bajo
Resistencia a la fatiga	Alta	Intermedia	Baja

Principio del tamaño

En 1965, Henneman y colaboradores demostraron la forma en que son reclutadas las unidades motoras. Este mecanismo fue denominado «Principio del tamaño» y sugiere que el reclutamiento de las fibras musculares está determinado por las necesidades de fuerza. Es decir, primero son reclutadas las unidades motoras más pequeñas (lentas) y a medida que aumentan los requerimientos de fuerza comienzan a reclutarse las unidades motoras mas grandes

(fibras rápidas) (Somjen et al. 1965). Este mecanismo se basa en la relación que existe entre el umbral de reclutamiento y el tamaño de la unidad motora. En otras palabras, las unidades motoras más pequeñas tienen umbrales de excitabilidad más bajos y por tanto las unidades motoras más chicas van a reclutarse primero.

Reclutamiento selectivo

Los trabajos de Henneman implicaron aportes relevantes en el entendimiento de cómo la fuerza es regulada. Sin embargo, se han documentado algunos comportamientos que podrían sugerir que, en condiciones de alta tasa de producción de fuerza, podría existir un reclutamiento selectivo de fibras rápidas en músculos que contienen una composición mezclada de fibras rápidas y lentas. Una de las observaciones es que para grupos de músculos sinérgicos con distinta proporción de tipos de fibras, el orden de reclutamiento de los músculos depende del tipo de tarea realizada (Smith et al. 1980). Es decir, cuando se dan tareas rápidas, se reclutan músculos «rápidos». Este comportamiento observado en gatos a una escala de grupos musculares, podría sugerir un comportamiento similar a una escala intramuscular. Existen trabajos que sugieren activación diferencial de grupos de unidades motoras en respuesta a la demanda mecánica de la tarea, reclutando fibras de contracción rápida selectivamente si es necesario realizar movimientos con altas tasas de desarrollo de fuerza (Hodson-Tole y Wakeling, 2009; S. S. Lee et al. 2013; Smith et al. 1980). Por ejemplo, el trabajo de (Hodson-Tole y Wakeling, 2008), sugiere que las fibras musculares de los músculos Sóleo y Plantaris de rata son reclutadas según el principio del tamaño cuando se evalúan diferentes condiciones de locomoción, incluida locomoción en subida a diferentes velocidades y grados de inclinación. Sin embargo el músculo «blanco» Gastrocnemio Medial presenta patrones de EMG que sugieren un reclutamiento selectivo de fibras de contracción rápida en condiciones de locomoción inclinada por encima de los 20 grados. Los resultados de los trabajos citados sugieren que el tipo de fibra reclutada es uno de los responsables de la mecánica del movimiento. En los últimos años, estas observaciones han sido respaldadas por estudios en donde se simulan patrones de reclutamiento, mostrando que el reclutamiento selectivo podría implicar un ahorro de energía metabólica, con respecto a un reclutamiento basado en el principio del tamaño, en tareas donde se necesita una gran cantidad de fuerza

en poco tiempo (Lai et al. 2018; Lai et al. 2021). Esta idea de la compartimentalización de la activación muscular en respuesta a las necesidades biomecánicas es compartida por otros autores. En otro trabajo de Capellini y colaboradores (Cappellini et al. 2010) se sugiere que el conjunto de motoneuronas activadas en la médula espinal varía en respuesta al cambio de tipo de locomoción. Estos autores muestran que las características biomecánicas de la locomoción pueden ser relacionadas con activación específica de distintos grupos de motoneuronas. Es conocido que la eficiencia depende del porcentaje de fibras de contracción de tipo I (Coyle et al. 1992). De esta forma, estudiar las características de reclutamiento resulta un abordaje interesante para determinar parámetros de activación muscular que puedan explicar el costo metabólico de la locomoción.

Estimación de las características de reclutamiento

Existe un grupo de autores que ha mostrado evidencia de que la EMG de superficie es capaz de detectar estrategias de reclutamiento muscular (Wakeling, 2009; Wakeling et al. 2002). Técnicas de análisis tiempo-frecuencia como la transformada de Wavelet de la señal de EMG son usadas a los efectos de identificar la participación de distintos tipos de fibras musculares durante la ejecución de tareas motoras (von Tscherner, 2000; Wakeling, 2009). Utilizando esta técnica, Lee y colaboradores muestran que el reclutamiento de fibras de contracción rápida aumenta en respuesta a las demandas biomecánicas de los cambios de patrones biomecánicos de locomoción (marcha a trote, y trote a galope) (S. S. Lee et al. 2013).

Transformada de Wavelet Una función en el dominio del tiempo puede ser convertida en una función en el dominio de la frecuencia mediante la Transformada de Fourier (Figura 1.8) a través del producto interno de una señal $x(t)$ con una base de funciones sinusoidales:

$$FT_x(f) = \int_{-\infty}^{\infty} x(t)e^{-j2\pi ft} dt \quad (1.3)$$

Una de las desventajas que presenta esta técnica es que no es posible localizar temporalmente las características de frecuencia de la señal. La transformada de Wavelet resuelve esta limitación, introduciendo una función que se tras-

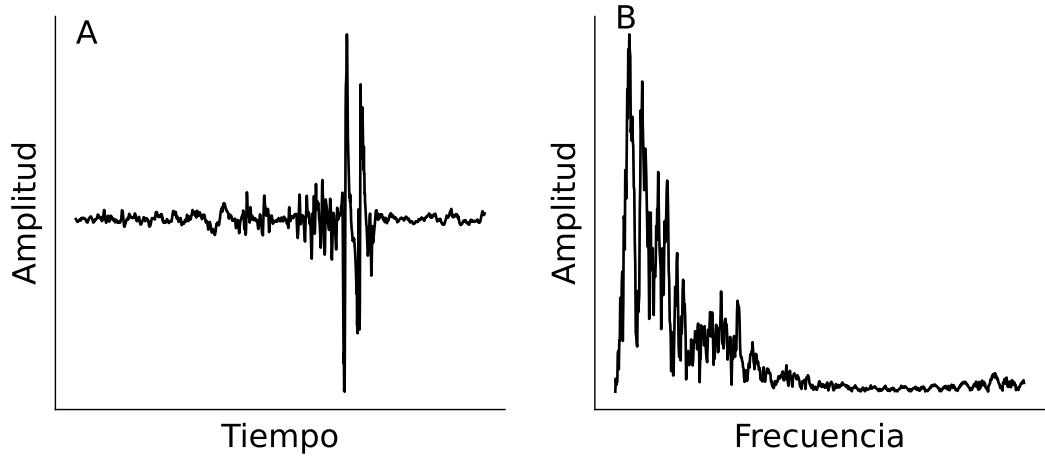


Figura 1.8: Señal de EMG en el dominio del tiempo (A) y en el dominio de la frecuencia (B).

lada para cubrir el dominio del tiempo. Dennis Gabor, que había advertido esta limitación introdujo previamente una función ventana $w(\tau, t)$ en donde t desliza la ventana a los efectos de extraer información local de la Transformada de Fourier (Gabor, 1946). Es decir, se aplica la transformada de Fourier a una porción de la señal $x(\tau)$ que se define mediante una ventana deslizante $w^*(\tau - t)$ centrada en t (Figura 1.9):

$$STFT_{x,w}(t, f) = \int_{-\infty}^{\infty} x(\tau) w^*(\tau - t) e^{-j2\pi f\tau} d\tau \quad (1.4)$$

donde la ventana w definida por Gabor es una función Gaussiana:

$$w(\tau) = \frac{1}{2\sqrt{\pi\alpha}} e^{-\frac{(\tau-\beta)^2}{4\alpha}}. \quad (1.5)$$

El parámetro α es mayor que cero y define el ancho de la ventana. Cuando la ventana es más pequeña, es mejor la resolución en el tiempo, pero empeora la resolución en frecuencia. Cuando la ventana es más ancha, se pierde resolución en el tiempo y se gana en frecuencia. Por lo tanto, cuando el ancho de la ventana está definido, quedan definidas las resoluciones en tiempo y frecuencia.

La transformada de Gabor puede ser interpretada como la salida de un filtro luego de una convolución. Particularmente, puede verse como un filtro pasa-banda, donde la señal $x(t)$ es filtrada a través de una convolución con la

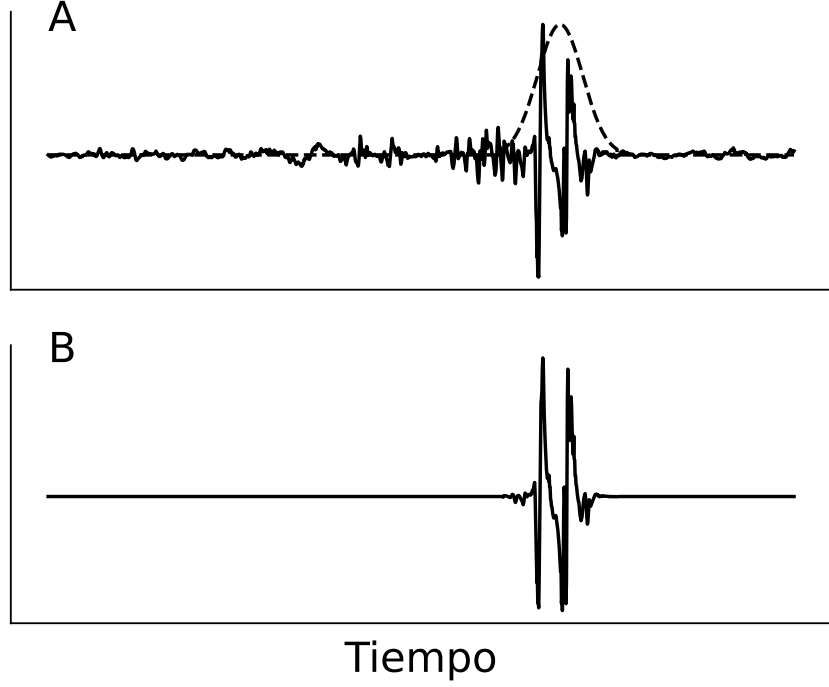


Figura 1.9: A Señal de EMG (línea sólida) y ventana gaussiana (línea punteada). (B) Señal de EMG multiplicada por la ventana gaussiana en un desplazamiento específico.

función $w(-t)e^{-j2\pi ft}$:

$$STFT_{x,w}(t, f) = e^{-j2\pi ft} \int_{-\infty}^{\infty} x(\tau)[w(\tau - t)e^{-j2\pi f(\tau - t)}]d\tau \quad (1.6)$$

Puede notarse que el ancho de banda del filtro queda definido por el ancho de la ventana centrada en f .

Además, la convolución entre $f(t)$ y $w(-t)e^{-i\omega t}$ puede escribirse como la transformada inversa del producto $X(\nu)W^*(\nu - f)$, donde $W(f)$ es la transformada de la función ventana $w(t)$:

$$STFT_{x,w}(t, f) = e^{-j2\pi ft} \int_{-\infty}^{\infty} X(\nu)W^*(\nu - f)e^{-j2\pi t\nu}d\nu \quad (1.7)$$

El producto $X(\nu)W^*(\nu - f)$ representa la transformada de la salida de un filtro pasa-banda centrado en la frecuencia f , en donde la respuesta en frecuencia

del filtro queda determinada por $W^*(\nu - f)$.

La Transformada de Wavelet permite realizar un análisis tiempo-frecuencia en donde, a diferencia de la Transformada de Gabor, puede adaptarse el tamaño de la ventana para analizar las frecuencias deseadas.

$$WT_x(t, a) = \int_{-\infty}^{\infty} x(\tau) \psi_{t,a}^*(\tau) d\tau \quad (1.8)$$

Las Wavelets representan las funciones base de la Transformada de Wavelet y son generadas a partir de una función Wavelet madre ($\psi(\tau)$) mediante traslaciones y cambios de escala que se definen como:

$$\psi_{t,a}(\tau) = \frac{1}{\sqrt{a}} \psi\left(\frac{\tau - t}{a}\right) \quad (1.9)$$

donde a es el factor de escala y t el factor de traslación. Por lo tanto, la transformada de Wavelet en un instante t y a cierta escala a , es el producto interno entre la señal $x(\tau)$ y la wavelet $\psi_{t,a}(\tau)$ con escala a y centrada en t . Los factores de escala son siempre mayores que cero ($a > 0$) en donde $a < 1$ implica que la Wavelet se contrae y $a > 1$ que la Wavelet se dilata, pero en ambos casos la forma de la Wavelet no cambia. Así, el cambio del parámetro a permite explorar distintas frecuencias en donde valores de a mas grandes analizan rangos de frecuencia bajos, mientras que valores de a pequeños cubren rangos de frecuencia más altos. Combinando las ecuaciones 1.8 y 1.9 la Transformada de Wavelet puede escribirse como:

$$WT_x(t, a) = \frac{1}{\sqrt{a}} \int_{-\infty}^{\infty} x(\tau) \psi^*\left(\frac{\tau - t}{a}\right) d\tau \quad (1.10)$$

Como fue visto para la Transformada de Gabor, la Transformada de Wavelet también es un producto de convolución entre la señal $x(t)$ y la wavelet $\psi_a(-t)$:

$$WT_x(t, a) = \frac{1}{\sqrt{a}} \int_{-\infty}^{\infty} x(\tau) \psi^*\left(\frac{\tau - t}{a}\right) d\tau = x \star \bar{\psi}_a(f) \quad (1.11)$$

con

$$\psi_a(f) = \frac{1}{\sqrt{a}} \psi\left(\frac{t}{a}\right) \quad (1.12)$$

Sumado a que puede ser escrita como la transformada inversa del producto $X(f)\sqrt{|a|\Psi^*(af)}$, donde $\Psi(f)$ es la transformada de la wavelet $\psi(t)$:

$$WT_x(t, a) = \sqrt{|a|} \int_{-\infty}^{\infty} X(\nu) \Psi^*(a\nu) e^{j2\pi t\nu} d\nu \quad (1.13)$$

puede interpretarse como una herramienta de filtrado donde se describen un conjunto de wavelets (llamado banco de filtros) que se caracterizan por el parámetro de escala a .

1.5. Propósito de la tesis

El galope bípedo como modelo experimental para el estudio de la locomoción

El presente trabajo pretende avanzar en el conocimiento sobre las características neuromusculares y biomecánicas de la locomoción. La aplicación de técnicas avanzadas de procesamiento de señales electrofisiológicas en los últimos años ha hecho posible el desarrollo de nuevos abordajes en el área del control motor. Estos abordajes han impulsado ideas previas sobre cómo pueden ser controlados los movimientos de los segmentos durante la locomoción. Sin embargo, el entendimiento de la relación entre la activación muscular y la cinemática de los segmentos, y cómo ésta determina el costo metabólico, es aún pobre.

El galope humano, en su condición de tipo de locomoción usado de forma poco frecuente, presenta características que lo hacen interesante para poner a prueba algunas hipótesis.

Control motor y costo metabólico

Entender cómo influyen los mecanismos de activación muscular en el costo metabólico durante la locomoción es uno de los problemas más relevantes en fisiología. Dadas sus características metabólicas, el galope bípedo resulta un modelo atractivo para abordar esta problemática. Estudiar si existen mecanismos de activación muscular que derivan en patrones biomecánicos más ineficientes, o patrones de activación que comparten los tipos de locomoción

eficientes, brinda aportes relevantes en el área del control motor y la biomecánica de la locomoción. Además, acortar la brecha de conocimiento que existe entre los mecanismos de control y las características metabólicas derivadas de la ejecución de estas estrategias brinda insumos importantes para diversas aplicaciones como la rehabilitación clínica, la robótica y el deporte. En este sentido, resulta interesante preguntarse si este modo de locomoción tiene un esquema de sinergias musculares compartido con la marcha y la carrera, a pesar de su asimetría de paso. El Capítulo 3 de esta tesis aborda esta pregunta. Una respuesta afirmativa implica una lectura inmediata de que todos los modos de locomoción comparten una estructura de control común. En este caso, el desuso de esta forma de desplazamiento y su alto costo en humanos no estaría relacionado con un programa motor diferente a los empleados en los modos de locomoción comunes.

Asimetrías y costo metabólico

El carácter asimétrico del galope invita a realizar preguntas relevantes sobre cómo impactan los parámetros espacio-temporales en el costo metabólico. Investigar el impacto de las asimetrías de paso en el rendimiento de un acto locomotor brinda conocimientos útiles para el entendimiento de cómo el sistema se adapta el movimiento en poblaciones con marcha patológica. Además, los resultados de las investigaciones que abordan estas preguntas permiten diseñar estrategias para la mejora de la calidad de vida de estas poblaciones.

En este sentido, el galope resulta un modelo adecuado para abordar estas preguntas. En humanos, los tipos de locomoción asimétricos son siempre metabólicamente más costosos que los simétricos. Resulta interesante entender cómo las asimetrías se comportan con el aumento de velocidad y si estas tendencias impactan sobre el costo metabólico. Como fue mencionado, las caminadoras de cintas divididas se convirtieron en un modelo muy utilizado para generar asimetrías temporales y espaciales en los pasos. En el capítulo 4 de este trabajo se propone caracterizar las asimetrías espontáneas que se generan durante el galope humano a los efectos de evaluar su impacto en el costo de transporte.

Parámetros espacio-temporales y patrones de activación intramuscular

Entre varias preguntas que se hacen en fisiología integrativa, una relevante es entender cómo se desarrollan los patrones de activación muscular durante diferentes condiciones de apoyo. Esta pregunta ha sido difícil de abordar dado que durante la locomoción simétrica la frecuencia de ciclo está acoplada al Duty factor. Es decir, resulta difícil discernir si los patrones de activación muscular están asociados a la frecuencia de ciclo o al Duty factor.

Los pasos asimétricos permiten desacoplar estas características y por tanto evaluar el impacto de cambios en el Duty factor sin modificar la frecuencia. El Capítulo 5 describe los patrones de activación muscular en el dominio tiempo-frecuencia, a los efectos de evaluar cómo estos se modifican en condiciones de distintos Duty factor pero igual frecuencia de paso. El Capítulo 5 discute qué implicancias tiene este resultado y cómo podría relacionarse con las características de reclutamiento de fibras musculares durante la locomoción.

Capítulo 2

Métodos

2.1. Muestra

22 personas saludables de sexo masculino participaron de los experimentos realizados en este trabajo (edad: 26 ± 5.2 años, masa: 76.7 ± 11.53 Kg, altura: 1.77 ± 0.08 m). Los sujetos que reportaron dolor muscular, patologías cardiovasculares o enfermedades neuromusculares durante el reclutamiento fueron excluidos de la participación. Todos los participantes firmaron un consentimiento informado de acuerdo a la Declaración de Helsinki. La realización del proyecto fue aprobada por el comité de Ética del Centro Universitario Regional Litoral Norte.

2.2. Protocolo experimental

Los experimentos fueron realizados en el Laboratorio de Investigación en Biomecánica y Análisis del Movimiento (LIBiAM) del Centro Universitario Regional Litoral Norte (CENUR), ubicado en la ciudad de Paysandú. La ejecución del protocolo fue completada en una única sesión. Antes de la sesión experimental se evaluó en cada sujeto de experimentación cuál es su pierna dominante (van Melick et al. [2017](#)). Inicialmente cada voluntario realizó ejercicios de calentamiento y luego practicó la técnica de ejecución del galope sobre la cinta caminadora a una velocidad de 1.39 m/s. Posteriormente se le solicitó a cada sujeto que realizara marcha, trote y galope sobre la cinta caminadora a velocidades controladas. Cada voluntario realizó 10 ensayos (o experimentos) sobre la cinta de 4 minutos cada uno: marcha a 0.83, 1.11, 1.39 y 1.81 ms;

carrera a 1.81, 2.5 y 3.06 m/s; y galope a 1.39, 1.81 y 2.5 m/s. Los valores de velocidad fueron elegidos para contar con varios ensayos de un tipo de locomoción a distintas velocidades, pero también a los efectos de comparar distintos tipos de paso a las mismas velocidades. El orden de las velocidades fue elegido de forma aleatoria en cada condición.

2.3. Adquisición de datos

Durante el protocolo completo se realizaron medidas utilizando tres técnicas: captura de movimiento, electromiografía de superficie y consumo de oxígeno. Dadas distintas dificultades técnicas con algunos equipos en el periodo de colecta de datos, no pudieron implementarse en todos los voluntarios las 3 técnicas en forma simultánea durante la ejecución del protocolo. Este hecho define dos conjuntos de datos utilizados. En los Capítulos 3 y 5 se utilizó el conjunto de datos en donde pudieron registrarse simultáneamente la captura de movimiento y la EMG pero no necesariamente el consumo de oxígeno (Conjunto 1; 14 voluntarios, edad: $25,3 \pm 3,7$ años, masa: $78,15 \pm 13,8$ kg, altura: $1,76 \pm 0,09$ m). El Conjunto 2 de datos comprende los experimentos en que fueron colectada la captura de movimiento y el consumo de oxígeno de forma simultánea, pero no necesariamente la EMG. Este conjunto de datos es utilizado para desarrollar los resultados expuestos en el Capítulo 4. La Tabla 2.1 describe cómo se definen los conjuntos de datos.

Cinemática

A los efectos de obtener datos cinemáticos de cada uno de los ensayos, la posición de dieciocho marcadores ubicados en posiciones anatómicas de referencia (Pavei et al. 2017) fue detectada por 8 cámaras infrarrojas (Vicon, Oxford Metrics) a 100 Hz. Los marcadores se ubicaron bilateralmente en: cabeza, hombro, codo, muñeca, trocánter mayor, cóndilo femoral, meleolo, quinto metatarsiano, calcáneo para reconstruir el movimiento tridimensional a partir de un modelo biomecánico de 11 segmentos (Figuras 2.1 y 2.4; y Tabla 2.2).

Tabla 2.1: Descripción de los conjuntos de datos utilizados.

ID	Captura de movimiento	EMG	Consumo de O_2	Conjunto 1	Conjunto 2
01	Si	Si	No	Si	No
02	Si	Si	No	Si	No
03	Si	Si	No	Si	No
04	Si	Si	Si	Si	Si
05	Si	Si	No	Si	No
06	Si	Si	No	Si	No
07	Si	Si	No	Si	No
08	Si	Si	Si	Si	Si
09	Si	Si	No	Si	No
10	Si	Si	No	Si	No
11	Si	Si	Si	Si	Si
12	Si	Si	No	Si	No
13	Si	Si	No	Si	No
14	Si	Si	No	Si	No
15	Si	No	Si	No	Si
16	Si	No	Si	No	Si
17	Si	No	Si	No	Si
18	Si	No	Si	No	Si
19	Si	No	Si	No	Si
20	Si	No	Si	No	Si
21	Si	No	Si	No	Si
22	Si	No	Si	No	Si

Tabla 2.2: Definición de segmentos corporales en base al posicionamiento bilateral de 18 marcadores.

Segmento	Marcadores (distal - proximal)
Tronco	Articulación glenohumeral - Trocanter mayor
Brazo	Codo - Articulación glenohumeral
Antebrazo	Muñeca - Codo
Muslo	Cóndilo Femoral - Trocanter mayor
Pierna	Maleolo - Cóndilo Femoral
Pie	Quinto metatarsiano - Maleolo

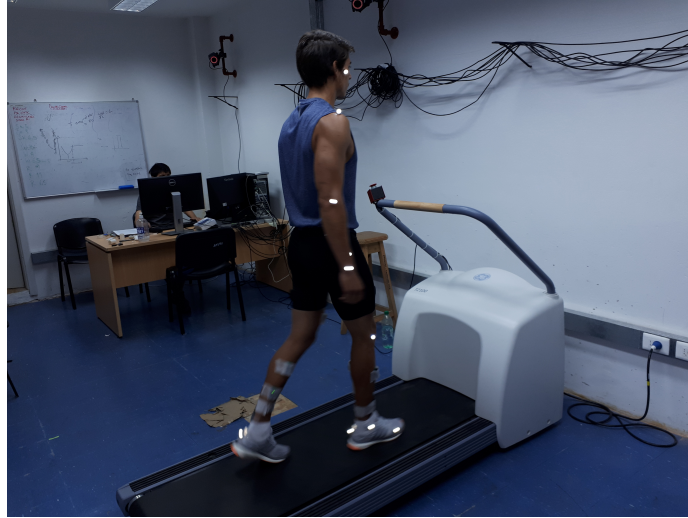


Figura 2.1: Sujeto de experimentación en cinta caminadora realizando un ensayo de marcha con marcadores localizados

Electromiografía

Las señales de Electromiografía (EMG) fueron registradas en los siguientes músculos de ambas piernas: Glúteo medio (GluM), Bíceps Femoral (BF), Recto Femoral (RF), Vasto Medial (Vas), Tibial Anterior (Tib), Gastrocnemio Medial (Gas) y Sóleo (Sol). La ubicación de los electrodos en cada músculo se realizó siguiendo los protocolos de la *Surface ElectroMyoGraphy for the Non-Invasive Assessment of Muscles* (SENIAM) (Stegeman y Hermens, 2007). Las señales de EMG fueron muestreadas a 2000 Hz mediante un electromiografo Delsys Trigno (Boston, USA) (Figura 2.2a), filtradas con un filtro pasa banda con frecuencia de corte entre 20 y 400 Hz y amplificadas (x1000). Cada uno de los sensores de EMG (Figura 2.2b) contiene además un acelerómetro triaxial.

Consumo de oxígeno

Para determinar el CoT, el intercambio de gases respiratorios fue medido respiración a respiración durante cada ensayo usando un metabógrafo portátil (K5, Cosmed, Italia) (Figuras 2.3 y 2.4). Previo al inicio de la ejecución del protocolo fue medida la tasa de consumo de oxígeno en reposo por 5 minutos, a los efectos de obtener el consumo de O_2 basal.



(a)



(b)

Figura 2.2: (a) Electromiografo Delsys Trigno, (b) Sensores inalámbricos de electromiografía.



(a)



(b)

Figura 2.3: (a) Metabógrafo portátil Cosmed K5, (b) Metabógrafo y máscara Cosmed K5 durante una prueba.

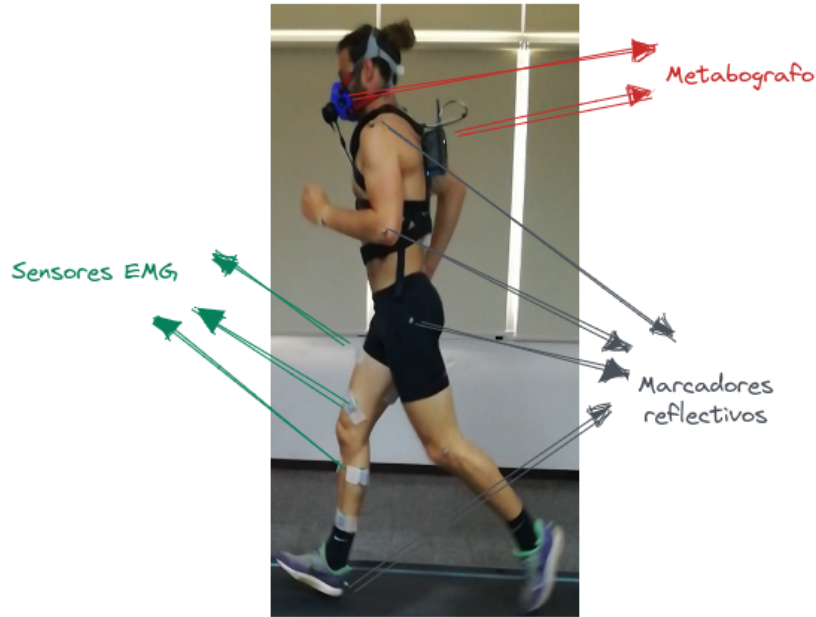


Figura 2.4: Voluntario equipado con el metabógrafo, los marcadores reflectivos y los sensores de electromiografía de superficie de forma simultánea.

2.4. Análisis de datos

Cinemática

Veinte ciclos de paso fueron usados para el análisis cinemático de los datos en cada ensayo. Durante el galope, las piernas fueron identificadas como trasera y delantera basado en cuál pie se ubicó adelante (delantera, *del*) y cual pie se ubicó atrás (trasera, *tras*). Del total de los sujetos, 9 usaron la pierna izquierda como pierna trasera.

Parámetros espacio-temporales La señal de aceleración del sensor ubicado en el músculo Tibial Anterior fue usada para detectar el apoyo del talón y así identificar los ciclos de paso (Oliveira et al. 2016). La frecuencia de ciclo (F_c) fue calculada como el recíproco de la duración del ciclo, mientras que la longitud de ciclo (L_c) se obtuvo dividiendo la velocidad de la cinta entre F_c . La fracción de tiempo que el pie está apoyado en el piso con respecto a la duración del ciclo (Duty factor, DF) fue calculada identificando los tiempos de aterrizaje y despegue de los marcadores del talón y del quinto metatarsiano. Los tiempos de vuelo (t_v) durante el galope y la carrera fueron calculados a partir de los mismos marcadores.

Asimetría espacio-temporal El índice de asimetría de tiempo de paso ($Asym_t$) fue calculado de la siguiente forma en los experimentos de galope:

$$Asym_t = \frac{t_{tras \rightarrow del} - t_{del \rightarrow tras}}{t_{tras \rightarrow del} + t_{del \rightarrow tras}}, \quad (2.1)$$

donde $t_{tras \rightarrow del}$ es la duración del paso pendular, en otras palabras, el tiempo que pasa desde el apoyo del pie de la pierna trasera hasta el apoyo del pie de la pierna delantera (Figura 2.5). Duración del paso rebotante es el tiempo del paso rebotante identificado como el intervalo de tiempo entre el apoyo de la pierna delantera y el apoyo de la pierna trasera. El tiempo relativo del paso pendular fue calculado normalizando $t_{tras \rightarrow del}$ al tiempo de ciclo, mientras que el tiempo relativo del paso rebotante se computó normalizando $t_{del \rightarrow tras}$ al tiempo de ciclo. El índice de asimetría de longitud de paso ($Asym_l$) fue estimado a partir de la longitud del paso pendular ($l_{tras \rightarrow del}$) y de la longitud del paso rebotante ($l_{del \rightarrow tras}$):

$$Asym_l = \frac{l_{tras \rightarrow del} - l_{del \rightarrow tras}}{l_{tras \rightarrow del} + l_{del \rightarrow tras}} \quad (2.2)$$

donde $l_{tras \rightarrow del}$ se define como la distancia entre el marcador del tobillo de la pierna trasera y el marcador del tobillo de la pierna delantera en el momento en que el pie de la pierna delantera es apoyado en el piso. $l_{tras \rightarrow del}$ fue estimado a partir de la longitud del ciclo de paso L_c y de $l_{del \rightarrow tras}$ donde,

$$l_{tras \rightarrow del} = L_c - l_{del \rightarrow tras} \quad (2.3)$$

L_c se calculó multiplicando la duración del ciclo de paso por la velocidad de la cinta. La longitud relativa del paso pendular se calculó como $\frac{l_{tras \rightarrow del}}{L_c}$, mientras que la longitud relativa del paso rebotante se calculó como $\frac{l_{del \rightarrow tras}}{L_c}$. La Figura 2.5 muestra de forma esquemática cómo se calculan los parámetros de asimetría para un ensayo de galope. Para la carrera, la duración de cada paso fue calculada de la misma forma que en el galope, mientras que la longitud de paso fue calculada a partir de la duración de cada paso y de la velocidad de la cinta.

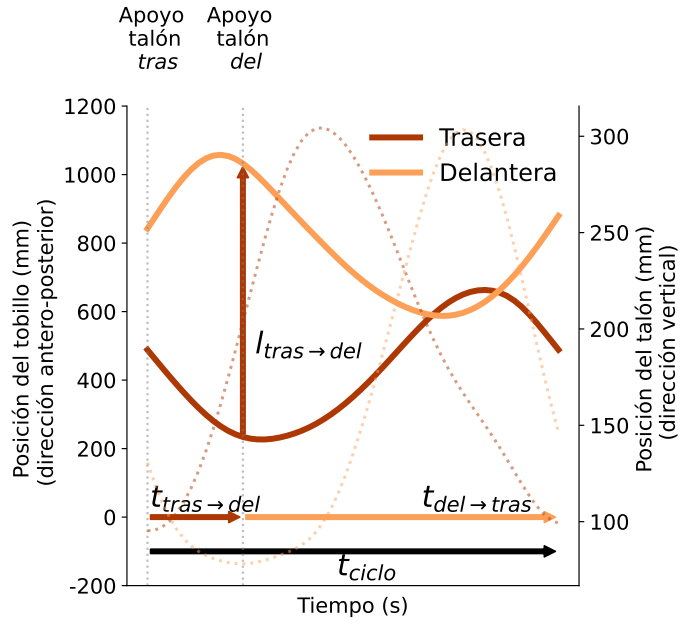


Figura 2.5: Cálculo de índices de asimetría. Las líneas sólidas representan la posición vertical del marcador del tobillo para la pierna trasera (*tras*) y la pierna delantera *del*, mientras que las líneas punteadas identifican la posición vertical del marcador del talón. $t_{tras \rightarrow del}$ representa el intervalo de tiempo entre el apoyo de la pierna trasera y el apoyo de la pierna delantera (duración del paso pendular), mientras que $t_{del \rightarrow tras}$ identifica el intervalo de tiempo entre el apoyo de la pierna delantera y el apoyo de la pierna trasera (paso rebotante). La longitud del paso pendular, se define como la distancia entre la posición en dirección antero-posterior del marcador del tobillo de la pierna trasera y el mismo marcador de la pierna delantera en el momento del apoyo de la pierna delantera (valor mínimo de la posición vertical del marcador del talón).

Centro de masa La posición del centro de masa (CM) del cuerpo fue calculada a través del método segmental. Para la implementación de este método es necesario conocer la masa y la posición del centro de masa de cada uno de los segmentos definidos en la Tabla 2.2. La estimación del CM del cuerpo mediante este método se realiza asumiendo que el conjunto de segmentos que forman el cuerpo son rígidos y se calcula mediante el uso de parámetros inerciales y la posición de cada segmento. Los parámetros inerciales y la posición del centro de masa de cada segmento se identificaron mediante las tablas antropométricas de Dempster (Winter, 2009).

Por ejemplo, para calcular la posición antero-posterior del CM del muslo (CM_{musloy}) se utiliza la siguiente ecuación:

$$CM_{musloy} = y_{cadera} - [l_{musloy} \times pd_{muslo}] \quad (2.4)$$

donde y_{cadera} es la posición del marcador de la cadera (extremo proximal del muslo) en dirección antero-posterior y l_{musloy} es longitud del muslo. l_{musloy} puede calcularse como $y_{cadera} - y_{rodilla}$, donde $y_{rodilla}$ representa la posición del marcador de la rodilla (extremo distal del muslo) en dirección antero-posterior. pd_{muslo} es la proporción de la longitud del muslo en sentido antero-posterior desde el marcador de la cadera (extremo proximal) a la que se encuentra la posición del centro de masa del muslo. Esta ecuación se repite para las direcciones vertical (z) y medio-lateral (x). Por tanto la posición del centro de masa del muslo tendrá tres coordenadas: CM_{muslox} , CM_{musloy} y CM_{musloz} . Luego de tener los centros de masa de los 11 segmentos que describen el modelo de la Tabla 2.2, para el calculo de la posición del centro de masa del cuerpo se realiza un promedio de las posiciones de los centros de masa de los segmentos, ponderado por la masa cada segmento, para las tres direcciones del espacio (x , y y z):

$$CM_x = \frac{1}{M} \sum_{i=1}^{11} m_i CM_{ix} \quad (2.5)$$

$$CM_y = \frac{1}{M} \sum_{i=1}^{11} m_i CM_{iy} \quad (2.6)$$

$$CM_z = \frac{1}{M} \sum_{i=1}^{11} m_i CM_{iz} \quad (2.7)$$

CM representa la posición del centro de masa, m_i la masa del segmento i , g la

aceleración de la gravedad y M la masa total del cuerpo.

Rigidez de la pierna La rigidez de la pierna k_{leg} fue calculada a partir de los datos cinemáticos usando un modelo implementado por Morin et al. 2005:

$$k_{leg} = \hat{F}_{max} \cdot \Delta L^{-1} \quad (2.8)$$

donde $\hat{F}_{max}$ es la máxima fuerza modelada y ΔL es el desplazamiento de la pierna calculados como:

$$\hat{F}_{max} = Mg \frac{\pi}{2} \left(\frac{t_v}{t_c} + 1 \right) \quad (2.9)$$

y

$$\Delta L = L - \sqrt{L^2 - \left(\frac{v \cdot t_c}{2} \right)^2} + \Delta y_c \quad (2.10)$$

M representa la masa del sujeto, g la constante de gravedad, L la distancia entre el trocánter y el piso cuando el sujeto está parado. t_v y t_c representan el tiempo de vuelo y el tiempo de contacto, respectivamente. Δy_c es definido como sigue:

$$\Delta y_c = \hat{F}_{max} \cdot t_c^2 \quad (2.11)$$

La asimetría de la rigidez ($Asym_{stiff}$) fue calculada de acuerdo a la siguiente ecuación:

$$Asym_{stiff} = \frac{k_{leg_{tras}} - k_{leg_{del}}}{k_{leg_{del}}} \quad (2.12)$$

$k_{leg_{tras}}$ y $k_{leg_{del}}$ indican la rigidez de la pierna trasera y delantera, respectivamente, durante el galope.

Electromiografía

Sinergias musculares La EMG de la pierna dominante durante la marcha y la carrera, y de las dos piernas durante el galope fueron procesadas. En cada ensayo fueron segmentados 20 ciclos de paso usando la señal de acelerometría del sensor Delsys Trigno ubicado en el músculo Tibial Anterior. A los efectos de obtener una curva envolvente de la señal de EMG de cada ciclo, esta fue preprocesada mediante una rectificación de onda completa y un filtro Butter-

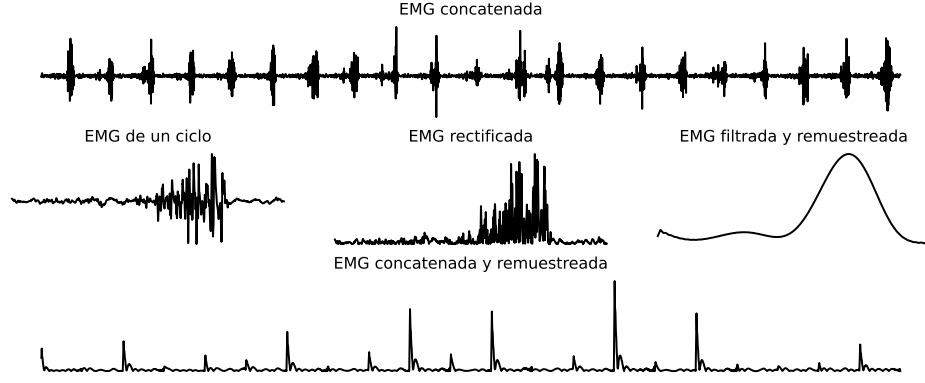


Figura 2.6: Preprocesamiento de una señal de EMG previo a la implementación de NMF para el análisis de sinergias.

worth pasa-bajo de cuarto orden con frecuencia de corte de 10 Hz (Cappellini et al. 2006). Luego, cada ciclo fue remuestreado a 100 muestras y concatenado para obtener una señal de 2000 muestras por músculo. Posteriormente, la señal de 20 ciclos concatenados de cada músculo fue normalizada en amplitud por el pico máximo. El resultado final de esta etapa de preprocesamiento tiene como salida una matriz V de dimensiones $m \times t$, donde m indica el número de músculos (7 en este caso) y $t = 2000$. La Figura 2.6 muestra un ejemplo del preprocesamiento para una señal de EMG.

El modelo de factorización de matrices no-negativas (NMF) fue aplicado a la matriz V para identificar las sinergias musculares:

$$V = W \times H + error = EMG_r + error \quad (2.13)$$

El número de sinergias está dado por el número de columnas de matriz $W(m \times k)$, que coincide con el número de filas en la matriz $H(k \times t)$. Cada columna de W describe una sinergia, que especifica el peso relativo de los músculos evaluados. Las filas de H describen el patrón de activación de cada sinergia en el tiempo. EMG_r representa la reconstrucción de la matriz V , mientras que la matriz $error(m \times t)$ considera el error residual del modelo entre V y EMG_r . La Figura 2.7 muestra un ejemplo de una representación de los resultados arrojados por el modelo cuando es evaluado un conjunto de 7 músculos y quieren extraerse 3 sinergias.

Para reducir el efecto de mínimos locales, el algoritmo NMF fue ejecutado 40 veces con condiciones iniciales aleatorias y la factorización con el menor error de reconstrucción fue seleccionada.

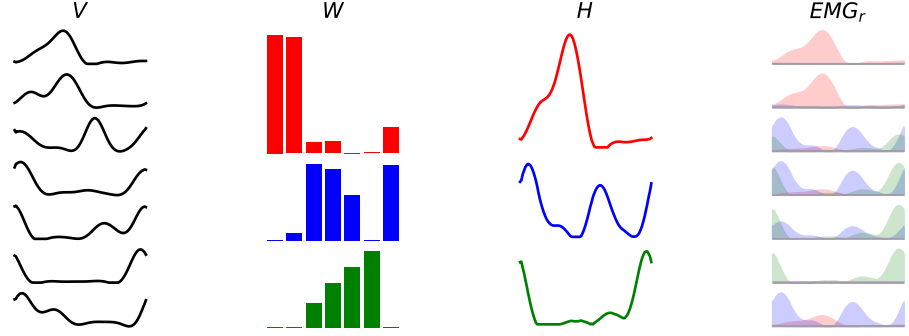


Figura 2.7: Ejemplo de representación del análisis de sinergias con tres componentes. V es la matriz de EMG preprocesada. Cada línea negra representa la señal de EMG preprocesada de un músculo que corresponde a una fila de la matriz V . Cada gráfico de barras representa una fila de la matriz W ponderando el aporte de cada músculo a la sinergia. Cada una de las 3 curvas de colores representa el grado de activación de una sinergia durante un ciclo de paso. EMG_r es la matriz reconstruida a través de NMF. Cada fila de la matriz EMG_r queda representada por los coeficientes de W multiplicados cada una de las sinergias.

Como fue desarrollado en la sección 1.3, el número de sinergias es un parámetro de entrada del modelo. Comúnmente, para identificar este parámetro es calculada la curva de VAF en función del número de sinergias. A los efectos de mejorar los intervalos de confianza de VAF en función del número de sinergias, la V fue procesada a través de un proceso de bootstrap. En este sentido V de cinco experimentos elegidos de forma aleatoria fue concatenado (V_b). Este proceso fue repetido 20 veces. Luego la NMF fue aplicada sobre cada una de las 20 señales incrementando el número de sinergias cada vez, desde 1 hasta 7, a los efectos de realizar el gráfico VAF vs el número de sinergias k . La VAF fue definida como:

$$VAF = 1 - \frac{\|V_b - EMG_{r,b}\|_{F^2}}{\|V_b\|_{F^2}} \quad (2.14)$$

donde F representa la norma Frobenious y $EMG_{r,b}$ representa la reconstrucción de V mediante NMF. Luego de obtener la curva, para identificar el número de sinergias se implementó el método de la regresión lineal usado por diferentes autores (Cheung et al. 2005; Santuz, Ekizos, Janshen et al. 2018). El método identifica el número de sinergias más pequeño (k) que cumpla con la condición de que el ajuste lineal de la curva de VAF desde k hasta 7 tenga un error cuadrático medio menor que 1×10^{-4} (Figura 2.8).

Para minimizar el error entre V y EMG_r , el algoritmo de NMF emplea un

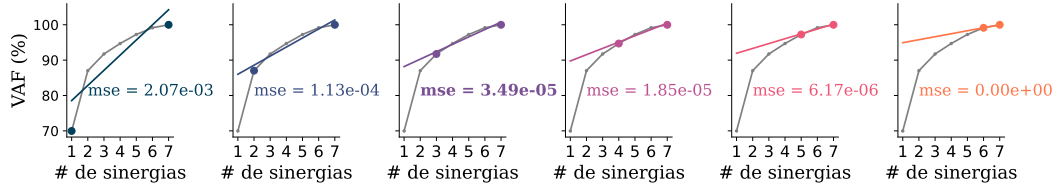


Figura 2.8: Porcentaje de varianza acumulada (VAF) en función del número de sinergias. Cada subfigura representa la misma relación entre las variables, pero se realiza un ajuste lineal diferente en cada caso. En la primera subfigura se realiza un ajuste lineal de los datos de VAF comprendidos entre 1 sinergia y 7 sinergias; y luego es computado el error cuadrático medio (mse). En la segunda figura se ajustan los datos de VAF desde 2 sinergias hasta 7 y se computa nuevamente el mse . Se itera este proceso hasta que $mse < 1 \times 10^{-4}$. En este ejemplo el valor se alcanza con un número de sinergias igual a 3.

conjunto de reglas iterativas a partir de matrices aleatorias que van modificando su composición para optimizar la reconstrucción de la matriz original (D. D. Lee y Seung, 1999). Este mecanismo hace que el orden de las sinergias musculares no sea siempre el mismo cada vez que se ejecuta la NMF (Figura 2.9). Es decir que, por ejemplo, las sinergias que involucran los grupos musculares responsables de la flexión plantar para un sujeto pueden quedar representadas en la columna 1 de W (y en la fila 1 de H), mientras que para otro experimento podría quedar representada en la columna 2 de W (y en la fila 2 de C). A los efectos de comparar y agrupar sinergias entre diferentes condiciones y sujetos es necesario ordenar los pesos relativos de cada músculo (W), así como también los patrones temporales de activación de cada sinergia (H). Los pesos relativos de cada músculo fueron ordenados usando la máxima similaridad de coseno ($cosim$) (Banks et al. 2017; Hagio et al. 2015; Hagio y Kouzaki, 2014). Dados dos vectores a y b , su $cosim$ queda definida por:

$$cosim(a, b) = \cos\theta = \frac{\sum a_i b_i}{||a|| ||b||} \quad (2.15)$$

que representa el coseno del ángulo entre los dos vectores. $cosim$ fue calculado entre cada vector de W de un sujeto elegido de forma aleatoria y los vectores de W sujetos empleando un proceso iterativo. El par de vectores con mayor $cosim$ fueron considerados del mismo grupo Hagio y Kouzaki, 2014; Torres-Oviedo y Ting, 2007. Los patrones de activación de las sinergias fueron ordenados según los vectores de W . Los valores de $cosim$ también fueron usados para evaluar la similaridad entre dos W de diferentes condiciones (tipos de locomoción); valo-

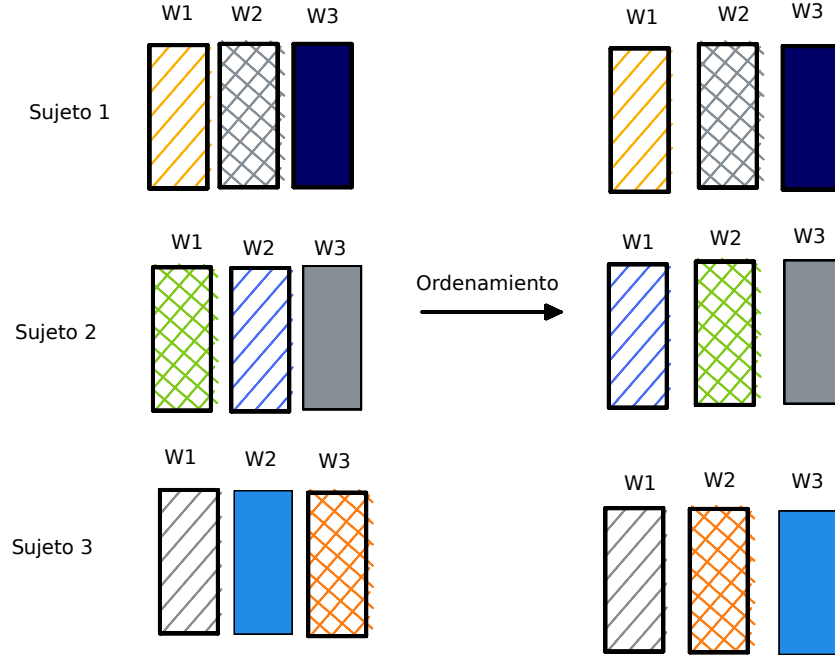


Figura 2.9: Ordenamiento de sinergias. El ordenamiento permite comparar los resultados de diferentes experimentos. Cada sinergia del mismo tipo esta representada por un rectángulo que contiene un patrón de relleno específico, mientras que color del patrón simboliza un experimento independiente. Dadas las reglas de optimización del algoritmo de NMF, cada vez que se implementa este modelo el orden de las sinergias cambia. Esto implica que la sinergia de un tipo estará en la columna 1 de la matriz W en un experimento, pero la sinergia del mismo tipo de otro experimento podría estar en una columna de W distinta a la 1. El ordenamiento permite que cada sinergia del mismo tipo se ubique en la misma posición para todos los experimentos.

res de *cosim* de 0.6 o mayores indican similitud entre dos sinergias (d’Avella et al. 2003).

Los patrones temporales de las sinergias (H) fueron evaluados usando el centro de activación (CoA). CoA representa el centro de masa de la señal de activación temporal en una distribución circular en coordenadas polares ($0 \leq \theta_j \leq 2\pi$) (MacLellan, 2017; Santuz, Ekizos, Eckardt et al. 2018) y se define como:

$$CoA = \tan^{-1}\left(\frac{B}{A}\right) \quad (2.16)$$

donde $A = \sum_{j=1}^{100} (\cos \theta_j \times C_j)$ y $B = \sum_{j=1}^{100} (\sin \theta_j \times C_j)$. C_j representa la amplitud del patrón temporal de sinergia en la muestra j .

Wavelets Las señales de EMG se procesaron utilizando un banco de filtros generado a partir de 11 wavelets con frecuencias centrales de 6,9 a 395,4 Hz a los efectos de calcular la intensidad de la EMG como una estimación de la potencia de la señal en diferentes bandas de frecuencia (ver von Tschärner, 2000 para más detalles). Las wavelets ($F\psi_{j,n}$) fueron definidas en el dominio de la frecuencias mediante los parámetros *scale* y frecuencia central (*cf*):

$$F\psi_{j,n}(f, cf, scale) = \left(\frac{f}{cf}\right)^{cf \cdot scale} \cdot e^{(\frac{-f}{cf} + 1)cf \cdot scale} \quad (2.17)$$

cf indica la posición del máximo de cada wavelet en el dominio de la frecuencia; y se calcula como se describe a continuación:

$$cf_j = \frac{1}{scale}(j + q)^r \quad (2.18)$$

La Tabla 2.3 muestra las frecuencias centrales (*cf*) definidas en base a los parámetros establecidos. El parámetro *scale*, que en este caso es 0.3, define el rango de frecuencia cubierto por cada wavelet (von Tschärner, 2000).

Tabla 2.3: Indices de wavelets y Frecuencias centrales para *scale* = 0.3, *q* = 1.45 y *r* = 1.959

Indice de la Wavelet j	Frecuencia central (Hz)
0	6.90
1	19.29
2	37.71
3	62.09
4	92.36
5	128.48
6	170.39
7	218.08
8	271.50
9	330.63
10	395.46

Multiplicar cada una de las wavelets en el dominio de la frecuencia ($F\psi_{j,n}$) por el espectro de la señal de EMG (F_{EMG}) tiene el efecto de filtrar la señal de EMG en el ancho de banda que describe cada wavelet en el dominio de la frecuencia. Este resultado puede expresarse en una matriz tiempo-frecuencia

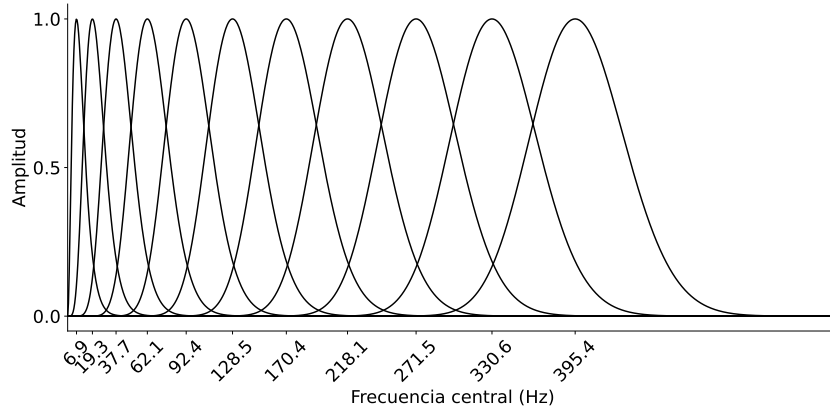


Figura 2.10: Banco de filtros de 10 wavelets en el dominio de la frecuencia

$TF_{J,N}$ donde J es el número de wavelets utilizadas (11 en este caso) y N es el número de muestras de cada ciclo de paso.

$$TF_{j,n} = F\psi_{j,n}F_{EMG_n}, 0 \leq j \leq 10 \quad (2.19)$$

La intensidad ($I_{j,n}$) en el dominio del tiempo se define aplicando la suma del cuadrado a la transformada de Fourier de $TF_{j,n}$. $I_{j,n}$ es una aproximación a la potencia de la señal de EMG (von Tscherner, 2000; Wakeling et al. 2001). Luego, los espectros de intensidad (S_j) fueron generados como la suma de la intensidad en cada wavelet normalizada por la suma de las intensidades en todas las wavelets:

$$S_j = \frac{\sum_{n=0}^{N-1} I_{j,n}}{\sum_{j=1}^{10} \sum_{n=0}^{N-1} I_{j,n}} \quad (2.20)$$

La Wavelet $j = 0$ fue descartada dado que su ancho de banda está asociado con artefactos de movimiento en la señal de EMG.

Análisis metabólico

La tasa de consumo de oxígeno neto fue calculada restando la línea de base de $\dot{V}_{O_2}$ del promedio de $\dot{V}_{O_2}$ medido durante el último minuto de ejercicio. La potencia metabólica (en W/kg) fue obtenida usando el equivalente calórico del cociente respiratorio (RQ) para convertir los ml de O_2 a Joules (Di Prampero et al. 2015). El CoT fue calculado dividiendo la potencia metabólica entre la velocidad de la cinta.

Estadística

Parámetros mecánicos metabólicos y espacio-temporales Las diferencias en los parámetros espacio-temporales entre los tipos de locomoción se evaluaron mediante un Análisis de varianza (ANOVA) de una vía o mediante la prueba de Kruskal-Wallis si las pruebas de Shapiro-Wilk en los residuos del modelo informan una distribución no-normal (Santuz, Ekizos, Eckardt et al. 2018). Se aplicaron pruebas T (o prueba de suma de rangos de Wilcoxon, en caso de no-normalidad) con corrección de Bonferroni para reducir el riesgo de errores de tipo I en pruebas de comparación múltiples. Además, se ajustaron regresiones cuadráticas a los datos luego de un proceso de bootstrap ($N = 100$) para mostrar tendencias con el aumento de velocidad. Para determinar si el aumento de velocidad tiene efectos sobre la potencia metabólica, el CoT, la k_{leg} y las asimetrías de paso fueron realizadas pruebas de Kruskal-Wallis. Las diferencias entre los valores de k_{leg} para cada velocidad fueron evaluadas usando la prueba de Kruskal-Wallis. Se implementó la prueba de Wilcoxon con correcciones de Bonferroni para comparaciones múltiples.

Electromiografía Se realizaron pruebas T a los valores de *cosim* arrojados en cada comparación a los efectos de evaluar si son significativamente mayores que 0.6 (umbral de similitud). El *CoA* de diferentes tipos de marcha para velocidades fijas se comparó utilizando la prueba de Watson-Williams para datos circulares. Para comparar la intensidad en cada wavelet en las condiciones generadas por los diferentes escenarios se realizaron Pruebas de T en caso de distribución normal. En su defecto, se realizaron pruebas de Wilcoxon.

La significancia fue establecida en $\alpha = 0.05$ en todos los casos.

Capítulo 3

Patrones motores comunes en locomoción simétrica y asimétrica

3.1. Introducción

Comúnmente, las formas que los humanos utilizan para desplazarse son la marcha y la carrera; sin embargo la locomoción bípeda incluye también el galope (Saibene y Minetti, 2003). El galope es un tipo de locomoción asimétrico dado que cada pierna tiene características espacio-temporales diferentes, a diferencia de lo que ocurre en la marcha y la carrera en donde ambas piernas comparten la misma cinemática pero con un desfase en el tiempo. En el galope se distingue una pierna trasera -la primera en tocar el piso- de la pierna delantera (Hildebrand, 1977). El modelo mecánico del galope es representado por un péndulo invertido con resortes (ver Figura 1.3), que involucra una fase pendular (similar a la marcha) y una fase de rebote (similar a la carrera) (Andrada et al. 2016; A. Minetti, 1998). Estas características son lo suficientemente distintivas para que algunos autores clasifiquen al galope como el tercer paradigma de la locomoción (A. Minetti, 1998; Saibene y Minetti, 2003).

El galope en los humanos es energéticamente demandante con respecto a su forma cuadrúpeda homóloga (Biancardi y Minetti, 2012; A. Minetti et al. 1999) y comparado con la marcha y la carrera de los humanos (Ackermann y van den Bogert, 2012; A. Minetti, 1998; A. Minetti et al. 2012; Pavei et al. 2015). Este hecho explica por qué este modo de locomoción ha sido despreciado por nuestra

especie. Los estudios anteriormente citados han abordado aspectos mecánicos y metabólicos en diferentes condiciones de velocidad y gravedad para explicar la alta potencia metabólica desarrollada por humanos en este tipo de locomoción. Sin embargo, muy pocos estudios han realizado análisis de activación muscular para investigar qué tan similares son los patrones de activación muscular entre el galope y los tipos de locomoción simétricos como la marcha y la carrera (Ivanenko et al. 2008).

Los patrones de activación muscular han sido descriptos en terminos de sinergias musculares (Cappellini et al. 2006; Ting y McKay, 2007). En este contexto, cada sinergia representa la actividad de músculos co-activados disparados por una señal de control. Los trabajos citados sugieren la existencia de un modo de control en un espacio de baja dimensión y no un control específico de cada músculo. Aunque este mecanismo de control motor ha sido cuestionado (Tresch y Jarc, 2009), la hipótesis de sinergias musculares como estructuras que facilitan el control motor durante la locomoción ha sido respaldadas por varios trabajos (Lacquaniti et al. 2012; Ting et al. 2015; Yokoyama et al. 2019). La identificación de sinergias musculares ha sido realizada a partir de señales EMG aplicando métodos computacionales (Tresch et al. 2006). Cappellini y colaboradores (2006), mostraron que las sinergias musculares son similares cuando los humanos caminan o corren en una cinta a velocidades controladas, y que la única diferencia entre caminar y correr está en la señal que controla la propulsión durante la locomoción. El mismo abordaje fue seguido por otros autores demostrando que las mismas sinergias musculares son compartidas caminando (Saito et al. 2018b) y corriendo (Saito et al. 2018a) a distintas inclinaciones; lo mismo fue observado en marcha vs ciclismo (Barroso et al. 2014). Diferentes trabajos han asociado cada sinergia a una fase del ciclo locomotor (Cappellini et al. 2006; Neptune et al. 2009; Santuz, Ekizos, Eckardt et al. 2018). A pesar de la cantidad de trabajos que identifican sinergias musculares en actividades locomotoras en humanos, no hay estudios que describan cómo los músculos de cada pierna son coordinados durante el galope humano. Estudiar este tipo de locomoción asimétrica en el marco de la teoría de las sinergias musculares podría identificar mecanismos de control compartidos entre todas las formas posibles de locomoción humana.

La principal hipótesis de este trabajo es que las sinergias musculares son compartidas entre marchas simétricas y asimétricas, pero con diferencias en los patrones temporales de activación de cada sinergia entre la pierna trasera y la

pierna delantera. Basado en esto, se definen las siguientes hipótesis de trabajo:

- Caminar, correr y galopar presentan sinergias musculares compartidas, con diferencias en sus tiempos de activación.
- Los tiempos de activación de las sinergias de la pierna delantera y trasera durante el galope son diferentes.
- De acuerdo al modelo mecánico de galope que implica una combinación de péndulo y de resorte, los tiempos de activación de las sinergias de una pierna serán similares a los de caminar, mientras que los de la otra pierna serán similares a los de correr.

3.2. Resultados

Parámetros espacio-temporales

La Figura 3.1 muestra los parámetros espacio-temporales de todas las marchas analizadas. A todas las velocidades medidas, L_c y F_c presentan diferencias entre todos los tipos de locomoción; siendo el galope el que presenta los pasos más cortos y la frecuencia de paso más alta (Figura 3.1A y 3.1B). El DF de la pierna trasera fue siempre menor al de la pierna delantera durante el galope (Figura 3.1), mientras que el de la pierna delantera durante el galope presenta valores similares a los de carrera a todas las velocidades. El DF durante la marcha presentó diferencias significativas con la carrera y con las dos piernas en el galope. El t_v mostró valores significativamente más altos para el galope (Figura 3.1). El Anexo 1 presenta los valores p de las comparaciones múltiples.

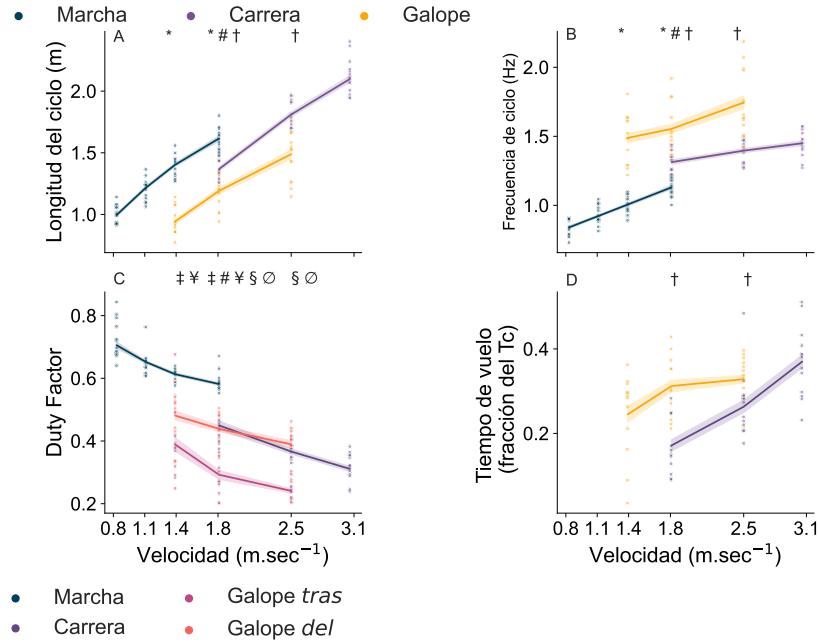


Figura 3.1: Parámetros espacio-temporales durante la marcha, la carrera y el galope. Los puntos representan los datos de cada experimento, mientras que las líneas representan un regresión cuadrática. * representa diferencias significativas entre marcha y galope, † entre carrera y galope; y ‡ entre marcha y carrera. El DF en el galope presenta distintos valores para cada pierna por ser un tipo de locomoción asimétrico. ‡ y § representan diferencias significativas entre la pierna delantera (*del*) del galope y la marcha; y entre la pierna trasera (*tras*) del galope y la marcha, respectivamente. § representa diferencias entre las piernas *del* y *tras* durante el galope; y ∅ identifica diferencias significativas entre la *tras* en el galope y la carrera.

Perfiles de EMG

Durante la marcha, los músculos del Triceps Sural estuvieron activos durante la mitad del apoyo, RF y Vas se activaron al finalizar la fase de balanceo y al inicio de la fase de apoyo, Tib se activó durante la mayor parte del balanceo; mientras que BF y GluM muestran activación durante la parte final del balanceo y el inicio del apoyo (Figura 3.2). En la carrera, los músculos extensores presentan un pico de activación al inicio del apoyo, mientras que el Tib, BF y GluM presentan patrones similares a la marcha. Durante el galope se observan diferentes patrones de activación muscular en ambas piernas, principalmente en los músculos Tib, RF, y Gas (Figura 3.2). El músculo Tib muestra un pico de activación al inicio de la fase de balanceo en la pierna trasera, mientras que en la pierna delantera parece activarse en el despegue y en la parte final del balanceo. En el Recto Femoral puede verse un doble pico en la señal procesada de EMG de la pierna delantera; uno al inicio del apoyo y otro en el despegue de los dedos del pie. En la pierna trasera RF no está activo en el despegue de los dedos del pie. GluM presenta activación al inicio del apoyo y un lento y sostenido aumento de la activación durante la fase de balanceo en la pierna trasera, distinto a lo que ocurre en la pierna delantera donde GluM presenta un patrón similar al de la carrera con activación al inicio del apoyo y en la parte final del balanceo. El resto de los músculos presentan patrones similares de activación pero con características temporales anticipadas en la pierna trasera cuando es comparada con la pierna delantera.

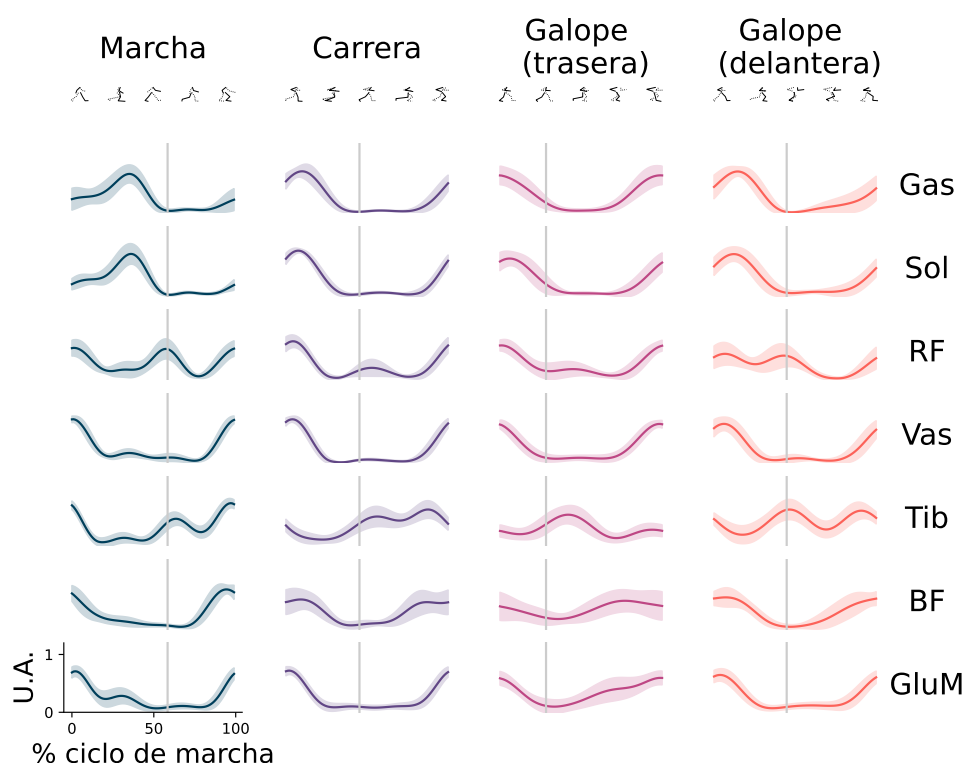


Figura 3.2: Señales de EMG promediadas de los músculos registrados para cada tipo de locomoción durante un ciclo de paso. La línea vertical gris en cada una de las curvas señaliza el momento de despegue del pie del piso. Abreviaturas: Gastrocnemio Medial (Gas), Sóleo (Sol), Recto Femoral (RF), Vasto Medial (Vas), Tibial Anterior (Tib), Biceps Femoral (BF) y Gluteo Medio (GluM). A.U.= Unidad Arbitraria.

Sinergias musculares

Cuando el número de sinergias fue evaluado en las diferentes condiciones (Kruskal-Wallis, $p < 0.001$), los análisis post-hocs no identificaron diferencias significativas ($p > 0.05$ para comparaciones múltiples). Como muestra la Figura 3.3, el promedio del número de sinergias fue mayor que 3 en varias condiciones. En este sentido, a los efectos de poder comparar todos los tipos de locomoción y velocidades, fueron usadas 4 sinergias para todos los análisis (Barroso et al. 2014; Clark et al. 2010; Pérez-Nombela et al. 2017; Shuman et al. 2019). La estructura de las sinergias fue similar en todos los tipos de locomoción. La sinergia 1 incluyó los músculos GluM, RF y Vas; la sinergia 2 los músculos del Triceps Suræ; la sinergia 3 el músculo Tib y la sinergia 4 el músculo BF (Figura 3.4). Cuando las sinergias fueron comparadas entre los distintos

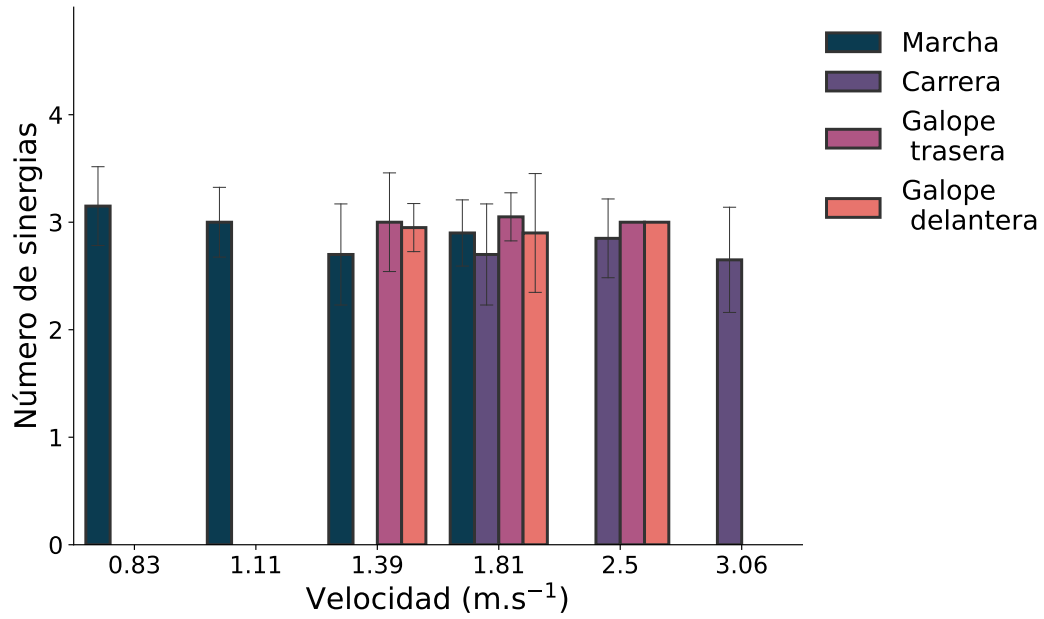


Figura 3.3: Promedio del número de sinergias identificado para cada tipo de locomoción a diferentes velocidades.

tipos de locomoción, en la mayoría de las comparaciones, 3 de las 4 sinergias presentaron valores de *cosim* promedio altos (Figura 3.5). Sin embargo, la sinergia 4 parece ser específica de cada patrón de locomoción. Por otra parte, la pierna trasera durante el galope mostró una o dos sinergias compartidas con la marcha.

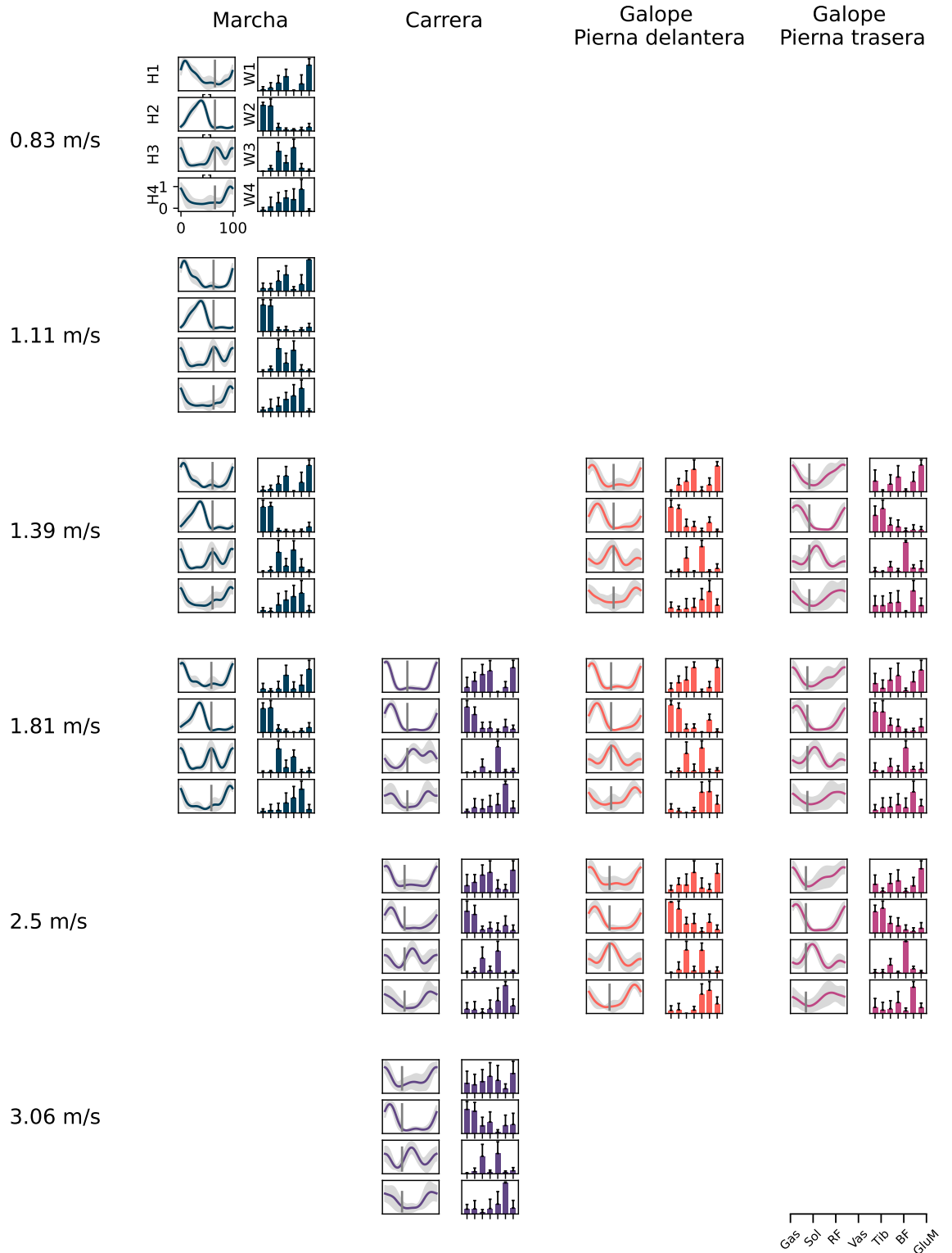


Figura 3.4: Sinerigas musculares en marcha, carrera y galope. Cada sub-figura contiene ocho paneles organizados en cuatro filas y dos columnas. Cada fila representa una sinergia, mientras que la primera columna representa los patrones de activación muscular durante un ciclo de marcha y la segunda representa la estructura de cada sinergia.

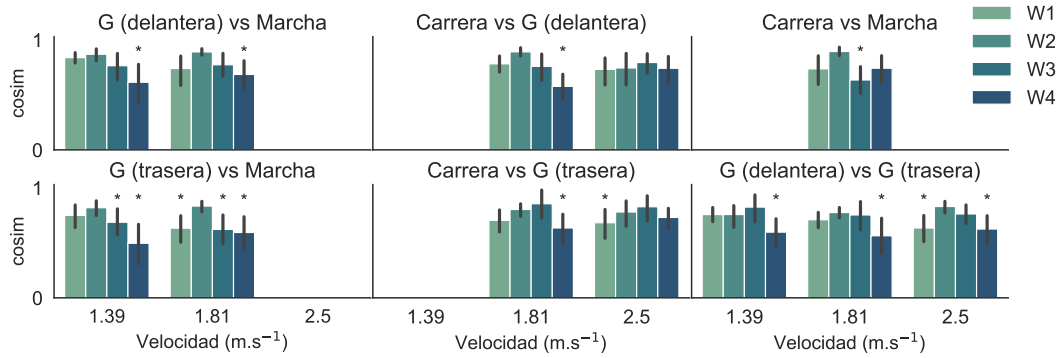


Figura 3.5: Similitud del coseno (*cosim*) para la comparación de las distintas condiciones experimentales. Los asteriscos (*) identifican las comparaciones de sinergias que no alcanzaron el umbral de similitud mediante un test de T.

Patrones temporales de sinergias musculares

La Figura 3.6 muestra el promedio de *CoA* de cada sinergia en todos los tipos de locomoción a diferentes velocidades. En la figura se especifican las diferencias significativas encontradas. Marcha y carrera solo difieren en el patrón temporal de la sinergia 2, donde el *CoA* aparece retardado en el ciclo de marcha con respecto al *CoA* de la carrera. Además, la pierna delantera del galope y la carrera presentan patrones temporales similares, mostrando únicamente diferencias en la activación temporal de la sinergia 3. Cuando se compara la pierna delantera del galope con la marcha se observan patrones temporales similares en las sinergias 1 y 2; mostrando que la activación en la pierna delantera del galope parece más similar a la de correr que a la de caminar. Por el contrario, los patrones temporales de las sinergias en la pierna trasera del galope parecen muy diferente al de las marchas simétricas (3 de 4 *CoA* fueron diferentes en la mayoría de las comparaciones).

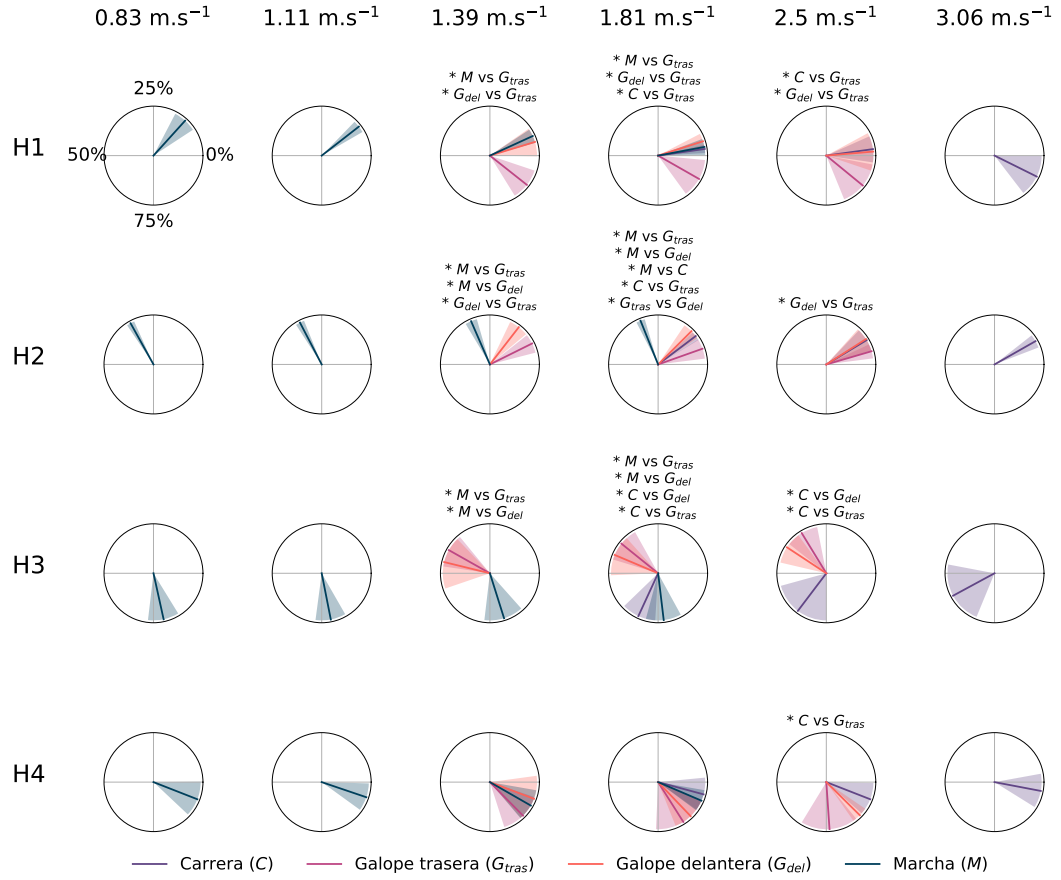


Figura 3.6: Promedio ($\pm$ desvío estándar) de los centros de activación (*CoA*) de cada sinergia representado en coordenadas polares. Las diferencias significativas entre los modos de andar se indican en la parte superior de cada representación.

Trayectoria del centro de masa

En la Figura 3.7 se grafican las trayectorias del *CM* de un ciclo de paso para cada uno de los tipos de locomoción estudiados. De acuerdo a la cinemática del *CM*, las partes bajas de los bucles representan las fases de apoyo y aceptación del peso, seguidas por las fases de propulsión en el momento que el *CM* se eleva. Los colores indican los efectos de la activación de las sinergias 1 y 2 sobre la pierna que está apoyada.

En el galope, los vértices inferiores del bucle triangular representan las fases de apoyo de la pierna trasera y la pierna delantera (Figura 3.7C). Puede observarse una clara asimetría de los patrones temporales de activación de las sinergias.

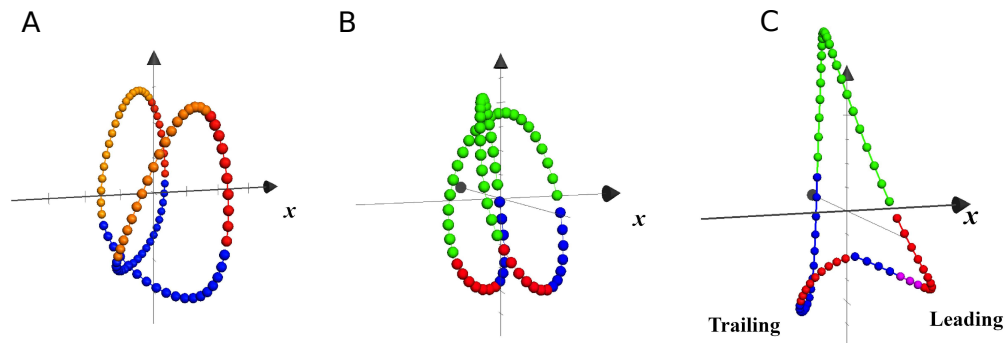


Figura 3.7: Cada bucle representa el desplazamiento del centro de masa en marcha (A), carrera (B) y galope (C), a diferentes escalas. El eje x indica la dirección de progresión. El color azul representa la acción de la sinergia 1 (aceptación del peso, el rojo la sinergia 2 (Propulsión); el color violeta las sinergias 1 y 2 en la pierna delantera del galope. En amarillo se identifica la transferencia pendular durante la marcha, mientras que en verde se muestra la fase balística en la carrera y el galope.

3.3. Discusión

Parámetros espacio-temporales

Durante el galope, cada una de las piernas tienen un rol diferente. La trasera está más dedicada a desacelerar verticalmente el centro de masa y a acelerarlo de forma horizontal, mientras que la delantera intenta acelerarlo de forma vertical y desacelerarlo de forma horizontal (Fiers et al. 2013). Considerando el alto promedio de fuerza vertical observada durante la fase de apoyo del galope (A. Minetti et al. 2012) y la capacidad de los músculos de absorber trabajo negativo, es razonable esperar que el DF de la pierna trasera sea más bajo que el de la pierna delantera como reportan Fiers y colaboradores (2013). Los resultados de esta tesis confirman esta tendencia. El DF de la pierna delantera no fue significativamente distinto al de la carrera a las mismas velocidades (Figura 3.1). La frecuencia de ciclo de la carrera fue en promedio de 1.32 Hz a 1.81 m/s, cercano al valor óptimo reportado (Snyder y Farley, 2011). Con respecto a la carrera, el galope mostró valores de frecuencia de ciclo y de longitud de ciclo mas altos y bajos, respectivamente (Figura 3.1). Esto confirma el patrón previamente observado (Fiers et al. 2013; A. Minetti et al. 2012; Pavei et al. 2015). Altas frecuencias de ciclo puede llevar a un aumento del gasto energético, lo cual es una de las características del galope con respecto a la carrera (Pavei et al. 2015; Snyder y Farley, 2011). Una razón para esto, podría

ser la necesidad de incrementar las velocidades de acortamiento muscular a los efectos de aumentar la frecuencia de ciclo (Lindstedt y Boyce, 1985).

Sinergias musculares

Este trabajo representa el primer estudio que evalúa las sinergias musculares de ambas piernas durante el galope. Según la bibliografía, son necesarias entre 3 y 5 sinergias cuando se quiere reconstruir las señales de EMG durante la locomoción al medir una cantidad de músculos que varía desde 7 hasta 32 (Cappellini et al. 2006; Clark et al. 2010; Santuz, Ekizos, Eckardt et al. 2018; Yokoyama et al. 2016). El presente trabajo muestra un promedio de 3 en todas las condiciones (Figura 3.3). Este resultado puede ser explicado por dos razones. En primer lugar, por la cantidad de músculos registrados. Algunos autores han demostrado que el número de músculos evaluados afecta los valores de VAF, sobrestimándolos cuando el número de músculos registrados es similar al de este trabajo (Steele et al. 2013). De hecho, Pérez-Nombela y colaboradores (2017) obtuvieron un número de sinergias comparable al de este trabajo, midiendo 7 músculos en cada pierna en un grupo control. La otra razón es que aún no existe acuerdo sobre un método estándar para estimar el número de sinergias a partir de la curva de VAF, generando dificultades para comparar resultados asociados a este parámetro (Turpin et al. 2021).

Según los trabajos de Santuz y colaboradores (2018a); y de Cappellini y colaboradores (2006), para marcha y carrera puede describirse el mismo número de sinergias. Los resultados de este trabajo confirman estas conclusiones, sumando además que durante el galope también se identifican 3 sinergias en ambas piernas, a pesar de su diferente función en el ciclo de paso. El número de sinergias ha sido interpretado como un indicador de complejidad de la tarea motora, donde un número mayor de sinergias refleja mayor complejidad (Clark et al. 2010). Los resultados de este trabajo sugieren que el galope no implica diferencias en la complejidad motora cuando es comparado con los modos de locomoción más comunes en humanos. Por tanto, el desuso de este tipo de locomoción podría no ser determinado por la complejidad con la que es ejecutada la tarea.

De acuerdo a la primera hipótesis de este trabajo, encontramos que el número y la composición de las sinergias es similar en todo el repertorio de locomoción humana, incluyendo las sinergias de la pierna delantera y la pierna trasera por

separado. Como muestran las Figuras 3.4 y 3.5, las sinergias 1, 2 y 3 fueron compartidas en todos los tipos de locomoción, incluyendo ambas piernas en el galope. La sinergia 4 presentó valores de similaridad más bajos, aunque el músculo BF siempre fue el principal componente de esta sinergia (Figura 3.4). En el galope, ambas piernas mostraron coeficientes similares; y también fueron similares cuando se compararon ambas piernas del galope a los tipos de locomoción simétricos (Figura 3.5). Estas similaridades a través de diferentes tipos de locomoción sugieren una estrategia de control común para tipos de paso simétricos y asimétricos en humanos. Esta idea fue propuesta originalmente por Whitall y Caldwell (1992) cuando observaron patrones similares de coordinación cinemática intra-segmento, a pesar de las diferencias encontradas en patrones inter-segmento cuando el galope fue comparado con la carrera (Whitall y Caldwell, 1992). Por tanto, un importante hallazgo de este trabajo es la evidencia de un esquema de organización de la actividad muscular compartida que sugiere un modo de control común entre todos los tipos de locomoción humana. Similaridades entre los coeficientes de sinergias entre marcha y carrera también fueron observadas en investigaciones previas (Cappellini et al. 2006); sin embargo otros autores han detectado diferencias de sinergias entre tipos de velocidad y locomoción, atribuyendo esta diferencia a la metodología usada (Yokoyama et al. 2019). Recientemente ha sido desarrollado un modelo musculo-esquelético a partir de la hipótesis de sinergias musculares, confirmando que tanto caminar como correr pueden ser desarrollados por el mismo set de sinergias musculares modificando levemente los tiempos de activación de cada una de ellas. De acuerdo a estos resultados, debería ser posible que el modelo también reproduzca el galope bajo el mismo set de sinergias que los tipos de locomoción simétricos. El galope humano es homólogo al galope transversal de los cuadrúpedos, que representa el tipo de locomoción más económico a altas velocidades. El hecho de que las sinergias sean compartidas en los tres tipos de locomoción humana, subraya la idea de las sinergias como estructuras filogenéticamente conservadas propuesta por otros autores (Dewolf et al. 2020). Sin embargo, a pesar de que los circuitos neuronales se preservan en la evolución de la locomoción, la eficiencia de los patrones de movimiento varía en función de las diferentes características biomecánicas y anatómicas de las especies y por tanto puede ser un factor selectivo de mucha presión en contra del uso de ciertos tipos de locomoción.

Patrones temporales de sinergias

A modo de resumen se puede decir que caminar y correr son únicamente diferenciados por la activación anticipada de los músculos del Triceps Sural; que la pierna delantera durante el galope es únicamente diferenciada de la carrera por una activación anticipada de la sinergia 3 y que el *CoA* en la sinergia 3 es capaz de distinguir marchas simétricas de asimétricas. El patrón temporal de la pierna trasera durante el galope es muy diferente al de los tipos de locomoción simétricos (3 *CoA* fueron diferentes en la mayoría de las comparaciones). Los resultados anteriores indican que los momentos en que se ejecutan las acciones necesarias para dar pasos en la pierna trasera durante el galope no son similares a correr ni a caminar. Por otra parte, la comparación de la pierna delantera y trasera en el galope mostró dos *CoA* diferentes y dos sin diferencias significativas (Figura 3.6). La primera sinergia, el cual incluye los músculos extensores de rodilla (RF y Vas) y el GluM, fue siempre activado al inicio de la fase de apoyo, para absorber trabajo negativo debido al aterrizaje y además para iniciar la elevación del centro de masa (Figura 3.6) acordando con resultados de marcha (Clark et al. 2010; Mehrabi et al. 2019; Neptune et al. 2009) y carrera (Oliveira et al. 2016; Santuz, Ekizos, Janshen et al. 2018). En el galope, la mayor parte del impacto es absorbido por la pierna trasera. Este hecho se relaciona con el alto momento extensor de la articulación de la cadera en la pierna trasera durante la totalidad del ciclo de paso que ha sido reportado (Walter y Carrier, 2007). La activación de la sinergia correspondiente a la aceptación del peso en la pierna trasera se da de forma anticipada con respecto a la pierna delantera y a los otros tipos de locomoción (Figure 3.6) pudiendo explicar los aspectos mecánicos descritos anteriormente en la pierna trasera del galope. En este sentido, se sugiere que el esfuerzo invertido por la sinergia 1 de la pierna trasera para reducir el impacto en el aterrizaje podría ser una de las claves del alto costo metabólico reportado por otros autores (A. Minetti, 1998; Pavei et al. 2015). Los resultados de este trabajo confirman el patrón temporal descrito en artículos anteriores en tipos de locomoción simétricos (Cappellini et al. 2006; Mehrabi et al. 2019; Neptune et al. 2009; Oliveira et al. 2016; Saito et al. 2018b; Santuz, Ekizos, Janshen et al. 2018). De acuerdo a Cappellini (2006), la diferencia entre caminar y correr está evidenciada por un defasaje en la activación de la sinergia asociada a los flexores plantares. El patrón de activación temporal de esta sinergia (la número 2 en este trabajo)

en la pierna delantera durante el galope no presentó diferencias con la de la carrera (Figura 3.6). En base a estos resultados podemos considerar que el comportamiento de esta sinergia es un distintivo característico de los tipos de paso con rebote. La activación anticipada fue parcialmente debida a una fase de apoyo más corta con respecto a la de la marcha: los músculos de la pantorrilla deben dar propulsión hacia adelante y contribuir al soporte del cuerpo (Neptune et al. 2009). Ivanenko y colaboradores (2008) identificaron dos picos en la activación de la segunda sinergia cuando analizaron el ciclo de galope bilateral. Este grupo de investigadores analizó la pierna derecha durante el galope bilateral donde la misma pierna actúa alternativamente como delantera y trasera, y por lo tanto podría explicar la aparición de este patrón temporal de activación en un ciclo promediado de paso. El músculo Tibial Anterior fue incluido en la sinergia número 3. Su *CoA* aparece representado durante la fase de balanceo de marcha (Neptune et al. 2009) y carrera (Oliveira et al. 2016). En el galope esta sinergia aparece anticipada, en la iniciación de la fase de balanceo, justo después de despegar los dedos del piso. La cuarta sinergia, asociada con la extensión del muslo, aparece en el balanceo tardío y justo antes del aterrizaje (Marcha: (Clark et al. 2010; Neptune et al. 2009); Carrera: (Oliveira et al. 2016; Santuz, Ekizos, Janshen et al. 2018)). El tiempo de activación de esta sinergia fue compartido entre todas las marchas. De acuerdo a la segunda hipótesis planteada, durante el galope se encontraron diferencias significativas en el *CoA* entre la pierna delantera del galope y la pierna trasera del galope en la sinergia 1 (aceptación del peso) y en la sinergia 2 (propulsión) (Figura 3.6). El comportamiento de las dos piernas es claramente diferente durante la fase de apoyo, pero comparte los mismos patrones de sinergia en la fase de balanceo (Figura 3.6). Los resultados que desprende este trabajo refutan la tercera hipótesis mostrando patrones de activación temporal muy diferentes en la pierna trasera del galope y en la marcha, aunque el comportamiento de la pierna delantera en el galope es muy similar al de la carrera.

Trayectoria del centro de masa

El efecto del trabajo muscular sinérgico sobre el centro de masa durante la aceptación del peso y la propulsión es mostrado a través de la Figura 3.7. En la marcha, la fase de propulsión acompaña el ascenso del centro de masa hasta su punto mas alto, mientras que la aceptación del peso comienza con

el apoyo del talón y continúa mientras se da la transición entre el doble y el simple apoyo (Figura 3.7A). En la carrera, la fase de propulsión termina con el despegue del pie, mientras el centro de masa continúa ascendiendo durante la fase balística (Figura 3.7B). En la Figura 3.7C la asimetría del galope se vuelve más evidente. La aceptación del peso anticipada prepara la pierna trasera para soportar el impacto luego de la fase de vuelo. Las dos fases de propulsión son muy diferentes, en un caso hay una transferencia del peso casi-pendular desde la pierna trasera a la delantera, mientras que la propulsión de la pierna delantera debe empujar hacia arriba para despegar.

3.4. Conclusiones

De acuerdo con las hipótesis (i) y (ii), las sinergias musculares son compartidas a través del repertorio completo de locomoción humana y los patrones temporales de activación entre la pierna delantera y trasera son diferentes. Por tanto, en las personas saludables, el galope no está determinado por una estructura diferente de las sinergias, sino por ajustes en los patrones temporales de las mismas sinergias que se utilizan para caminar y correr. La oportunidad que los músculos tienen para activarse dentro de un ciclo locomotor es lo que determina el patrón biomecánico ejecutado durante el galope y no la estructura de las sinergias. Los resultados de este trabajo, refutan la tercera hipótesis soportando la idea de un paradigma mecánico diferente al de caminar y correr. Luego de haber analizado y comparado señales electromiográficas se puede concluir que todos los tipos de locomoción humana presentan características subyacentes comunes de activación muscular que sugieren un mecanismo de control motor común.

Capítulo 4

Reduciendo el costo de transporte durante un tipo de locomoción asimétrico

4.1. Introducción

Los pasos asimétricos se caracterizan por fases de contacto que no se distribuyen uniformemente durante el ciclo de paso (Hildebrand, 1989). En los tipos de locomoción asimétricos como el galope de los cuadrúpedos, un ciclo de paso se compone de una secuencia de pasos y saltos. Durante el galope de los animales bípedos, el ciclo de paso está compuesto de la misma forma que en los cuadrúpedos, un paso seguido de un salto. El aterrizaje después de la fase de salto se considera el comienzo del ciclo y la primera pierna en tocar el suelo se define como pierna trasera (*tras*), mientras la otra (del mismo par, en el caso de cuadrúpedos) se define como la pierna delantera (*del*) (Hildebrand, 1989). El intervalo de tiempo entre el toque con el suelo de *tras* y *del* puede variar, pero los patrones de apoyo durante este paso (paso pendular) se parecen al de un paso de marcha, con sus correspondientes fases de simple y doble apoyo. La mecánica de este paso también parece similar, con un movimiento de péndulo invertido del centro de masa del cuerpo (A. Minetti, 1998). Sin embargo, los patrones temporales de activación muscular de *tras* y de *del*, no se parecen a los de la marcha (Capítulo 3). El salto (o paso rebotante), operado por *del*, se asemeja al movimiento de un paso de carrera pero con ángulos de despegue más pronunciados (Fiers et al. 2013). Por lo tanto, durante el galope, el modelo

mecánico incluye una fase pendular y una fase de rebote resorte-masa (A. Minetti, 1998; Saibene y Minetti, 2003). La asimetría del galope determina dos formas de este tipo de paso: el galope bilateral (equivalentes al galope rotatorio cuadrúpedo), en donde *tras* y *del* cambian en cada ciclo de paso, mientras que en el galope unilateral (equivalentes al galope transversal cuadrúpedo) *tras* y *del* se mantienen en todos los ciclos de paso.

En los caballos, el gasto metabólico de energía aumenta con la velocidad. A medida que la velocidad aumenta, estos animales pasan de caminar a trotar y eventualmente a galopar a los efectos de gastar menos energía por kg de masa por metro recorrido (costo metabólico) (Hoyt y Taylor, 1981). Por lo tanto, cuando el costo metabólico se expresa como costo de transporte (CoT), definido como la energía metabólica necesaria para mover una unidad de masa a una unidad de distancia (Schmidt-Nielsen, 1972), cada uno de los tres pasos muestra un rango de velocidades «óptimas» en que la relación CoT versus velocidad muestra un mínimo (A. Minetti et al. 1999). En los humanos, el galope se comporta de manera bastante diferente con respecto al galope de los cuadrúpedos, dado que el rango de velocidad en donde los humanos comúnmente ejecutan el galope se superpone con el de caminar y correr, con un mayor costo energético (A. Minetti et al. 2012; Pavei et al. 2015). La consecuencia práctica de este comportamiento energético es que el galope no se utiliza durante las tareas locomotoras habituales dado que para cada velocidad se prefiere el tipo de locomoción que minimiza el costo energético, por tanto la locomoción humana solo presenta una transición marcha-carrera (Saibene y Minetti, 2003). El galope humano surge de forma particular, como al bajar escaleras o al desplazarse en condiciones de baja gravedad (Ackermann y van den Bogert, 2012; A. Minetti, 1998; A. Minetti et al. 2012; Pavei et al. 2017).

Un factor determinante del galope cuadrúpedo para que sea energéticamente eficiente es contar con un mecanismo a través de la columna vertebral que permita recuperar la energía elástica potencial durante una ciclo de paso (Borisova et al. 2021). Los movimientos relacionados con la columna permiten a los cuadrúpedos aumentar la distancia recorrida en un ciclo de paso y, en consecuencia, la velocidad de progresión (A. Minetti et al. 1999; A. Minetti, 1998). En ausencia de dicha recuperación elástica adicional, los tipos de paso asimétricos parecen funcionar peor que los simétricos, en términos de costo energético (A. Minetti et al. 2012; Pavei et al. 2015; Pavei y Minetti, 2016).

La idea de que las asimetrías de paso conducen a tipos de paso menos económi-

cos fue revisada por distintos autores. Diferentes tiempos de paso generados a partir de un metrónomo producen un aumento en el costo metabólico con respecto al costo de la marcha simétrica (Ellis et al. 2013). Los experimentos caminadoras de cinta dividida se transformaron en un modelo de referencia para generar diferentes tiempos y longitudes de paso dentro de un ciclo de paso (Finley et al. 2013). El impacto de las asimetrías de paso en la energía consumida durante la locomoción aún está en debate, pero se ha sugerido que la asimetría del tiempo de paso podría ser más determinante para impactar el costo metabólico que la asimetría de la longitud de paso (Stenum y Choi, 2021). La relación entre el costo de energía y las asimetrías de pasos durante la carrera ha sido menos explorada. Los tiempos de paso de carrera asimétricos, generados a través de un metrónomo audible producen un mayor costo metabólico (Beck et al. 2018). Los diferentes tiempos de paso también producen fuerzas de reacción del suelo asimétricas y, por lo tanto, diferente rigidez mecánica de las piernas (Beck et al. 2018). Los atletas que usan prótesis elásticamente pasivas específicas para correr también mostraron asimetrías en la rigidez de las piernas (McGowan et al. 2012), con un impacto diferente en el costo metabólico para los atletas con amputación unilateral (Beck et al. 2017b) y bilateral (Beck et al. 2017a).

En algunos trabajos se ha discutido las fuentes del alto costo de los modos de locomoción asimétricos. Fiers et al. (2013) explicaron las asimetrías asociadas a las diferentes funciones de *tras* y *del*, mostrando que durante el galope la cadera disipa una gran cantidad de energía en la pierna trasera y los extensores de la cadera en la pierna delantera generan gran cantidad de potencia. Las ideas desarrolladas en el Capítulo 3 apoyan esta lectura mostrando una activación temprana de la sinergia de aceptación de peso.

Andrada et al. (2016) aplicaron el modelo B-SLIP al galope y demostraron que un aumento de la rigidez de *tras* con respecto a *del*, conduce a ciclos de paso que recorren más distancia más largas, reduciendo el CoT (Andrada et al. 2016). Este estudio sugiere un aprovechamiento de las asimetrías de rigidez entre ambas piernas en el galope para minimizar el CoT. El objetivo del trabajo es investigar la relación entre el gasto metabólico, las asimetrías de los parámetros durante un ciclo de paso y las asimetrías de la rigidez de la pierna en el galope a diferentes velocidades. A continuación de desarrollan 3 hipótesis: (i) la relación entre el gasto de energía y la velocidad permite confirmar un CoT decreciente en el rango de velocidad estudiado; (ii) la disminución del

CoT está correlacionada con cambios en la asimetría de paso; (iii) la disminución del CoT se correlaciona con un aumento de la rigidez de la pierna trasera con respecto a la rigidez de la pierna delantera.

4.2. Resultados

Energética

La potencia metabólica en el galope siempre presentó valores más altos que para la carrera, aunque una pendiente similar puede ser observada entre ambos tipos de locomoción (4.1A). Existe una dependencia de la potencia metabólica con la velocidad tanto en el galope ($p = 0.001$) como en la carrera ($p < 0.001$). La Figura 4.1B muestra el CoT del galope y la carrera a diferentes velocidades. El CoT de la carrera fue casi constante en el rango de los 4 J/kg.m y no se ve afectado por el incremento de la velocidad ($p = 0.057$). El CoT del galope fue siempre mayor que el de la carrera, pero con una tendencia a decrecer con el aumento de la velocidad ($p = 0.047$).

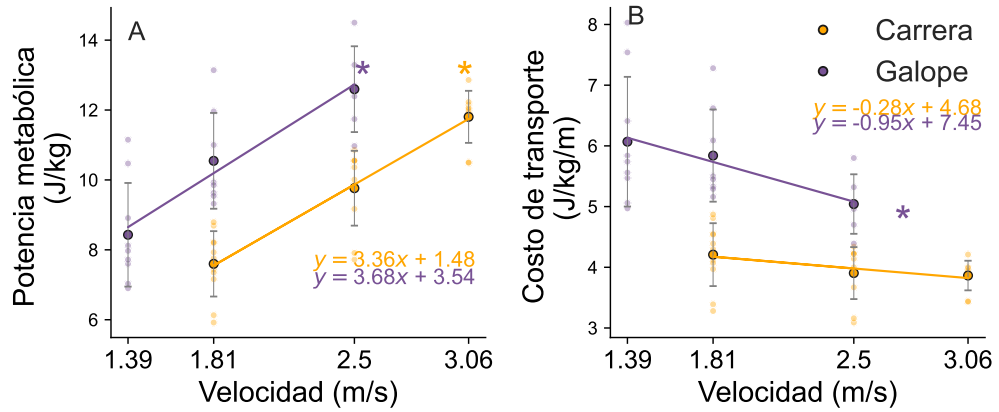


Figura 4.1: Potencia metabólica (A) y costo de transporte (B) en función de la velocidad durante la carrera y el galope. Las líneas representan un ajuste lineal de las variables. Los círculos grandes muestran el promedio (con desviaciones estándar), mientras que los círculos pequeños representan datos individuales. Los asteriscos (*) indican que la velocidad afecta a la variable dependiente (Kruskal-Wallis, $p < 0.05$).

Asimetrías de paso

La Figura 4.2 muestra cómo varían las asimetrías en los parámetros espacio-temporales cuando aumenta la velocidad. Los resultados sugieren que ni las

asimetrías temporales de paso, ni los tiempos relativos de paso cambian con el incremento de velocidad ($p > 0.05$, prueba de Kruskal-Wallis). En la Figura 4.3

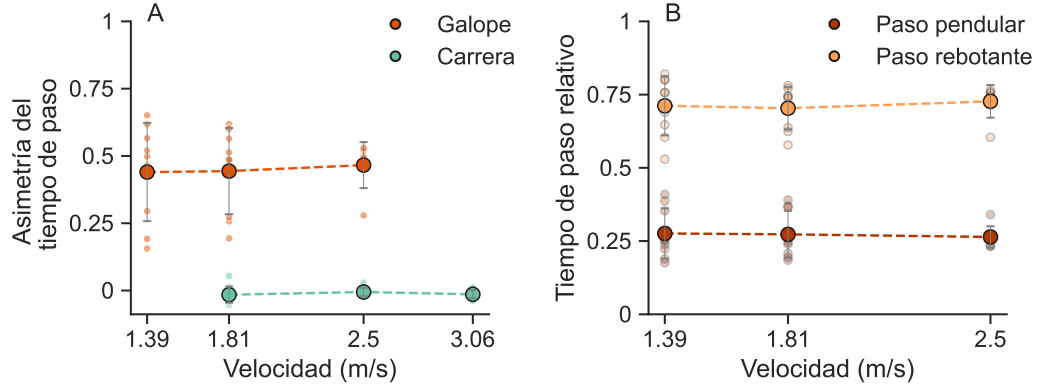


Figura 4.2: Asimetrías de tiempo de paso en el galope y la carrera (A); y tiempo relativo de paso en el galope (B). Los círculos grandes muestran valores promedios (con desviaciones estándar), mientras que los círculos pequeños muestran datos de cada sujeto.

puede observarse una dependencia de la asimetría de la longitud de paso con la velocidad ($p = 0.02$, prueba de Kruskal-Wallis). Esta asimetría tiende a cero y es determinada por un aumento en la longitud relativa del paso rebotante y por un decrecimiento en la longitud relativa del paso pendular ($p = 0.02$ y $p = 0.03$, respectivamente; Figura 4.3B). Como es esperado, durante la carrera se observan valores de asimetrías cercanos a cero.

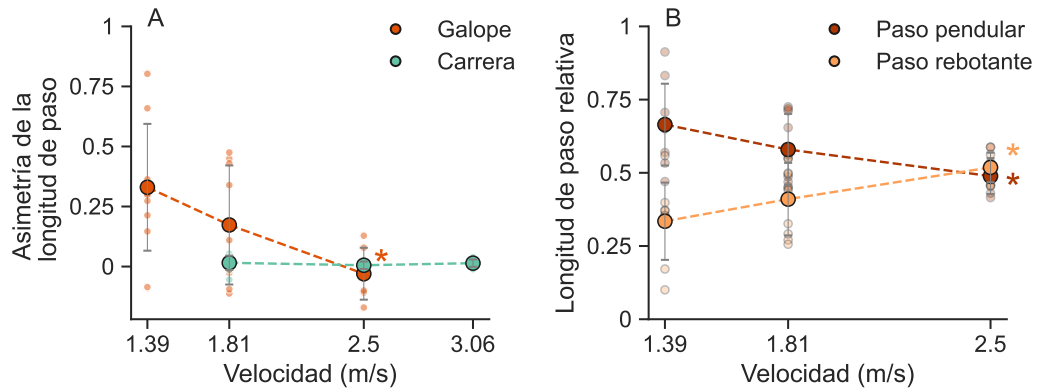


Figura 4.3: Asimetrías de longitud de paso en el galope y la carrera (A); y longitud relativa de paso en el galope (B). Los círculos grandes muestran valores promedios (con desviaciones estándar), mientras que los círculos pequeños muestran datos de cada sujeto.

Rigidez mecánica de la pierna

Durante el galope, la rigidez de la pierna fue significativamente mayor en la pierna trasera que en la delantera a todas las velocidades ($p = 0.022$ a 1.39 m/s, $p = 0.045$ at 1.81 m/s y $p = 0.042$ a 2.5 m/s), y además parece crecer más rápido al aumentar la velocidad (ver valor de la pendiente en la Figura 4.4A). La pierna delantera del galope y la carrera muestran valores comparables de rigidez mecánica dado que no existen diferencias significativas ($p = 0.504$ y $p = 1$ a 1.81 m/s y 2.5 m/s, respectivamente; Figura 4.4A). El test de Kuskal-Wallis demuestra que no existen efectos de la asimetría de rigidez durante el galope ($p = 0.984$).

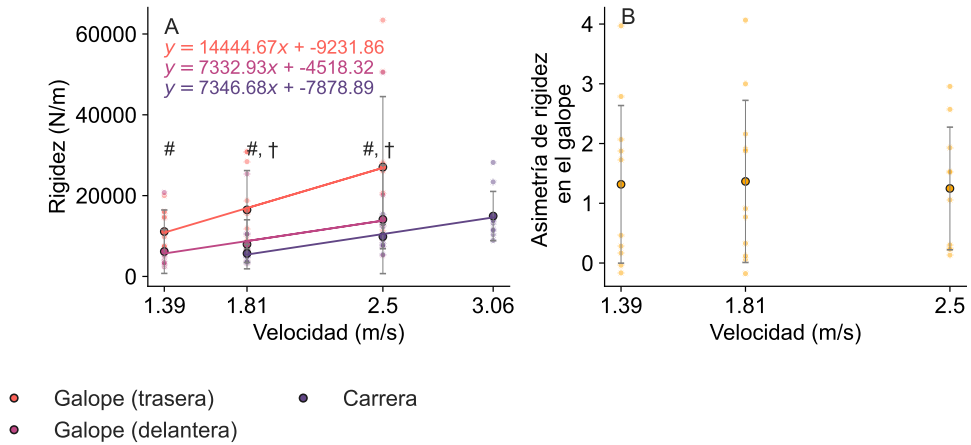


Figura 4.4: Rigidez de las piernas en función de la velocidad para galope y carrera. Los círculos grandes muestran valores medios (con desviaciones estándar), mientras que los círculos pequeños representan datos individuales. Las líneas representan un ajuste lineal de los datos de rigidez. El numeral (#) indica diferencias significativas entre la rigidez de las piernas del galope, mientras que la cruz (†) muestra diferencias estadísticas entre la rigidez de las carrera y la rigidez de la pierna trasera durante el galope. Para la carrera, la rigidez se calculó solo para la pierna que funciona como pierna trasera durante el galope.

4.3. Discusión

Energética

El gasto de energía, expresado como Potencia metabólica, fue más alto en el galope que en la carrera a la misma velocidad (Figura 4.1A). Sin embargo, en ambos tipos de locomoción la tasa de incremento del gasto tuvo un valor

similar (3.68 para el galope vs. 3.36 para la carrera). Así, la recta de regresión lineal del galope aparece paralela y desplazada hacia la izquierda con respecto a la línea de tendencia de la carrera (Figura 4.1A). Como es esperado, el CoT de la carrera fue alrededor de 4 J/Kg.m, independiente de la velocidad en el rango de velocidades medido (Farley y McMahon, 1992; Saibene y Minetti, 2003) y similar a la pendiente de la curva de potencia metabólica en función de la velocidad (Figura 4.1), dado que el valor del término independiente está cerca de cero (C. R. Taylor et al. 1970). El CoT del galope fue también similar a otros trabajos siendo siempre mayor que el costo metabólico de la carrera, pero con una tendencia a decrecer cuando la velocidad incrementa (A. Minetti, 1998; A. Minetti et al. 2012; Pavei et al. 2015) (Figura 4.1B). Sin embargo, el término independiente de la regresión lineal del galope no tiene un valor despreciable (alrededor de 3.5 W/kg), mostrando el por qué de la tendencia decreciente del costo metabólico del galope hacia un valor asintótico equivalente al de la pendiente de la curva de potencia metabólica vs velocidad (Pagano et al. 2018; C. R. Taylor et al. 1982) (Figura 4.1B).

Estas características de las curvas de potencia metabólica del galope y la carrera (misma pendiente y diferente término independiente) podría explicar, al menos desde un punto de vista matemático, la diferencia entre el CoT del galope y el de la carrera a bajas velocidades, y el acercamiento progresivo del CoT del galope hacia el CoT de la carrera cuando aumenta la velocidad (Pagano et al. 2018; C. R. Taylor et al. 1982) (Figura 4.1). El alto costo del galope comparado con su contraparte cuadrúpeda (A. Minetti et al. 1993), y su baja eficiencia (Pavei et al. 2015), han sido discutidos pero no completamente explicados. Se ha establecido que el galope podría verse favorecido sobre otros tipos de locomoción en condiciones de baja gravedad (Ackermann y van den Bogert, 2012; A. Minetti et al. 2012) y su CoT en estas condiciones podría ser comparable al de la carrera (Pavei et al. 2015). Estos resultados apuntan a un componente gravitacional del CoT, el cual debería estar relacionado a las oscilaciones verticales del centro de masa, y finalmente, a las variaciones de energía potencial que contribuyen al trabajo externo (G. A. Cavagna et al. 1977). Sin embargo, el trabajo externo del galope no es significativamente mayor al de la carrera a la misma velocidad (Pavei et al. 2015). Fiers, et al (2013) apuntaron a la mecánica de los miembros inferiores a los efectos de explicar el CoT incrementado en el galope. De acuerdo a los autores, la principal diferencia fue localizada a nivel de las articulaciones de la cadera. El rol asimétrico de

los segmentos podría causar un trabajo negativo mayor, y consecuentemente mayor disipación de energía en la pierna trasera y mayor generación de trabajo positivo de la pierna delantera (Fiers et al. 2013). Además, las altas frecuencias de ciclo en el galope con respecto a los tipos de locomoción simétricos discutidas en el Capítulo 3, podrían contribuir al incremento del trabajo mecánico interno, y así aumentar el costo metabólico.

Asimetrías de paso

El impacto de las asimetrías de paso en el costo metabólico ha sido evaluado a partir de adaptaciones a la marcha en caminadoras de cintas divididas (Finley et al. 2013). La forma en que la longitud de paso y el tiempo de paso determinan las características metabólicas en la locomoción aún está bajo debate, sin embargo ha sido demostrado recientemente que los humanos saludables adaptan valores de asimetría de tiempo de paso que minimizan el costo metabólico (Stenum y Choi, 2020). El galope representa un buen modelo experimental para evaluar estos parámetros y cómo son modificados, para reducir el costo metabólico. La asimetría de tiempo de paso en el galope no muestra diferencias significativas a diferentes velocidades (Figura 4.2A). Por tanto, la reducción del CoT asociada con el incremento de velocidad no parece estar relacionado con la disminución de esta asimetría. La duración relativa de cada paso parece mantenerse constante con el incremento de velocidad manteniendo una relación constante de 3:1 entre la duración relativa de paso rebotante y la del paso pendular (4.2B).

Por otra parte, la presencia de asimetrías en el tiempo de paso durante la carrera incrementa el costo de transporte. Cuando las asimetrías son producidas a través de metrónomos audibles, los sujetos mantienen los mismos tiempos de contacto pero cambian el tiempo de balanceo aplicando diferentes magnitudes promedio de fuerza de reacción del suelo (Beck et al. 2018). De acuerdo a Beck et al. (2018), esto podría afectar los mecanismos de ahorro de energía mecánica y por tanto explicar el alto costo. El presente trabajo muestra que a 2.5 m/s las asimetrías de tiempo de paso en el galope aún existen a pesar de tener un costo metabólico similar al de la carrera. Estos resultados pueden explicarse por la diferente estrategia utilizada en el galope basada en el uso diferentes DF para cada pierna. Esta estrategia, podría ser una adaptación del diferente rol que juega cada una de las piernas (Figura 3.1). En otras palabras, una for-

ma de manejar las asimetrías temporales de paso podría ser usando diferentes mecanismos para ahorrar energía, como se hace durante el galope.

Un resultado que se destaca de las asimetrías en la longitud de paso es que a medida que la velocidad aumenta, la asimetría en la longitud de paso decrece a un valor promedio de aproximadamente cero, mostrando que la longitud de paso es casi simétrica a 2.5 m/s (Figura 4.3) . Este hecho podría ser un determinante de la reducción del CoT a medida que aumenta la velocidad, a pesar del comportamiento independiente entre la velocidad y la asimetría temporal de paso en el galope. Ha sido demostrado que durante las adaptaciones de marcha en caminadoras de cinta dividida, los humanos priorizan reducir la asimetría en la longitud de paso sobre la reducción de la asimetría del tiempo de paso (Finley et al. 2013) y esta estrategia lleva a una reducción del costo metabólico durante la locomoción asimétrica (Stenum y Choi, 2020).

En el galope, la asimetría de la longitud de paso a bajas velocidades se caracterizó por tener el paso de rebote más corto que el paso pendular (Figura 4.3B). Este comportamiento es atípico, dado que generalmente la transición de tipos de paso con mecanismo pendular (como la marcha) a tipos de paso con mecanismo de rebote (como la carrera) se acompaña de un alargamiento de los pasos para alcanzar mayores velocidades. El rendimiento en tipos de paso con rebote está impulsado por el almacenamiento y la recuperación de energía elástica durante el ciclo del paso (modelo resorte-masa), aumentando la energía mecánica disponible sin afectar el costo metabólico (Cappellini et al. 2010; Saibene y Minetti, 2003). De hecho, los pasos rebotantes cortos podrían causar un funcionamiento ineficiente del mecanismo elástico y además generar aumentos de la frecuencia del ciclo de paso para alcanzar las velocidades demandadas, produciendo alta potencia metabólica a bajas velocidades (Figura 4.1). Varios factores podrían contribuir a reducir la eficiencia del sistema resorte-masa en el galope con respecto a la carrera, como la rigidez de las piernas y una transferencia de energía insuficiente durante la fase de empuje discutida en el Capítulo 3. En el galope, la mayor parte de la energía elástica la almacena la pierna trasera, pero es necesaria una mejor recuperación por parte de la pierna delantera para proporcionar un mayor empuje para el despegue. La asimetría inusual en la longitud de pasos que se da en el galope, con pasos rebotantes más cortos que los pasos pendulares, particularmente a velocidades más bajas, podría explicar el alto costo metabólico del galope. Los pasos rebotantes son más demandantes de energía con respecto a los pasos pendulares, mientras que

en esta fase del ciclo de paso, tanto la energía potencial como la cinética del centro de masa del cuerpo aumentan al mismo tiempo, haciendo inútil el mecanismo pendular de recuperación de energía (Saibene y Minetti, 2003). Cuando los pasos de rebote se hacen más largos (y la asimetría de la longitud de paso se aproxima a cero), el CoT disminuye, alcanzando valores cercanos a la carrera. Si fuera posible revertir la asimetría de la longitud del paso como se da en la adaptación prolongada (40 minutos) de marcha en caminadoras de cinta dividida (Sánchez et al. 2021), o dando pasos rebotantes aún más largos como sugieren los experimentos en baja gravedad simulada (Pavei et al. 2015), podría mejorar el rendimiento del galope. Sin embargo, es posible que existan limitaciones mecánicas y fisiológicas, como cargas articulares o fatiga (Stenum y Choi, 2020), que impidan dar pasos rebotantes más largos durante el galope.

Rigidez mecánica de la pierna y asimetrías

Ha sido demostrado que la rigidez de la pierna y el tiempo de contacto con el suelo son optimizados para reducir el costo metabólico de la carrera (Moore et al. 2019). Los resultados de este trabajo determinaron que en el galope, al aumentar la velocidad, la rigidez aumenta más rápido en la pierna trasera que en la delantera (Figura 4.4A). Estas tendencias siguen la línea del trabajo R. Taylor, 1978, que predijo que a medida que la velocidad aumenta se necesitan «resortes más rígidos» para almacenar energía elástica adicional durante los tipos de paso rebotante. Este tipo de «resortes» deberían proporcionarse reclutando más fibras en los miembros inferiores (R. Taylor, 1978). Además, los cuadrúpedos que galopan pueden incrementar la rigidez mecánica del cuerpo entero incluyendo un «resorte» en la columna vertebral (A. Minetti et al. 1993; R. Taylor, 1978).

No fueron encontradas diferencias significativas en la rigidez entre la pierna delantera del galope y la carrera, mostrando un comportamiento mecánico similar durante la fase de apoyo (Figura 4.4). Similaridades entre la carrera y la pierna delantera que galopa pueden también verse en algunos parámetros espacio-temporales y en el análisis de sinergias musculares (ver Capítulo 3). Desde el punto de vista mecánico y también desde el punto de vista de la activación muscular, la pierna delantera del galope parece comportarse de la misma forma que lo hace la pierna que está corriendo. La mayor rigidez mecánica que presenta la pierna trasera del galope, con respecto a la pierna delantera y a la

de la carrera, podría explicar la necesidad de transmitir la gran cantidad de energía mecánica negativa a través de los músculos, para almacenarla en las estructuras elásticas (tendones).

De acuerdo al modelo desarrollado por Andrada y colaboradores (2016), valores de rigidez más altos de la pierna trasera y con mayor asimetría en la rigidez mecánica entre ambas piernas incrementan la longitud del ciclo de paso (Andrada et al. 2016), y por lo tanto hacen posible decrecer el CoT. Los resultados experimentales del presente trabajo soportan estas predicciones de forma parcial, mostrando que el CoT decrece y que la rigidez mecánica de la pierna trasera tiene una pendiente mayor que la de la pierna delantera. Sin embargo, la asimetría relativa de la rigidez entre ambas piernas no se modifica con el aumento de velocidad (Figura 4.4). Fiers y colaboradores (2013) sostienen que hay una cierta cantidad de transferencia de energía entre la pierna trasera y la pierna delantera durante la fase pendular del galope, pero la energía elástica almacenada en la pierna trasera durante el aterrizaje no se transfiere de forma eficiente durante el doble apoyo. Evidentemente, los humanos no son capaces usar el «resorte» adicional del tronco y la columna vertebral para mejorar la longitud del ciclo a velocidades lentas, como sí lo hacen los cuadrúpedos.

Los parámetros espacio-temporales durante el galope determinan que existe una pobre eficiencia de la transferencia de energía a bajas velocidades. Junto con la ausencia de un «resorte adicional», podrían sugerirse como los principales determinantes del alto costo del galope a bajas velocidades en condiciones de gravedad normal.

4.4. Conclusiones

La potencia metabólica durante el galope y durante la carrera crece a la misma tasa cuando aumenta la velocidad, pero el costo de transporte fue mayor en el galope. En el galope a bajas velocidades, pasos rebotantes más cortos que los pendulares determinan un alto costo metabólico. Los incrementos de rigidez mecánica en la pierna trasera cuando los humanos galopan están relacionados con el alargamiento de los pasos rebotantes. Posiblemente, exista una pobre transferencia de energía entre la pierna trasera y la pierna delantera que restringe la posibilidad de mejorar el rendimiento de este modo de locomoción. Por tanto, incrementar la longitud de los pasos rebotantes a los efectos de alcanzar mayores velocidades y menor costo metabólico, podría es-

tar limitado por restricciones mecánicas y fisiológicas. Durante el galope, el comportamiento de las asimetrías de paso frente a los aumentos de velocidad, muestra patrones similares a los detectados durante las adaptaciones de la marcha en caminadoras de cintas divididas. Además, el presente trabajo sugiere al galope como posible paradigma experimental para estudiar los efectos de las asimetrías sobre el costo metabólico de la locomoción. En conclusión, el galope de los humanos a bajas velocidades en la superficie terrestre requiere un gran esfuerzo para un resultado muy pobre, en términos de rendimiento.

Capítulo 5

Desacoplando la frecuencia de ciclo del duty factor

5.1. Introducción

El Duty factor DF es un parámetro utilizado para describir la locomoción que indica la proporción de tiempo que un pie está apoyado en el piso con respecto a la duración total del ciclo locomotor (A. Minetti, 1998). Por tanto, es un parámetro de interés que describe el tiempo relativo que tienen los músculos para realizar fuerza contra el suelo durante la locomoción. El impacto del en la cinemática y energética de la locomoción ha sido previamente estudiado por algunos autores (Bonnaerens et al. 2021; Lussiana et al. 2019; A. E. Minetti, 1998). A pesar de estos trabajos, la relación entre el DF y los patrones de activación muscular ha sido menos explorada. Beck y colaboradores (2020) demostraron con un elegante diseño experimental que la potencia metabólica necesaria para desarrollar una determinada fuerza promedio es inversamente proporcional al tiempo relativo de aplicación de la fuerza; demostrando el impacto del DF en el gasto metabólico. Estos autores sugieren que dicho comportamiento se debe a un mayor volumen de activación muscular cuando el tiempo relativo de contacto es menor. Otros trabajos también asociaron picos de fuerzas musculares reducidos cuando los DF se ven incrementados (Bonnaerens et al. 2019).

En los tipos de locomoción simétricos, como marcha y carrera, el DF está siempre acoplado a la frecuencia de paso. Es decir, si se aumenta la velocidad para aumentar la frecuencia de ciclo (F_c), ese cambio irá acompañado de un

cambio en el DF (A. E. Minetti, 1998). Una pregunta relevante es cómo varían los patrones de activación muscular cuando el DF se modifica de forma aislada y qué tan sensibles son a los cambios en este parámetro. En este sentido, el abordaje clásico para modificar el DF durante la locomoción aumentando la velocidad de avance no parece adecuado, dado que implica una modificación de la F_c también. Para responder la pregunta inicial se necesita desacoplar la F_c del DF . Es decir, es necesario contar con diseños experimentales que permitan generar tiempos de apoyo relativos distintos sin cambiar la F_c . Los intentos de evaluar el DF independiente de la F_c para ver el impacto de este parámetro en las características de locomoción han sido escasos (Beck et al. 2020), dada la dificultad para desacoplar estas características. Dada su condición asimétrica, el galope humano es un modelo experimental que podría desacoplar estas características cuando se realiza a velocidad constante, manteniendo la F_c fija y un DF distinto para cada pierna, haciendo posible explorar cómo se comportan los músculos en estas condiciones.

Un punto central es que este tipo de locomoción presenta características espacio-temporales, mecánicas y patrones de sinergias musculares similares a la carrera en una de las piernas (la delantera); mientras que la pierna trasera no presenta características (temporales) compartidas ni con la marcha ni con la carrera (ver Capítulos 3 y 4). Este hecho plantea un escenario de comparación adicional, en donde podría evaluarse cómo varían los patrones de activación muscular cuando el DF se mantiene pero la F_c se modifica; comparando la pierna delantera del galope con la carrera.

El objetivo de este trabajo es evaluar los patrones de activación muscular en el dominio tiempo-frecuencia a los efectos de establecer cómo los DF impactan sobre los patrones de activación muscular en distintos escenarios donde el DF es desacoplado de la F_c .

5.2. Resultados

Duty factor y frecuencia de ciclo

La pierna trasera muestra un comportamiento que define el Escenario 1, en donde la frecuencia de ciclo aumenta y el DF se reduce cuando cambia el tipo de paso. La Figura 5.1 muestra cómo la F_c y el DF cambian en cada tipo de locomoción a diferentes velocidades. El DF de la pierna delantera en el galope no presenta diferencias significativas con respecto al DF de la carrera, mientras que la F_c sí cambia con el tipo de paso. Este comportamiento identifica el Escenario 2.

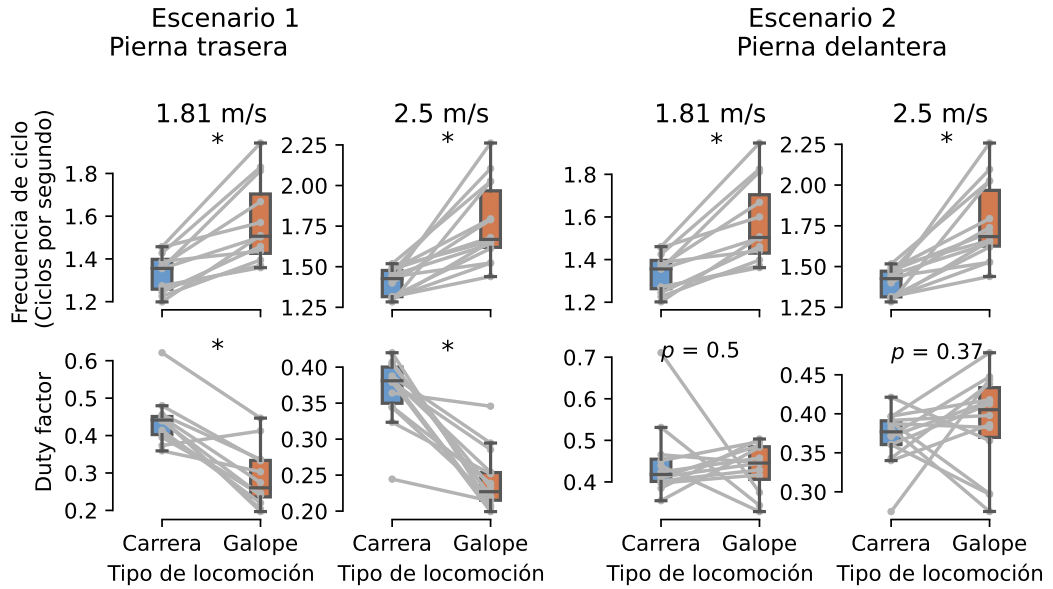


Figura 5.1: Duty factor y frecuencia de ciclo para carrera y galope a distintas velocidades en ambas piernas. Los puntos y líneas grises representan los datos individuales. Los asteriscos (*) identifican diferencias significativas en el Duty factor o la frecuencia de ciclo entre galope y carrera. La significancia fue establecida con $\alpha < 0.05$. El valor p en las comparaciones donde existieron diferencias significativas fue siempre menor a 0.001.

La Figura 5.2 ilustra el Escenario 3, en donde es comparado el DF y la F_c entre ambas piernas durante el galope. Este escenario describe, lógicamente, la misma F_c para ambas piernas pero un DF menor en la pierna trasera que en la delantera.

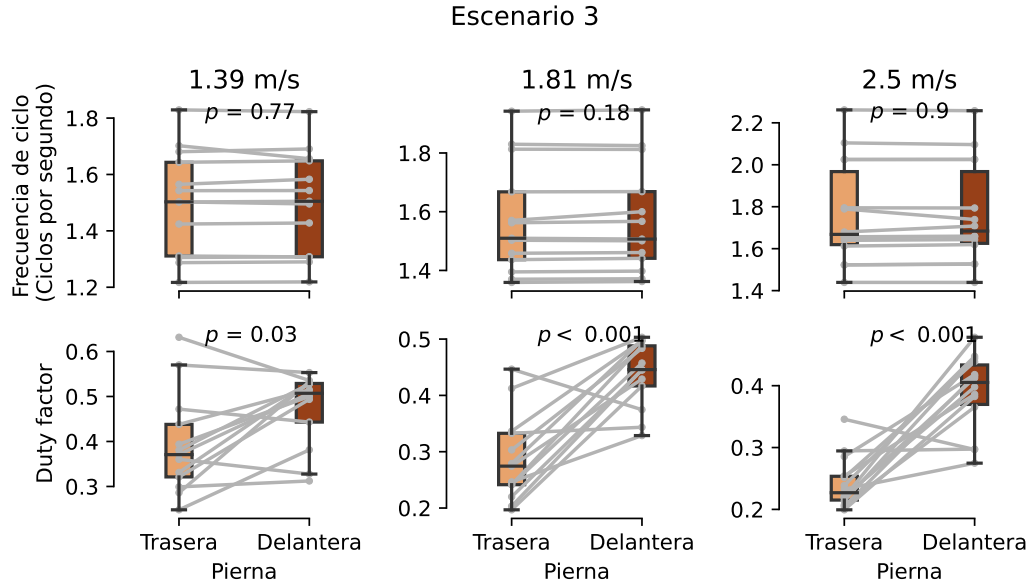


Figura 5.2: Duty factor y frecuencia de ciclo en ambas piernas para el galope. Los puntos y líneas grises representan los datos individuales. La significancia fue establecida con $\alpha < 0.05$. El comportamiento de ambos parámetros durante el galope representa el Escenario 3 de comparación, en donde la frecuencia de ciclo no se modifica y sí lo hace el Duty factor.

Patrones tiempo-frecuencia de EMG

Escenario 1 - Crece frecuencia de ciclo, decrece Duty factor

En este escenario se describe la comparación entre la pierna trasera del galope y la carrera, donde la F_c aumenta y el DF disminuye. Se observan cambios en la distribución de intensidad relativa de EMG en el músculo Tibial Anterior en ambas velocidades evaluadas, además a 1.81 m/s también existen diferencias significativas en los músculos Recto Femoral y Gastrocnemio Medial (Figura 5.3). Estos cambios describen que a 1.81 m/s, para el Tib existió mayor intensidad relativa en la pierna delantera del galope en las frecuencias menores a 90 Hz, aproximadamente (frecuencias centrales 18, 37 y 62 Hz) y menor intensidad en las altas frecuencias (mayores a 90 Hz) con respecto a la carrera (frecuencias centrales 128, 170, 271, 330 y 395 Hz.). A la misma velocidad se reprotan diferencias significativas en el músculo RF, en donde para bajas frecuencias (frecuencias centrales 18 y 37 Hz) la carrera presenta mayor intensidad y para las altas frecuencias (92, 128, 218 y 271 Hz) la pierna trasera del galope presenta mayor intensidad. El GasMed también mostró mayor intensidad en la frecuencia central de 218 Hz de la pierna trasera del galope a 1.81 m/s. A 2.5 m/s las diferencias parecen atenuarse en cuanto a número de músculos con diferentes patrones tiempo-frecuencia. El Tib es el único músculo que presenta patrones distintos entre la carrera y la pierna trasera del galope (Figura 5.3) a 2.5 m/s, con un comportamiento similar al observado a 1.81 m/s.

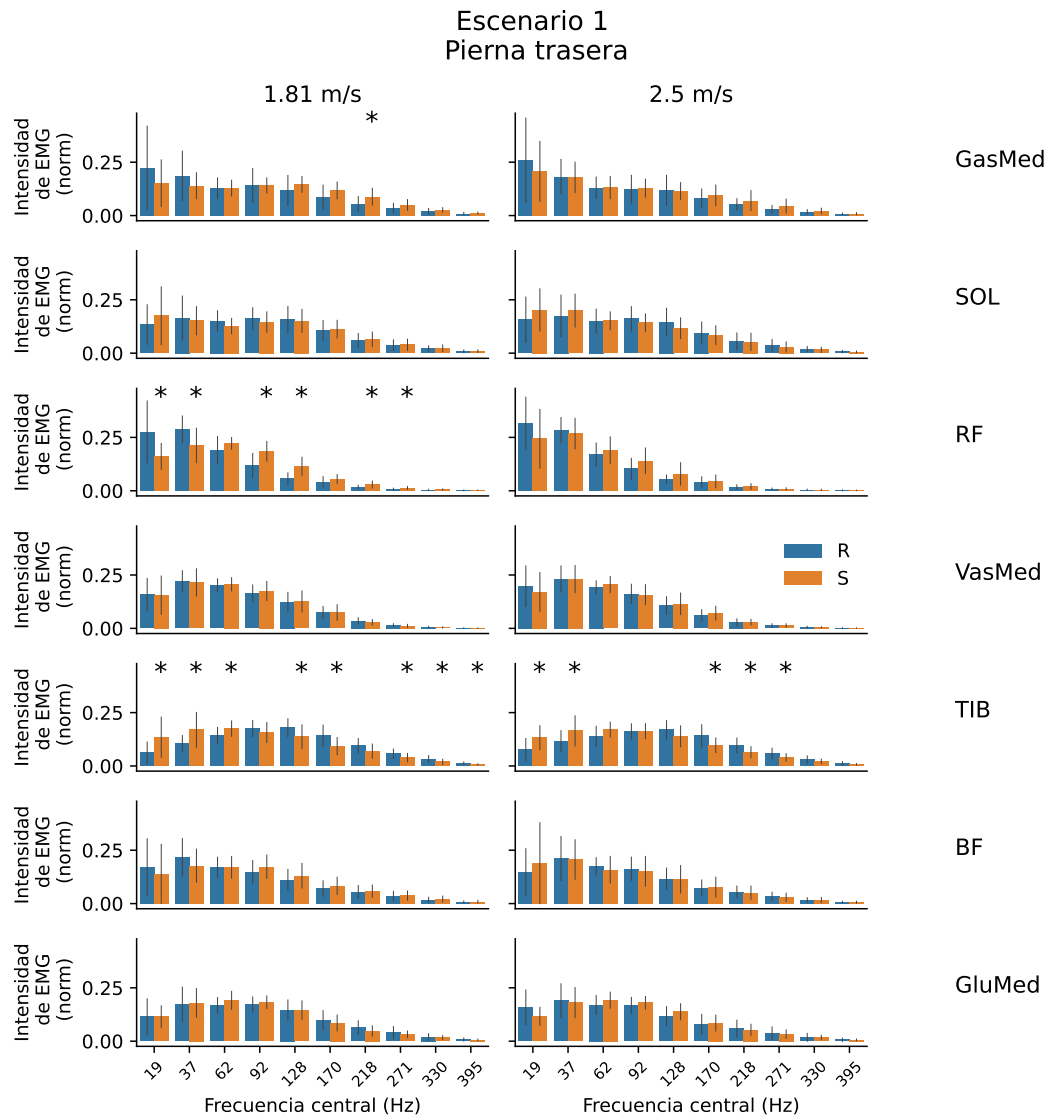


Figura 5.3: Distribución en frecuencias de la intensidad de las señales de EMG para cada tipo de locomoción en la pierna trasera a 1.81 m/s y 2.5 m/s. Los asteriscos (*) indican diferencias significativas en la intensidad relativa entre carrera (R) y galope (S) para una banda de frecuencia específica.

Escenario 2 - Igual Duty factor, distinta frecuencia frecuencia de ciclo

El Escenario 2 queda descrito por la comparación de los parámetros espacio-temporales de la carrera y de la pierna delantera del galope, en donde el DF no cambia pero sí lo hace la F_c . En este escenario de comparación, no se encontraron diferencias significativas en los patrones tiempo-frecuencia de ningún músculo evaluado (Figura 5.4).

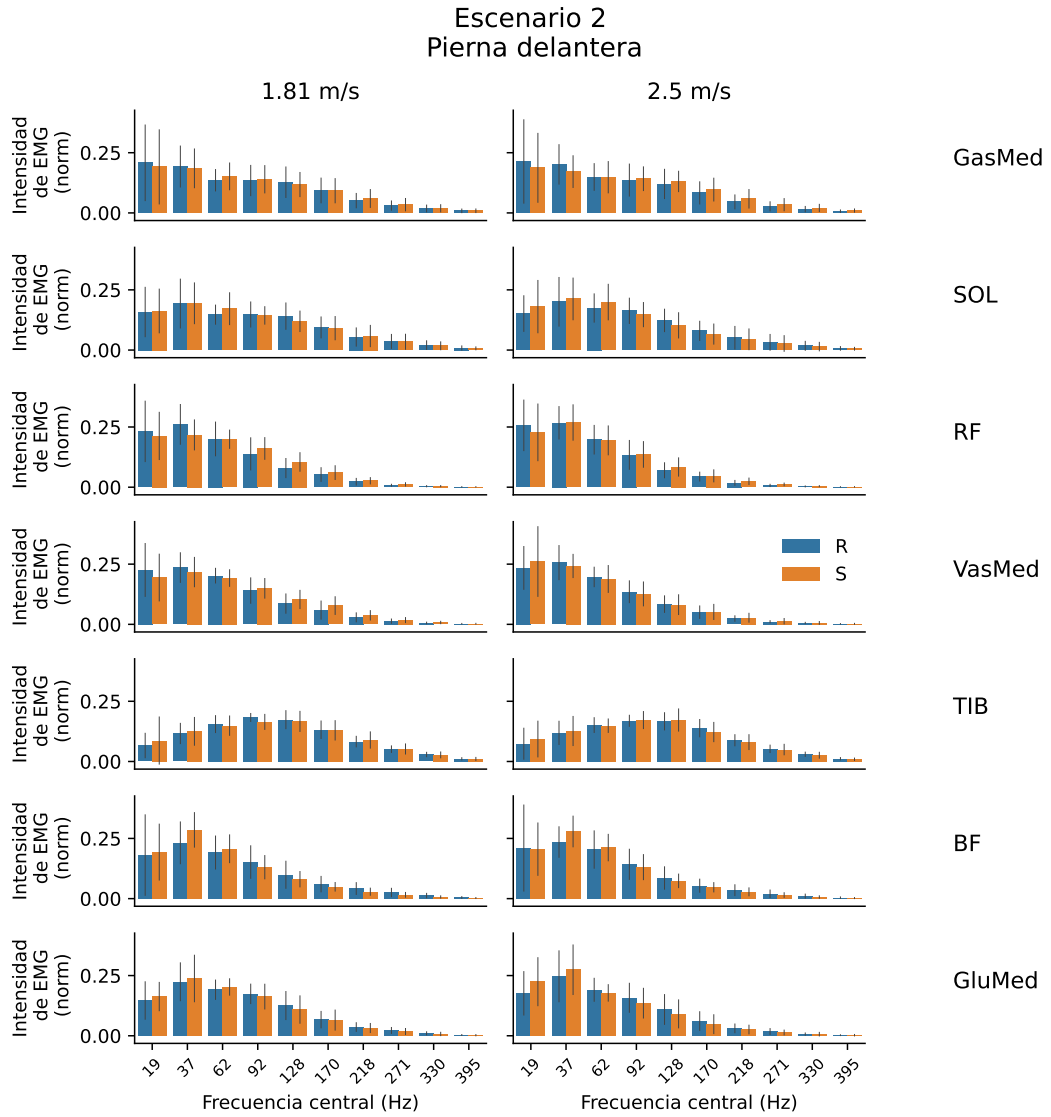


Figura 5.4: Distribución en frecuencias de la intensidad de las señales de EMG para cada tipo de locomoción en la pierna delantera a 1.81 m/s y 2.5 m/s. Los asteriscos (*) indican diferencias significativas en la intensidad relativa entre carrera (R) y galope (S) para una banda de frecuencia específica.

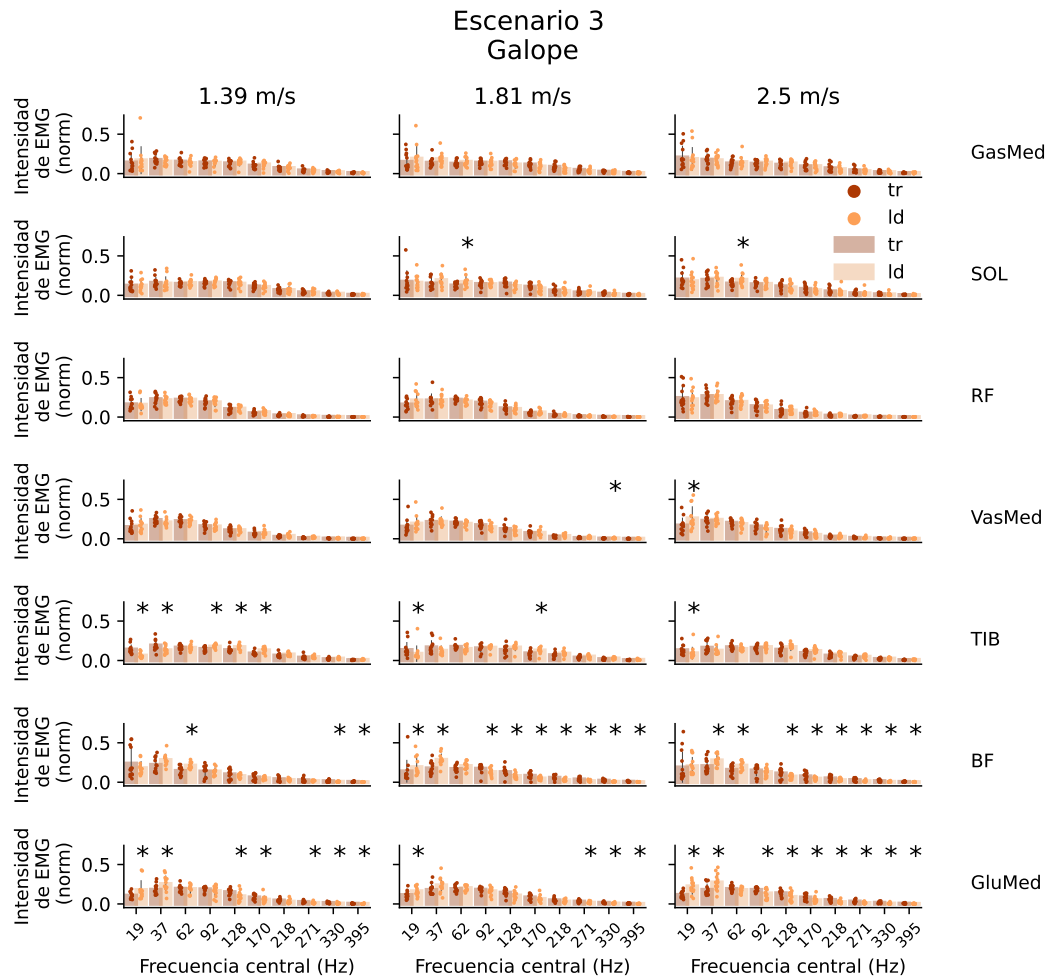


Figura 5.5: Distribución de frecuencias en las señales de EMG para en el galope en ambas piernas a las tres velocidades evaluadas. Los asteriscos (*) indican diferencias significativas en la intensidad relativa entre la pierna trasera (tr) y la delantera (ld) para una banda de frecuencia específica.

Escenario 3 - Distinto Duty factor, misma frecuencia de ciclo

Los resultados de la Figura 5.5 muestra diferencias entre ambas piernas en los patrones tiempo-frecuencia principalmente en los músculos extensores de cadera (Bíceps Femoral y Glúteo Medio) a todas las velocidades evaluadas. También se observan pequeñas diferencias en los músculos Sóleo, Vasto Medial y Tibial Anterior (Figura 5.5). Es notable la mayor intensidad en la pierna delantera a bajas frecuencias y más intensidad en la pierna trasera a altas frecuencias en GluMed y BF. El músculo Tibial Anterior también presenta diferencias a todas las velocidades, pero parecen atenuarse con el aumento de la velocidad (Figura 5.5).

5.3. Discusión

El presente trabajo se enfoca en entender qué tan sensibles son los patrones tiempo-frecuencia de señales de EMG a las características espacio-temporales cuando estas son desacopladas. El diseño propuesto implica comparar la señal de EMG procesada en escenarios donde el DF y la F_c se modifican de forma independiente mediante un modelo experimental de locomoción asimétrico como el galope. Para conocer cómo influyen determinadas características en la cinemática y la energética de la locomoción es necesario aislar parámetros que generalmente cambian conjuntamente.

Duty factor y Frecuencia de ciclo

En los últimos años existieron intentos para desacoplar estas características. Beck et al. 2020, a través de su diseño experimental lograron desacoplar DF de F_c y realizar aportes sobre cómo impacta el DF en el costo metabólico. Otro trabajo demuestra que a partir de instrucciones verbales a los sujetos de experimentación es posible aumentar el DF durante la carrera en más de un 8 % (Bonnaerens et al. 2022). A pesar de describir un protocolo para aumentar el DF , esta modificación se acompaña de un aumento de la F_c , y por tanto no parece ser un protocolo adecuado para desacoplar ambos parámetros. Sin embargo, el trabajo de Nijs et al. 2022 sugiere que es posible modificar el DF sin cambiar la F_c cuando a las instrucciones verbales de aumentar el tiempo de apoyo se le suma un metrónomo audible que marque la F_c . Los resultados de este trabajo avalan al galope como un modelo experimental capaz de aislar el comportamiento de la F_c del DF generando tres escenarios para analizar los patrones tiempo-frecuencia (Figuras 5.1 y 5.2).

Patrones tiempo-frecuencia

Los resultados muestran que los patrones tiempo-frecuencia de la señal de EMG son sensibles a modificaciones en el DF (Figuras 5.3 y 5.5, Escenarios 1 y 3). Además, cuando no existen diferencias significativas en el DF , pero si en la F_c (Escenario 2, Figura 5.1), los patrones tiempo-frecuencia no se ven modificados (Figura 5.4).

La bibliografía sugiere un volumen de activación muscular mayor cuando la

fuerza ejercida promedio se mantiene pero el DF se reduce sin modificar la F_c (Beck et al. 2020). El diseño experimental del trabajo citado simula, en condiciones controladas, la contracción del músculo Sóleo durante un ciclo locomotor.

Por otra parte, cuando el DF varía existe la posibilidad de que puedan reclutarse distintos tipos de fibras musculares para adaptar la función muscular a las demandas mecánicas que requiere la tarea en cuestión (Lai et al. 2018; Lai et al. 2021). Existe sólida documentación sobre la posibilidad de extraer características de reclutamiento a partir de análisis tiempo-frecuencia de la señal de EMG, mostrando que la activación de fibras rápidas está asociada a la presencia de altas frecuencias en los espectros de las señales de EMG (Wakeling, 2009; Wakeling et al. 2002; Wakeling et al. 2001).

Los estudios que evalúan las características de reclutamiento durante la locomoción han reflejado aumento relativo en la intensidad de altas frecuencias en músculos asociados a la flexión plantar cuando se aumenta la velocidad o cuando se cambia el tipo de locomoción (Wakeling et al. 2002). El trabajo de Hodson-Tole y Wakeling, 2008 muestra que el aumento de inclinación (acompañado de un aumento del DF) durante la locomoción en roedores genera cambios hacia bajas frecuencias en señales de EMG en el músculo Gastrocnemio Medial de ratón. Otro estudio relevante, señala que se evidencia un aumento en el contenido de altas frecuencias en músculos extensores de tobillo de cabras cuando se desarrollan rápidas tasas de deformación muscular (S. S. Lee et al. 2013). Estos antecedentes están en línea con los resultados de este trabajo dado que en todas las condiciones mencionadas el Duty factor es modificado, sin embargo en estos trabajos no se ha abordado la posibilidad de aislar los cambios de DF de los cambios en la frecuencia de ciclo. Las condiciones experimentales de los trabajos citados son equivalentes a las que se presentan en el Escenario 1, en donde la frecuencia de ciclo y el DF se modifican de forma acoplada. En este sentido los resultados de nuestro trabajo identifican la modificación de las características de la señal de EMG del músculo Gastrocnemio Medial en el dominio tiempo-frecuencia como sugieren los antecedentes, pero también en otros músculos. La pierna trasera del galope es usada principalmente para amortiguar el aterrizaje luego de la fase de vuelo (Fiers et al. 2013) y presenta un DF de entre 0.2 y 0.3. Dadas estas condiciones parece lógico que el músculo Tib presente diferencias en los patrones tiempo-frecuencia, indicando posiblemente una modificación en las características de reclutamiento

con respecto a lo realizado en la carrera.

En la comparación entre la pierna delantera del galope y la carrera, donde se describe el Escenario 2, los patrones tiempo-frecuencia de las señales de EMG durante la fase de apoyo no cambian. Este es uno de los resultados más relevantes de este trabajo. En primer lugar se puede decir que las características de activación de los músculos se mantienen si las relaciones entre el tiempo de contacto y el tiempo de vuelo no cambian. En este sentido, el tipo de fibras reclutadas podría estar determinado por la combinación de ambos parámetros durante un ciclo locomotor. Esta relación tiene varias implicancias, por ejemplo en el costo energético. Es conocido, que la F_c desarrollada durante la locomoción está optimizada para una velocidad determinada. Posiblemente, esa minimización del gasto metabólico esté asociada a un patrón de reclutamiento muscular eficiente. Cuando el DF se mantiene pero la F_c aumenta (como en el caso del Escenario 2), el patrón de reclutamiento se mantiene (Figura 5.4) pero ya no es eficiente (ver Capítulo 4, Figura 4.1) para esa combinación de DF y F_c y el costo metabólico aumenta. A partir de los resultados, se sugiere que los aumentos de F_c se manifiesten, principalmente, vinculados a aumentos de la actividad muscular más que a cambios en el patrón de reclutamiento.

En el Escenario 3, cuando se mantiene la frecuencia de paso pero se modifica el DF , los espectros cambian la distribución de intensidad en las frecuencias. Los trabajos que han evaluado patrones de reclutamiento durante la locomoción generalmente han impuesto condiciones como el aumento de velocidad e inclinación. Estos diseños no permiten realizar asociaciones entre los parámetros espacio-temporales aislados y los patrones de activación muscular; y por tanto es difícil encontrar antecedentes en este sentido. Los resultados de este trabajo permiten sugerir que el DF es un parámetro que impacta sobre los patrones de reclutamiento durante la locomoción, mientras que cuando la frecuencia de ciclo es modificada manteniendo el mismo DF las características tiempo-frecuencia de la señal de EMG no cambian para ninguno de los músculos evaluados.

5.4. Conclusiones

Este trabajo confirma al galope como un modelo experimental útil para evaluar características espacio-temporales desacopladas, permitiendo modifi-

car el DF sin alterar la frecuencia de ciclo. Además, cuando es comparado con la carrera, presenta DF similares y F_c aumentados sumando un nuevo escenario de comparación. Los patrones tiempo-frecuencia de señales de EMG en músculos de miembro inferior no se ven modificados cuando el DF se mantiene, sugiriendo que el reclutamiento muscular está asociado a este parámetro. Cuando la F_c es modificada sin cambiar el DF , no parece alterar las señales de EMG de ningún músculo en el dominio tiempo-frecuencia, sugiriendo que los cambios de F_c no necesariamente están asociados cambios en las características de reclutamiento intra-muscular.

Capítulo 6

Discusión general

Este Capítulo intenta relacionar y dar contexto a los hallazgos que fueron descritos en los Capítulos 3, 4 y 5. El trabajo desarrollado pretende establecer las relaciones entre patrones de activación muscular, metabolismo energético y asimetrías espacio-temporales durante la locomoción usando como modelo experimental al galope humano.

En el Capítulo 3 es establecido que los músculos se organizan de la misma forma en los tipos de paso comunes (simétricos) y en el galope (asimétrico). Estas similitudes en los patrones de sinergia muscular entre pasos simétricos y asimétricos podrían significar un esquema de control común para todos los modos de locomoción humana existentes. Dada la analogía del galope humano con el galope de los mamíferos cursoriales, esto podría implicar circuitos neurales dedicados a la locomoción conservados desde un punto de vista evolutivo. Por tanto, las diferencias biomecánicas que describen los distintos tipos de paso están dadas por el momento en que son activados estos grupos musculares. Además, aparece un resultado relevante y es que el momento en que se activan las sinergias de la pierna delantera en el galope y en la carrera son muy similares. Sin embargo, la pierna trasera no comparte características temporales de activación muscular con ningún modo de locomoción.

El trabajo de asimetrías (Capítulo 4) explica las relaciones entre el gasto metabólico del galope (que disminuye con el aumento de velocidad) y el grado de asimetría de este tipo de locomoción a distintas velocidades. El costo excesivo durante el galope a bajas velocidades puede explicarse por el comportamiento de las asimetrías. Naturalmente, las transiciones entre tipos de locomoción están asociadas a aumentos de la longitud de paso. Durante el galope se da un

comportamiento inverso, en donde el paso rebotante (el más similar, mecánicamente, a un paso de carrera) es más corto que el paso pendular (el más similar a un paso de marcha). Esto podría implicar un uso no eficiente de energía en cada uno de estos pasos. Cuando la velocidad aumenta, el paso pendular reduce su longitud relativa mientras que el paso rebotante la aumenta, volviendo el ciclo de paso más simétrico en longitud (Figura 4.3). Este hecho va acompañado de una reducción en el costo de transporte (Figura 4.1), posiblemente por un mejor funcionamiento del mecanismo elástico cuando se dan estas condiciones. Esta tendencia implica que si se aumentara la velocidad aún más, la simetría podría invertirse teniendo pasos rebotantes más largos y pasos pendulares más cortos. Posiblemente, este hecho implique sobrecargas musculares o cargas no deseadas en las articulaciones e impidan alcanzar este comportamiento. La tendencia de las asimetrías en función del aumento de la velocidad recuerda a las adaptaciones de marcha en cintas divididas funcionando a distinta velocidad en donde los pasos se vuelven longitudinalmente simétricos, luego de un periodo de adaptación caminando con distintas velocidades en cada pie. Estos resultados posicionan al galope como un modelo útil para estudiar asimetrías y su impacto durante la locomoción. Otro aspecto discutido en el Capítulo 4 destaca la alta tasa de aumento de rigidez en la pierna trasera que está galopando, con respecto a la delantera. Posiblemente, la capacidad de dar pasos rebotantes más largos para mejorar la eficiencia está ligada a la posibilidad de la pierna trasera de amortiguar aterrizajes con mayor impacto. Por tanto, una mejora en la eficiencia de este paso podría estar dada por la capacidad de mantener alta la rigidez mecánica en la pierna trasera.

El Capítulo 5 discute los patrones de activación muscular en el dominio tiempo-frecuencia y su dependencia del DF en la carrera y el galope. Pocas veces fue evaluado el impacto de este parámetro aislado, en las características de la locomoción dado su acoplamiento con otros parámetros espacio-temporales como la F_c . El galope y la relación que tienen sus parámetros espacio-temporales con los de la carrera (Figuras 5.1 y 5.2), permite desacoplar estos parámetros y por tanto explorar los patrones de activación muscular en condiciones en donde el DF se mantiene pero la F_c no, o viceversa. En este sentido, los patrones de activación muscular en el dominio tiempo-frecuencia parecen ser sensibles al DF , pero no a la F_c . Esto implica que los patrones de activación muscular en la pierna delantera que galopa son iguales a los patrones durante la carrera, dado que el DF en ambas condiciones de locomoción no presenta diferencias

(Figura 5.1). Cuando se comparan los patrones en ambas piernas durante el galope muestran diferencias, principalmente, en los músculos extensores de cadera, a pesar de compartir la misma F_c (Figura 5.5). La modificación de los patrones tiempo-frecuencia de la señal de EMG está asociada a cambios en el reclutamiento de fibras musculares (Wakeling et al. 2002). En este sentido, el trabajo sugiere que las características de reclutamiento están determinadas por el tiempo relativo de apoyo, más que por la velocidad de avance o la frecuencia de ciclo.

6.1. Similitudes entre la pierna delantera del galope y la carrera

Los Capítulos 3, 4 y 5 muestran que existe similitud a varios niveles entre la pierna delantera en el galope y la carrera. A pesar de ser un tipo de paso distinto y de tener una frecuencia de paso mayor cuando las velocidades son iguales, correr y galopar a la misma velocidad hace que la pierna delantera del galope comparta las siguientes características con la carrera:

- Estructura de las sinergias
- Tiempo relativo de apoyo en el suelo (DF)
- Patrón tiempo-frecuencia de EMG

Desde el punto de vista cinemático este comportamiento fue advertido por Whitall y Caldwell (1992). Este hecho permite realizar algunas sugerencias sobre la posibilidad de usar el galope en prácticas deportivas o de rehabilitación clínica a los efectos de reproducir los movimientos realizados en la carrera, pero con una fase de doble apoyo que permite amortiguar mejor los impactos de la pierna delantera (McDonnell et al. 2017).

Una lectura posible que surge a partir de los resultados de este trabajo es que el galope puede describirse como un patrón que presenta características de activación muscular similares a los de la carrera en una pierna, mientras la otra pierna tiene la función de aterrizar luego del paso rebotante e intenta transferir la energía del aterrizaje a través de un paso pendular, para nuevamente iniciar un paso rebotante. En este caso, la pierna trasera presenta tiempos de contacto relativos muy pequeños que implican altas fuerzas de reacción del suelo durante el contacto.

En los últimos años fueron publicados artículos que comparan la mecánica de la carrera con la del *skipping* bilateral, un tipo de paso similar al galope, pero que alterna las piernas que funcionan como delantera y trasera (McDonnell et al. 2017; McDonnell et al. 2019; Roelker et al. 2022). Estos trabajos destacan las diferencias biomecánicas y las demandas musculares en un tipo de locomoción y en otro, principalmente a los efectos de poder usar este modo de locomoción en procesos de rehabilitación. Como es demostrado por McDonnell et al. 2017, el *skipping* posee bajas cargas articulares y un mayor retorno aeróbico comparado con la carrera. Los Capítulos 3, 4 y 5 de este trabajo señalan algunas de las mismas diferencias que encuentran los trabajos de McDonnell y colaboradores, por ejemplo, longitud de ciclo corta y por lo tanto mayor frecuencia de ciclo que la carrera a la misma velocidad, además del mayor costo de transporte. Es claro que existen diferencias biomecánicas entre ambos tipos de locomoción, de hecho, estas diferencias son las que los definen como dos tipos de locomoción distintos; sin embargo este trabajo demuestra similitudes entre ambos tipos de paso no documentadas en trabajos anteriores. Es posible que estas similitudes refuerzen aún mas la idea del galope humano como práctica útil en la rehabilitación clínica.

6.2. Coordinación intermuscular vs intramuscular

La capacidad de generar patrones rítmicos de activación muscular está dada por un conjunto de redes neuronales localizadas a nivel de la médula espinal llamados centros generadores de patrones, que no dependen de entradas sensoriales o supra-espinales pero que sí son necesarias para modular los patrones. Estos descubrimientos fueron realizados inicialmente por Graham Brown a principios de 1900 (Brown, 1911), pero luego se confirmaron los mismos mecanismos en distintos animales vertebrados destacando la conservación de estos desde un punto de vista evolutivo (Kiehn y Butt, 2003). Los resultados relacionados al control de la locomoción que se presentan en este trabajo revisan aspectos que implican cómo los músculos son coordinados entre sí, es decir, cómo es la salida de los mecanismos de control motor durante la locomoción. Además, en el Capítulo 5 se muestran patrones de activación intramuscular. Una forma de interpretar los resultados es entendiendo el control motor de

la locomoción a dos escalas. Una, a nivel intermuscular, que representa una escala de alto nivel asociada a cómo los músculos se relacionan entre sí. Y otra a nivel intra-muscular, relacionada con cómo es la dinámica de contracción de cada músculo individualmente. El escenario de control de alto nivel, indica que todos los modos de locomoción siguen una misma estructura de sinergias mientras que los patrones de activación intramusculares indican una relación con el DF . Es decir, la estructura general para desplazarnos está dada por cómo se organizan los músculos. Podríamos decir que esta es fija y se conserva para todos los tipos de locomoción humana. Sin embargo, el tiempo relativo que tienen los músculos para actuar en cada tipo de paso dan oportunidad para que a nivel intramuscular se desarrollen patrones de reclutamiento específicos, que permiten que los músculos funcionen de forma más eficiente. En los últimos años se han realizado grandes avances en el entendimiento de cómo son organizados los circuitos neurales de la médula espinal que controlan la locomoción dado el gran desarrollo de técnicas electrofisiológicas combinadas con abordajes de genética molecular en ratones (Kiehn, 2016). Estos autores sugieren que existen neuronas organizadas de forma modular, llamadas Neuronas Comisurales, que participan en el sincronismo de los pares bilaterales de segmentos, y que por tanto podrían estar relacionadas con el tipo de paso seleccionado. Los patrones tiempo-frecuencia mostrados en el Capítulo 5 de este trabajo podrían reflejar de forma indirecta la participación de estas redes de neuronas, dada la asociación entre el tipo de paso y las características de reclutamiento. En resumen, los patrones de coordinación intermuscular parecen estar conservados en los distintos tipos de paso, mientras que los patrones intramusculares definen el tipo de locomoción.

6.3. Reclutamiento y costo de la locomoción

Los patrones de reclutamiento se han mostrado como los responsables de los perfiles metabólicos de los tipos de paso en estudios de simulaciones (Lai et al. 2018; Lai et al. 2021). A partir de los Capítulos 4 y 5 es posible sugerir que cuando se realizan pasos largos con DF bajos se ponen en funcionamiento mecanismos más eficientes en pasos rebotantes. Dicho de otra forma, ciclos de alta frecuencia y DF reducidos como los que se describen en el galope a bajas velocidades tienen como resultado una baja eficiencia, aumentando el costo metabólico de la locomoción. Desde el punto de vista espacio-temporal,

y también desde la coordinación muscular, la pierna delantera en el galope se comporta como si estuviera corriendo, pero con pasos más cortos y por lo tanto mayor frecuencia de ciclo. Como ha sido discutido en la literatura, correr con los parámetros espacio-temporales modificados aumenta el costo metabólico (Beck et al. 2018). Los resultados de los Capítulos 3, 4 y 5 permiten sugerir que el alto costo del galope podría estar asociado, en cierta medida, al uso de los mismos patrones de reclutamiento que son eficientes para la carrera. Además, dado el bajo DF de la pierna trasera en el galope es posible que el reclutamiento muscular implique, principalmente en los músculos de la cadera, una dinámica de contracción no óptima para dar un paso pendular. Es decir, las características de activación muscular que se describen para un DF de la pierna trasera del galope (aproximadamente 0.25 a 1.81 m/s) no son adecuadas energeticamente a las necesarias para un tipo de paso como la marcha que presenta un $DF > 0.5$

6.4. Implicancias prácticas

El galope ha sido definido como el tercer paradigma de la locomoción humana (A. Minetti, 1998). A partir del trabajo de Minetti (1998) se han desarrollado trabajos que intentan describir y explicar las características metabólicas, cinemáticas y electromiográficas de este tipo de locomoción (Andrada et al. 2016; Fiers et al. 2013; McDonnell et al. 2019; Pavei et al. 2015; Roelker et al. 2022). Este trabajo también realiza aportes en la descripción de patrones característicos de este tipo de locomoción. Sin embargo, un aporte relevante de este trabajo es la utilización de este modelo para representar condiciones experimentales o comportamientos que no pueden ser reproducidos en modos de locomoción simétricos. Entre estos, la reducción del costo de transporte a medida que aumenta la velocidad, la asimetría en la función de cada pierna y en los parámetros espacio-temporales o el desacoplamiento del DF de la F_c . Estas condiciones proporcionan una nueva mirada para explorar las relaciones entre las características fisiológicas y mecánicas de la locomoción. En este sentido, este trabajo podría servir como iniciativa para utilizar el galope como modelo experimental de locomoción, alternativo a la marcha y la carrera.

Los trabajos que estudian cómo impactan las asimetrías en el costo metabólico y cómo los humanos se adaptan a las asimetrías han demostrado que frente

a limitaciones en la capacidad de expresar los parámetros espacio-temporales libremente (ejemplo, longitud de paso), elegimos desplazarnos de una forma asimétrica (Browne et al. 2021). Además, se sugiere que la asimetría con la que decidimos caminar está dirigida por la optimización del gasto metabólico. A partir del presente trabajo y del entendimiento de cuáles son los parámetros que guían el aprendizaje de desplazarse con asimetrías, surge la posibilidad explorar la capacidad de usar el galope en personas amputadas. Es decir, cuando existen asimetrías en los parámetros espacio-temporales es energéticamente conveniente desarrollar marchas asimétricas. En el caso de personas amputadas que usan prótesis, las asimetrías ya están establecidas entre la pierna sana y la prótesis. Parece conveniente investigar la posibilidad de diseñar prótesis que puedan adaptarse a la función de la pierna trasera del galope. Esto implica, dispositivos que estén adaptados para absorber gran cantidad de energía y reutilizarla en poco tiempo para volver el paso pendular del galope un paso eficiente y estudiar la capacidad de mejorar la performance en la locomoción de esta población.

La posibilidad del uso del galope como modo de locomoción en terapias de rehabilitación ha sido estudiada y discutida anteriormente en otros estudios (McDonnell et al. 2017; McDonnell et al. 2019; Roelker et al. 2022). Los resultados del Capítulo 3 soportan la posibilidad del uso del galope como actividad intermedia, previo al inicio de actividades locomotoras de más impacto como la carrera en poblaciones con lesiones de miembros inferiores. El hecho de que la estructura sinérgica del galope sea compartida con la carrera permitiría poner en funcionamiento los grupos musculares que se utilizan en la carrera pero con un impacto menor dada la fase de doble apoyo que presenta el galope.

6.5. Conclusiones

El objetivo de este trabajo fue estudiar las relaciones entre el costo metabólico, los parámetros espacio-temporales y las características de activación muscular durante un modelo asimétrico de locomoción como el galope.

En primer lugar, el análisis de sinergias describe una estructura de la activación muscular similar en todos los tipos de locomoción humana. Este resultado sugiere una modo de control común para todos los tipos de locomoción humana, independientemente de la asimetría del galope.

Por otra parte, desplazarse de forma asimétrica galopando a bajas velocidades

aumenta el costo de transporte excesivamente. Esto queda determinado por la ejecución de mecanismos de ahorro de energía ineficientes. En este caso, a bajas velocidades, se realizan pasos rebotantes cortos con la pierna delantera. A medida que aumenta la velocidad, los pasos rebotantes se alargan y el costo de transporte del galope se acerca al costo de transporte de la carrera. Por tanto, la asimetría en la longitud de paso se vuelve un parámetro central en la determinación del costo metabólico, mientras que la asimetría del tiempo de duración de los pasos no se altera a pesar de la disminución del costo de transporte.

Las características tiempo-frecuencia de las señales de EMG de los músculos de miembro inferior durante la locomoción se modifican sólo si el DF cambia. Esto implica que los patrones tiempo-frecuencia de EMG se asocian más a los cambios de tipo de paso, que a los aumentos de la frecuencia de ciclo.

Cada tipo de paso que se desarrolla naturalmente está asociado a una combinación de parámetros cinemáticos y fisiológicos que minimizan la energía metabólica a una determinada velocidad. El galope introduce una serie de alteraciones en estos parámetros que permiten analizar cómo se relacionan y realizar hipótesis sobre cómo ahorrar energía en poblaciones que naturalmente se desplazan de forma asimétrica y con un alto costo de transporte. En este sentido, este trabajo posiciona al galope como un modelo experimental para el estudio de asimetrías, y entender cómo estas impactan en el rendimiento energético de la locomoción.

Bibliografía

- Abram, S. J., Poggensee, K. L., Sánchez, N., Simha, S. N., Finley, J. M., Collins, S. H. y Donelan, J. M. (2022). General variability leads to specific adaptation toward optimal movement policies. *Current Biology*, 32(10), 2222-2232.
- Ackermann, M. y van den Bogert, A. J. (2012). Predictive simulation of gait at low gravity reveals skipping as the preferred locomotion strategy. *Journal of biomechanics*, 45(7), 1293-1298.
- Alexander, R. M. (1988). Why mammals gallop. *American zoologist*, 28(1), 237-245.
- Alexander, R. M. (2002). Tendon elasticity and muscle function. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 133(4), 1001-1011.
- Alexander, R. M. (2003). *Principles of animal locomotion*. Princeton University Press.
- Alexander, R. (1998). Elastic structures: their importance for human locomotion. *JOURNAL OF PHYSIOLOGY-LONDON*, 506, 5S-6S.
- Andrada, E., Müller, R. y Blickhan, R. (2016). Stability in skipping gaits. *Royal Society open science*, 3(11), 160602.
- Banks, C. L., Pai, M. M., McGuirk, T. E., Fregly, B. J. y Patten, C. (2017). Methodological choices in muscle synergy analysis impact differentiation of physiological characteristics following stroke. *Frontiers in Computational Neuroscience*, 11, 78.
- Barradas, V. R., Kutch, J. J., Kawase, T., Koike, Y. y Schweighofer, N. (2020). When 90 % of the variance is not enough: residual EMG from muscle synergy extraction influences task performance. *Journal of Neurophysiology*, 123(6), 2180-2190.
- Barroso, F. O., Torricelli, D., Moreno, J. C., Taylor, J., Gomez-Soriano, J., Bravo-Esteban, E., Piazza, S., Santos, C. y Pons, J. L. (2014). Shared

- muscle synergies in human walking and cycling. *Journal of neurophysiology*, 112(8), 1984-1998.
- Batliner, M. E., Kipp, S., Grabowski, A. M., Kram, R. y Byrnes, W. C. (2018). Does metabolic rate increase linearly with running speed in all distance runners? *Sports medicine international open*, 2(01), E1-E8.
- Beck, O. N., Azua, E. N. y Grabowski, A. M. (2018). Step time asymmetry increases metabolic energy expenditure during running. *European journal of applied physiology*, 118(10), 2147-2154.
- Beck, O. N., Gosyne, J., Franz, J. R. y Sawicki, G. S. (2020). Cyclically producing the same average muscle-tendon force with a smaller duty increases metabolic rate. *Proceedings of the Royal Society B*, 287(1933), 20200431.
- Beck, O. N., Taboga, P. y Grabowski, A. M. (2017a). How do prosthetic stiffness, height and running speed affect the biomechanics of athletes with bilateral transtibial amputations? *Journal of the Royal Society Interface*, 14(131), 20170230.
- Beck, O. N., Taboga, P. y Grabowski, A. M. (2017b). Prosthetic model, but not stiffness or height, affects the metabolic cost of running for athletes with unilateral transtibial amputations. *Journal of Applied Physiology*, 123(1), 38-48.
- Bernstein, N. A. (1967). The co-ordination and regulation of movements.
- Biancardi, C. M. y Minetti, A. E. (2012). Biomechanical determinants of transverse and rotary gallop in cursorial mammals. *Journal of Experimental Biology*, 215(23), 4144-4156.
- Bizzi, E. y Cheung, V. C. (2013). The neural origin of muscle synergies. *Frontiers in computational neuroscience*, 7, 51.
- Bizzi, E., Mussa-Ivaldi, F. A., Giszter, S. et al. (1991). Computations underlying the execution of movement: a biological perspective. *Science*, 253(5017), 287-291.
- Blickhan, R. (1989). The spring-mass model for running and hopping. *Journal of biomechanics*, 22(11-12), 1217-1227.
- Bonnaerens, S., Fiers, P., Galle, S., Aerts, P., Frederick, E. C., Kaneko, Y., Derave, W. et al. (2019). Grounded Running Reduces Musculoskeletal Loading. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 51(4), 708-715.
- Bonnaerens, S., Fiers, P., Galle, S., Derie, R., Aerts, P., Frederick, E., Kaneko, Y., Derave, W., De Clercq, D. y Segers, V. (2021). Relationship between

- duty factor and external forces in slow recreational runners. *BMJ Open Sport & Exercise Medicine*, 7(1), e000996.
- Bommaerens, S., Van Rossom, S., Fiers, P., Van Caekenberghe, I., Derie, R., Kaneko, Y., Frederick, E., Vanwanseele, B., Aerts, P., De Clercq, D. et al. (2022). Peak muscle and joint contact forces of running with increased duty factors. *Medicine & Science in Sports & Exercise*.
- Borisova, O., Borisov, I., Kolyubin, S. y Stramigioli, S. (2021). Design of galloping robots with elastic spine: tracking relations between dynamic model parameters based on motion analysis of a real cheetah. *2021 IEEE/RSJ International Conference on Intelligent Robots and Systems (IROS)*, 8450-8455.
- Brown, T. G. (1911). The intrinsic factors in the act of progression in the mammal. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, containing papers of a biological character*, 84(572), 308-319.
- Browne, M. G., Smock, C. S. y Roemmich, R. T. (2021). The human preference for symmetric walking often disappears when one leg is constrained. *The Journal of Physiology*, 599(4), 1243-1260.
- Cappellini, G., Ivanenko, Y. P., Dominici, N., Poppele, R. E. y Lacquaniti, F. (2010). Migration of motor pool activity in the spinal cord reflects body mechanics in human locomotion. *Journal of neurophysiology*, 104(6), 3064-3073.
- Cappellini, G., Ivanenko, Y. P., Poppele, R. E. y Lacquaniti, F. (2006). Motor patterns in human walking and running. *Journal of neurophysiology*, 95(6), 3426-3437.
- Cavagna, G. y Margaria, R. (1966). Mechanics of walking. *Journal of Applied Physiology*, 21(1), 271-278.
- Cavagna, G. A., Heglund, N. C. y Taylor, C. R. (1977). Mechanical work in terrestrial locomotion: two basic mechanisms for minimizing energy expenditure. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 233(5), R243-R261.
- Cheung, V. C., d'Avella, A., Tresch, M. C. y Bizzi, E. (2005). Central and sensory contributions to the activation and organization of muscle synergies during natural motor behaviors. *Journal of Neuroscience*, 25(27), 6419-6434.

- Cheung, V. C. y Seki, K. (2021). Approaches to revealing the neural basis of muscle synergies: a review and a critique. *Journal of Neurophysiology*, 125(5), 1580-1597.
- Clark, D. J., Ting, L. H., Zajac, F. E., Neptune, R. R. y Kautz, S. A. (2010). Merging of healthy motor modules predicts reduced locomotor performance and muscle coordination complexity post-stroke. *Journal of neurophysiology*, 103(2), 844-857.
- Coyle, E. F., Sidossis, L. S., Horowitz, J. F. y Beltz, J. D. (1992). Cycling efficiency is related to the percentage of type I muscle fibers. *Medicine and science in sports and exercise*, 24(7), 782-788.
- Danion, F. R. y Latash, M. L. (2010). Motor Control: Theories, Experiments, and Applications.
- d’Avella, A. y Bizzi, E. (2005). Shared and specific muscle synergies in natural motor behaviors. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(8), 3076-3081.
- d’Avella, A., Saltiel, P. y Bizzi, E. (2003). Combinations of muscle synergies in the construction of a natural motor behavior. *Nature neuroscience*, 6(3), 300-308.
- Davis, B. L. y Vaughan, C. L. (1993). Phasic behavior of EMG signals during gait: use of multivariate statistics. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, 3(1), 51-60.
- De Groote, F., Jonkers, I. y Duysens, J. (2014). Task constraints and minimization of muscle effort result in a small number of muscle synergies during gait. *Frontiers in computational neuroscience*, 8, 115.
- de Rugy, A., Loeb, G. E. y Carroll, T. J. (2013). Are muscle synergies useful for neural control? *Frontiers in computational neuroscience*, 7, 19.
- Desrochers, E., Harnie, J., Doelman, A., Hurteau, M.-F. y Frigon, A. (2019). Spinal control of muscle synergies for adult mammalian locomotion. *The Journal of physiology*, 597(1), 333-350.
- Dewolf, A. H., Sylos-Labini, F., Cappellini, G., Lacquaniti, F. y Ivanenko, Y. (2020). Emergence of different gaits in infancy: relationship between developing neural circuitries and changing biomechanics. *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*, 8, 473.
- Di Prampero, P. E., Botter, A. y Osgnach, C. (2015). The energy cost of sprint running and the role of metabolic power in setting top performances. *European journal of applied physiology*, 115(3), 451-469.

- Dominici, N., Ivanenko, Y. P., Cappellini, G., d'Avella, A., Mondì, V., Cicchese, M., Fabiano, A., Silei, T., Di Paolo, A., Giannini, C. et al. (2011). Locomotor primitives in newborn babies and their development. *Science*, 334(6058), 997-999.
- Ellis, R. G., Howard, K. C. y Kram, R. (2013). The metabolic and mechanical costs of step time asymmetry in walking. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1756), 20122784.
- Farley, C. T. y McMahon, T. A. (1992). Energetics of walking and running: insights from simulated reduced-gravity experiments. *Journal of Applied Physiology*, 73(6), 2709-2712.
- Fenn, W. O. (1923). A quantitative comparison between the energy liberated and the work performed by the isolated sartorius muscle of the frog. *The Journal of physiology*, 58(2-3), 175.
- Fenn, W. O. (1930). Work against gravity and work due to velocity changes in running: Movements of the center of gravity within the body and foot pressure on the ground. *American Journal of Physiology-Legacy Content*, 93(2), 433-462.
- Fiers, P., De Clercq, D., Segers, V. y Aerts, P. (2013). Biomechanics of human bipedal gallop: asymmetry dictates leg function. *Journal of Experimental Biology*, 216(7), 1338-1349.
- Finley, J. M. y Bastian, A. J. (2017). Associations between foot placement asymmetries and metabolic cost of transport in hemiparetic gait. *Neurorehabilitation and neural repair*, 31(2), 168-177.
- Finley, J. M., Bastian, A. J. y Gottschall, J. S. (2013). Learning to be economical: the energy cost of walking tracks motor adaptation. *The Journal of physiology*, 591(4), 1081-1095.
- Full, R. J. y Koditschek, D. E. (1999). Templates and anchors: neuromechanical hypotheses of legged locomotion on land. *Journal of Experimental Biology*, 202(23), 3325-3332.
- Gabor, D. (1946). Theory of communication. Part 1: The analysis of information. *Journal of the Institution of Electrical Engineers-part III: radio and communication engineering*, 93(26), 429-441.
- Hagio, S., Fukuda, M. y Kouzaki, M. (2015). Identification of muscle synergies associated with gait transition in humans. *Frontiers in human neuroscience*, 9, 48.

- Hagio, S. y Kouzaki, M. (2014). The flexible recruitment of muscle synergies depends on the required force-generating capability. *Journal of neurophysiology*, 112(2), 316-327.
- Hagio, S., Nakazato, M. y Kouzaki, M. (2021). Modulation of spatial and temporal modules in lower limb muscle activations during walking with simulated reduced gravity. *Scientific Reports*, 11(1), 1-16.
- Hart, C. B. y Giszter, S. F. (2004). Modular premotor drives and unit bursts as primitives for frog motor behaviors. *Journal of Neuroscience*, 24(22), 5269-5282.
- Hart, C. B. y Giszter, S. F. (2010). A neural basis for motor primitives in the spinal cord. *Journal of Neuroscience*, 30(4), 1322-1336.
- Hermens, H. J., Freriks, B., Disselhorst-Klug, C. y Rau, G. (2000). Development of recommendations for SEMG sensors and sensor placement procedures. *Journal of electromyography and Kinesiology*, 10(5), 361-374.
- Hildebrand, M. (1977). Analysis of asymmetrical gaits. *Journal of Mammalogy*, 58(2), 131-156.
- Hildebrand, M. (1989). The quadrupedal gaits of vertebrates. *Bioscience*, 39(11), 766.
- Hill, A. V. (1927). *Muscular movement in man: the factors governing speed and recovery from fatigue* (Vol. 3). McGraw-Hill book company, Incorporated.
- Hill, A. V. (1938). The heat of shortening and the dynamic constants of muscle. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B-Biological Sciences*, 126(843), 136-195.
- Hodson-Tole, E. F. y Wakeling, J. M. (2008). Motor unit recruitment patterns 1: responses to changes in locomotor velocity and incline. *Journal of Experimental Biology*, 211(12), 1882-1892.
- Hodson-Tole, E. F. y Wakeling, J. M. (2009). Motor unit recruitment for dynamic tasks: current understanding and future directions. *Journal of Comparative Physiology B*, 179(1), 57-66.
- Hoyt, D. F. y Taylor, C. R. (1981). Gait and the energetics of locomotion in horses. *Nature*, 292(5820), 239-240.
- Ivanenko, Y. P., Cappellini, G., Poppele, R. y Lacquaniti, F. (2008). Spatio-temporal organization of α -motoneuron activity in the human spinal cord during different gaits and gait transitions. *European Journal of Neuroscience*, 27(12), 3351-3368.

- Ivanenko, Y. P., Poppele, R. E. y Lacquaniti, F. (2004). Five basic muscle activation patterns account for muscle activity during human locomotion. *The Journal of physiology*, 556(1), 267-282.
- Kiehn, O. (2016). Decoding the organization of spinal circuits that control locomotion. *Nature Reviews Neuroscience*, 17(4), 224-238.
- Kiehn, O. y Butt, S. J. (2003). Physiological, anatomical and genetic identification of CPG neurons in the developing mammalian spinal cord. *Progress in neurobiology*, 70(4), 347-361.
- Kram, R. y Taylor, C. R. (1990). Energetics of running: a new perspective. *Nature*, 346(6281), 265-267.
- Kutch, J. J. y Valero-Cuevas, F. J. (2012). Challenges and new approaches to proving the existence of muscle synergies of neural origin. *PLoS computational biology*, 8(5), e1002434.
- Lacquaniti, F., Ivanenko, Y. P. y Zago, M. (2012). Patterned control of human locomotion. *The Journal of physiology*, 590(10), 2189-2199.
- Lai, A. K., Biewener, A. A. y Wakeling, J. M. (2018). Metabolic cost underlies task-dependent variations in motor unit recruitment. *Journal of the Royal Society Interface*, 15(148), 20180541.
- Lai, A. K., Dick, T. J., Biewener, A. A. y Wakeling, J. M. (2021). Task-dependent recruitment across ankle extensor muscles and between mechanical demands is driven by the metabolic cost of muscle contraction. *Journal of the Royal Society Interface*, 18(174), 20200765.
- Lee, D. D. y Seung, H. S. (1999). Learning the parts of objects by non-negative matrix factorization. *Nature*, 401(6755), 788-791.
- Lee, S. S., de Boef Miara, M., Arnold, A. S., Biewener, A. A. y Wakeling, J. M. (2013). Recruitment of faster motor units is associated with greater rates of fascicle strain and rapid changes in muscle force during locomotion. *Journal of Experimental Biology*, 216(2), 198-207.
- Lindstedt, S. L. y Boyce, M. S. (1985). Seasonality, fasting endurance, and body size in mammals. *The American Naturalist*, 125(6), 873-878.
- Lussiana, T., Patoz, A., Gindre, C., Mourot, L. y Hébert-Losier, K. (2019). The implications of time on the ground on running economy: less is not always better. *Journal of Experimental Biology*, 222(6), jeb192047.
- MacLellan, M. J. (2017). Modular organization of muscle activity patterns in the leading and trailing limbs during obstacle clearance in healthy adults. *Experimental Brain Research*, 235(7), 2011-2026.

- Margaria, R., Cerretelli, P., Aghemo, P. y Sassi, G. (1963). Energy cost of running. *Journal of applied physiology*, 18(2), 367-370.
- Margaria, R. y Edwards, H. (1934). The sources of energy in muscular work performed in anaerobic conditions. *American Journal of Physiology-Legacy Content*, 108(2), 341-348.
- Margaria, R. (1976). *Biomechanics and energetics of muscular exercise*. Oxford University Press, USA.
- McCain, E. M., Berno, M. E., Libera, T. L., Lewek, M. D., Sawicki, G. S. y Saul, K. R. (2021). Reduced joint motion supersedes asymmetry in explaining increased metabolic demand during walking with mechanical restriction. *Journal of Biomechanics*, 126, 110621.
- McDonnell, J., Willson, J. D., Zwetsloot, K. A., Houmard, J. y DeVita, P. (2017). Gait biomechanics of skipping are substantially different than those of running. *Journal of biomechanics*, 64, 180-185.
- McDonnell, J., Zwetsloot, K. A., Houmard, J. y DeVita, P. (2019). Skipping has lower knee joint contact forces and higher metabolic cost compared to running. *Gait & posture*, 70, 414-419.
- McGowan, C. P., Grabowski, A. M., McDermott, W. J., Herr, H. M. y Kram, R. (2012). Leg stiffness of sprinters using running-specific prostheses. *Journal of the Royal Society Interface*, 9(73), 1975-1982.
- Mehrabi, N., Schwartz, M. H. y Steele, K. M. (2019). Can altered muscle synergies control unimpaired gait? *Journal of biomechanics*, 90, 84-91.
- Minetti, A., Ardigo, L., Reinach, E. y Saibene, F. (1999). The relationship between mechanical work and energy expenditure of locomotion in horses. *Journal of Experimental Biology*, 202(17), 2329-2338.
- Minetti, A. (1998). The biomechanics of skipping gaits: a third locomotion paradigm? *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 265(1402), 1227-1233.
- Minetti, A., Ardigo, L. y Saibene, F. (1993). Mechanical determinants of gradient walking energetics in man. *The Journal of physiology*, 472(1), 725-735.
- Minetti, A., Pavei, G. y Biancardi, C. M. (2012). The energetics and mechanics of level and gradient skipping: Preliminary results for a potential gait of choice in low gravity environments. *Planetary and Space Science*, 74(1), 142-145.

- Minetti, A., Saibene, F., Ardigo, L., Atchou, G., Schena, F. y Ferretti, G. (1994). Pygmy locomotion. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology*, 68(4), 285-290.
- Minetti, A. E. (1998). A model equation for the prediction of mechanical internal work of terrestrial locomotion. *Journal of biomechanics*, 31(5), 463-468.
- Moore, I. S., Ashford, K. J., Cross, C., Hope, J., Jones, H. S. y McCarthy-Ryan, M. (2019). Humans optimize ground contact time and leg stiffness to minimize the metabolic cost of running. *Frontiers in sports and active living*, 1, 53.
- Morin, J.-B., Dalleau, G., Kyröläinen, H., Jeannin, T. y Belli, A. (2005). A simple method for measuring stiffness during running. *Journal of applied biomechanics*, 21(2), 167-180.
- Neptune, R. R., Clark, D. J. y Kautz, S. A. (2009). Modular control of human walking: a simulation study. *Journal of biomechanics*, 42(9), 1282-1287.
- Nijs, A., Roerdink, M. y Beek, P. J. (2022). Running-style modulation: Effects of stance-time and flight-time instructions on duty factor and cadence. *Gait & Posture*, 98, 283-288.
- Oliveira, A. S., Gizzi, L., Ketabi, S., Farina, D. y Kersting, U. G. (2016). Modular Control of Treadmill vs Overground Running. *PLOS ONE*, 11(4), 1-19. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0153307>
- Olree, K. S. y Vaughan, C. L. (1995). Fundamental patterns of bilateral muscle activity in human locomotion. *Biological cybernetics*, 73(5), 409-414.
- Overduin, S. A., d'Avella, A., Carmena, J. M. y Bizzi, E. (2012). Microstimulation activates a handful of muscle synergies. *Neuron*, 76(6), 1071-1077.
- Pagano, A. M., Carnahan, A. M., Robbins, C. T., Owen, M. A., Batson, T., Wagner, N., Cutting, A., Nicassio-Hiskey, N., Hash, A. y Williams, T. M. (2018). Energetic costs of locomotion in bears: is plantigrade locomotion energetically economical? *Journal of Experimental Biology*, 221(12), jeb175372.
- Pavei, G., Biancardi, C. M. y Minetti, A. (2015). Skipping vs. running as the bipedal gait of choice in hypogravity. *Journal of Applied Physiology*, 119(1), 93-100.
- Pavei, G. y Minetti, A. E. (2016). Hopping locomotion at different gravity: metabolism and mechanics in humans. *Journal of Applied Physiology*, 120(10), 1223-1229.

- Pavei, G., Seminati, E., Cazzola, D. y Minetti, A. (2017). On the estimation accuracy of the 3D body center of mass trajectory during human locomotion: inverse vs. forward dynamics. *Frontiers in physiology*, 8, 129.
- Pérez-Nombela, S., Barroso, F., Torricelli, D., de Los Reyes-Guzmán, A., Del-Ama, A., Gómez-Soriano, J., Pons, J. L. y Gil-Agudo, Á. (2017). Modular control of gait after incomplete spinal cord injury: differences between sides. *Spinal Cord*, 55(1), 79-86.
- Rabbi, M. F., Pizzolato, C., Lloyd, D. G., Carty, C. P., Devaprakash, D. y Diamond, L. E. (2020). Non-negative matrix factorisation is the most appropriate method for extraction of muscle synergies in walking and running. *Scientific reports*, 10(1), 1-11.
- Raibert, M. H. (1986). *Legged robots that balance*. MIT press.
- Reisman, D. S., Block, H. J. y Bastian, A. J. (2005). Interlimb coordination during locomotion: what can be adapted and stored? *Journal of neurophysiology*, 94(4), 2403-2415.
- Reisman, D. S., Wityk, R., Silver, K. y Bastian, A. J. (2007). Locomotor adaptation on a split-belt treadmill can improve walking symmetry post-stroke. *Brain*, 130(7), 1861-1872.
- Roberts, T. J., Kram, R., Weyand, P. G. y Taylor, C. R. (1998). Energetics of bipedal running. I. Metabolic cost of generating force. *Journal of Experimental Biology*, 201(19), 2745-2751.
- Roelker, S. A., DeVita, P., Willson, J. D. y Neptune, R. R. (2022). Differences in Muscle Demand and Joint Contact Forces Between Running and Skipping. *Journal of Applied Biomechanics*, 38(6), 382-390.
- Saibene, F. y Minetti, A. (2003). Biomechanical and physiological aspects of legged locomotion in humans. *European journal of applied physiology*, 88(4-5), 297-316.
- Saito, A., Tomita, A., Ando, R., Watanabe, K. y Akima, H. (2018a). Muscle synergies are consistent across level and uphill treadmill running. *Scientific reports*, 8(1), 1-10.
- Saito, A., Tomita, A., Ando, R., Watanabe, K. y Akima, H. (2018b). Similarity of muscle synergies extracted from the lower limb including the deep muscles between level and uphill treadmill walking. *Gait & posture*, 59, 134-139.
- Sánchez, N., Simha, S. N., Donelan, J. M. y Finley, J. M. (2019). Taking advantage of external mechanical work to reduce metabolic cost: The

- mechanics and energetics of split-belt treadmill walking. *The Journal of physiology*, 597(15), 4053-4068.
- Sánchez, N., Simha, S. N., Donelan, J. M. y Finley, J. M. (2021). Using asymmetry to your advantage: learning to acquire and accept external assistance during prolonged split-belt walking. *Journal of Neurophysiology*, 125(2), 344-357.
- Santuz, A., Ekizos, A., Eckardt, N., Kibele, A. y Arampatzis, A. (2018). Challenging human locomotion: stability and modular organisation in unsteady conditions. *Scientific reports*, 8(1), 1-13.
- Santuz, A., Ekizos, A., Janshen, L., Mersmann, F., Bohm, S., Baltzopoulos, V. y Arampatzis, A. (2018). Modular control of human movement during running: an open access data set. *Frontiers in physiology*, 9, 1509.
- Schmidt-Nielsen, K. (1972). Locomotion: energy cost of swimming, flying, and running. *Science*, 177(4045), 222-228.
- Shuman, B. R., Goudriaan, M., Desloovere, K., Schwartz, M. H. y Steele, K. M. (2019). Muscle synergies demonstrate only minimal changes after treatment in cerebral palsy. *Journal of neuroengineering and rehabilitation*, 16(1), 1-10.
- Smith, J., Betts, B., Edgerton, V. y Zernicke, R. (1980). Rapid ankle extension during paw shakes: selective recruitment of fast ankle extensors. *Journal of neurophysiology*, 43(3), 612-620.
- Snyder, K. L. y Farley, C. T. (2011). Energetically optimal stride frequency in running: the effects of incline and decline. *Journal of Experimental Biology*, 214(12), 2089-2095.
- Somjen, G., Carpenter, D. O. y Henneman, E. (1965). Responses of motoneurons of different sizes to graded stimulation of supraspinal centers of the brain. *Journal of neurophysiology*, 28(5), 958-965.
- Steele, K. M., Tresch, M. C. y Perreault, E. J. (2013). The number and choice of muscles impact the results of muscle synergy analyses. *Frontiers in computational neuroscience*, 7, 105.
- Stegeman, D. y Hermens, H. (2007). Standards for surface electromyography: The European project Surface EMG for non-invasive assessment of muscles (SENIAM). *Enschede: Roessingh Research and Development*, 10, 8-12.

- Stenum, J. y Choi, J. T. (2020). Step time asymmetry but not step length asymmetry is adapted to optimize energy cost of split-belt treadmill walking. *The Journal of Physiology*, 598(18), 4063-4078.
- Stenum, J. y Choi, J. T. (2021). Disentangling the energetic costs of step time asymmetry and step length asymmetry in human walking. *Journal of Experimental Biology*, 224(12), jeb242258.
- Taylor, C. R., Heglund, N. C. y Maloiy, G. (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), 1-21.
- Taylor, C. R., Schmidt-Nielsen, K. y Raab, J. L. (1970). Scaling of energetic cost of running to body size in mammals. *American Journal of Physiology-Legacy Content*, 219(4), 1104-1107.
- Taylor, R. (1978). Why change gaits? Recruitment of muscles and muscle fibers as a function of speed and gait. *American Zoologist*, 18(1), 153-161.
- Ting, L. H., Chiel, H. J., Trumbower, R. D., Allen, J. L., McKay, J. L., Hackney, M. E. y Kesar, T. M. (2015). Neuromechanical principles underlying movement modularity and their implications for rehabilitation. *Neuron*, 86(1), 38-54.
- Ting, L. H. y McKay, J. L. (2007). Neuromechanics of muscle synergies for posture and movement. *Current opinion in neurobiology*, 17(6), 622-628.
- Torres-Oviedo, G. y Ting, L. H. (2007). Muscle synergies characterizing human postural responses. *Journal of neurophysiology*, 98(4), 2144-2156.
- Tresch, M. C., Cheung, V. C. y d'Avella, A. (2006). Matrix factorization algorithms for the identification of muscle synergies: evaluation on simulated and experimental data sets. *Journal of neurophysiology*, 95(4), 2199-2212.
- Tresch, M. C. y Jarc, A. (2009). The case for and against muscle synergies. *Current opinion in neurobiology*, 19(6), 601-607.
- Tresch, M. C., Saltiel, P. y Bizzi, E. (1999). The construction of movement by the spinal cord. *Nature neuroscience*, 2(2), 162-167.
- Turpin, N. A., Uriac, S. y Dalleau, G. (2021). How to improve the muscle synergy analysis methodology? *European Journal of Applied Physiology*, 121(4), 1009-1025.

- Udell, M., Horn, C., Zadeh, R., Boyd, S. et al. (2016). Generalized low rank models. *Foundations and Trends® in Machine Learning*, 9(1), 1-118.
- van Melick, N., Meddeler, B. M., Hoozeboom, T. J., Nijhuis-van der Sanden, M. W. y van Cingel, R. E. (2017). How to determine leg dominance: The agreement between self-reported and observed performance in healthy adults. *PloS one*, 12(12), e0189876.
- von Tscharner, V. (2000). Intensity analysis in time-frequency space of surface myoelectric signals by wavelets of specified resolution. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, 10(6), 433-445.
- Wakeling, J. M. (2009). Patterns of motor recruitment can be determined using surface EMG. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, 19(2), 199-207.
- Wakeling, J. M., Blake, O. M., Wong, I., Rana, M. y Lee, S. S. (2011). Movement mechanics as a determinate of muscle structure, recruitment and coordination. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 366(1570), 1554-1564.
- Wakeling, J. M., Kaya, M., Temple, G. K., Johnston, I. A. y Herzog, W. (2002). Determining patterns of motor recruitment during locomotion. *Journal of Experimental Biology*, 205(3), 359-369.
- Wakeling, J. M., Pascual, S. A., Nigg, B. M. y Tscharner, V. (2001). Surface EMG shows distinct populations of muscle activity when measured during sustained sub-maximal exercise. *European journal of applied physiology*, 86, 40-47.
- Walter, R. M. y Carrier, D. R. (2007). Ground forces applied by galloping dogs. *Journal of Experimental Biology*, 210(2), 208-216.
- Whitall, J. y Caldwell, G. E. (1992). Coordination of symmetrical and asymmetrical human gait. *Journal of motor behavior*, 24(4), 339-353.
- Winter, D. A. (2009). *Biomechanics and motor control of human movement*. John Wiley & Sons.
- Yakovenko, S., Krouchev, N. y Drew, T. (2011). Sequential activation of motor cortical neurons contributes to intralimb coordination during reaching in the cat by modulating muscle synergies. *Journal of neurophysiology*, 105(1), 388-409.
- Yokoyama, H., Kaneko, N., Ogawa, T., Kawashima, N., Watanabe, K. y Nakazawa, K. (2019). Cortical correlates of locomotor muscle synergy activa-

- tion in humans: An electroencephalographic decoding study. *IScience*, 15, 623-639.
- Yokoyama, H., Ogawa, T., Kawashima, N., Shinya, M. y Nakazawa, K. (2016). Distinct sets of locomotor modules control the speed and modes of human locomotion. *Scientific reports*, 6(1), 1-14.
- Zatsiorsky, V. M. (2002). *Kinetics of human motion*. Human Kinetics.

APÉNDICES

ANEXOS

Anexo 1

Tablas con valores estadísticos

Tabla 1.1: Pruebas T (parametrico) o prueba de Wilcoxon (no parametrico) para evaluar parametros espacio-temporales. Se muestran únicamente los valores p de las comparaciones que arrojaron diferencias significativas.

Parametro	vel	A	B	Parametrico	p-unc	p-corr	p-adjust
DutyFactor	1.39	Str	W	False	<0.001	0.001	bonf
DutyFactor	1.39	Str	Sld	False	0.046	0.137	bonf
DutyFactor	1.39	W	Sld	False	<0.001	<0.001	bonf
Frecuencia	1.39	W	Str	True	<0.001		
Longitud	1.39	W	Str	True	<0.001		
DutyFactor	1.81	W	Str	False	<0.001	<0.001	bonf
DutyFactor	1.81	W	R	False	<0.001	0.002	bonf
DutyFactor	1.81	W	Sld	False	<0.001	<0.001	bonf
DutyFactor	1.81	Str	R	False	<0.001	0.002	bonf
DutyFactor	1.81	Str	Sld	False	<0.001	0.001	bonf
DutyFactor	1.81	R	Sld	False	0.497	1	bonf
Tiempo de vuelo	1.81	Str	R	True	<0.001		
Frecuencia	1.81	R	Str	False	<0.001	0.001	bonf
Frecuencia	1.81	R	W	False	<0.001	<0.001	bonf
Frecuencia	1.81	Str	W	False	<0.001	<0.001	bonf
Longitud	1.81	R	Str	True	<0.001	0.001	bonf
Longitud	1.81	R	W	True	<0.001	<0.001	bonf
Longitud	1.81	Str	W	True	<0.001	<0.001	bonf
DutyFactor	2.5	Str	R	True	<0.001	<0.001	bonf
DutyFactor	2.5	Str	Sld	True	<0.001	<0.001	bonf
DutyFactor	2.5	R	Sld	True	0.344	1	bonf
Tiempo de vuelo	2.5	Str	R	False	0.007		bonf
Frecuencia	2.5	R	Str	True	<0.001		bonf
Longitud	2.5	R	Str	True	<0.001		bonf

Str = Pierna trasera del galope, Sld = Pierna delantera del galope, W =
Marcha, R = Carrera

Tabla 1.2: Pruebas T (parametrico) o prueba de Wilcoxon (no parametrico) para evaluar la intensidad de EMG de los distintos músculos entre la marcha y la carrera en las distintas bandas de frecuencia. Se muestran únicamente los valores p de las comparaciones que arrojaron diferencias significativas.

A	B	Parametric	p-unc	vel (m/s)	músculo	n_wavelet	pierna
R	S	True	0.029	1.81	GasMed	7	tr
R	S	False	0.009	1.81	RF	1	tr
R	S	False	0.003	1.81	RF	2	tr
R	S	True	0.003	1.81	RF	4	tr
R	S	True	0.001	1.81	RF	5	tr
R	S	False	0.024	1.81	RF	7	tr
R	S	True	0.016	1.81	RF	8	tr
R	S	False	0.007	1.81	TIB	1	tr
R	S	False	0.024	1.81	TIB	2	tr
R	S	True	0.035	1.81	TIB	3	tr
R	S	True	0.041	1.81	TIB	5	tr
R	S	True	0.011	1.81	TIB	6	tr
R	S	True	0.033	1.81	TIB	8	tr
R	S	True	0.032	1.81	TIB	9	tr
R	S	True	0.013	1.81	TIB	10	tr
R	S	False	0.012	2.5	TIB	1	tr
R	S	True	0.047	2.5	TIB	2	tr
R	S	True	0.015	2.5	TIB	6	tr
R	S	True	0.009	2.5	TIB	7	tr
R	S	True	0.047	2.5	TIB	8	tr

S = Galope, R = Carrera, tr = Pierna delantera

Tabla 1.3: Pruebas T (parametrico) o prueba de Wilcoxon (no parametrico) para evaluar la intensidad de EMG de los distintos músculos entre la pierna delantera y la trasera durante el galope en las distintas bandas de frecuencia. Se muestran únicamente los valores p de las comparaciones que arrojaron diferencias significativas.

pval	vel (m/s)	músculo	n_wavelet
0.007	1.39	GluMed	10
0.028	1.39	BF	10
0.046	1.39	BF	9
0.001	1.39	BF	3
0.006	1.39	GluMed	9
0.038	1.39	GluMed	2
0.003	1.39	TIB	6
0.045	1.39	GluMed	1
0.013	1.39	TIB	4
0.013	1.39	TIB	2
0.001	1.39	TIB	1
0.019	1.39	GluMed	5
0.018	1.39	GluMed	6
0.035	1.39	GluMed	8
0.008	1.39	TIB	5
0.035	1.81	GluMed	1
0.017	1.81	GluMed	8
0.008	1.81	GluMed	9
0.005	1.81	GluMed	10
0.002	1.81	BF	10
0.001	1.81	BF	9
0.041	1.81	SOL	3
0.003	1.81	BF	7
0.027	1.81	VasMed	9
0.013	1.81	TIB	1
0.03	1.81	TIB	6
0.003	1.81	BF	8
0.001	1.81	BF	2
0.035	1.81	BF	1
0.005	1.81	BF	5
0.018	1.81	BF	4
0.01	1.81	BF	6

Tabla 1.4: Continuación Tabla 1.3.

pval	vel (m/s)	músculo	n_wavelet
0.001	2.5	GluMed	1
0.009	2.5	GluMed	2
0.018	2.5	GluMed	6
0.022	2.5	GluMed	4
0.018	2.5	GluMed	5
0.005	2.5	GluMed	7
0.003	2.5	GluMed	8
0.024	2.5	BF	3
0.011	2.5	BF	9
0.017	2.5	BF	8
0.021	2.5	BF	7
0.036	2.5	BF	6
0.042	2.5	BF	5
0.006	2.5	GluMed	9
0.023	2.5	BF	2
0.009	2.5	TIB	1
0.036	2.5	VasMed	1
0.045	2.5	SOL	3
0.008	2.5	BF	10
0.009	2.5	GluMed	10

