

Gabriel Fábbrica
Richard A. Fariña

El arca de Gulliver:
animales de distintas
formas y tamaños
en movimiento



biblioteca**plural**

EL ARCA DE GULLIVER:
animales de distintas formas y tamaños
en movimiento

Gabriel Fábrica • Richard Fariña

EL ARCA DE GULLIVER:
animales de distintas formas y tamaños
en movimiento

La publicación de este libro fue realizada con el apoyo de la Comisión Sectorial de Investigación Científica (CSIC) de la Universidad de la República.

Los libros publicados en la presente colección han sido evaluados por académicos de reconocida trayectoria, en las temáticas respectivas.

La Subcomisión de Apoyo a Publicaciones de la CSIC, integrada por Alejandra López, Luis Bértola, Carlos Demasi, Fernando Miranda y Andrés Mazzini ha sido la encargada de recomendar los evaluadores para la convocatoria 2015.

© Gabriel Fábrega y Richard Fariña, 2015
© Universidad de la República, 2016

Ediciones Universitarias,
Unidad de Comunicación de la Universidad de la República (UCUR)

18 de Julio 1824 (Facultad de Derecho, subsuelo Eduardo Acevedo)
Montevideo, CP 11200, Uruguay
Tels.: (+598) 2408 5714 - (+598) 2408 2906
Telefax: (+598) 2409 7720
Correo electrónico: <infoed@edic.edu.uy>
<www.universidad.edu.uy/bibliotecas/dpto_publicaciones.htm>

ISBN: 978-9974-0-1384-1

CONTENIDO

PRESENTACIÓN DE LA COLECCIÓN BIBLIOTECA PLURAL, <i>Roberto Markarian</i>	9
PRÓLOGO, <i>Gabriel Fábrika</i>	13
CAPÍTULO 1	
SOBRE LA RELACIÓN ENTRE EL TAMAÑO DE LOS ANIMALES, SU FISIOLÓGÍA, SUS FORMAS Y LA IMPORTANCIA DE TODO ESTO EN LA LOCOMOCIÓN.....	17
Es increíble lo que nos pueden enseñar las tuberías sobre el tamaño y la vejez.....	18
Algunos apuntes sobre gigantes mediáticos y monstruos anónimos que ya no son posibles.....	24
Gráciles y grotescos, lentos y rápidos.....	33
CAPÍTULO 2	
SOBRE LOS DESAFÍOS DE LA LOCOMOCIÓN DE PEQUEÑOS ANIMALES: UN PASEO POR EL MUNDO DE LOS ARTRÓPODOS.....	41
Camine bien contra el piso y mucho cuidado al cruzar el charco.....	42
A veces, mantenerse en pie no resulta tarea fácil.....	47
CAPÍTULO 3	
SOBRE LA LOCOMOCIÓN DE GRANDES ANIMALES TERRESTRES: ESTUDIOS SOBRE GIGANTES YA EXTINTOS.....	53
Gliptodonte, levántate y anda.....	54
Que el acusado se ponga de pie.....	59
CAPÍTULO 4	
SOBRE LAS ESTRATEGIAS DE LOCOMOCIÓN QUE UTILIZAN LOS ANIMALES CON PATAS: DIFERENCIAS Y SEMEJANZAS DE DESPLAZARSE SOBRE DOS, CUATRO, SEIS Y MÁS PATAS.....	67
Cucarachas corriendo y gurises al galope.....	68
Arañas pequeñas que no pueden correr y enormes que, además, no saben tejer.....	78
EPÍLOGO, <i>Richard Fariña</i>	85
APÉNDICE.....	87
Ley de Poiseuille.....	87
Algunos fenómenos que ocurren en la microcirculación.....	87
Efecto de la tensión superficial en los pulmones.....	88
Bases de la mecánica muscular y efectos del preestiramiento.....	89
BIBLIOGRAFÍA.....	91
SOBRE LOS AUTORES.....	94

Presentación de la Colección Biblioteca Plural

La Universidad de la República (Udelar) es una institución compleja, que ha tenido un gran crecimiento y cambios profundos en las últimas décadas. En su seno no hay asuntos aislados ni independientes: su rico entramado obliga a verla como un todo en equilibrio.

La necesidad de cambios que se reclaman y nos reclamamos permanentemente no puede negar ni puede prescindir de los muchos aspectos positivos que por su historia, su accionar y sus resultados, la Udelar tiene a nivel nacional, regional e internacional. Esos logros son de orden institucional, ético, compromiso social, académico y es, justamente a partir de ellos y de la inteligencia y voluntad de los universitarios que se debe impulsar la transformación.

La Udelar es hoy una institución de gran tamaño (presupuesto anual de más de cuatrocientos millones de dólares, cien mil estudiantes, cerca de diez mil puestos docentes, cerca de cinco mil egresados por año) y en extremo heterogénea. No es posible adjudicar debilidades y fortalezas a sus servicios académicos por igual.

En las últimas décadas se han dado cambios muy importantes: nuevas facultades y carreras, multiplicación de los posgrados y formaciones terciarias, un desarrollo impetuoso fuera del área metropolitana, un desarrollo importante de la investigación y de los vínculos de la extensión con la enseñanza, proyectos muy variados y exitosos con diversos organismos públicos, participación activa en las formas existentes de coordinación con el resto del sistema educativo. Es natural que en una institución tan grande y compleja se generen visiones contrapuestas y sea vista por muchos como una estructura que es renuente a los cambios y que, por tanto, cambia muy poco.

Por ello es necesario

- a. Generar condiciones para incrementar la confianza en la seriedad y las virtudes de la institución, en particular mediante el firme apoyo a la creación de conocimiento avanzado y la enseñanza de calidad y la plena autonomía de los poderes políticos.
- b. Tomar en cuenta las necesidades sociales y productivas al concebir las formaciones terciarias y superiores y buscar para ellas soluciones superadoras que reconozcan que la Udelar no es ni debe ser la única institución a cargo de ellas.
- c. Buscar nuevas formas de participación democrática, del irrestricto ejercicio de la crítica y la autocrítica y del libre funcionamiento gremial.

El anterior Rector, Rodrigo Arocena, en la presentación de esta colección, incluyó las siguientes palabras que comparto enteramente y que complementan adecuadamente esta presentación de la colección Biblioteca Plural de la

Comisión Sectorial de Investigación Científica (csic), en la que se publican trabajos de muy diversa índole y finalidades:

La Universidad de la República promueve la investigación en el conjunto de las tecnologías, las ciencias, las humanidades y las artes. Contribuye, así, a la creación de cultura; esta se manifiesta en la vocación por conocer, hacer y expresarse de maneras nuevas y variadas, cultivando a la vez la originalidad, la tenacidad y el respeto por la diversidad; ello caracteriza a la investigación —a la mejor investigación— que es, pues, una de las grandes manifestaciones de la creatividad humana.

Investigación de creciente calidad en todos los campos, ligada a la expansión de la cultura, la mejora de la enseñanza y el uso socialmente útil del conocimiento: todo ello exige pluralismo. Bien escogido está el título de la colección a la que este libro hace su aporte.

Roberto Markarian

Rector de la Universidad de la República

Mayo, 2015

*Las ilustraciones de este libro fueron realizadas por
Agustín y Belén Leborgne Lafourcade.*

Prólogo

Hay cosas conocidas y cosas desconocidas, y en el medio están las puertas.

JIM MORRISON (1943-1971), cantautor y poeta estadounidense
o RAY MANZAREK (1939-2013), músico estadounidense, tecladista de la banda
The Doors, liderada por MORRISON.

Cuando fui cronológicamente niño, dediqué muchas de las horas destinadas a las interminables siestas de verano a jugar con una gratificante mezcla de imaginación y observación. La mayoría de esas horas transcurrieron entre el taller mecánico de mi padre y el jardín de mi madre, lugares donde o bien me maravillaba observando lo extraño y elegante de los diseños animales y sus formas de moverse, principalmente de insectos, o bien jugaba a crear algún mecanismo con los múltiples restos mecánicos, no siempre inútiles, que poblaban el taller. Recuerdo que me producía gran fascinación el hecho de que los insectos parecieran máquinas en miniatura, y en algún momento, me resultó claro que los diseños de los animales pequeños eran muy diferentes de los animales más grandes. Así que, precozmente, concluí que las formas de los pequeños habitantes de este mundo no debían funcionar en los animales más grandes; por alguna razón —pensaba yo—, las formas de las hormigas y cascarudos no las pueden tener los perros y caballos. Esta conclusión no atenuó en nada el deslumbramiento que me produjo años más adelante la lectura de obras como *On Size and Life* de Thomas McMahon y John Bonner o *Scaling: Why Is Animal Size So Important?* de Knut Schmidt-Nielsen, trabajos en los que se trata sobre la biología del tamaño, en los que pude aprender sobre muchos detalles relacionados con mi infantil pero correcta intuición y que fueron, en gran medida, fuente de inspiración e información para este libro.

A los nueve años, me enteré de que en un momento de la historia de la tierra podría haberme desplazado sobre el *lomo* de un insecto, y la primera interrogante que vino a mi mente fue: ¿Por qué ahora no hay insectos gigantes? Por ese entonces, yo cursaba cuarto grado de primaria, que, para mi fortuna, estaba a cargo de la maestra Susana Díaz. La maestra Susana puso mucho empeño para que mi curiosidad infantil no desapareciera y, aunque no recuerdo que me diera una respuesta a esa pregunta, me estimuló a pensar sobre esa y otras cuestiones del mundo natural. Con el devenir de los años, la fascinación por la belleza de los diseños del reino animal y la curiosidad por el funcionamiento de los animales me acercaron, primero, al arte, luego, a la Biología y, finalmente, a descubrir la potencialidad de la Física. Así que con el advenimiento de la adultez, mezclando mi interés por estas disciplinas, aunque en partes desiguales, me convertí en biomecánico. Me defino así, aunque oficialmente mis títulos indiquen que soy biólogo, porque la Biología resulta demasiado vasta y, en realidad, nunca hice otra cosa que curiosear sobre los aspectos mecánicos de la naturaleza.

La Biomecánica es un área alucinante porque aborda el estudio de la vida a través del potente lente de la Física, y como nuestro mundo está regido por las leyes y principios físicos, no es extraño que las preguntas que esta disciplina afronta despierten nuestra curiosidad. La Física Mecánica permite explicar, en gran medida, el porqué de las formas, los tamaños y la capacidad de movimiento de los animales. Al menos en una escala perceptible a nuestros sentidos, las leyes de la Física valen tanto para los animales grandes como para los pequeños; no obstante, la influencia de ciertos fenómenos puede resultar muy diferente para unos y otros, lo que condiciona diversos aspectos de su existencia.

Hace algún tiempo, en el marco de una charla con un grupo de segundo grado (7 años de edad), les pregunté a los niños si creían que era más ventajoso para un animal ser grande o pequeño. Curiosamente para mí, dado que esperaba que los niños se despacharan con argumentos inclinados a destacar las virtudes de contar con mayor tamaño, escuché respuestas tales como: «Si sos más pequeño, podés esconderte mejor», «los animales chiquitos necesitan menos alimento» y «si sos chiquito y te caés de un lugar muy alto, no te hacés nada». En particular, esta última observación, realizada por Clarita (7 años), me pareció muy interesante, porque la explicación de ese hecho irrevocable conduce directamente hacia conceptos de Física Mecánica básica y hasta podría permitir, con un poquito de creatividad de parte del docente, jugar con las matemáticas y las artes, por ejemplo. La discusión de las ventajas de ser pequeño o grande se puede constituir en un potente disparador del pensamiento divergente¹ y de la creatividad. ¿Qué niño no se deslumbró con el clásico de la literatura universal que cuenta los viajes del capitán Lemuel Gulliver que es un gigante entre enanos y un enano entre gigantes, o no fantaseó con beber la pócima o el pastelito de Alicia para cambiar de tamaño?

La idea de escribir un libro de divulgación científica enfocado a la cuestión del tamaño, la forma y el movimiento en los animales comenzó, entonces, a gestarse con base en la idea de que la curiosidad y la discusión crítica, esenciales en la buena ciencia, son valores generales que contribuyen a que un individuo sea creativo más allá del rol social que tenga. La tarea valdrá la pena si un texto de estas características logra transmitir algo de entusiasmo, palabrita que, según escuché alguna vez de Eduardo Galeano,² proviene del griego y significa «tener los dioses adentro», y fomenta el planteo de inquietudes. Atesorando esta ilusión es que junto a mi amigo y profesor Richard Fariña nos aventuramos a escribir este libro, proceso que disfrutamos mucho, por cierto, y con el cual pretendemos contribuir, al menos un poquito, al disfrute por el saber, quizá el más humano de los placeres.

Gabriel Fábrica

1 Existen cuatro grandes operaciones mentales: deducción, inducción, dialéctica y divergencia. El pensamiento divergente es parte del pensamiento creativo y está referido a la capacidad de buscar la mayor cantidad de soluciones posibles a un problema. Algunos estudios afirman que el 98 % de los niños en edad escolar tienen esta capacidad y, paulatinamente, la pierden durante la escolarización.

2 Periodista y escritor uruguayo (1940-2015), considerado como uno de los más destacados escritores de la literatura latinoamericana.

Niño que viajó en el tiempo y pudo cabalgar felizmente sobre un milpiés gigante del Carbonífero



Ilustración de Agustín (7 años).

Sobre la relación entre el tamaño de los animales, su fisiología, sus formas y la importancia de todo esto en la locomoción

En este mundo, cada quien tiene su pequeña o gran preocupación.

Mafalda, personaje de QUINO, dibujante y escritor argentino.

El tamaño resulta un factor de suma importancia para la vida de los animales, ya que influye sobre los más diversos aspectos de su existencia.

Si nos detenemos unos instantes a pensar sobre este asunto, quizá lo primero que surge como obvio es la influencia o relación que tiene el tamaño de un animal con los procesos fisiológicos que hacen posible su vida. Un poco más adelante, consideraremos el ejemplo de la circulación de la sangre en el grupo de los vertebrados, animales con columna vertebral y esqueleto interior, como peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos. Todos ellos poseen un sistema circulatorio especializado, con un corazón y diferentes tipos de vasos que trabajan de manera conjunta y coordinada para que los nutrientes lleguen a las células. Sin embargo, como veremos, aunque estos sistemas son, en esencia, semejantes, cuentan con requerimientos diferentes que pueden asociarse, aunque no exclusivamente, con el tamaño.

Para comenzar a tratar esta y otras relaciones entre el tamaño y los aspectos fisiológicos, resulta imprescindible discutir un poco el término *tamaño*. Cuando hablamos de este concepto, habitualmente hacemos referencia al largo, al área o al volumen indistintamente, pero estas tres nociones no son, en absoluto, equivalentes. Entonces, es necesario, primero, ver cómo ocurren los cambios relativos de esas magnitudes asociadas al tamaño.

Consideremos dos objetos de la misma forma, por ejemplo, dos cubos, de tal modo que la longitud de uno resulta ser exactamente el doble de la del otro. Si duplicamos la longitud de las aristas, el cuerpo mayor no tendrá el doble de superficie (área) en cada cara, sino que estas superficies serán cuatro veces más grandes que las del cuerpo menor. Pueden ustedes hacer la prueba con un papel cuadriculado y extender este análisis al volumen. Para ello, sugerimos que dibujen dos cubos, uno con las aristas diez veces más grandes que las del otro. En este caso, si trazan con suficiente prolijidad, podrán ver que el área (la superficie de cada lado) en el cubo más grande será 100 veces mayor que la del cubo menor y que el volumen resultará ser 1000 veces mayor. Estas relaciones ilustran una regla general para el

cambio de tamaño, según la cual el área aumenta en función del cuadrado de la longitud, y el volumen, con relación al cubo de esa longitud.

Esto es aplicable a cualquier conjunto de objetos de forma similar y, por lo tanto, podemos considerarlo como un principio básico válido para analizar lo que ocurre con diferentes aspectos fisiológicos cuando cambia el tamaño en animales de forma semejante. Este capítulo está dividido en tres partes en las que jugaremos un poco con la idea de los cambios en longitud, área y volumen, valiéndonos de algunas leyes físicas simples. Intentaremos encontrar explicación a un aspecto fisiológico primero, discutiremos la posibilidad de crecer de algunos animales después y, finalmente, compararemos tamaños, formas y capacidad de movimiento en distintos grupos de animales.

Es increíble lo que nos pueden enseñar las tuberías sobre el tamaño y la vejez

Cada uno tiene la edad de su corazón.

ALFRED D'HOUEOTOT (1799-1869), escritor francés.

Enfoquémonos ahora en el ejemplo de la circulación de la sangre en el grupo de los vertebrados. Según lo expresado antes, en los vertebrados más grandes, el volumen de sangre requerido para que llegue una cantidad suficiente de nutrientes a todo el organismo aumentará en función del cubo de la longitud de su cuerpo. Una estrategia para lograr cumplir con este requisito es aumentar el tamaño de los vasos sanguíneos, pero resulta que el área de los diferentes vasos (arterias, venas, capilares) aumenta solamente en función del cuadrado del aumento de longitud del cuerpo. Aunque el devenir evolutivo ha determinado algunas soluciones a este problema de circulación que se da con el aumento del tamaño, igualmente constituye una limitación física al tamaño de los vertebrados. Estamos, en este caso, ante una limitación anatómica asociada a un requerimiento funcional que tiene base en un problema de escala.

Una solución para compensar este desequilibrio entre la necesidad de nutrientes que depende del volumen y el aumento del tamaño de los vasos es aumentar la velocidad con que la sangre es conducida a través del sistema. La velocidad media del flujo³ sanguíneo entre dos puntos del sistema circulatorio depende de la diferencia de presión que exista entre esos dos puntos. Se llama *flujo* o *caudal* al cociente entre el volumen de líquido que atraviesa una determinada sección del sistema circulatorio y el tiempo durante el cual ha circulado este volumen. La presión, por su parte, corresponde a la fuerza por unidad de área que, en este caso, el líquido ejerce sobre las paredes del tubo y sobre el propio líquido que está por delante. Esa diferencia de presión debe ser lo

3 La palabra *flujo* en mecánica de fluidos es empleada comúnmente en lugar de *caudal* para expresar la cantidad de líquido que circula en el tiempo. Sin embargo, el último término es más correcto, porque el primero se asocia con fenómenos de difusión simple de una sustancia.

suficientemente grande para llevar el flujo de sangre a las zonas más distales del cuerpo y para superar la resistencia a la circulación que imponen los vasos. Una mayor área a nivel de dichos vasos contribuye a reducir esta última y facilita, así, el trabajo realizado por el corazón para eyectar la sangre. Sin embargo, el aumento de la sección promedio de ellos, que ocurre con el del tamaño, va acompañado de una mayor longitud del sistema que tiende a incrementar tal resistencia. De estos dos factores, el más importante resulta ser la sección promedio o el área representativa de los vasos sanguíneos, ya que la resistencia a la circulación de un fluido está determinada por una expresión que depende de la longitud del sistema en forma lineal y de la inversa del radio representativo de estos, elevada nada menos que a la cuarta potencia.

Esa expresión para la resistencia es derivada de la ley de Poiseuille, que permite determinar el flujo laminar estacionario de un líquido incompresible y uniformemente viscoso (lo que se da en llamar como un fluido newtoniano) a través de un tubo cilíndrico de sección circular constante.

Supongo que están pensando que la anterior es una engorrosa definición y, bueno, tienen razón, así que intentaremos definir brevemente los términos que encierra, a los efectos de que no perdamos el foco en el problema central.

La ley de Poiseuille se refiere a un flujo de líquido que circula en régimen laminar estacionario. Esto significa que se desplaza como si estuviera formado por láminas superpuestas que se deslizan unas sobre otras (régimen laminar) de forma que las capas más alejadas de las paredes cuentan con menos resistencia y van más rápido, y que la velocidad con que circula el líquido en cada punto de su trayectoria es constante (régimen estacionario). Además, el líquido cumple con aquella serie de características que permiten denominarlo *fluido newtoniano*, lo que implica que su viscosidad puede considerarse constante. Esto, en realidad, se cumple para la sangre cuando circula por vasos que tienen más de 0,4 mm de diámetro (unas 50 veces más que el diámetro de los glóbulos).

La ecuación que describe esta ley contempla la longitud del sistema, la viscosidad del líquido, la diferencia de presiones y la sección o área (quien tenga interés, puede ver el apéndice al final del libro donde es desarrollada). Fue derivada experimentalmente en 1838 y publicada por primera vez en 1840. Si bien la sangre no es un fluido con las características que establece esta ley y los vasos sanguíneos no son precisamente tubos rígidos, las generalidades del fenómeno son igualmente válidas para la circulación de la sangre, y la ley puede ser tomada como base para discutir los efectos del tamaño en dicha circulación y sus consecuencias.

Por ejemplo, según la ley de Poiseuille, la diferencia de presión entre dos tramos del circuito tiene una relación lineal con el flujo, y según discutimos antes, el flujo aumenta proporcionalmente con el volumen del animal. Se podría esperar, entonces, una correspondencia entre tamaño y diferencia de presión a lo largo del sistema. Sin embargo, esto no es tan claro.

Si suponemos que luego de recorrer el organismo la sangre llega al corazón con presión prácticamente igual a cero, entonces, la presión de salida refleja la variación de presión a lo largo del sistema. Esa diferencia resulta ser prácticamente la misma para vertebrados de tamaños distintos, como una vaca y un pato, el ser humano y un gato, o una rana y una serpiente. Es claro, entonces, que un análisis tan simple no es suficiente para explicar la relación que existe entre el gradiente de presión y el tamaño del cuerpo, pues hay una serie de factores que la alteran.

Una primera causa que afecta esa relación es la resistencia a la circulación que ocurre a medida que el líquido circula. Como dijimos, esa resistencia va a depender de la sección promedio de los vasos y de la longitud del sistema, aunque también estará muy influida por la viscosidad del líquido que circula. Si la sección de los vasos no es uniforme, en cada segmento del sistema circulatorio se deberían considerar las caídas de presión debidas a la viscosidad.

El coeficiente de viscosidad da cuenta de la fuerza necesaria para deformar o desplazar un líquido. Esta viscosidad varía con la temperatura y el contenido de nutrientes y componentes de la sangre. También se dan variaciones en diversas partes del sistema, ya que, aunque macroscópicamente la sangre se comporta como un líquido real, en realidad, es un sistema heterogéneo, y cuando circula por tubos muy delgados, se ponen de manifiesto los efectos de las diferentes fases (en el apéndice, se hace una breve referencia a algunos fenómenos que ocurren en la microcirculación).

Todos estos aspectos pueden cambiar de un animal a otro y contribuir a que no exista una relación lineal entre diferencia de presión y tamaño. Uno muy importante a considerar y, además, mucho más fácil de visualizar es la altura a la que se encuentra la cabeza con respecto a la posición del corazón. Para explicar la manera en que esto afecta la presión, el mejor ejemplo lo encontramos en nosotros mismos.

Cuando estamos acostados, la presión en el origen de la arteria aorta, o sea, a la salida del ventrículo izquierdo del corazón, supongamos que vale unos 100 Torr.⁴

A lo largo del circuito sistémico, después de que la sangre recorre prácticamente todo el organismo, se da una caída aproximada de 98 Torr en la presión, producto de la resistencia; así, la sangre venosa llega a la desembocadura de nuestras venas cavas con una presión de tan solo 2 Torr. Cuando estamos acostados, nuestro corazón está prácticamente a la altura de la cabeza y no hay problema para irrigar esta región anatómica. Sin embargo, si nos ponemos de pie, la situación cambia drásticamente. A la sangre que quede por debajo del corazón, se le debe sumar el efecto de la presión ejercida por la columna de líquido que queda por encima. Dado que la presión a nivel de las cavas debe permanecer

4 El torr es una unidad de presión equivalente de los mmHg y, por tanto, 1 atmósfera equivale a 760 Torr. Preferimos incluir esta unidad, en lugar de otras más comúnmente utilizadas, en honor a Evangelista Torricelli (1608-1647) que, en 1643, ideó un método para medir la presión atmosférica y construyó el primer barómetro de mercurio.

aproximadamente constante y que está influida por la columna de líquido de las regiones que queden por encima del corazón, es fácil razonar que los valores de presión en la cabeza serán más bajos cuando estamos de pie que cuando estamos acostados.

Este efecto —dado por la posición relativa de la cabeza con relación al corazón y sus posibilidades de alteración—, los requerimientos de irrigación y la longitud y resistencia de todo el sistema contribuyen, en gran medida, a explicar los cambios de presión a lo largo del sistema que se registran en vertebrados de diferentes tamaños.

Hablemos ahora un poco del corazón, que es la bomba responsable de movilizar la sangre y, por lo tanto, de enfrentar la resistencia que impone el circuito de vasos.

El volumen del corazón de un animal también es proporcional al cubo de la longitud corporal, igual que el volumen de sangre que debe movilizar.

Sin embargo, la velocidad media de flujo es proporcional a la longitud, porque está relacionada directamente con la distancia que la sangre debe recorrer (distancia es velocidad multiplicada por tiempo), y esto, evidentemente, depende del largo del circuito.

Según la definición de flujo que vimos antes (volumen eyectado en un determinado tiempo), si se considera que el volumen de líquido que pasa entre dos sectores de los vasos es el producto de la sección de estos por distancia recorrida,⁵ el volumen que el corazón tiene que movilizar es proporcional a la longitud y al tiempo requerido para evacuar el suyo, de manera que la frecuencia de latidos del corazón, o sea, la cantidad de veces que eyecta por minuto, debería estar en relación inversa con el tamaño.

5 Esto es válido si se considera que los vasos son cilíndricos, dado que el volumen de un cilindro está dado por el área de su base, que corresponde a una circunferencia multiplicada por la altura.

La influencia del tamaño del corazón en la esperanza de vida de los mamíferos. Podemos observar en el ejemplo un hámster (derecha) con taquicardia, producida por una compleja situación.



Ilustración de Belén (9 años).

Esta relación se cumple bastante bien en los vertebrados. Por ejemplo, los humanos tenemos una frecuencia cardíaca en reposo de alrededor de 60 latidos por minuto; un hámster contrae su corazón unas 450 veces en un minuto, un caballo, 44, y una ballena, tan solo 20.

Es posible suponer que los corazones de los vertebrados pueden funcionar para un número aproximadamente fijo de latidos, ya que están constituidos en forma muy semejante. Entonces, a partir de los aspectos discutidos hasta el momento sobre la circulación y su asociación con el tamaño, podemos hipotetizar que existe una relación entre longevidad y tamaño.

Un número fijo de latidos (número bastante alto, no se preocupen) dividido entre la frecuencia, cantidad de veces por minuto que el corazón se contrae, nos daría una esperanza de vida aproximada, o sea, la longevidad. La tendencia general sería, para los vertebrados, que los de mayor longitud tengan vidas más largas, porque el circuito es mayor para los animales más grandes y el tiempo de eyección también.

Esto, si se tiene en cuenta a todos los vertebrados, se cumple bastante bien; por ejemplo, la longevidad aproximada de un elefante es 70 años, bastante más que una vaca (22 años) o un caballo (40 años).

La longevidad está influida por el tamaño, como muestra este anciano elefante



Ilustración de Agustín (7 años).

En resumen, como ocurre casi sin excepciones en Biología, los aspectos que están asociados con un factor, en este caso, el tamaño, resultan ser interdependientes.

El estudio de las características fisiológicas puede abordarse considerando modelos simples. En este primer caso, abordamos la circulación y su relación con el tamaño valiéndonos de los rasgos más básicos de la mecánica de fluidos. Este análisis puede emprenderse con mucha mayor profundidad y rigor de lo que hemos desarrollado aquí. No obstante, creemos que, al menos por el momento, para muestra, vale un botón.

Algunos apuntes sobre gigantes mediáticos y monstruos anónimos que ya no son posibles

*Sobre la Tierra, antes que la escritura
y la imprenta, existió la poesía.*

PABLO NERUDA (1904-1973), poeta chileno,
premiado Nobel de Literatura.

Siempre que se trata de cuestiones de tamaño los que llaman principalmente nuestra atención son los extremos, y lo que más sobresale, claro está, suele ser lo que podemos apreciar sin esfuerzo. Siguiendo esta tendencia, lo primero que deberíamos decir es que los animales más grandes que han pisado tierra firme fueron vertebrados. Entre ellos, se destacan los famosos dinosaurios, consagrados como estrellas de Hollywood por Universal Studios mediante la serie de películas tituladas *Jurassic Park*, dirigidas por el célebre Steven Allan Spielberg, y la quizá menos afamada, al menos hasta hace algunos años, pero igualmente espectacular, megafauna de mamíferos que habitó nuestra América del Sur durante el reciente Pleistoceno, una época dentro del período Cuaternario que culminó hace aproximadamente unos 10 000 años. En realidad, es justo decir que los animales de esta época, o algunos de ellos, también han alcanzado su destaque cinematográfico, esta vez de la mano de la Century Fox a través de la serie de animaciones *La era de hielo*.

La manada de los hoy extintos amigos que protagoniza la citada serie está constituida por un tigre dientes de sable (*Smilodon fatalis*, la especie norteamericana que, en realidad, era bastante más chica que la sudamericana, *Smilodon populator*), un mamut lanudo (*Mammuthus primigenius*) y Sid, un perezoso gigante (*Megalonyx jeffersoni*) de dudosas capacidades intelectuales. Como deja claro su título, el Pleistoceno abarca tiempos de glaciaciones, con acusados cambios climáticos por los que la temperatura sufrió grandes variaciones, como consecuencia de las cuales también hubo cambios de más de 100 metros en el nivel del mar. En el último de esos ciclos de aproximadamente 100 000 años, los humanos modernos (*Homo sapiens*) aparecen en escena. Sea por esas abruptas transformaciones en el clima, sea por el impacto humano, los enormes mamíferos fósiles del Pleistoceno desaparecieron en épocas relativamente recientes, (tan «recientes» como hace unos 10 000 años) en América del Sur. Precisamente, reviste de gran interés tratar de establecer cuál fue la causa principal de dicha desaparición de grandes mamíferos, porque si nuestra propia especie ya estuvo involucrada desde entonces en la actual crisis de la biodiversidad, las lecciones que debemos aprender son muy diferentes. Como si esto fuese poco, este tema se conjuga, en esta región del mundo, con el de la antigüedad y hasta con el origen de la presencia humana, que, según el modelo todavía dominante, no podría ser más antigua de

unos 12 000 o 14 000 años. Sin embargo, ha habido algunos hallazgos espectaculares que desafían esa visión.⁶

En el otro extremo de la fila, por orden de tamaño, se encuentran los artrópodos, grupo formado por innumerables especies de animalitos que tienen como características en común su simetría bilateral, el poseer un exoesqueleto quitinoso y contar con segmentos articulados. Están incluidos, entre ellos, los insectos, que tienen seis patas, y los arácnidos, que cuentan con ocho. Los artrópodos representan el Phylum⁷ más numeroso del reino animal, pues abarcan 2/3 de todas las especies fósiles y vivientes conocidas. La diversidad y complejidad de los artrópodos dificulta el esclarecimiento de sus verdaderas relaciones filogenéticas y la elaboración de una clasificación.

Dos de los gigantes extintos más taquilleros de la historia en un encuentro de rock. Se trata de Sid de *La era de hielo* y de *Tyrannosaurus rex*, villano con gran protagonismo en *Jurassic Park*.

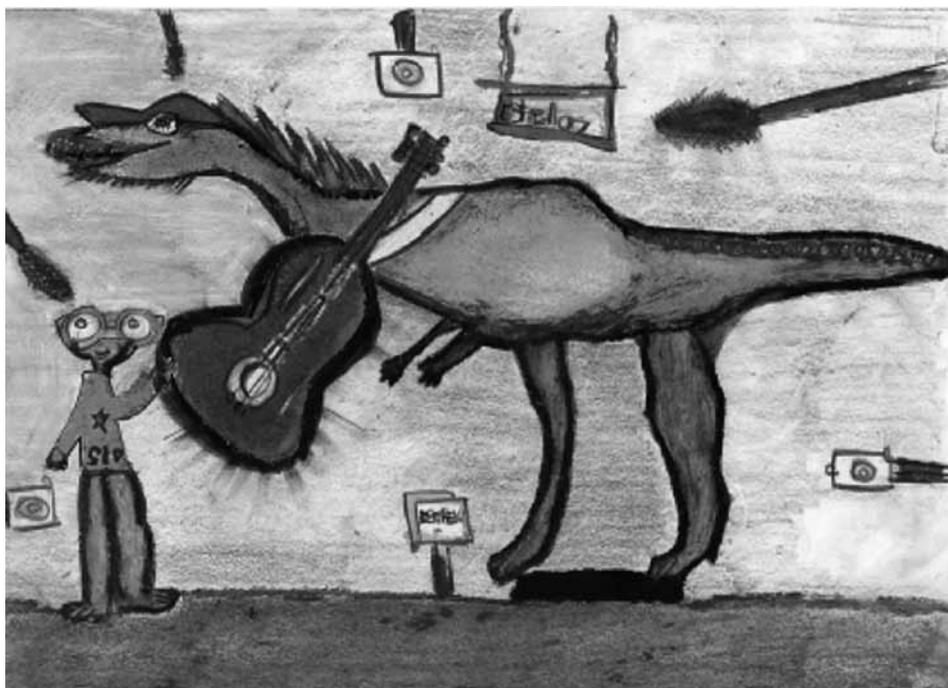


Ilustración de Belén (9 años).

-
- 6 FARIÑA, R. A., P. S. TAMBUSO, L. VARELA, A. CZERWONOGORA, M. DI GIACOMO, M. MUSSO, R. BRACCO-BOKSAR Y A. GASCUE, «Atroyo del Vizcaíno, Uruguay: A Fossil-Rich 30-ka-old Megafaunal Locality with Cut-Marked Bones», en *Proceedings of the Royal Society B*, vol. 281 (1774), Londres, 2014, pp. 2013-2211.
- 7 El Phylum es una categoría taxonómica situada entre el reino y la clase. Constituye la subdivisión básica del reino animal y puede definirse como una agrupación de animales basada en su plan general de organización.

Una de las clasificaciones que parece tener más aceptación los divide en cuatro Subphylum: Trilobitomorpha, Chelicerata, Phycnognonida y Mandibulata. En cada uno de estos, se encuentran una o más clases. En función de los ejemplos que trataremos aquí, nos interesa destacar la clase Arachnidea dentro de los Chelicerata y las clases Miriapoda e Insecta dentro de los Mandibulata.

Los artrópodos aparecen en el registro de la historia terrestre en forma súbita en un período llamado *Cámbrico*. El *Cámbrico* es el primero de los seis períodos o series de la era Paleozoica o era Primaria; comenzó hace aproximadamente 541 millones de años y terminó hace unos 485 millones de años. En febrero de 2011, la revista *Nature* publicó la descripción de *Diania cactiformis*, un fósil del *Cámbrico* inferior de gran interés porque presenta apéndices con exoesqueleto articulado, lo que podría indicar que se trata de una especie precursora de los artrópodos.

Los artrópodos terrestres actuales ocupan una gran cantidad de hábitats, pero se puede asegurar que los primeros representantes de este Phylum fueron marinos, aunque se han encontrado fósiles de artrópodos terrestres pertenecientes al período Carbonífero, esto es, hace unos 350 millones de años, cuyo tamaño aproximado alcanzó los 2 o 3 metros. Ese era el caso del milpiés gigante del Carbonífero (pueden ustedes ver la ilustración al final del prólogo).

En la actualidad, los mayores artrópodos terrestres caben en la palma de una mano. Por qué hoy no es posible que exista un insecto con las dimensiones que podría haber alcanzado en el Carbonífero resulta una pregunta difícil de responder sin adentrarse en explicaciones que incluyen el cambio climático, la forma en que los animales respiran y restricciones anatómicas al movimiento, entre otras.

Por otra parte, es justo aclarar que la mayoría de los artrópodos de esa época eran igual de pequeños que ahora. Para comenzar a buscar la respuestas sobre el terrorífico tamaño que alcanzaron algunos animales que transitaban sobre tierra firme, un buen punto de partida es analizar las diferencias existentes entre el ambiente de hoy y el de hace 350 millones de años. El Carbonífero se caracterizó, de allí su nombre, por grandes extensiones de bosques del hemisferio norte que quedaron sucesivamente sepultadas, lo que dio origen a estratos de carbón. Durante los aproximadamente 50 millones de años que duró este período, en sus comienzos muy cálido y húmedo en aquellas regiones, ocurrieron varios cambios importantes en cuanto a la vida de los animales en la tierra. Los peces primitivos se fueron extinguiendo, mientras que los cartilaginosos y óseos, que contaban con la gran novedad anatómica de tener mandíbulas, fueron ocupando sus nichos en ríos y mares. Comenzó también en ese entonces la gran aventura de los anfibios, desde el agua hacia tierra firme, y, posteriormente, el desarrollo de los reptiles. La abundancia de insectos terrestres durante el Carbonífero superior está bien establecida en el registro fósil y, comparativamente a la de otros animales, podría estar asociada con un tiempo de ventaja en el pasaje a la tierra que llevaban sobre sus potenciales depredadores. No se sabe a ciencia

cierta cuándo se dieron los primeros pasos en tierra firme, pero es seguro que ese valiente ancestro caminador contaba con un exoesqueleto y patas articuladas. Horacio Camacho, en su libro *Invertebrados fósiles*, dice que posiblemente este primer caminador terrestre fue un antecesor de los arácnidos actuales, o sea, un animalito con ocho patas. Con base en los caracteres morfológicos que tenía, se ha sugerido que un tipo de escorpión del Silúrico pudo muy bien ser terrestre y habitar cerca de los cursos de agua, o bien realizar breves visitas a las costas durante las bajas mareas.

El Silúrico fue un período geológico que se inició hace 443 millones de años y terminó hace 416. Es el tiempo que precede al Devónico que, a su vez, está antes que el Carbonífero. Por esas épocas, la tierra firme contaba con muy pocas plantas que estaban restringidas a ambientes palustres (pantanos), y fue posiblemente en ese desolado y lejano ambiente que aquel *aventurero* escorpión comenzó a abandonar el protector medio acuático, excursiones que seguramente resultarían más útiles para huir de algún enemigo que para alimentarse o cumplir con otra función vital.

Si se vuelve al asunto del tamaño que lograron algunas especies de artrópodos en el Carbonífero, las causantes podrían ser las mismas que determinaron que en ese período existieran árboles de hasta 40 m, como el *Lepidodendron*, lo que se supone fue posible por la alta concentración de oxígeno que tenía la atmósfera terrestre en aquellos tiempos.

¿De qué manera una mayor concentración de oxígeno permitiría la existencia de artrópodos terrestres grandes? Bueno, una primera posibilidad es que favoreciera su respiración. Los órganos respiratorios de artrópodos terrestres pueden ser pulmones o tráqueas, pero los últimos son más comunes, pues se encuentran en los insectos, miriápodos y en algunos arácnidos.

El pasaje de oxígeno a las células en muchos artrópodos se da, entonces, en forma directa, sin intervención del aparato circulatorio, y la llegada de oxígeno es posible gracias a la difusión a través del epitelio húmedo, existente en las zonas terminales del sistema traqueal.

El término *difusión* puede llevar a confusiones, ya que es utilizado para aludir a diferentes conceptos, de manera que cabe aclarar que, en este caso, al hablar de difusión, estamos haciendo referencia al proceso físico que consiste en el pasaje de partículas de una zona de mayor concentración a una de menor. La concentración que importa será la parcial, o sea, la relativa de cada gas en la mezcla a un lado y otro de la sección que deba atravesar.

Hoy, como en el Carbonífero, en un insecto pequeño, la difusión a través del sistema traqueal aporta suficiente oxígeno al organismo y permite eliminar suficiente dióxido de carbono. Sin embargo, existe un límite físico sobre la longitud que los tubos del sistema traqueal pueden llegar a tener antes de que el intercambio de gases deje de ser efectivo. Los insectos actuales de mayor tamaño, al tener una demanda energética superior, requieren más oxígeno, y la distancia hasta la zona de intercambio es mayor. Así que el transporte de gases mediante el sistema traqueal únicamente por difusión puede producirse en insectos relativamente grandes solo si la tasa metabólica es baja, pero puede ocurrir en pequeños aun cuando esta es alta. Imaginen que ser grande y lento no debe ser muy ventajoso para un insecto frente a la presencia, por ejemplo, de un depredador.

Muchos insectos favorecen el proceso ventilando su sistema traqueal, lo que sirve para reducir la distancia de difusión mediante el movimiento del aire por convección⁸ hasta determinada profundidad del sistema traqueal. Existen diferentes mecanismos de ventilación. Como descripción general, podemos decir que el proceso implica que los conductos aéreos sean comprimidos y expandidos alternativamente por medio de la actividad muscular. Los sacos aéreos, que son cámaras muy dilatables, suelen actuar como fuelles. En algunos casos, esta ventilación activa actúa unidireccionalmente, y en otros, en forma bidireccional. Algunas especies grandes realizan ventilación en reposo, pero es durante el vuelo cuando son realmente importantes los movimientos ventilatorios. Cabe decir que los insectos son los únicos invertebrados que han desarrollado alas y que, por lo tanto, poseen la facultad de volar.

El vuelo es una aventura que comenzó en el Carbonífero. Entre los primeros alados, se encuentran otros gigantes del mundo de los artrópodos terrestres, un orden extinto de grandes insectos paleópteros⁹ que vivieron desde el Carbonífero

8 A lo que se llama *convección* en sí es al transporte de calor por medio del movimiento de un fluido, impulsado por un gradiente de temperatura. Aquí, los términos más correctos serían *convección forzada*, ya que se obliga al fluido a moverse impulsado mediante medios externos, como un ventilador o una bomba.

9 El término refiere a un grupo de insectos que ha incluido tradicionalmente los grupos más primitivos de insectos alados, en su mayoría extinguidos, que no pueden plegar sus alas sobre el abdomen.

medio al Pérmico superior (tercera y última época y serie del Pérmico, que se extiende de unos 260 a unos 251 millones de años atrás). Aunque la mayoría de esos insectos voladores eran solo un poco mayores que las libélulas de hoy en día, algunos como *Meganeura*, *Megatypus* y *Meganeuropsis* alcanzaron la envergadura de un águila (unos 70 cm) y, seguramente, están entre los insectos de mayor tamaño que han existido.

Volar exige una demanda energética enorme, y volar batiendo las alas a gran velocidad, mucho más aún. Para que tengan una idea más clara de lo que implica esa tarea, el músculo de vuelo de las abejas es el más activo metabólicamente de todo el mundo animal. Las abejas son un buen ejemplo de insectos en los que la ventilación pasiva (solo por difusión) resulta insuficiente, aun siendo pequeños.

Si en la atmósfera actual los artrópodos se hicieran mucho más grandes de lo que son, ni siquiera el *truco* de la ventilación les resultaría útil, y mucho menos sería posible la existencia de gigantes voladores con exoesqueleto, ya que los tejidos más profundos de sus cuerpos sufrirían la privación del oxígeno.

En resumen, el mayor porcentaje de oxígeno en la atmósfera del Carbonífero hizo posible que los artrópodos pudieran respirar sin necesidad de aumentar sus sistemas traqueales en el grado que ahora sería necesario para que alcanzasen los tamaños fantásticos aquí descritos.

Al menos este es el factor principal que han determinado investigadores como el científico norteamericano Alexander Kaiser, quien publicó, en 2007, un artículo cuya traducción sería algo así como «¿Por qué había insectos prehistóricos enormes?».

Con el objetivo de probar la teoría de que el sistema respiratorio de un insecto es la primordial limitación de su tamaño, Kaiser y sus colegas realizaron estudios utilizando escarabajos y moscas de la fruta. En esos estudios, básicamente encontraron relaciones entre el tamaño de los animales y el de sus sistemas traqueales.

Aunque parece estar bien establecido que la restricción principal al tamaño de los artrópodos actuales es su forma de respiración, como casi siempre ocurre en la Biología, ese no es el único factor.

Otra razón por la que los artrópodos no pueden hacerse más grandes y que llegaría a ser un obstáculo insuperable, incluso aunque lograsen solucionar el problema del suministro de oxígeno, es que sus músculos se encuentran en el interior de sus esqueletos. Esto limita la sección transversal que esos músculos pueden tener, y aquí está la razón de un segundo problema biológico con base física para su crecimiento.

La fuerza que una fibra o haz de fibras musculares puede realizar está en función de su sección transversal (su grosor). Considerando en lo explicado sobre escalas en las primeras páginas de este capítulo, en la medida en que un artrópodo es más grande, aumenta su volumen y, proporcionalmente a este, aumenta su

peso, pero sus músculos se van haciendo más poderosos en función del área, que va quedando rezagada con respecto a dicho volumen.

Entonces, el animal más grande se encuentra con el desafío de mover un gran peso con unos músculos que no aumentan en la misma proporción. Para contar con una fuerza que pudiera mover este nuevo cuerpo más grande, los músculos de la criatura deberían ir haciéndose mayores a un ritmo más rápido que el de sus patas, lo que resulta imposible porque están dentro de ellas. Existe aquí una limitación anatómica y, pasado cierto punto, o bien los músculos del insecto reventarían el exoesqueleto o resultarían tan débiles que no permitirían el movimiento.

Esta, quizá, sea la razón por la que los monumentales artrópodos que alguna vez habitaron nuestro planeta, los Eurypterida,¹⁰ fueron acuáticos, y por la que los artrópodos vivientes más grandes del mundo (cangrejos gigantes) también lo sean.

Un insecto gigante tendría enormes problemas para respirar en las condiciones atmosféricas de nuestro tiempo.

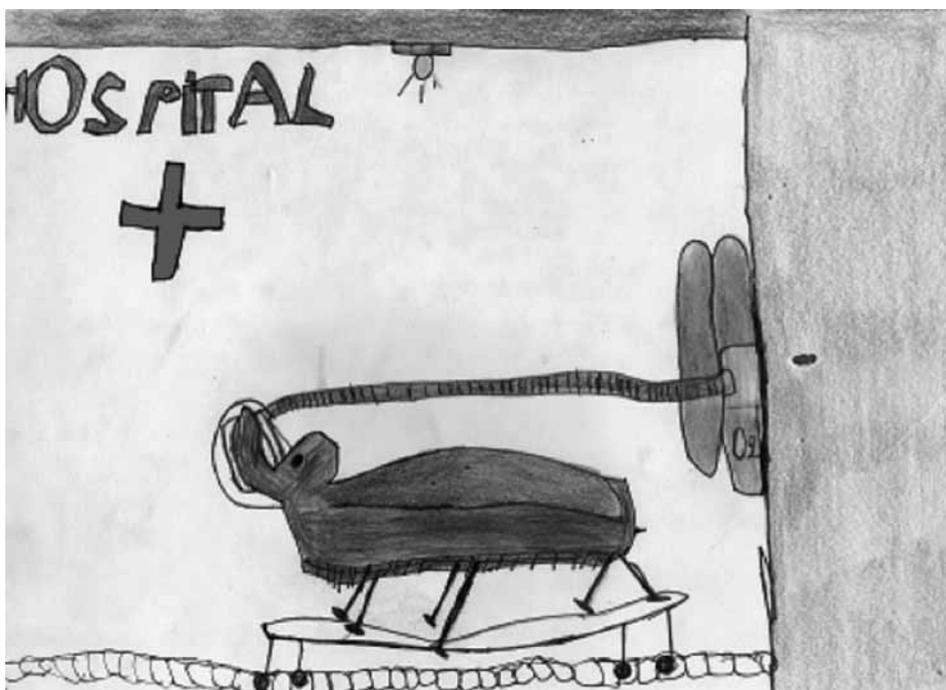


Ilustración de Agustín (7 años).

10 Los euriptéridos, también llamados *gigantostráceos*, son una clase (a veces considerados un orden) de quelicerados extintos, acuáticos o anfibios. Se han denominado como escorpiones marinos, pero, en realidad, no están emparentados con ellos.

Es que debajo del agua no es necesario tanto poder muscular para elevarse y moverse, como habrán comprobado cada uno de ustedes al disfrutar de un baño en la playa. Lo que ocurre es que allí cuentan con la ayuda de la fuerza de empuje, que actúa cuando se sumerge un cuerpo en un fluido. El módulo de la fuerza de empuje viene dado por el peso del volumen del fluido desalojado, así que tienen que intentar saltar verticalmente en una zona bastante profunda para sentir su efecto.

Este efecto se produce debido a que la presión de cualquier fluido en un punto determinado depende principalmente de la profundidad en que este se encuentre. Esta presión actúa sobre cualquier cuerpo sumergido en el fluido en forma perpendicular a las superficies de éste. Entonces, como la fuerza que se ejerce sobre la cara del cuerpo que se encuentre a mayor profundidad es superior a la ejercida en la cara menos profunda, la resultante es una fuerza ascendente.

Aun así, incluso para los artrópodos acuáticos, la combinación de factores físicos, asociados a su anatomía y fisiología, impone un límite de tamaño actual que parece estar en algo menos de 3 m de longitud.

A no ser que estos animales se librasen de las cualidades que definen su género, principalmente el exoesqueleto, es imposible pensar físicamente en la existencia actual de un monstruo de seis u ocho patas surgiendo de las profundidades, deambulando por tierra firme o dispuesto a atacarnos desde el aire.

Gráciles y grotescos, lentos y rápidos

La perfección es una pulida colección de errores.
MARIO BENEDETTI (1920-2009), escritor uruguayo.

Hasta aquí, hemos visto algunos ejemplos que sugieren que las formas de los cuerpos de los animales tienen mucho que ver con el tamaño. Profundizaremos ahora un poco más sobre esta relación y, en particular, veremos que ambos aspectos están íntimamente vinculados con la capacidad de movimiento.

La discusión de estas asociaciones requiere un análisis bastante profundo, y la relación, en algunos casos, no resulta tan simple. Para comenzar, los aspectos que están conectados con el tamaño de los animales son interdependientes, y esto suele complicar el análisis. Además de ello, existen innumerables ejemplos de estructuras anatómicas que no tienen que ver con la funcionalidad mecánica, como pueden ser las que están asociadas al cortejo.

No obstante, veremos que hasta cierto punto pueden establecerse asociaciones muy claras en el caso de la estructura anatómica y la locomoción de los animales terrestres.

El estudio de esas relaciones trasciende rápidamente el territorio de la Biología, y de la misma manera que se pudo contemplar al analizar la relación entre el tamaño y la circulación de la sangre o al discutir sobre las posibilidades de crecimiento de los artrópodos, la Física se constituye como un aliado fundamental de la Biología en la búsqueda de respuestas.

En cuanto a los aspectos más fundamentales de las relaciones entre la forma, el tamaño y la manera en que se mueven los animales, es fascinante el hecho de que resulten semejantes a los que pueden encontrarse en áreas del conocimiento humano como la arquitectura, el transporte, la ingeniería y la robótica. Una obra que aborda de modo claro y entretenido la comparación entre el diseño natural y la tecnología desarrollada por los humanos y cuya lectura recomendamos es *Ancas y palancas* de Steven Vogel. Esta es una obra esencial que no debería faltar en la cartera de la dama o el bolsillo del caballero que guste de la Mecánica y la Biología. En ella, hay un capítulo dedicado a cuestiones de escala y tamaño, y varios de los puntos que intentamos desarrollar a continuación están muy bien planteados en ese libro.

Una rápida mirada a los animales con los que compartimos la Tierra en la actualidad nos permitiría decir que los pequeños vertebrados suelen ser más grandes que la mayoría de los artrópodos. Existe, además, muy poca superposición en cuanto a tamaño entre las especies pertenecientes a cada uno de estos grupos.

El artrópodo más pequeño vivo que se ha encontrado es un ácaro,¹¹ llamado *Acalitus essigi*, y tal es su tamaño que resulta invisible para nosotros sin

11 Los ácaros son una subclase de arácnidos —aunque se han propuesto otras clasificaciones— que cuenta con más de 50 000 especies descritas.

ayuda de instrumentos. El insecto más pequeño conocido es una especie de avispa sin alas, conocida como *Dicopomorpha echmepterygis*. El macho adulto de esta especie mide unos 140 micrómetros (es decir, un poco más de un décimo de milímetro). No es momento aún de entrar en detalles al respecto, pero existen fundamentos físicos claros que justifican que esta avispa no tenga alas por ser tan pequeña.

El coloso actual del mundo de los insectos es conocido vulgarmente como bicho palo y su nombre científico es *Phobaeticus kirbyi*. Puede medir hasta 30 cm de largo tan solo si consideramos su tronco. Si, en cambio, se mide de extremo a extremo de las patas, puede alcanzar los 50 cm. Si colocáramos un espécimen de *Phobaeticus kirbyi* junto a uno de *Acalitus essigi*, sería difícil creer que esos animales están cercanamente emparentados.

Esa observación ilustra el hecho de que dentro de los artrópodos la variabilidad en tamaños y formas resulta mucho mayor que en el grupo de vertebrados.

Bicho palo observando con una lupa a un pequeño ácaro que atrapó mientras deambulaba sobre una planta de moras.

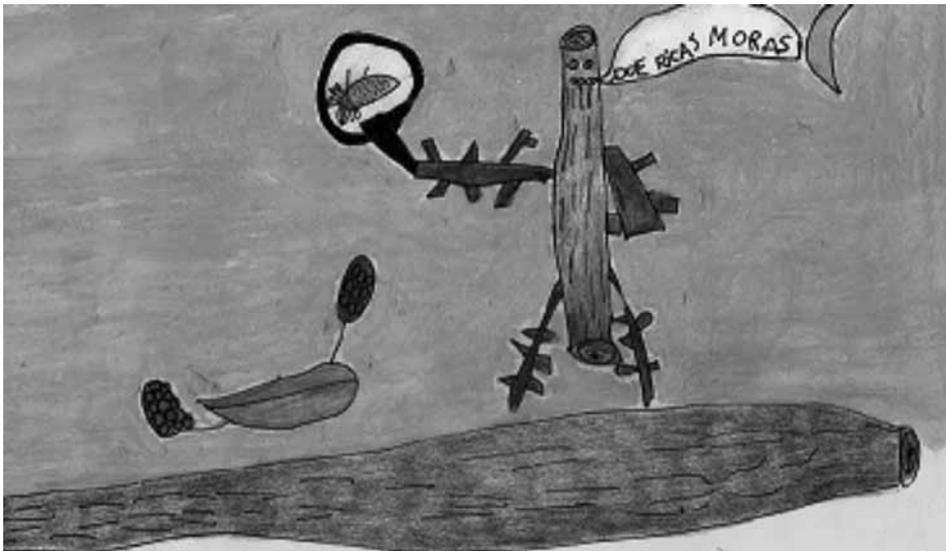


Ilustración de Agustín (7 años).

Lo que resulta pequeño en el grupo de los vertebrados quizá no lo es tanto en el grupo de artrópodos. La pequeña musaraña *Suncus etruscus* que vive en el Mediterráneo y a lo largo del sur de Asia es, probablemente, el mamífero de menor tamaño que existe en la actualidad. Se han encontrado especímenes con una masa corporal de entre 1,2 y 2,7 g y una longitud corporal de 3,6 a 5,2 cm, masa y longitud nada despreciables si se tratara de un artrópodo, pero asombrosamente pequeñas para un mamífero. Por cierto que existen vertebrados más pequeños

que *Suncus etruscus*, pero dado que se trata de un mamífero y los vertebrados más grandes son justamente mamíferos, es bueno considerarla como ejemplo para visualizar la variación de tamaño de los vertebrados terrestres.

En el otro extremo, tenemos al elefante africano (*Loxodonta africana*), cuyos machos alcanzan normalmente de 6 a 7 m de longitud y de 3 a 3,5 m de altura a la cruz, con una masa de 5,4 a 6 toneladas, lo que los convierte en los animales terrestres más grandes del mundo. Así que el elefante africano en longitud es unas 1000 veces mayor a la musaraña, y como una tonelada son 1000 kg, la masa del elefante resulta unas 3 millones de veces mayor.

Si se toman como ejemplo a la avispa y al bicho palo, la relación de longitudes entre ellos está en el orden de algunos miles, aproximadamente. De acuerdo a los valores citados más arriba, el bicho palo es unas 2000 veces más grande en longitud que el macho de la avispa.

Así, parece ser que el rango de variación de tamaño de ambos grupos se asemeja, pero el tamaño absoluto que pueden alcanzar los vertebrados terrestres es mayor que el de los artrópodos terrestres. Esto tiene mucho que ver con los sistemas de soporte (esqueletos) con que cuentan ambos grupos. Los vertebrados hemos conciliado nuestro sistema de soporte y crecimiento, pues contamos con esqueletos internos constituidos por órganos llamados *huesos*.

Los huesos son órganos con distintas funciones, entre las que se destacan las de proporcionar sostén y permitir el movimiento. Cada hueso posee una cubierta superficial de tejido conectivo fibroso llamado *periostio*, y sus componentes blandos incluyen los tejidos conectivos mieloide y adiposo (grasa) y la médula ósea, además de contar con vasos y nervios. Un hueso está compuesto por tejidos duros y blandos. El principal tejido duro que lo compone se llama *tejido óseo*, que, aparte de estar constituido por células, cuenta con una matriz extracelular con alto contenido mineral.

Entonces, volvamos al problema de los cambios de escala, pero, esta vez, analizando qué ocurre con el esqueleto de un vertebrado cuando este duplica su tamaño. Como vimos antes, la masa es una cuestión de volumen: aumentará al cubo y, por tanto, será $2 \times 2 \times 2 = 8$ veces mayor. Si su esqueleto se incrementara proporcionalmente, la capacidad para soportar su propia carga sería solamente cuatro veces mayor, debido a que la sección de los huesos aumenta al cuadrado. Esto da una explicación a lo que podemos observar si confrontamos el esqueleto de un vertebrado terrestre grande, el elefante, por ejemplo, con el de un vertebrado más pequeño, pongamos por caso el perro (*Canis lupus familiaris*).¹²

No necesitamos hacer ninguna medida para asegurar que las extremidades de un elefante son relativamente más gruesas que las de un perro. Es que, para poder soportar las cargas de su enorme peso cuando el elefante se desplaza, la sección de los huesos de los miembros aumenta desproporcionadamente,

12 Nuestras queridas mascotas ladradoras son una subespecie del lobo (*Canis lupus*), y las pruebas arqueológicas demuestran que han estado en convivencia cercana con nosotros desde hace aproximadamente 10 000 años.

haciendo posible que sus patas no se quiebren al apoyarse. Ese cambio estructural es fundamental para mantener la integridad, pero, como consecuencia de eso, la capacidad de desplazarse en forma ágil y rápida de los animales grandes se ve comprometida. A pesar de ello, los elefantes alcanzan velocidades absolutas —nada despreciables— de 6 km/h a paso firme y pueden superar los 40 km/h cuando se asustan.

En las actividades locomotoras como correr, saltar y galopar, los huesos largos de las extremidades de los vertebrados deben soportar enormes presiones. La presión corresponde a la fuerza por unidad de área que un material debe soportar.

Hablar de presión en lugar de fuerza nos permite hacer comparaciones sobre la resistencia del material sin considerar el tamaño de la estructura, y, de esa manera, es posible caracterizar mecánicamente un material. Las presiones se pueden dividir según el efecto que tiendan a producir sobre los materiales que actúan. Se llama, por ejemplo, *presión o carga compresiva* a aquella que tiene el efecto de acercar las capas constituyentes de un material, y *tensiva* a aquella que tiende a separarlas. De estos dos tipos de carga, las que representan un mayor riesgo de fractura para los huesos largos de los vertebrados suelen ser las tensivas.

Cuando un miembro es apoyado contra el piso, recibe una carga en su extremo superior dada por el peso del cuerpo y una carga en la zona de apoyo dada por la respuesta que ejerce el piso a su acción.¹³

El hueso sufre una flexión por la que algunas zonas estarán sometidas a cargas de compresión, y otras, a tensión. Los puntos que deban soportar cargas de tensión van a ser más propensos a que allí se comience a generar una fractura. Por esta razón, en aquellas zonas que habitualmente soportan ese tipo de carga se puede observar una mayor cantidad de hueso cortical¹⁴ (es decir, hay más cantidad de tejido óseo y el hueso allí tiene más espesor), así que nuestros huesos pueden crecer y remodelarse continuamente, y ese remodelado depende, en gran medida, de la magnitud, dirección y frecuencia de las cargas que actúan sobre ellos.

Un esqueleto capaz de crecer en forma continua, aspecto en el que quizás no reparamos lo suficiente, ha sido una gran innovación evolutiva que ha tenido enorme trascendencia en el éxito de peces, ranas, aves y mamíferos, porque, entre otras cosas, permite alcanzar desde tamaños moderados a grandes y conciliar tamaño, forma y capacidad de movimiento. La resistencia de los huesos puede ser estudiada directamente con ensayos mecánicos y, de hecho, esto se hace para

13 Este es un ejemplo del principio de acción y reacción, también conocido como *tercera ley de Newton* (uno de los científicos más destacados de la historia, que vivió entre 1642 y 1727, describió la ley de la Gravitación Universal, estableció las bases de la Mecánica clásica y contribuyó en el desarrollo del cálculo integral y diferencial, entre otras cosas). Dicho principio establece que por cada fuerza que actúa sobre un cuerpo este realiza una fuerza de igual intensidad pero de sentido contrario sobre el cuerpo que la produjo.

14 El hueso cortical, también llamado laminar, es una de las formas en que se organiza el tejido óseo en los huesos. Este tipo de organización resiste muy bien las cargas compresivas en sentido longitudinal y, por ello, lo encontramos en la parte externa de huesos largos.

conocer los efectos de los más variados factores sobre el comportamiento mecánico de los huesos.

Sin embargo, también se pueden hacer estimaciones de un valor conocido como *módulo de sección* (Z), lo que resulta una ventaja cuando el estudio directo no es posible, por ejemplo, si se quieren estudiar restos fósiles.¹⁵

El módulo de sección se calcula considerando la forma y el tamaño de la sección del hueso a una determinada distancia de su extremo más distal.

Conociendo Z y su relación con el porcentaje del peso que cada par de extremidades soporta ($amgx$), se puede determinar un indicador que refleja la capacidad atlética de los animales terrestres (*indicador de capacidad atlética* o $ICA = Z/amgx$).

Cuanto más alto sea este valor, más capacidad de soportar cargas tendrán los huesos, y, por lo tanto, se puede pensar que más capacidad para desarrollar altas velocidades, saltar o soportar peso agregado tendrá el animal. A manera de ejemplo, un elefante africano tiene un $ICA = 7$ para el fémur (hueso de extremidad posterior) y un $ICA = 9$ para el húmero (hueso de extremidad anterior), mientras que un avestruz tiene un $ICA = 44$ para su fémur (todos estos valores están en GPa^{-1}).

Elefante haciendo el paro de manos, actividad que se animó a realizar luego de ver sus resultados de ICA .



Ilustración de Belén (9 años)

15 Un interesante trabajo relacionado con esto es: ALEXANDER, R. M., «Mechanics of Posture and Gait of Some Large Dinosaurs», en *Zoological Journal of the Linnean Society*, vol. 201, Londres, 1985, pp. 363-376.

En comparación con los vertebrados, el esqueleto de los artrópodos representa una mayor proporción de la masa total del cuerpo. Así que, aunque no existiera la limitación para su tamaño impuesta por su sistema respiratorio o sus músculos, a medida que aumentara el tamaño de un artrópodo, el animal debería cargar con un exoesqueleto relativamente más y más pesado, hasta que en un momento ciertamente resultaría poco funcional para la locomoción (recuerden lo tratado en el apartado anterior sobre el aumento de la sección muscular).

El exoesqueleto de los artrópodos es una cubierta externa normalmente dura y resistente, producida por la secreción de las células epidérmicas que sirve tanto de protección como de superficie de adherencia muscular. Está constituido por una endocutícula inferior y gruesa, una exocutícula superior y más delgada, y una epicutícula rígida. La endocutícula y la exocutícula están compuestas de quitina y proteína. El exoesqueleto es, en realidad, continuo, aunque aparece estructurado en zonas engrosadas llamadas *escleritos* que se articulan por líneas de menor espesor. La articulación entre segmentos contiguos se lleva a cabo por medio de una membrana flexible no calcificada, y, por consiguiente, el exoesqueleto puede doblarse o enrollarse.

El hecho de que la parte externa del cuerpo de un artrópodo sea un esqueleto rígido determina que sean vulnerables a daños por impacto en mayor grado que los vertebrados, ya que no cuentan con la protección de los tejidos blandos.

La disposición externa de los tejidos blandos limita la posibilidad de cambiar la forma, de manera que los animales con exoesqueleto cuentan con mayor heterogeneidad de formas. Los primeros artrópodos probablemente tenían un par de apéndices por segmento corporal, pero ha habido mucha divergencia; hoy en día, los segmentos pueden aparecer fusionados, agrupados, y los apéndices pueden ser exagerados, modificados e incluso desaparecer para dar lugar a una innumerable diversidad de dichas formas que van desde lo escandaloso a lo bellísimo.

En el caso de los artrópodos, la necesidad de crecer sin pérdida de funcionalidad puede establecer importantes limitaciones geométricas. Estos animales, aunque crecen continuamente, cambian sus exoesqueletos periódicamente (es decir, mudan). Esta estrategia de crecimiento impone límites estructurales. Por ejemplo, impide que los artrópodos tengan soportes internos que contribuyan a resistir las cargas que deben soportar sus segmentos articulados durante el movimiento.

La locomoción puede ser muy riesgosa tanto para un artrópodo terrestre pesado (dentro de su intervalo) como para un gran vertebrado, porque en determinado momento gran parte del peso del animal queda sustentado en un área relativamente pequeña.

Sin una absorción de choque en la misma magnitud que ocurre en los vertebrados, se podría esperar que el esqueleto externo de los artrópodos fuera más fácilmente fracturado por la acción de fuerzas de reacción durante el apoyo. Una forma de minimizar este riesgo es disminuyendo la magnitud de las fuerzas,

y esa es una de las razones por las que los artrópodos terrestres de gran tamaño, como algunas arañas, tienden a desplazarse lentamente, mientras que otros, como la pequeña cucaracha *Periplaneta americana*, sean capaces de alcanzar altísimas velocidades relativas a su tamaño. Este cosmopolita insecto es uno de los más rápidos del mundo, ya que puede alcanzar una velocidad de 1,5 metros por segundo (5,4 kilómetros por hora). Expresado así, en términos absolutos, no parece mucho, pero para esa cucaracha significa que en un segundo recorre una longitud que es 50 veces la de su cuerpo. Si trasladamos esto a la escala humana, sería el equivalente a desplazarnos a unos 320 kilómetros por hora.

Cucaracha veloz sobrepasando el Fórmula 1 de Fernando Alonso en una versión a escala del gran premio de Singapur del 2008.¹⁶



Ilustración de Agustín (7 años).

Otro de los aspectos relacionados con el tamaño y la velocidad de movimiento que ha sido bastante analizado por los investigadores es el hecho de que el tamaño afecta la velocidad a la que los músculos generan energía. Incluso en un mismo organismo los músculos pequeños tienden a contraerse más rápidamente que los grandes.

No nos extenderemos sobre este asunto, pero, a manera de ejemplo, diremos que nuestros pequeños músculos de los párpados se pueden contraer

16 Esta fue la primera carrera nocturna de la historia de la Fórmula 1, y, en escala normal, la ganó el piloto español Fernando Alonso.

muy rápido en comparación con los grandes músculos de nuestros segmentos corporales.

En resumen, tamaño, forma y velocidad son tres aspectos íntimamente vinculados, y lo discutido en este apartado, así como lo tratado en las diferentes partes de este primer capítulo, parecen marcar que el camino a seguir para los artrópodos es ser pequeños, mientras que los vertebrados tienen menos restricciones para aumentar de tamaño.

En realidad, por una parte, la historia evolutiva de estos grupos marca esto muy claramente, y podríamos agregar que ser pequeño es la condición ancestral, mientras que el gran tamaño se ha logrado después. Por otra parte, las mismas causas físicas que determinan estas dos categorías de tamaño limitan la heterogeneidad en uno de los grupos y la potencian en el otro. En los siguientes capítulos, intentaremos analizar el mundo desde cada una de estas ópticas, a veces, colocándonos en el lugar de los pequeños, y otras, en el de los grandes.

Sobre los desafíos de la locomoción de pequeños animales: un paseo por el mundo de los artrópodos

De pequeño, quise tener un perro, pero mis padres eran pobres y solo pudieron comprarme una hormiga.

WOODY ALLEN, director, actor y escritor estadounidense.

Es evidente que la locomoción permite a los animales cambiar su posición para procurar alimentos, conquistar terrenos, escapar de predadores, etc. Aunque existen varias formas o mecanismos de locomoción en los animales, también conocidos como tipos de paso, estos cuentan con algunos requisitos fundamentales comunes. Uno de ellos es mantener la integridad de las estructuras mientras se cumple con la tarea, y otro es alcanzar los objetivos gastando la menor energía posible. Los animales deben cumplir con esos requisitos, algunas veces, luchando contra las fuerzas físicas actuantes en la naturaleza, y otras, aprovechándolas. Estas circunstancias dependen, en gran medida, de su tamaño y su forma.

En este capítulo, consideraremos, primero, dos ejemplos que ilustran cómo fuerzas que resultan despreciables para animales grandes, o al menos así parece, condicionan el movimiento de los pequeños artrópodos, y cómo con otras fuerzas ocurre exactamente lo contrario. Posteriormente, a partir de los resultados de estudios de Biomecánica comparada, trataremos sobre algunos elementos que influyen en la estabilidad y, por lo tanto, en el riesgo de caída de los animales. Veremos, así, cómo estos estudios basados en conceptos muy simples de Mecánica clásica permiten explicar, entre otras cosas, la diferencia en el número de patas presentes en artrópodos y vertebrados.

Camine bien contra el piso y mucho cuidado al cruzar el charco

*La curiosidad es lo único que me mantiene a flote,
todo lo demás me hunde...*

PEDRO ALMODÓVAR, director y productor español.

Este largo subtítulo contiene dos recomendaciones que podrían haber resultado fundamentales para la Hormiguita Viajera (clásico personaje de cuentos infantiles del escritor uruguayo Constancio C. Vigil)¹⁷ antes de salir a buscar su camino de regreso a casa. El personaje pertenece a la gran familia de insectos sociales (Formicidae) del orden de los himenópteros, lo que significa que están cercanamente emparentadas con avispas y abejas. De hecho, un espécimen de hormiga atrapado en ámbar que vivió hace más de 80 millones de años tiene características tanto de hormigas como de avispas.

La familia de las hormigas constituye uno de los grupos zoológicos de mayor éxito, pues cuenta con más de 12 000 especies conocidas en la actualidad que han logrado colonizar casi todas las zonas terrestres, con excepción de la Antártida, Groenlandia, Islandia y alguna que otra isla remota o inhóspita.

Se estima que hay más de 1 000 billones (un billón es un millón de millones) de hormigas viviendo sobre la Tierra. Su dominio ecológico se puede medir por su biomasa,¹⁸ y esta representa nada menos que del 15 al 20% del total de la de los animales terrestres.

El intervalo de tamaño de las hormigas varía entre 0,75 y 52 mm de longitud. La hormiga de mayor tamaño de la que se tiene conocimiento es la ya extinta *Titanomyrma giganteum* del Eoceno de Wyoming, Estados Unidos, mientras que, en la actualidad, las mayores hormigas alcanzan unos 5 cm de longitud y viven en África.

En cuanto a su forma, quizá lo más destacable sea que suele existir una gran variedad dentro de una misma especie, variedad que también se extiende al tamaño y que está asociada con el rol que cumplan en la colonia.

Varios aspectos de estos pequeños animales resultan interesantes para quienes gusten de la Ecología, la Fisiología o la Anatomía comparada, pero los que más nos importan en el contexto de este libro son aquellos asociados con la locomoción.

Las hormigas poseen varias facultades, por ejemplo, la de volar, pero esta está limitada a las hembras fértiles durante el vuelo nupcial. Por su parte, algunas

17 Nos referimos al libro de: VIGIL, C. C., *La Hormiguita Viajera*, Buenos Aires: Editorial Atlántida S. A., 1941.

18 Según el *Diccionario de la lengua española* de la Real Academia Española, el término tiene dos acepciones:

1. f. Biol. Materia total de los seres que viven en un lugar determinado, expresada en peso por unidad de área o de volumen.

2. f. Biol. Materia orgánica originada en un proceso biológico, espontáneo o provocado, utilizable como fuente de energía. En este caso, nos referimos al primero de ellos utilizado habitualmente en ecología.

especies como *Harpengnathos saltator* pueden saltar valiéndose de la acción sincronizada de sus pares de patas medio y posterior, y otras, como *Cephalotes atratus*, pueden planear, es decir, controlar la dirección de su descenso durante una caída. Dicho todo esto sobre las formas menos habituales de locomoción de las hormigas, debemos aclarar que la mayoría de ellas se desplazan andando sobre sus seis patitas articuladas.

Ahora bien, el tamaño de una hormiga hace que los desafíos que debe enfrentar al caminar sean mayores que los derivados de, por ejemplo, planear, y, entonces, un simple paseo se puede transformar en una riesgosa aventura, como podría haberle ocurrido a la Hormiguita Viajera.

A nuestro pequeño personaje de cuentos, la resistencia del aire, que ciertamente le favorecería en una caída o un planeo, le dificultaría su avance en tierra, y la tensión superficial del agua que debería enfrentar si en su camino a casa encontrara un pequeño charco podría constituir una trampa mortal. Esas dos fuerzas, resistencia aerodinámica y tensión superficial, resultan limitaciones para el desempeño motor de seres tan pequeños como las hormigas.

La resistencia aerodinámica es la fuerza que sufre un cuerpo al moverse a través del aire. En particular, nos resulta interesante el componente de esa fuerza que tiene la misma dirección que la velocidad relativa del cuerpo con respecto del medio en que se desplaza. Este componente actúa siempre en sentido opuesto al de dicha velocidad, por lo que se la puede considerar análoga a la fuerza de fricción. Es una fuerza no conservativa, dado que siempre se opone al movimiento y, así, ejerce un trabajo negativo sobre el cuerpo en movimiento.

Las fuerzas de resistencia aerodinámica son investigadas dentro de un área de la Física llamada *Dinámica de Fluidos*. El creador de esta área fue el científico suizo Daniel Bernoulli (1700-1782), y uno de sus principios ya fue citado en el capítulo anterior de este libro. Si bien el problema de la resistencia de fluidos es un fenómeno muy complejo, sus bases elementales son de mucha utilidad para entender relaciones entre la resistencia, el diseño y el desempeño. Por ello, es de enorme interés práctico, y varias industrias realizan investigaciones de este tipo, entre las que podemos citar la industria aeronáutica y de automotores.

Cuando un cuerpo se mueve en el aire durante un intervalo de tiempo, sufre una cantidad de colisiones contra las moléculas de aire que será proporcional al número de moléculas y al volumen de aire que el cuerpo desplaza. Ese volumen, a su vez, estará en relación directa con el área de sección del cuerpo en el plano perpendicular a la velocidad. Partiendo de esa idea, es posible determinar la fuerza de resistencia, la cual quedará determinada por el producto de la sección (área frontal del cuerpo, A), densidad del aire (ρ), que está asociado a su viscosidad (μ),¹⁹ la velocidad del cuerpo en el fluido al cuadrado (v^2) y un factor ($\frac{1}{2} C$), donde C representa un coeficiente conocido como de arrastre. Este último es una

19 La viscosidad es una característica de todos los fluidos, tanto líquidos como gases, que puede definirse como la oposición que este ofrece a las deformaciones tangenciales (digamos, a su avance) y es debida a las fuerzas de cohesión moleculares.

constante, o sea, no depende de la velocidad con la que se mueve el cuerpo, salvo que el movimiento se dé en fluidos muy densos. De esta manera, la fuerza podría ser calculada como:

$$F = CA \frac{1}{2} \rho v^2$$

Cuando están sometidos a una fuerza de resistencia aerodinámica y a una propulsiva constante, los cuerpos alcanzan una velocidad terminal (v_t) en el momento en que esas dos fuerzas se cancelan. Un ejemplo importante de esto se da en la caída de los cuerpos. En ese caso, la fuerza constante es el peso dado por el producto de la masa (m) y la aceleración gravitatoria (g).

Si expresamos estos conceptos en la elegante manera que nos ofrece una fórmula matemática, su relación es la siguiente:

$$m g = CA \frac{1}{2} \rho v_t^2$$

Si se despeja de esta relación la velocidad terminal quedaría dada por:

$$V_t = \sqrt{\frac{2 m g}{CA \rho}}$$

Con esta última relación y lo discutido antes sobre los cambios de longitud, área y volumen, podemos sacar conclusiones sobre lo que ocurre cuando animales de diferentes tamaños caen o avanzan contra el viento.

Si se reduce la longitud del animal a la mitad, el peso se reducirá ocho veces y la resistencia aerodinámica asociada con el área disminuirá cuatro veces.

Como los grandes cuerpos tienen más volumen que los pequeños con respecto a la superficie, cuanto mayor sea el cuerpo, mayor será el peso en relación con la superficie y también la velocidad terminal, y, por consiguiente, el daño por causa de una caída.

En abril de 1994, se dio un acontecimiento que podría ser considerado una excepción a lo establecido por la expresión para la velocidad terminal. Ese día, Des Moloney, de Colchester, Londres, resultó ileso al caer desde una altura de mil metros. Moloney pilotaba un reactor Provost cuando el mecanismo de eyección del asiento se disparó accidentalmente y regresó al piso sin su aparato.

Si se deja de lado esa excepción extraña, de la que, además, omitimos algunos detalles importantes, como, por ejemplo, que el afortunado Moloney aterrizó sobre un mullido acopio de paja, las expresiones básicas de la dinámica de fluidos que vimos dejan claro que los pequeños artrópodos terrestres se ven mucho más afectados por la resistencia del aire en sus movimientos que los animales más grandes. Eso explica por qué no sufren daños en una caída y también se asocia con que el viento los puede hacer caer o lo costoso que les resulta avanzar. Para intentar evitar que las fuerzas del viento que actúan en un sentido

aproximadamente perpendicular al peso los derribe, los artrópodos con patas tienden a disponerlas de manera que la fuerza peso sea lo más efectiva posible en evitar el vuelco. Para ello, tienden a apoyar sus patas en el suelo manteniendo los puntos de contacto lo suficientemente alejados, de modo que se minimice el ángulo (θ) formado entre la horizontal y una línea que une los puntos de apoyo que delimitan la base de sustentación con el centro de masa del animal. El centro de masa es un punto representativo de toda la masa del animal, o sea, cuando se quiere analizar el movimiento de todo el cuerpo, alcanza con analizar la posición, velocidad o aceleración de ese punto.

Si se suponen animales de la misma forma que deben soportar la misma intensidad del viento, la fuerza de arrastre sobre ellos será proporcional al largo del cuerpo al cuadrado, y el peso, proporcional al largo al cubo. De esta forma, los pequeños animales necesitan lograr pequeños valores de ángulo θ para evitar que el viento los derribe. Para un insecto, ese valor es cercano a 30° , mientras que para un mamífero mediano el valor típico está cerca de los 80° .

El solo hecho de soportar el viento sería un problema importante para la Hormiguita Viajera, pero avanzar sería un asunto aún más complicado. En una interesante investigación en la que se utilizó un túnel de viento, se examinó este problema en dos cucarachas que, a diferencia de la mencionada en la conocida canción, sí podían caminar e incluso correr (en el capítulo 4, se discute qué significa correr desde el punto de vista mecánico).

Se trataba de la pequeña y rápida *Periplaneta americana*, ya citada en este libro, y de *Blaberus discoidalis*, más grande y lenta que la primera. En ese estudio, se pudo determinar en forma práctica que la resistencia del aire, al correr a una velocidad dada, tiene un mayor efecto sobre la especie de menor tamaño, lo que aumenta la fuerza horizontal que ese animal debe ejercer para correr a esa velocidad.

Si se vuelve a la fábula infantil que nos ha servido como eje conductor en esta parte, la segunda recomendación para la Hormiguita (¡cuidadito al cruzar el charco!) tiene que ver con el riesgo que implica para los pequeños animales una fuerza que, en general, en nuestra escala, tiende a pasar desapercibida: la tensión superficial. Esta fuerza se da por la atracción mutua que se ejercen entre sí las moléculas de agua. Las pequeñas gotas de agua tienden a adoptar la forma que permite ocupar la menor superficie con relación a su volumen. Si la gota cae en una superficie hacia la cual sus moléculas se sienten atraídas fuertemente, estas se extenderán como una fina película sobre ella. En cambio, si son menos atraídas por la superficie de lo que se atraen entre sí, la gota se reordenará convirtiéndose en una esfera aplanada.

La influencia de la tensión superficial a nuestra escala nos vuelve a llevar hacia el tema de la respiración. Al igual que los insectos, la tensión superficial puede producir que un animal grande se ahogue, pero, en nuestro caso, esta fuerza actúa desde dentro de nuestro cuerpo (en el apéndice correspondiente a este capítulo, se explica esto con más detalle). Por el contrario, en los insectos, la tensión superficial contribuye a que estos se ahoguen, pero su efecto es externo.

Hormiga arriesgándose al hacer contacto con un peligroso charco de agua



Ilustración de Belén (9 años).

La tensión superficial en la superficie del agua determina la longitud de la línea de contacto *aire-agua*. Si accidentalmente la Hormiguita Viajera cayera en un pequeño charco, una película de agua de una fracción de milímetro dispuesta sobre su cuerpo haría que el pequeño animal deba soportar un peso agregado que resultaría unas diez veces mayor que el suyo. Además, por ser tan pequeña, no se hundiría en el charco, porque su peso no es suficiente para vencer esa fuerza de atracción entre moléculas de agua. Por esta razón, si es apresada por la tensión superficial del agua, es probable que no pueda liberarse y se ahogue cuando el líquido penetre en su sistema traqueal.

El problema de la tensión superficial se compensa en la naturaleza con superficies que se mojan fácilmente o que repelen enérgicamente el agua, en función del papel que tienen que jugar. Varios son los ejemplos en el mundo de los artrópodos que han logrado burlar esta fuerza e incluso utilizarla en su beneficio. Entre ellos, tenemos arañas y avispas remadoras y hasta una araña capaz de bucear. Todas esas especies han desarrollado estrategias sorprendentes allí donde era de esperar una clara desventaja, pero, como tendencia general y a manera de resumen, las diferencias de tamaño y, fundamentalmente, los cambios de área y volumen que se dan en los animales hacen que algunas fuerzas afecten de modo muy diferente a los pequeños y los grandes. Los animales pequeños deben luchar

contra la tensión superficial y la resistencia del viento. En este último caso, además, es posible establecer algunas relaciones con la forma y la disposición de sus cuerpos. En el siguiente apartado de este capítulo, abordaremos un tema íntimamente vinculado con ello.

A veces, mantenerse en pie no resulta tarea fácil

Todos mis movimientos están fríamente calculados.

El Chapulín Colorado,
personaje de ROBERTO GÓMEZ BOLAÑOS, Chespirito
(1929-2014), actor, escritor y director mexicano.

Un primer requisito de la locomoción es poder mantenerla sin caerse, y, para ello, se requiere de estabilidad. La estabilidad hace referencia a la capacidad que tiene un sistema de recuperar un estado inicial luego de aplicarle ciertas perturbaciones que lo sacan de él. En el caso de la locomoción, este estado es el equilibrio. Un equilibrio puede ser estable si, al aplicar pequeñas perturbaciones al sistema, este responde volviendo al estado inicial, o inestable si no regresa a él. También se puede dar una definición oficial desde el punto de vista biomecánico, que reza que el equilibrio es «un término genérico que describe la dinámica de la postura corporal para prevenir las caídas, relacionado con las fuerzas que actúan sobre el cuerpo y las características inerciales de los segmentos corporales». En definitiva, la estabilidad puede ser entendida como la capacidad de un cuerpo de conservar el equilibrio o de evitar ser desequilibrado, manteniendo la proyección del centro de masa dentro de los límites de la base de sustentación.

Mantener la estabilidad puede ser una tarea difícil, tanto para grandes como para pequeños animales. Como fue expuesto en el apartado anterior, el viento puede desequilibrar más fácilmente a un insecto que a un mamífero porque su relación superficie-masa es mayor. Cuando se habla de estabilidad en la locomoción con patas, una primera situación a analizar es la estabilidad estática. En los artrópodos, esta ha sido considerada una de las más importantes razones para que estos animales se apoyen sobre muchas patas.

En 1982, el profesor Robert McNeill Alexander, de la Universidad de Leeds, uno de los investigadores más destacados en el área de la Biomecánica comparada, realizó un análisis en el que evaluó mediante un cálculo simple el riesgo de caída de un perro y una cucaracha (que fueron tomados como representantes de vertebrados y artrópodos, respectivamente).

El profesor Alexander supuso que, si en un instante dado, el cuerpo de esos animales dejara de estar soportado por sus patas, entonces su centro de masa caería al suelo recorriendo una distancia (h). La caída del animal se puede analizar como un cuerpo en caída libre, es decir, como el movimiento de un cuerpo bajo la acción exclusiva de la fuerza de gravedad, excluyendo la influencia de la resistencia aerodinámica, así como la de cualquier otra que tenga lugar en el seno de un fluido. En el caso de los pequeños, cuando el animal se cae desde una

gran altura relativa a su tamaño, ya vimos que la situación es muy diferente. Sin embargo, la simplificación puede resultar bastante aceptable si la posición del centro de masa de su cuerpo está cercana a la superficie de la tierra.

La caída libre es un ejemplo clásico de movimiento uniformemente acelerado, es decir, tiene una aceleración de valor constante que, en este caso, es la gravitatoria (g), cuyo valor típico es $g = 9,8 \text{ m/s}^2$, aunque varía levemente con la altitud y latitud. En lo que nos ocupa, se supuso que el cuerpo de los animales caía desde el reposo en un instante inicial $t = 0$ (t es tiempo de la caída).

La expresión genérica que describe la posición en el tiempo para un movimiento uniformemente acelerado por acción de la gravedad y que valdría para describir la caída es:

$$y = y_0 + v_0 t + \frac{1}{2} g t^2$$

En ella, y representa la posición en cualquier instante de la caída, y_0 es la coordenada inicial, v_0 es la velocidad inicial, t es el tiempo de caída y g , como ya se dijo, es la aceleración gravitatoria. En el ejemplo de Alexander, la altura recorrida por el centro de masa hasta el suelo es:

$$h = y - y_0$$

y, como dijimos que caía desde el reposo $v_0 = 0$, entonces:

$$h = \frac{1}{2} g t^2$$

De esta manera, quien nos haya acompañado en el razonamiento habrá concluido que el tiempo de caída está relacionado con la altura del centro de masa del animal de la siguiente forma:

$$t = (2h / g)^{\frac{1}{2}}$$

Esta relación es muy simple, pero permite deducir que cuando la altura del centro de masa es pequeña, como en los artrópodos, el tiempo de caída también lo es. De este modo, para los animales pequeños, contar con más patas les permite mantener el centro de masa dentro del polígono de apoyo, aumentar su estabilidad y disminuir su posibilidad de caída. Por ejemplo, si el centro de masa de la cucaracha de Alexander estuviera 1 cm (0,01 m) por encima del piso, su tiempo de caída sería aproximadamente de 0,045 segundos.

Si la frecuencia de movimiento de una pata fuera de 2 Hz,²⁰ es decir, si el animal pudiera dar dos pasos en un segundo con cada pata, la cucaracha caería al suelo en solo una décima del período²¹ de un paso.

20 Hz es la notación del hertzio o hertz, la unidad de frecuencia del Sistema Internacional de Unidades

21 El período es el tiempo que demora en completarse un ciclo, o sea, el inverso de la frecuencia.

Esto sugiere la necesidad de estos pequeños animales de tener varias patas sincronizadas para lograr que siempre haya una superficie de apoyo en la que enmarcar su centro de gravedad.

En cambio, aunque las frecuencias de paso sean menores y su cantidad de patas también, los grandes mamíferos pueden confiar en los ajustes dinámicos para reposicionar sus segmentos y evitar caer, porque sus tiempos de caída son mucho mayores.

A pesar de la importancia que tiene la estabilidad en la locomoción animal, son pocas las investigaciones que han discutido sobre esta en función de las estrategias de movimiento o la variación de la forma del cuerpo.

Un modo de estimar la estabilidad contemplando el número de patas y el tiempo en que estas están apoyadas, queda dada por la siguiente relación:

$$S = (n_{\text{legs}} / 4) \beta - \frac{3}{4}$$

En esta relación, S indica el margen de estabilidad, β representa el *duty factor* (fracción del período del ciclo de paso en que la pata está apoyada) y n_{legs} representa el número de patas del animal.

Valores de S menores que cero indican que el animal es inestable. Entonces, según esta relación, un insecto sería inestable cuando el *duty factor* fuera menor que 0,5, ya que, en ese caso, $S = 0$ para un animal de seis patas. Aunque esta sea una forma muy simplificada de analizar la estabilidad de los animales, tiene la ventaja de permitir hacer comparaciones con diferente número de patas.

Se puede razonar, a partir de esa relación, que el aumento de cuatro patas, como tienen la mayoría de los vertebrados, a seis, como tienen los insectos, hace posible disminuir el valor de *duty factor*, necesario para mantener una estabilidad constante. La situación general para los insectos parece ser que dichos valores no caigan por debajo de 0,5, aunque se han encontrado menores cuando algunos de ellos se desplazan a altas velocidades.

Las medidas de la estabilidad en diversos diseños locomotores pueden ser obtenidas en forma directa cuantificando la conexión entre la base de sustentación y la proyección del centro de masa en cada instante durante el movimiento. Estas medidas dependen de la velocidad, pero, para un valor dado de esta, la probabilidad de que un animal caiga tiende a aumentar a medida que la proyección se aproxima al borde de la base de sustentación.

Una de las conclusiones más generalizadas respecto a la estabilidad, al equilibrio, a la estrategia de movimiento y a la forma del cuerpo es que la condición mínima que un artrópodo debe lograr para ser estable es un apoyo trípede. Es decir, el animal debe contar con una base de sustentación definida, al menos, con tres patas apoyadas en un mismo instante. Si la proyección del centro de masa sobre el piso cae fuera del triángulo, cuyos vértices corresponden a los puntos de apoyo, el animal se encuentra estáticamente inestable y su probabilidad de caída aumenta.

Esta probabilidad ha sido cuantificada para vehículos movilizados con diferente cantidad de patas mediante un margen de estabilidad, definido como la menor distancia, desde la proyección del centro de masa hasta el borde de la base, en la dirección de avance. El abordaje ha sido aplicado al estudio de cucarachas, hormigas, arañas e incluso en humanos.

Para las cucarachas, por ejemplo, se encontró que cuando estas aumentan su velocidad, el margen de estabilidad decrece a valores menores que cero. Por su parte, en las arañas, que cuentan con un par de patas más que los insectos, aun desplazándose a altas velocidades relativas, los valores del margen de estabilidad son mayores a cero.

Además de esto, los resultados del vínculo entre la proyección del centro de masa y la base de sustentación mostraron que algunas arañas caminadoras de gran porte, como *Grammostola mollicoma*, que habita varias regiones de Uruguay, Argentina y Brasil, comienzan un ciclo de paso con estabilidad reducida, y esta va aumentando hasta alcanzar su valor máximo casi al final de dicho ciclo. Esto constituye una diferencia importante con lo observado para otros artrópodos, como la cucaracha *Periplaneta americana*, cuya proyección del centro de masa va transcurriendo de adelante hacia atrás respecto a la base de sustentación (en forma semejante a lo que ocurre con el ser humano en su fase de apoyo doble en la marcha). Es como si la gran *Grammostola mollicoma* colocara sus patas hacia adelante y luego el resto de su cuerpo las alcanzara, un efecto semejante al que ocurre cuando vamos remando.

Alegoría sobre la forma en que una gran araña desplaza las partes de su cuerpo.

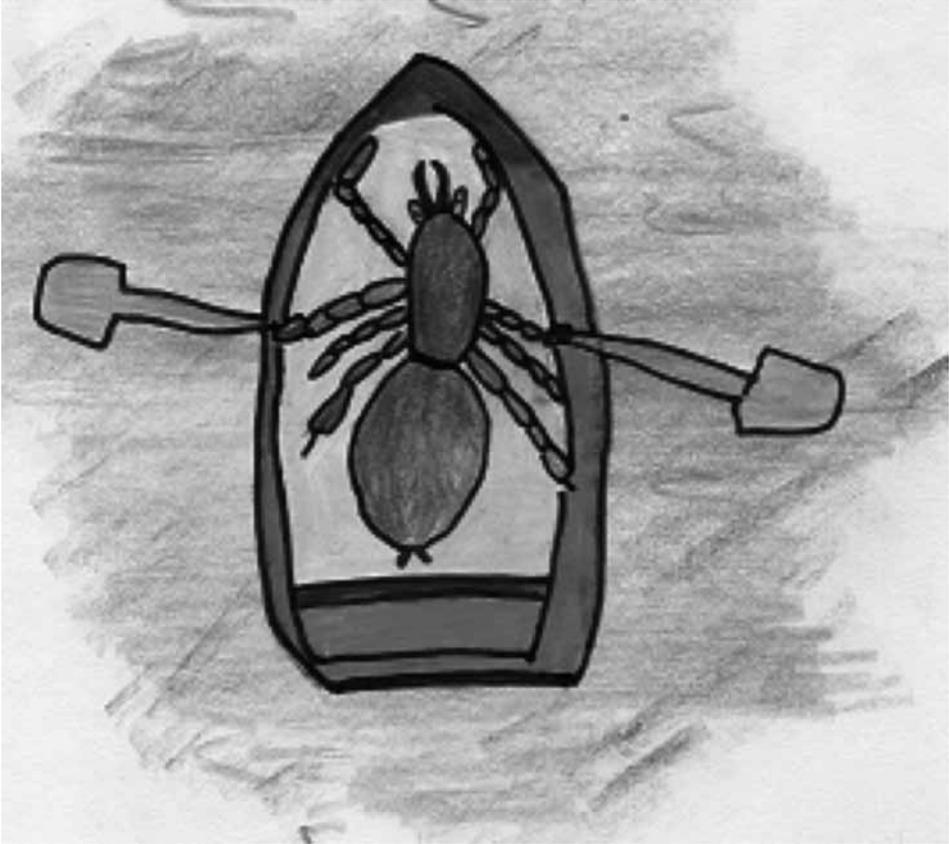


Ilustración de Agustín (7 años).

En resumen, la estabilidad y el equilibrio están asociados con el tamaño y el número de patas, son factores que pueden ser considerados como determinante del número de patas que tienen los artrópodos y sus valores dependen de la coordinación de estas. La forma en que las patas son coordinadas es uno de los aspectos que pueden ser considerados para definir el tipo de paso de los animales.

Las pautas locomotoras en vertebrados, insectos, arañas y cangrejos pueden ser presentados como diferentes o semejantes según el abordaje de estudio considerado. Sobre estos aspectos tratará en el último capítulo de este libro pero antes haremos un veloz viaje al pasado cercano de la Tierra, en el que analizaremos algunos aspectos relacionados con el movimiento de dos enormes colosos del grupo de los vertebrados.

Sobre la locomoción de grandes animales terrestres: estudios sobre gigantes ya extintos

La vida nos da a cada uno las herramientas para que vayamos por el mundo.

JUAN MANUEL FANGIO (1911-1995), piloto argentino,
cinco veces campeón mundial de Fórmula 1.

Este capítulo aborda aspectos relacionados con la locomoción de algunas especies pertenecientes a la espléndida megafauna del Pleistoceno de América del Sur. Comparada aun con las más espectaculares de las faunas de mamíferos modernos, digamos la de África con sus cinco especies de una tonelada o más, este conjunto de mamíferos sigue apareciendo como sobresaliente. Es que en muchos sitios se encuentran juntas diez o doce especies gigantes, muchas de ellas pertenecientes a grupos sin parentesco con mamíferos modernos o a los carismáticos xenartros. Estos están, hoy, representados por los acorazados armadillos, los lentos y relativamente pequeños perezosos arborícolas y los extraordinarios osos hormigueros, mientras que, en el Pleistoceno, se sumaban varias especies de gliptodontes y otras de perezosos de varias toneladas (por lo tanto, de improbabilísimos hábitos arborícolas). Como se expresó en el capítulo 1, su diversidad, variedad y tamaño solamente son comparables en espectacularidad a las de los grandes dinosaurios, aunque su mayor proximidad en el tiempo permite más viables inferencias sobre su forma de vida, entre ellas, sobre su locomoción.

La lista de los grandes mamíferos descritos de la fauna local de Luján, la localidad que da el nombre a ese intervalo de tiempo (Lujanense), muestra la existencia de 19 especies de más de una tonelada. Inclusive, si supusiéramos que, en realidad, cada género cuenta con una sola especie, ese número no bajaría de 11. El gran tamaño de estos animales estaba asociado con la presencia de estructuras esqueléticas grandes y pesadas, que, en primera instancia, harían pensar que limitaban sus capacidades de movimiento. Los apartados de este capítulo tratan del movimiento de dos de aquellos colosos: gliptodontes y megaterio.

Gliptodonte, levántate y anda

Estos son mis principios. Si no les gustan, tengo otros.

GROUCHO MARX (1890-1977), actor humorista
y escritor estadounidense.

Los gliptodontes eran una de las formas más atractivas dentro de los mamíferos lujanenses. A pesar de su parecido superficial con los armadillos, con los que se encuentran, en efecto, emparentados, ambas estirpes se separaron hace más de 40 millones de años. Varias de las grandes especies pleistocenas remataban su cola con un tubo caudal, capaz de ser usado como arma, y mostraban muchas peculiaridades en varios aspectos de su aparato locomotor.

Una primera observación del esqueleto de un gliptodonte sugiere que se trataba de animales poco atléticos. Sin embargo, estudios en los que se estimó la resistencia de los huesos de sus extremidades muestran que la realidad pudo ser muy diferente a la que insinúan sus robustos cuerpos. Como se explicó sobre el final del capítulo 1, es de esperar que los animales más atléticos presenten mayor resistencia con relación a su masa para poder soportar las mayores tensiones, producidas durante actividades locomotoras exigentes.

Los huesos largos de las extremidades, como el fémur y el húmero, se encuentran sometidos, con gran frecuencia, a cargas de tensión, y estas representan un mayor riesgo de fractura por fatiga mecánica que otros tipos de carga.

La resistencia de esos huesos puede ser estimada a través del estudio de los fenómenos provocados por su flexión, lo que, en esencia, no difiere de lo que la Física y la Ingeniería establecen para otros materiales y estructuras, particularmente para las de construcción humana. Consideremos el hueso como si fuera una viga, con uno de sus extremos empotrado a una pared y el otro libre. En esa situación, la tendencia será que se dé una flexión por efecto del peso. La cantidad que permite describir la resistencia a este efecto de pandeo se llama *módulo de sección* (Z), definido en un capítulo anterior.

La forma óptima para una sección que, además, no debe ser muy pesada, será aquella que genere el valor más alto de Z con la mínima área; esta forma es el cilindro hueco. Por esta razón, muchas estructuras que construimos los humanos y que deben soportar flexiones y, a su vez, ser livianas, como los cuadros de bicicleta por ejemplo, son cilindros huecos. Esta, con algunas salvedades, es la estrategia general de diseño natural que tienen los huesos largos. Entonces, el valor de Z , tomado a una distancia x del extremo del hueso, preferentemente a la mitad, porque es allí donde se produce más corrientemente la fractura, nos da una idea de su resistencia a las tensiones de flexión durante la locomoción.

Si se consideran dos animales bípedos que sean geoméricamente semejantes, cuando se mueven de manera dinámicamente similar (esto es, cuando tiempos, distancias y velocidades están relacionadas entre ambos por un mismo factor), los componentes de la fuerza F —que tiende a flexionar sus huesos— son proporcionales a sus pesos. A su vez, las tensiones, debidas a la flexión en

las correspondientes secciones de sus huesos, son directamente proporcionales al peso que soportan (mg) y a una longitud relevante del hueso (que más arriba llamamos x), e inversamente proporcionales a aquella cantidad recién definida como módulo de sección (Z) o, para expresarlo en una fórmula, a mgx/Z .

Por lo tanto, la inversa Z/mgx , como ya habíamos visto, es una medida conveniente para estimar la capacidad que tienen los huesos largos de soportar momentos²² de flexión. A esa expresión, válida para bípedos, debe agregarse un valor que dé cuenta de la fracción de carga soportada por cada par de extremidades (a). Así, la determinación es extensible a animales con cuatro patas ($Z/amgx$). Este es el indicador de capacidad atlética (ICA), definido en el capítulo 1. Altos valores de este indicador denotan que el animal tiene huesos robustos, capaces de aguantar las intensas flexiones que produce la locomoción exigente. En otras palabras, ese animal posee, desde el punto de vista de los huesos largos de sus extremidades, una mejor capacidad atlética. De hecho, sucede que en aquellos animales que corren más rápido (por ejemplo, el avestruz) se observan valores más altos, mientras que otros, prácticamente incapaces de galopar (como el elefante), muestran valores bajos. Aplicando este enfoque con medidas obtenidas en restos fósiles, se puede inferir la posibilidad de que un organismo extinto haya realizado actividades exigentes sin mayor riesgo de fracturas.

Aquí resulta de gran utilidad valerse del actualismo, un principio de amplia aplicación en las ciencias del pasado, el cual enunciaba que todo era y funcionaba como en el presente, que hasta puede emplearse como prueba de lo contrario. Justamente, toda la Paleontología puede concebirse como una negación del actualismo, porque lo que es relevante para este cuerpo de conocimientos es precisamente lo que era diferente de ahora.

Los valores de ICA obtenidos de los huesos largos de las extremidades de *Glyptodon clavipes* evidencian que existe una disparidad importante entre el indicador del fémur y el húmero. Mientras que sus fémures eran resistentes en un punto comparable con los de dos grandes animales que pueden galopar, los búfalos africanos (*Syncerus caffer*) y los rinocerontes blancos (*Ceratotherium simum*), sus húmeros presentan indicadores mucho menores, cercanos a los de un elefante. Este último, aunque puede desplazarse bastante rápido con un paso conocido como ambladura, es esencialmente incapaz de galopar. Con base en el actualismo, se puede deducir que los valores exhibidos por los fémures de estos gliptodontes les habrían permitido desenvolver esta exigente actividad u otra que implicase cargas equivalentes sobre los huesos largos de sus patas traseras, aunque, si se sigue el mismo eje de razonamiento, se puede percibir que sus patas anteriores no habrían estado diseñadas para soportar cargas tan exigentes y hubieran corrido riesgo de fracturarse.

22 *Momento de fuerza* o *torque* corresponde al producto vectorial entre el vector *posición* del punto de aplicación de la fuerza y la fuerza, de manera que cuantifica el efecto de esta última al actuar a una determinada distancia.

La relación (cociente) entre el indicador del fémur y el del húmero es mucho más alta para los gliptodontes que para otros taxones. De hecho, esa disparidad es tal que, si todo el peso del cuerpo fuera soportado solamente por las patas de atrás, el fémur continuaría teniendo un mejor desempeño mecánico que el húmero en la postura cuadrúpeda normal.

Un organismo será tan vulnerable como su par de extremidades menos resistente, por lo que resultaría inútil aumentar la capacidad de resistencia a la carga de un par dejando el otro expuesto a una fractura. Esto sugiere que para los grandes gliptodontes no solo fue posible realizar ciertas actividades exigentes en forma bípeda, sino que incluso les resultaba conveniente.

Se debe aclarar que los altos valores de *ICA* no necesariamente implican capacidades atléticas reales, porque hay otros sistemas involucrados. No obstante, tratándose de un mismo individuo, parece poco probable un requisito diferencial entre un fémur fuerte y un húmero relativamente débil en los gliptodontes. Finalmente, aunque desde el punto de vista de la resistencia de sus huesos se pueda demostrar que los gliptodontes tuvieron la posibilidad de andar sobre sus patas traseras, es necesario asociar esta capacidad con un significado biológico. De las múltiples hipótesis que se han considerado, tal vez la más viable propone que estos animales podrían haber asumido una posición bípeda en luchas donde sus colas fueran utilizadas como armas. Esta hipótesis está sustentada por estudios de la musculatura de la cola y algunos hallazgos paleontológicos. Respecto a esto último, se ha podido observar, en algunas corazas de gliptodontes, fracturas con su respectivo callo de cicatrización.²³ Estas fracturas fueron atribuidas a luchas intraespecíficas, dado que el diámetro de la cicatriz coincide bastante bien con el abollón que dejaría en la coraza un golpe efectuado con la energía que se puede inferir por la cantidad de musculatura posiblemente involucrada en la generación de fuerza y realización de trabajo.

23 Una referencia de esto se puede encontrar, por ejemplo, en: Ferigolo, J., «Non Human Vertebrate Paleopathology of Some Brazilian Pleistocene Mammals», en A. J. G. de Araújo y L. F. Ferreira, *Paleoepidemiologia e paleopatologia: estudos multidisciplinares*, Río de Janeiro: Fiocruz, 1992, pp. 213-234.

Pareja de gliptodontes realizando actividades de la vida diaria en posición bípeda.



Ilustración de Belén (9 años).

En Mecánica clásica, se dice que una fuerza es capaz de realizar trabajo cuando altera el estado de movimiento de un cuerpo. El trabajo mecánico, entonces, se relaciona con el movimiento de un cuerpo. Cuantitativamente, es la fuerza que se aplica multiplicada por la distancia que se desplaza un objeto, la cual, asociada a ese movimiento, será equivalente a la energía necesaria para desplazarlo. De manera que, por definición, el trabajo es un tránsito de energía, y podemos decir que trabajo y energía son las dos caras de una misma moneda. De hecho, estas dos magnitudes comparten la misma unidad: newtons por metro, o sea, joules (J).

Se ha estimado que el gran gliptodonte pleistoceno *Doedicurus*, entre otros, podría haber contenido unos $0,07 \text{ m}^3$ de músculo, con una densidad cercana a los 1060 kg por metro cúbico,²⁴ y, por lo tanto, la masa muscular debe de haber sido de unos 74 kg . A este valor, se le debe agregar la masa de los músculos epiaxiales (es decir, los que están en la pelvis y mueven la cola), que deben de haber representado otros 34 kg . Entonces, la masa muscular total involucrada en mover el tubo caudal debió ser de unos 108 kg , 54 kg por cada lado.

²⁴ Dato tomado de: Méndez, J. y A. Keys, «Density and Composition of Mammalian Muscle», en *Metabolism*, vol. 9, Nueva York, 1960, pp. 184-188.

Según se expresa en un estudio de Alexander del año 1992, el trabajo que puede realizar un músculo estriado de un vertebrado en actividades que necesitan de la potencia, en una única contracción, es de unos 20 J kg^{-1} . Para infligir el máximo daño posible, un gliptodonte debía contar con músculos caudales capaces de permitir hacer mucho trabajo, pero probablemente tenía que moverse más rápido en las etapas finales del movimiento. Considerando esto, se puede suponer que ese trabajo debió de estar en el entorno de los 50 J kg^{-1} .

Con 54 kg de músculo en cada lado de la cola, la energía entregada debió de ser al menos de 2700 J , una cantidad que pudo haber sido mayor con un par de trucos de movimiento, como por ejemplo, si el animal utilizaba sus extremidades posteriores para girar el cuerpo o si almacenaba energía elástica en los elementos pasivos de la cola como los tendones. En el apéndice, incluimos una breve exposición sobre mecánica muscular que aclara esta última idea.

En resumen, la energía mecánica ligada al movimiento (energía cinética) de la cola podría estimarse de manera conservadora en unos 3000 J . Para que los amables lectores perciban el potencial devastador de esa cantidad de energía, téngase en cuenta que un cráneo humano puede quebrarse con impactos de entre apenas 20 a 60 J , mientras que los 3000 J aludidos equivalen a la energía que genera un adoquín de empedrado urbano cayendo desde un tercer o cuarto piso. Esto ubica a las luchas entre gliptodontes como las más imponentes en toda la historia del mundo animal.

Que el acusado se ponga de pie

Sorprenderse, extrañarse es comenzar a entender.

JOSÉ ORTEGA Y GASSET (1883-1955),
filósofo y ensayista español.

Megatherium americanum fue uno de los mamíferos de mayor tamaño de América del Sur. La masa corporal de un ejemplar adulto de estos animales, emparentados con los perezosos actuales como *Bradypus* y *Choloepus*, fue estimada entre cuatro y más de seis toneladas.²⁵

En los tiempos en que este gigante deambulaba por la zona del Río de la Plata, según lo que se ha propuesto, existía, por aquí, un gran desbalance ecológico en la fauna (es decir, si se la compara con faunas modernas) debido a la presencia de muchos herbívoros, muy pocas plantas y muy pocos carnívoros. En efecto, si se aplican fórmulas obtenidas en estudios de grandes mamíferos actuales, según las cuales hay una relación matemática entre el tamaño corporal y la densidad de las poblaciones, se obtiene el número posible de individuos por unidad de área. A su vez, se puede saber la cantidad de energía que gasta un mamífero, porque también es proporcional al tamaño. Multiplicando ambos resultados, se puede saber cuánto gasta (y, por ende, cuánto consume) por hectárea una especie de mamíferos. Sumando todas las especies de una fauna, se obtiene cuánto necesitaría toda esa fauna para sustentarse. Se sabe que, hoy en día, es normal que los grandes mamíferos consuman entre el 3 y el 6 % de la productividad primaria. En el caso de la fauna fósil de la localidad de Luján en la provincia de Buenos Aires, esos mamíferos gigantes hubieran consumido como el 20 % de lo que produce un campo ganadero moderno y, posiblemente, mucho más que lo que debe de haber producido esta parte del mundo cuando el clima era bastante más árido.

Al mismo tiempo, si se hacen los cálculos correspondientes para los herbívoros y su producción de carne y para los carnívoros consumidores, esa fauna también carecía de balance, y es muy raro en la naturaleza que un recurso (carne, en este caso) sobre y quede sin aprovecharse.

De acuerdo con la manera actual de entender las relaciones ecológicas, resulta llamativo que existiera en el Pleistoceno una gran oferta de herbívoros y muy pocos carnívoros para consumirla. A partir de estas observaciones, se propuso la posibilidad de que algunos de los animales que habían sido clasificados como herbívoros no lo fueran, al menos no en exclusividad. Como en las buenas novelas policíacas, hay que identificar al asesino, y, si se procede por descarte, a la usanza del gran Hercule Poirot,²⁶ algunos no dan la talla mental para ser asesi-

25 Dato tomado del trabajo: FARIÑA, R. A., S. F. VIZCAÍNO Y M. S. BARGO, «Body Mass Estimations in Lujanian (Late Pleistocene-Early Holocene of South America) Mammal Megafauna», en *Mastozoología Neotropical*, vol. 5 (2), Mendoza, 1998, pp. 87-108.

26 Se trata de uno de los personajes más famosos creados por la escritora AGATHA CHRISTIE, que aparece en 33 novelas y cinco relatos cortos publicados entre 1920 y 1975.

nos, como los gliptodontes, mientras que otros son muchachos de buena familia. La cosa se le pone difícil a los perezosos con su extraña anatomía y aún más al megaterio de garras como cuchillo y su brazo de diseño, apto para la rápida extensión. Sobre esto, volveremos más adelante.

Algunas conclusiones obtenidas con respecto a la posibilidad de que *Megatherium americanum* incluyera la carne en su dieta están asociadas con su capacidad bípeda, y otras, con la morfología de sus miembros anteriores que presentan, como veremos un poco más adelante, algunos caracteres muy peculiares y temibles.

En relación con la postura, Othenio Abel, en 1912, fue uno de los primeros paleontólogos que imaginó al *Megatherium* sobre dos patas. Aunque otros autores establecieron que este animal no era usualmente bípedo, los trabajos desarrollados desde Abel hasta hoy permiten afirmar que nuestro gigante debió haberse levantado con frecuencia sobre las extremidades posteriores, como acostumbra a hacerlo todos los mamíferos ungulados (esto es, con pezuñas) que pisan, al menos parcialmente, con la planta de sus pies, es decir, son de marcha plantígrada o semiplantígrada, y, especialmente, todos los xenartros.²⁷

Para determinar la posibilidad de que este animal pudiera moverse en forma bípeda para usar sus garras anteriores, los investigadores uruguayos Rudemar Blanco y Ada Czerwonogora realizaron estudios a partir del patrón de huellas dejadas por este animal.

En ese estudio, la presión (fuerza por unidad de área) ejercida por las manos (P_m) y la ejercida por los pies (P_p) fueron calculadas a partir de datos obtenidos de las huellas, considerando conceptos de la Mecánica clásica y suposiciones morfológicas. Esas presiones en la posición estática cuadrúpeda fueron determinadas a partir de las siguientes relaciones:

$$\begin{aligned} P_m &= M g f / A_m \\ P_p &= M g f / A_p \end{aligned}$$

En ellas M representa la masa corporal en kg; f es la fracción de peso soportada por el miembro que corresponda, expresada como un número entre 0 y 1; g , la aceleración de la gravedad = 9,8 m/s²; A_m , el área de la huella de la mano y A_p , el área de la huella del pie; estas dos últimas están en m².

Si el animal no hubiera estado en una posición cuadrúpeda, algunos cambios en las expresiones anteriores serían necesarios.

El área de las huellas de las manos fue de 0,0375 m² y el de los pies fue de 0,398 m² para el megaterio, como se puede medir en el fantástico yacimiento de huellas de Pehuen-Có, en el sur de la provincia de Buenos Aires, una suerte de vereda del Teatro Chino de Hollywood para la megafauna.

27 Eso se explica en el trabajo de: Cabrera, A., «Sobre la estructura de la mano y del pie en el megaterio», en *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, vol. 107, Buenos Aires 1929, pp. 425-443.

Para poder determinar los valores de presión, se requiere contar con una estimación del porcentaje del peso corporal soportado por cada par de patas. Una forma de lograr esta estimación es utilizando un modelo geométrico y suponiendo una densidad (relación de masa sobre volumen) corporal de 1000 kg/m^3 . Sabiendo dónde está el centro de masa, se puede averiguar la proporción de volumen (y, por lo tanto, de masa) que queda por detrás y por delante de este, es decir, el porcentaje que soportan las patas posteriores y anteriores, respectivamente.

Con base en ese modelo, se determinó que el 70 % del peso corporal estaba sustentado por los miembros posteriores y apenas el 30 % por los anteriores. Y así, los valores calculados para la presión ejercida por las manos y los pies en posición estática cuadrúpeda fueron 68 kpa y 310 kpa,²⁸ respectivamente.

Si la profundidad de las huellas fuese directamente proporcional a la presión ejercida sobre el sustrato, debería haber sido menor para las manos que para los pies, y la razón entre la profundidad de la huella para las manos y la profundidad de la huella para los pies ($A_p/A_m = 14 \text{ m}/0,26 \text{ m} = 0,54$) debería ser igual a la razón entre las presiones calculadas, $P_m/P_p = 310 \text{ kpa}/68 \text{ kpa} = 4,56$.

Evidentemente, estos primeros cálculos muestran que no existe una correspondencia entre estas relaciones, pero resta tomar en cuenta una serie de elementos. Antes de ello, es justo decir que el fenómeno de la deformación del terreno por acción de una presión es sumamente complejo de analizar y muy difícil de modelar.

La misma fuerza en diferentes terrenos puede producir deformaciones muy distintas; por ejemplo, variaciones en el contenido de agua de un terreno similar también puede determinar cambios importantes en el registro.

Además de esto, la presión no se ejerce uniformemente, porque la magnitud, la dirección y la tasa de fuerza varían durante el transcurso del tiempo de apoyo.

Hechas estas salvedades, digamos que, si un *Megatherium* se hubiese desplazado en forma bípeda e inclinada, entonces la presión ejercida con las manos al apoyarlas a un mismo tiempo se podría haber reducido a 155 kpa y la de los pies hubiera alcanzado valores aproximados de 97 kpa, de modo que la relación de presiones quedaría dada por $155/97 = 1,6$. Este nuevo valor es, al menos, más cercano a la relación de áreas.

Si el animal hubiese marchado en forma bípeda, el porcentaje del peso que el cuerpo habría soportado estáticamente con los miembros posteriores (70 %) pasaría a 100 %, o sea, aumentaría un 30 % con respecto a la postura estática cuadrúpeda. Sin embargo, durante la locomoción, los valores de fuerza de reacción del piso alcanzan valores pico mucho mayores que el peso, debido a que el animal debe frenar y acelerar su cuerpo durante cada apoyo. Estos valores de

28 La unidad que aquí aparece es el kilopascal, que corresponde a 1000 pascales (Pa), la unidad de presión del Sistema Internacional de Unidades, nombrada en homenaje al matemático, físico y filósofo francés Blaise Pascal (1623-1662). Un pascal se define como «la presión que ejerce una fuerza de 1 newton sobre una superficie de un metro cuadrado».

pico de fuerza son determinados a través de unos dispositivos llamados *plataformas de fuerza* en estudios de locomoción humana. Es de particular interés el registro de la componente vertical de la fuerza, ya que esta permite hacer inferencias directas sobre el tipo y la eficiencia de paso. La curva de fuerza vertical presenta formas características para la marcha y carrera humanas, así como cambios importantes en sus valores pico que dependen de la velocidad de desplazamiento y, por lo tanto, de la carga. En ausencia de un modelo mejor, se puede suponer que los picos de fuerza de un *Megatherium* desplazándose en forma bípeda podrían mantener la misma relación con el valor del peso que los que han sido medidos para humanos desplazándose a una velocidad equivalente, la que puede ser establecida a través de un valor adimensional llamado *número de Froude*.

Para poder establecer una comparación desde una óptica del movimiento entre animales de diferentes características antropométricas, es necesario recurrir a la teoría de similitud dinámica. Dicha teoría plantea que dos cuerpos geoméricamente similares, cuyos movimientos dependen del intercambio entre energía potencial gravitatoria y energía cinética (discutiremos esto en el capítulo siguiente), también se comportan de manera similar si se mueven al mismo número de Froude (Fr), definido de la siguiente forma:

$$Fr = v^2 / gL$$

La velocidad de progresión es v , g es la aceleración gravitatoria ($9,81 \text{ m/s}^2$) y L , la longitud del miembro apoyado. Según este enfoque, los bípedos pasan de la caminata a la carrera a un número de Froude de 0,5. Los cuadrúpedos, que tienen dos transiciones, tienen la primera (del paso al trote) también a $Fr = 0,5$ y del trote al galope (como el caballito gris o del color que sea) a $Fr = 2,5$.

Surge de aquí que la relación de los picos de fuerza con el peso depende de la velocidad, y, para considerar velocidades equivalentes entre el ser humano y *Megatherium*, se debe tener en cuenta un mismo valor de Fr , es decir, si iba caminado lento, caminando rápido o corriendo.

Como los picos de fuerza dependen de la velocidad, están vinculados al *duty factor* que definimos algunas páginas antes. Valores menores de *duty factor* se asocian con picos de fuerza mayores durante el apoyo, porque el valor medio durante el ciclo completo debe igualar el del peso.

El valor de *duty factor* calculado para *Megatherium* (0,18) está por debajo de los relacionados con la marcha humana a una velocidad óptima, desde el punto de vista de la eficiencia metabólica (esto ocurre aproximadamente a un $Fr = 0,25$).

Sin embargo, el bajo valor de *duty factor* implicaría que se dieran valores máximos de fuerza vertical que podrían acarrear riesgo de lesión en los huesos de *Megatherium*. Paradójicamente, esos picos mayores podrían haber contribuido a

que el hueso hubiese soportado mejor la flexión (por ejemplo, la generada por la acción del músculo *gluteus* sobre el fémur).

El valor mínimo de fuerza requerido para explicar la razón entre la profundidad de las huellas puede ser resuelto, dejando de lado el efecto del tamaño de la huella, mediante la siguiente relación, donde N representa el pico de fuerza en unidades relativas al peso:

$$P_m / P_p = 155 \text{ kPa} / N \ 97 \text{ kPa} = 0,54$$

Si se considera $N = 3$, lo que indicaría que el pico de fuerza de *Megatherium* en una marcha bípeda sería al menos tres veces su peso corporal, el valor de la relación de presiones se corresponde con la relación de profundidades de las huellas de las manos y de los pies que han quedado registradas para este animal.

A pesar de las grandes limitaciones con que cuenta el análisis de las huellas, esto puede ser considerado como un elemento a favor de la posibilidad de que este animal pudiese liberar sus miembros anteriores y utilizarlos con otros fines.

Sin embargo para apuñalar o cortar, nuestro sospechoso estaba muy bien armado, ya que contaba con falanges ungueales muy grandes en sus dedos II, III e IV. Además, en los dos primeros, estas falanges eran lateralmente comprimidas.

Los estudios de las posibilidades de que *Megatherium* utilizara esas falanges como armas o instrumentos desgarradores de carne se basan en un principio biomecánico básico, conocido como ventaja mecánica.

Lo que ocurra con esos puñales naturales va a depender, en última instancia, de la acción de los músculos implicados en el movimiento de su antebrazo, aunque también de la manera en que esa acción sea transmitida. En definitiva, debe existir una adaptación entre los músculos y los componentes finales a ser movilizadas. Habitualmente, estos acoples son analizados como sistemas de transmisión sencillos, conocidos como palancas. En su forma básica, una palanca consiste en una barra rígida en la que se reconocen tres puntos. Uno es el fulcro o punto fijo, en torno al cual puede girar la palanca, y los otros dos corresponden a los puntos de aplicación de las fuerzas implicadas, habitualmente denominadas, de manera no muy feliz, como resistencia y potencia (esta última correspondería a la acción muscular).

La ventaja mecánica es un parámetro que resulta de dividir las distancias de acción de estas dos fuerzas resultantes. Decimos que una palanca en la que la distancia entre la potencia y el fulcro es el doble de la que hay entre éste y la resistencia tiene una ventaja mecánica de dos. Un diseño de este tipo tiende a favorecer el desarrollo de fuerza, y es muy común encontrarlo en dispositivos de nuestra tecnología, pero no tanto en el mundo natural. Lo más corriente en el aparato locomotor de los animales es encontrar amplificadores de distancia, debido a que los músculos son motores de recorrido corto, es decir, hacen mucha fuerza, aunque a distancias relativamente cortas. Un músculo logra su mayor trabajo (fuerza por distancia) contrayéndose tan solo un 10 % de su longitud.

En definitiva, las fuerzas que pueden desarrollar los músculos se transforman, habitualmente, en grandes variaciones de posición de las partes distales de nuestras extremidades a través de la acción de palancas internas que pueden ser cuantificadas mediante la relación llamada *ventaja mecánica*.

Según el principio de ventaja mecánica, un olécranon (extensión ósea del codo) largo aumenta la palanca del músculo tríceps, que es el responsable de la extensión del antebrazo con relación al brazo y hace que ese movimiento se optimice cuando se debe generar más fuerza que velocidad. Por el contrario, un olécranon corto maximiza la velocidad en la extensión del antebrazo.

Si *Megatherium americanum* hubiese sido un carnívoro, además de poder liberar sus extremidades superiores al lograr una postura bípeda, debería esperarse que la estructura de su extremidad superior mostrase un diseño óptimo para el desarrollo de altas velocidades que le permitieran apuñalar con sus enormes garras o, al menos, desgarrar trozos de presas. Para el tamaño y dimensiones de sus brazos, el largo teórico esperado de su olécranon debería ser de unos 30 cm, mientras que, para optimizar la velocidad de la extensión, no debería haber sobrepasado, en mucho, los 10 cm. El largo real del olécranon de *Megatherium* está muy cerca de este último, porque es de unos 12 cm. Asimismo, calculando esas dimensiones y sabiendo cómo se contraen los músculos, se puede saber la velocidad de la garra, extremo distal del sistema del antebrazo, y también la energía cinética que, al ser desplegada, podía infligir con un golpe: la devastadora cantidad de más de 2000 J. El razonamiento seguido para obtener este resultado es análogo al explicado en el apartado anterior para estimar la energía cinética final en el coletazo del gliptodonte. De la misma manera que en aquel caso, cabe decir que los valores pueden ser mayores cuando se realicen movimientos coordinados de otras partes del cuerpo.

En resumen, los resultados encontrados, basados en relaciones de presión, fuerza y velocidades relativas, muestran un *Megatherium americanum* con la posibilidad de desplazarse en dos patas y con potencial de haber sido un rápido apuñalador, debido a los estudios de la ventaja mecánica de la palanca extensora del antebrazo. ¿Para qué necesitaría un calmo vegetariano liberar de la marcha sus extremidades anteriores y transformarlas en un puñal rápido? Está claro que el megaterio precisa un buen abogado para que no se lo acuse de haber incluido alimento de origen animal en su dieta.

Posible escena del Pleistoceno donde aparece un *Megatherium* atacando a un dientes de sable.



Ilustración de Agustín (7 años).

Sobre las estrategias de locomoción que utilizan los animales con patas: diferencias y semejanzas de desplazarse sobre dos, cuatro, seis y más patas

*Todos los animales son iguales,
pero algunos son más iguales que otros.*
GEORGE ORWELL (1903-1950), escritor británico.

Los animales con patas se desplazan sobre la tierra de diferentes modos, es decir, son capaces de desarrollar diferentes formas de coordinar sus patas. En muchos casos, estas pueden parecernos marcadamente distintas si miramos desplazarse, por ejemplo, a un elefante, un milpiés y un gato. Sin embargo, lo cierto es que, a pesar de la diversidad en tamaño, forma, número de patas y una gran cantidad de características, los animales terrestres utilizan solo algunas maneras generales para desplazarse, conocidas como modos de paso. La evaluación del modo de paso se puede realizar básicamente de dos formas. La primera es mediante el análisis de la secuencia espaciotemporal de los sucesivos apoyos, en el que se obtiene lo que se conoce como diagramas de apoyo. La segunda forma de estudio es mediante el análisis de las transformaciones de energía mecánica que se dan a nivel del centro de masa del cuerpo (aquel punto que resume la ubicación de toda la masa del cuerpo del animal). Paradigmas mecánicos, es decir, objetos que se mueven en forma semejante a lo que ocurre con el centro de masa del cuerpo, son utilizados para estudiar las estrategias de conservación de energía que contribuyen a mantener la locomoción con un costo metabólico razonable a cada velocidad.

En este capítulo, consideramos las formas más difundidas de modos de paso terrestres. En el primer subcapítulo, teniendo en cuenta la dinámica del centro de masa, trataremos asuntos tales como si es posible o no decir que una cucaracha o un cangrejo corren. En el segundo, el foco estará principalmente en la secuencia de movimiento y su control; allí, nuestros personajes centrales serán las arañas, ya que estas, por tener ocho patas locomotoras, son ases de la maniobrabilidad y constituyen un ejemplo ideal para analizar la coordinación.

Cucarachas corriendo y gurises al galope

*He aprendido a caminar;
desde entonces, me dejó correr.*

FRIEDRICH NIETZSCHE (1844-1900),
filósofo, poeta, músico y filólogo alemán.

Cuando los animales con patas se mueven en la tierra, la situación resulta semejante a cuando se conduce un auto: se comienza a andar con la marcha más baja y mientras se acelera se van seleccionando nuevas marchas. La analogía está en que, dependiendo de la velocidad, hay una elección de la forma más eficiente de moverse. Si se conduce a 100 km por hora en segunda marcha o a 20 km por hora en quinta, el motor sufrirá sus consecuencias o se apagará, y, de la misma manera, si un animal camina a altas velocidades o corre a muy baja velocidad, gastará mucha energía y su desplazamiento no resultará eficiente. Así que variar de modo de paso en el caso de los animales o hacer un cambio en el auto es una forma de adaptar un mismo sistema (en los animales, el sistema neuromusculoesquelético) a diferentes velocidades de progresión.

La necesidad de escapar de depredadores, de conseguir alimento o de expandir los territorios de dominio fueron, seguramente, grandes estímulos para que se establecieran distintos modos de paso. En algunos casos, esos modos deberían privilegiar la velocidad sobre la economía (para huir, por ejemplo), y, en otros, se debería dar la situación contraria (como para desplazarse en busca de pasto).

Al inicio de este capítulo, planteamos como idea poco intuitiva el hecho de que, existiendo una gran diversidad de animales, hay unos pocos modos de paso. Pero si consideramos que las leyes físicas a las que están sometidos sus cuerpos son las mismas para todos ellos, entonces esa idea ya no resulta tan extravagante y podemos pensar que, para desplazarse en forma lenta pero económica, o rápida pero no tan económica, lo que hacen los animales, en términos globales, es más o menos lo mismo. Claro, está la cuestión del tamaño, su influencia sobre el equilibrio y la forma en que algunas fuerzas afectan a los pequeños, que, seguramente, conduzcan a ciertas diferencias. Más adelante veremos en qué medida el tamaño afecta esos modos generales de paso de los animales. Por el momento, comencemos considerando el número de patas como principal factor y veamos entonces qué formas de paso tienen los mamíferos bípedos y cuadrúpedos. Ambos consiguen movilizar sus cuerpos utilizando actuadores (músculos), *resortes* (tendones y ligamentos) y palancas (huesos y articulaciones).

Para entender los principios básicos que rigen la locomoción, debemos referirnos a la trayectoria del centro de masa del cuerpo. La ubicación de este punto depende de cómo el animal distribuya la masa de su cuerpo en el espacio. Si consideramos que el cuerpo de un animal, por ejemplo, el nuestro, está formado por una serie de segmentos articulados, la posición del centro de masa va a quedar determinada por la ubicación que demos a cada uno de nuestros segmentos.

Se pueden hacer algunas pruebas que ilustran muy bien esto. Si ustedes están de pie, con los brazos a los lados de su cuerpo, su centro de masa va a quedar más o menos sobre el eje longitudinal del cuerpo y a la altura del ombligo. Si elevan los brazos, el centro de masa subirá, porque elevaron parte de su masa, pero sin alejarse mucho de la dirección del eje longitudinal del cuerpo. Hasta aquí, no habrán notado ningún efecto interesante, pero, dado que el centro de masa es un punto determinado por la posición de los segmentos, no necesariamente debe quedar localizado dentro del cuerpo. Si, ahora, adelantan tronco, brazos y cabeza al estilo de un saludo japonés, notarán que tienden a perder el equilibrio. Si el saludo es exagerado o tienen la cabeza muy grande, realmente lo perderán, porque su centro de masa habrá quedado demasiado adelantado respecto a su cuerpo y su proyección sobre el piso estará afuera de la base de sustentación definida por sus pies.

Considerar solo el centro de masa para estudiar el movimiento de los animales no permite analizar todos los determinantes del movimiento, pero el paradigma completo es fácilmente detectable. A medida que un animal se desplaza, va moviendo sus apéndices, tronco y cabeza en todas las direcciones, y esos movimientos hacen cambiar instante a instante la posición del centro de masa.

Cuando el centro de masa se eleva, gana energía potencial gravitatoria (U_g), dado que aumenta su altura y $U_g = m \cdot g \cdot h$. En esta expresión, m representa la masa, g , la aceleración gravitatoria y h , la altura del centro de masa.

Si el centro de masa aumenta su velocidad, gana energía cinética (E_c), dado que la energía cinética está asociada con la velocidad de movimiento a través de la expresión $E_c = \frac{1}{2} m v^2$. En esta, m corresponde a la masa del cuerpo y v a la velocidad.

La otra forma de energía que nos interesa no es posible determinarla directamente de la trayectoria del centro de masa: se trata de la energía potencial elástica (E_e). Esta se deriva de la capacidad que tienen ciertos materiales de deformarse bajo la acción de cargas y recuperar su forma original, almacenando y restituyendo energía elástica en cada ciclo.

La expresión para la energía elástica es $E_e = \frac{1}{2} K x^2$. Aquí, K representa una constante, conocida como constante de rigidez del resorte, y x , la deformación del sistema.

Estas tres formas de energía (potencial, cinética y elástica) y su intercambio son las variables que permiten hacer un análisis comparativo de los modos de paso de los diferentes animales, y, aunque la energía no es una cantidad vectorial, al hacerlo, es habitual dividir la energía cinética en dos direcciones: vertical (E_{cv}) y horizontal (E_{ch}), cada una de ellas asociada a los componentes de velocidad.

De manera que una primera aproximación a la energía total (E_T) del centro de masa cuando un animal está en movimiento quedará dada por la suma:

$$E_T = U_g + E_{cv} + E_{ch} + E_e$$

Dado que el trabajo corresponde a la variación de energía, el que hace el animal al desplazarse va a estar determinado por dicha variación. El animal realizará un trabajo mecánico al desplazar su centro de masa respecto al entorno, pero también otro para desplazar sus segmentos corporales respecto a dicho centro. Así que podemos considerar dos componentes del trabajo. Al primero, se le llama *trabajo externo* (W_{ext}) y al segundo, se lo denomina *trabajo interno* (W_{int}).

Con base en estos conceptos, se pueden definir parámetros que sirven para reflejar la habilidad del animal de recuperar energía y en qué grado esto permite una locomoción eficiente.²⁹ Veamos entonces lo que ocurre a diferentes velocidades cuando bípedos y cuadrúpedos se mueven.

El primer modo de paso a considerar es aquel que los bípedos y cuadrúpedos adoptan para desplazarse a bajas velocidades, que se llama *marcha*. La marcha, desde el punto de vista de los apoyos y de la ausencia de fase de vuelo, que determina que el modo de paso se considere como tal, se da cuando se coloca un segmento y luego el otro de manera que en todo momento exista contacto con el piso.

Como referencia de velocidad de marcha, podemos considerar los valores para el ser humano de 1,25 m/s (4,5 km/h) y para un caballo de 2,0 m/s (7,2 km/h).

El paradigma que se ha tomado como analogía de lo que ocurre con el centro de masa del cuerpo en la marcha es el movimiento de un péndulo invertido. Se considera que, durante el transcurso de cada apoyo, el cuerpo, es decir, su centro de masa, al ser observado de costado, describe una trayectoria semicircular al igual que un péndulo rígido invertido. Según este modelo, durante cada apoyo en la marcha, el intercambio de energía que importa es entre E_c y U_g , y este intercambio hace que exista poca variación en la E_T . Se trata entonces de un modelo minimizador de energía, según el cual la suma de energías que vimos antes se reduce a $E_T = U_g + E_{cv} + E_{ch}$.

Cuando el péndulo invertido está a su máxima altura, E_c es cero y U_g alcanza su máximo valor, y, a medida que describe su trayectoria, estos valores se van intercambiando. En un modelo de péndulo ideal, el intercambio de energía resultaría máximo (100 %) y no sería necesario hacer ningún trabajo sobre el sistema para que continúe en movimiento. La marcha se parecería a un modelo de péndulo invertido con pérdidas de energía, asociadas a las desviaciones del ideal y a la transición de un balanceo al siguiente.

El modelo de péndulo invertido impone una limitación física a la velocidad de marcha que pueden desarrollar los animales, que va a estar en relación con la altura a la que se encuentre su centro de masa, el cual, en la mayoría de los casos, depende, en gran medida, de la longitud de los segmentos apoyados. Durante el apoyo, mientras el centro de masa describe un arco, dos fuerzas actúan sobre él:

29 Una referencia central al respecto es el artículo de: CAVAGNA, G. A. y M. KANEKO, «Mechanical Work and Efficiency in Level Walking and Running», en *Journal of Physiology*, vol. 268 (2), Londres 1977, 467-481.

hacia abajo la fuerza peso y hacia arriba una fuerza centrífuga.³⁰ Esta última depende de la velocidad tangencial y del radio del péndulo.

Siempre que el peso ($P = m.g$) resulte mayor que la fuerza centrífuga, $F_C = mv.r^2$, o sea, cuando $mv.r^2 < m.g$, entonces $v < \sqrt{g.r}$.

Esta última desigualdad contiene, de un lado, a la velocidad tangencial (v), que puede considerarse que corresponde a la velocidad de progresión, y, del otro lado, a la raíz del producto de la aceleración gravitatoria (g) y la longitud del péndulo (r) que, como dijimos, podríamos vincularla con la longitud del miembro inferior apoyado.

De esa relación, podemos deducir que, caminando sobre la tierra, un animal que tenga apoyado un miembro con la longitud aproximada de un ser humano adulto (unos 0,8 m), tendría una velocidad límite de marcha de 2,8 m/s (unos 10 km/h). Más allá de eso, a ese ser le sería físicamente imposible caminar, porque, al aumentar la velocidad, la fuerza centrífuga supera el peso y el centro de masa se tiende a elevar, por lo que comenzaría a existir una fase de vuelo y el movimiento ya no sería una marcha. En realidad, el cambio de paso, por ejemplo, de la marcha a la carrera en los humanos, se da a velocidades menores a las que predice el modelo, porque caminar muy rápido no es conveniente desde el punto de vista del costo metabólico que implica. La velocidad de transición de marcha a carrera en los humanos adultos está cercana a los 2 m/s (unos 7 km/h).³¹

Una forma de medir en qué grado este sistema de movimiento contribuye a la eficiencia fue expresada por el fisiólogo italiano Giovanni Cavagna en 1976. Este investigador propuso el concepto de *energy recovery* o recuperación de energía. Su cálculo considera únicamente el trabajo externo y es reflejo del intercambio de energía mecánica mediante el sistema del péndulo invertido.

El porcentaje de intercambio depende de tres factores: la relación de fase entre los cambios de U_g y E_c dentro de un paso, la magnitud relativa de U_g y E_c y el grado de simetría entre ambos componentes de energía. Si los cambios de energías están desfasados 180° , sus magnitudes son iguales y los cambios son simétricos, entonces los músculos no deberían aportar energía extra para mantener el movimiento del centro de masa hacia adelante (despreciando la resistencia del viento y la fricción). La cantidad de trabajo muscular requerido para mantener el movimiento del centro de masa a una velocidad constante durante la marcha depende, entonces, de la desviación de esos tres factores. En un modelo de péndulo invertido E_{cv} , se perdería del sistema cuando el pie de adelante toca el piso durante cada paso y la transferencia de energía cinética a potencial gravitatoria solo se daría

30 El calificativo *centrífuga* significa que «huye del centro». El término en Mecánica clásica se utiliza para nombrar una fuerza ficticia que aparece al describir el movimiento de un cuerpo en un sistema de referencia en rotación.

31 Dato tomado del trabajo de: MINETTI, A. E., L. P. ARDIGO y F. SAIBENE, «Mechanical Determinants of the Minimum Energy Cost of Gradient Running in Humans», en *The Journal of Experimental Biology*, vol. 195, Londres 1994, pp. 211-225.

principalmente entre E_{ch} y U_g . La primera está asociada a los movimientos en la horizontal y la segunda en la vertical. Si se consideran todas estas ideas, el aprovechamiento mecánico durante la marcha queda dado por la expresión:

$$recovery (\%) = \frac{100 \tau_w + \tau_v - \tau_{ext}}{\tau_h + \tau_v}$$

En esta expresión, W_h , W_v y W_{ext} corresponden a los trabajos asociados a los incrementos de energía horizontal, vertical y total respectivamente. Observen que, si las energías están perfectamente desfasadas y son simétricas, la energía total dada por la suma de ambas será constante, entonces, la suma de los incrementos de energía total será cero y el W_{ext} también lo será. En este caso, el *recovery* sería de 100 %. Evidentemente, esto no ocurre en la marcha de los animales, porque, si ocurriese, caminar no insumiría gasto metabólico alguno. En los humanos, el mayor porcentaje de *recovery* es cercano al 60 %, mientras que en caballos y otros cuadrúpedos se puede llegar a un 45 %. Así, el grado de intercambio de energía potencial en cinética en bípedos durante la marcha se acerca un poco más al modelo de péndulo invertido que en los cuadrúpedos, en los que las curvas quedan más fuera de fase. De cualquier forma, con cierta moderación, se puede decir que este modelo representa la primera estrategia de ahorro energético para la locomoción terrestre. También explica la existencia de una velocidad óptima de marcha por encima o debajo de la cual el costo metabólico es mayor, porque las energías se tienden a desfasar y el *recovery* decrece.

Durante la marcha, la mayor parte de la energía es utilizada para reemplazar las pérdidas de E_{cv} en cada paso. Por lo tanto, sería conveniente mantener la variación de E_{cv} tan pequeña como fuera posible, y una estrategia para lograr esto es tener una pequeña amplitud de balanceo.

Un viejo experimento realizado por Galileo Galilei³² con péndulos de diferente longitud constituye un buen ejemplo de cómo el tamaño podría afectar la marcha de los animales. Galileo determinó que un péndulo pequeño oscila más rápido que uno de mayor tamaño. De acuerdo a lo que hemos tratado respecto al modelo minimizador de energía que se asocia con la marcha, aquellos resultados de Galileo conducen a pensar que un cambio en el tamaño requiere un cambio en los procesos metabólicos durante la marcha.

Para determinar el costo metabólico que se requiere para la locomoción, los fisiólogos hacen medidas de los gases expirados. Cuantifican la cantidad de oxígeno extraído del aire inspirado en el tiempo (VO_2), durante la actividad y en el reposo, y luego los restan. Esos valores se pueden transformar en unidades de trabajo mecánico, considerando que 2 l J equivalen al consumo de 1 ml de O_2 . Cuando estas medidas se dividen por distancia recorrida y masa corporal, los valores del costo se parecen mucho para animales de tamaños diferentes, como un ser humano

32 Galileo Galilei (1564-1642), astrónomo, filósofo, ingeniero, matemático y físico italiano que puede considerarse iniciador del método científico y, con él, de la ciencia moderna.

y un caballo, y el mínimo se da aproximadamente a la misma velocidad relativa. En definitiva, se puede decir que existe una velocidad óptima de marcha en la cual el costo metabólico por unidad de distancia es minimizado.

Distintos animales utilizando el sistema del péndulo.

En algunas cosas, todos somos parecidos

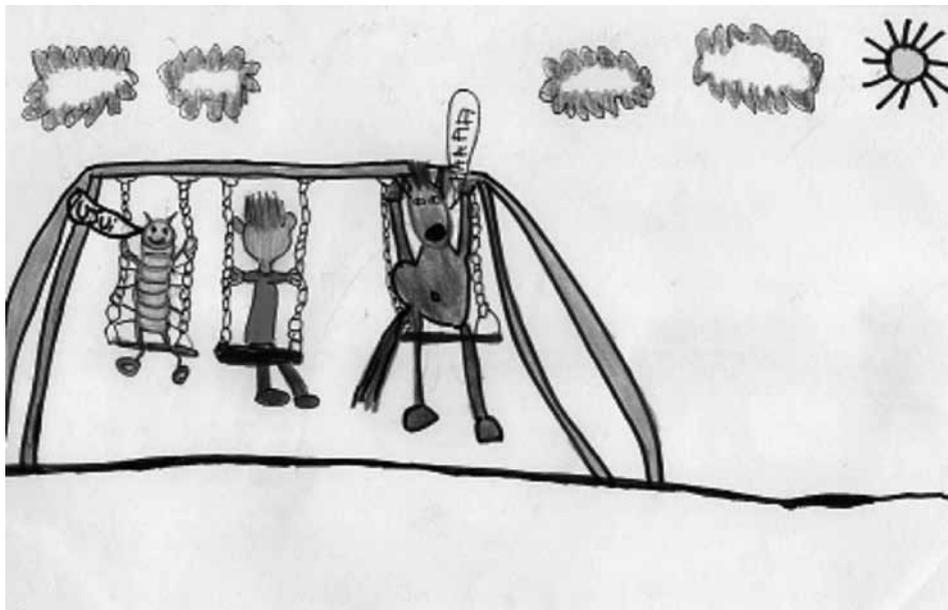


Ilustración de Agustín (7 años).

Cuando los bípedos necesitan desplazarse más rápido, corren o saltan, y cuando los cuadrúpedos aumentan la velocidad, pueden trotar o galopar. En general, en el caso de los cuadrúpedos, el pasaje de marcha-trote-galope se da secuencialmente con el aumento de la velocidad, aunque existen algunas excepciones como el ñú (*Connochaetes taurinus*), un mamífero artiodáctilo³³ que vive en África oriental y austral. Este animal no utiliza modo de paso intermedio y pasa directo de la marcha al galope.

Durante la carrera, un bípedo alterna los apoyos de sus patas en el piso con una fase de vuelo entre cada apoyo. El trote de un cuadrúpedo, por su parte, puede visualizarse como dos bípedos corriendo uno detrás del otro, con un desfase del ciclo de un 50 %.

Este tipo de clasificación resulta más compleja de realizar al aumentar el número de patas del animal, debido a que es difícil interpretar la secuencia temporal de los apoyos en los ciclos.

33 Significa que sus extremidades terminan en un número par de dedos, de los cuales apoyan en el suelo por lo menos dos, y los más desarrollados son el tercero y el cuarto.

Un problema central para determinar si un animal está corriendo o trotando es que, cuando los animales con muchas patas aumentan la velocidad, no existe fase de vuelo.

La fase de vuelo, aunque en el trote a baja velocidad es casi imperceptible, permite asociar estos tipos de paso con un nuevo paradigma locomotor, conocido como modelo de masa resorte. A diferencia del modelo de péndulo invertido, el de masa resorte considera la energía potencial elástica en el intercambio y ahora las U_g y E_c cambian en fase. En otras palabras, el modelo establece que el cuerpo, o sea, el centro de masa, durante el apoyo, comprime un resorte relacionado con el o los miembros, de manera que las U_g y E_c se van transformando en E_c .

Este tipo de análisis energético de los desplazamientos aporta otra visión para lo que ocurre con los pequeños artrópodos que tienen muchas patas cuando se están desplazando a altas velocidades, así como en otros casos, como el de los enormes elefantes, que por causa de su peso no pueden tener fases de vuelo perceptibles.

Entre los animales que han sido más estudiados buscando responder este tipo de cuestiones, se encuentran las exitosas cucarachas y, más específicamente, las especies *Periplaneta americana* y *Blaberus discoidalis*, que ya presentamos en capítulos anteriores, así como *Blatta orientalis*, que introducimos ahora. Estos animales, cuando se desplazan a bajas velocidades, tienden a mover sus patas en grupos de tres en forma alternada: las del primer y tercer par de un lado con la segunda del lado opuesto. Así, la marcha de una cucaracha (y también la de las hormigas y casi todos los insectos que se han estudiado) puede describirse como una alternancia de apoyos trípodas. A medida que la cucaracha acelera y, por lo tanto, va aumentando su velocidad, las fases intermedias entre trípodas, llamadas *fases de apoyo doble*, en las que hay más de tres patas apoyadas, van decreciendo significativamente.³⁴ Como las patas delanteras de estos simpáticos animalitos son más cortas que las del segundo y tercer par, a velocidades altas, se levantan del piso, de modo que prácticamente solo dos patas de las seis quedan en contacto real. La pregunta es: ¿se puede decir que, cuando se presenta esta situación, las cucarachas están corriendo?

Si correr significa tener fase de vuelo, esta interrogante es difícil de responder. En realidad, solo para *Periplaneta americana* (la más veloz de las tres) se ha observado esta fase cuando alcanza las increíbles velocidades de 1 a 1,5 m/s. Habíamos visto que, en términos relativos, esto denota recorrer unas 50 veces la longitud de su cuerpo en un segundo. ¡Atención,

34 Estos datos provienen de varias fuentes que son citadas al final, pero la frase específica que aquí se puso aparece en: HUGHES, G. M., «The Co-ordination of Insect Movements II. The Effect of Limb Amputation and the Cutting of Commissures in the Cockroach (*Blatta orientalis*)», en *Journal of Experimental Biology*, vol. 34, Londres 1957, pp. 306-333.

Usain Bolt!³⁵ Si *Periplaneta* midiera también 1,95 m, recorrería los 100 m en poco más de un segundo, bajando el record mundial de los 100 metros llanos por más de 8 segundos. La cucarachita cruzaría triunfante la meta, mientras sus competidores recién habrían salido de los tacos, pero, como ya vimos, en las condiciones terrestres actuales, un artrópodo no puede alcanzar más de 275 cm de longitud, así que el record aún está seguro para Usain. Volvamos a la cuestión: la respuesta definitiva a si las cucarachas corren o no proviene de estudios en los que se utilizaron plataformas de fuerza para definir el modo de paso a partir de la cuantificación de las fuerzas de reacción del piso durante los apoyos. Los análisis de la fluctuación del centro de masa, obtenidos a partir de esos registros para la especie *Blaberus discoidalis*, confirmaron que las cucarachas, efectivamente, son capaces de correr. A velocidades entre 0,08 y 0,66 m/s, la energía cinética horizontal y la potencial gravitatoria cambian en fase, ajustándose al modelo de masa resorte.

Además de las cucarachas, se ha observado que otros artrópodos, como los cangrejos, utilizan una mecánica del cuerpo completo similar a la advertida en bípedos corriendo o cuadrúpedos trotando. Es más, algunos estudios realizados en el cangrejo fantasma (*Ocypode occidentalis*) afirman que, durante la transición de la locomoción lenta a rápida que estos animalitos playeros suelen hacer, los cambios que ocurren son muy semejantes a los que se perciben al pasar del trote al galope en un mamífero cuadrúpedo. Solo como dato complementario, les decimos que este género de cangrejos alcanza velocidades superiores a los 20 km/h mientras hacen veloces cambios direccionales. Si jugase al fútbol, podría ser un puntero muy difícil de marcar.

A muy altas velocidades, los cuadrúpedos desplazan su cuerpo con un modo de paso llamado *galope*. En realidad, los bípedos, por ejemplo, nosotros los humanos, son capaces de desarrollar un tercer tipo de paso que, desde el punto de vista de la secuencia de apoyos y su energética, se corresponde bastante con el galope, aunque las velocidades que pueden alcanzar con él no representan ninguna ventaja. Se trata del *skipping*, del que ya hablaremos.

En el galope, la secuencia de apoyos varía con la velocidad y también con el tipo de galope. El lento se caracteriza por la secuencia de apoyo de patas: posterior izquierda, posterior derecha junto a la anterior izquierda, anterior derecha y fase de vuelo. Esta es la versión de galope derecho, en el que el despegue es con la pata anterior derecha. Una secuencia análoga se puede realizar intercambiando izquierda por derecha en la secuencia anterior. Cuando los animales aumentan la velocidad, una segunda fase de vuelo se agrega a la secuencia, que queda: posterior izquierda, posterior derecha, vuelo, anterior izquierda, anterior derecha y vuelo. Este es el galope transversal derecho. Igual que antes, se puede tener un galope transversal izquierdo cambiando de lado.

35 Atleta jamaicano, especialista en pruebas de velocidad, que cuenta con ocho títulos mundiales y seis olímpicos. Posee, además, los récords mundiales de los 100 y 200 m. En la prueba reina, su récord mundial es de 9,58 s.

Una última variante es el galope rotatorio, en el que la secuencia puede ser: posterior izquierda, posterior derecha, vuelo, anterior derecha, anterior izquierda y vuelo, en el sentido de las agujas del reloj o inverso.

La complejidad del galope hace que sea más fácil de asociarlo a un modelo, considerando su versión simplificada para dos patas: el *skipping*. Este vistoso modo de locomoción es el clásico paso que le recordamos a Caperucita Roja cuando transitaba por el bosque, camino a lo de la abuela. Algunos animales lo utilizan con más frecuencia que los humanos, como diferentes pájaros, los jerbos (un animal increíble: se trata de un roedor pequeño con patas de canguro y enormes orejas que puede alcanzar los 24 kilómetros por hora) y los lemures (primates endémicos de la isla de Madagascar; quizás los recuerden de la película animada que lleva el nombre de ese lugar).

Desplazarse haciendo *skipping* implica colocar sucesivamente los pies en el suelo y tener un período de vuelo, o sea, la secuencia de contacto en el formato unilateral sería: izquierda, derecha, vuelo o cambiando el orden de los lados. En su versión bilateral, al aterrizar, se va intercambiando el orden de los apoyos. Este último es el clásico pasito de Caperucita o el que solíamos utilizar de niños cuando íbamos felices a hacer los mandados al almacén de la esquina. Los adultos no solemos usar este pasito, salvo al hacer ejercicio, aunque sería divertido verlo de vez en cuando, ¿o no?

Si colocamos dos bípedos en secuencia, uno detrás del otro haciendo el mismo *skipping* unilateral desfasados un 25 %, la secuencia de apoyo que aparecerá será la del galope lento, y si el desfasaje es de 50 % y adoptan el mismo o diferente *skipping*, surgirán las secuencias de un galope transverso o rotatorio respectivamente.

En charlas sobre movimiento animal, que hemos realizado en algunas escuelas públicas del Uruguay, hemos propuesto formar grupos y que cada niño represente un par de patas para imitar el paso de los animales. Recomendamos este tipo de actividad como una buena forma de aprender jugando; si lo hacen, les sugerimos que todo el grupo se desplace debajo de un poncho, pues es mucho más divertido.

Desde el punto de vista de la energética, el *skipping* y el galope difieren de los pasos anteriores porque, al mezclar situaciones de doble apoyo con fases de vuelo, la transferencia de energía mecánica a nivel del centro de masa es más compleja. Al igual que en la marcha, durante la fase de soporte combinado, la E_c se alternará con la U_g . Sin embargo, a diferencia de lo que ocurre en la marcha, en el punto medio del soporte, la U_g es baja y la E_{ch} , alta. Además, la fase de vuelo supone que estamos en un tipo de paso que involucra la E_p , como sucede en la carrera. Las transformaciones de energía mecánica y su relación con variables, como el costo metabólico, son bastante más complejas de analizar que en el caso de la marcha y la carrera, y aún es necesario investigar mucho al respecto. Pero como idea general, digamos que el paradigma mecánico utilizado para el *skipping* y el galope es un sistema conformado por dos varillas rígidas unidas

que saltan, de manera que las energías asociadas con el movimiento vertical y horizontal del centro de masa se intercambian con la E_c .

En definitiva, más allá de la diversidad en morfología y tamaño, lo que pasa con el centro de masa cuando están apoyadas dos patas en los cuadrúpedos o tres en los insectos se parece mucho a lo que acontece en el apoyo de una sola de un bípedo. Analizando el intercambio de energía mecánica a nivel del centro de masa y considerando modelos simples, pudimos ver que las cucarachas son capaces de correr como un gurí y los gurises son capaces de andar al galope.

En el siguiente apartado, seguiremos hablando del movimiento con base en las secuencias de apoyo y la energética, pero, esta vez, solo de las arañas y, en particular, de un *fósil viviente*, una enorme araña caminadora que, al parecer, solo puede marchar. Además, discutiremos un poco sobre los sistemas de movimiento que desarrollan estos animales y su control.

Arañas pequeñas que no pueden correr y enormes que, además, no saben tejer

Cuando cambias la forma en cómo miras las cosas, las cosas que miras cambian.

WAYNE W. DYER, escritor estadounidense.

El ser humano tiene una relación muy particular con las arañas. Para algunas culturas, estos animalitos representan la paciencia, debido a las técnicas de caza que utilizan muchas especies. Para otras, en cambio, simbolizan la maldad, quizá porque existen muchas venenosas o porque algunas hembras suelen devorar a los machos de su propia especie. Las arañas también han tomado parte en fábulas mitológicas desde tiempos inmemoriales y a lo largo de todo el mundo. Según la mitología griega, por ejemplo, estos animales surgen cuando la Atenea convierte a la princesa Aracne en una araña por ofender su orgullo de diosa, por ser mejor tejedora que ella. En otras culturas, como los Lakota,³⁶ la araña está presente como el dios Iktomi, que se representa, a veces, con la forma de esos animales. También la representación de las arañas se encuentra en antiguas manifestaciones artísticas, como las de los nativos de Perú, una de las más conocidas Líneas de Nazca es precisamente una araña de descomunales proporciones. En la literatura reciente, aparecen varios personajes representados por arañas. Ejemplo de ello son dos de los libros del escritor británico John Ronald Reuel Tolkien, *El hobbit* y *El señor de los anillos*: En el primero, un grupo de arañas gigantes invaden el bosque negro de Rhovanion, y en el segundo, aparece un personaje llamado Ella Laraña, un monstruoso ejemplar de este grupo, con la que se encuentran Sam y Frodo³⁷ en el túnel oscuro durante su viaje.

Pero quizá el impacto mayor de estos animales articulados esté en el cine y la televisión, donde se han hecho presente desde hace décadas en películas de terror. Seguramente, estas películas tuvieron su impacto, dado que se estima que más de la mitad de las mujeres y casi un quinto de los varones padecen aracnofobia, posiblemente, la fobia de animales más extendida.

Entre las películas que se han aprovechado del enorme rechazo que producen estos octópodos, se encuentran *Tarántula*, de 1955, y *El reino de las arañas*, de 1977. Pero nosotros que —vamos a confesarlo de una vez— creemos que estos animales son hermosos, preferimos películas como *Las aventuras de Jim West*, un western cómico de ciencia ficción y acción, protagonizado por Will Smith, donde aparece una gigantesca araña mecánica, impulsada por vapor.

La elección de un sistema mecánico que se parezca a una araña en esa película no pudo ser más acertada. La capacidad de maniobrar que tienen las arañas

36 Indios norteamericanos nativos que forman parte de la tribu siux.

37 Lugares y personajes ficticios creados por J. R. R. TOLKIEN, ahora muy conocidos debido a las versiones cinematográficas de la historia.

al contar con ocho patas divididas en siete segmentos es fantástica. Los segmentos en cada pata de la zona proximal a distal llevan por nombre *coxa*, *trocánter*, *fémur*, *patela*, *tibia*, *metatarso* y *tarso*. El fémur y la tibia son los segmentos más largos, y la patela es el pequeño segmento que los une y que queda más arriba cuando la pata está apoyada.

Más fantástico aún es el hecho de que el control de todos esos apéndices y segmentos se da por un sistema nervioso muy simple en comparación con otros animales.

Además de estas razones, debemos agregar que, básicamente, las arañas combinan tres mecanismos para mover sus patas durante la locomoción. Estos son: la acción muscular, el aprovechamiento de energía elástica acumulada en componentes que forman parte de su exoesqueleto y los sistemas hidráulicos.³⁸

En este capítulo, no nos detendremos a explicar la forma en que se da el aprovechamiento elástico o cómo funcionan sus sistemas hidráulicos en estos animales, pero a quienes gusten de la Zoología y la Mecánica, les sugerimos leer libros como el de Friedrich Günther Barth, que aparece citado al final de este libro.

Su forma de locomoción y los mecanismos implicados en ella pueden tener gran importancia evolutiva y ecológica. Se ha planteado como interrogante si las diversas estrategias locomotoras, asociadas a las características morfológicas y funcionales, cumplen un rol decisivo en el éxito evolutivo de un determinado grupo, y ¡vaya que las arañas son un grupo exitoso! Cuando decimos *arañas*, nos estamos refiriendo al orden Araneae, que es el séptimo en diversidad total de especies; hasta el momento, se han descrito 42 000 especies y está representado en todos los continentes, excepto la Antártida.

Por otra parte, la combinación de estudios biomecánicos, anatómicos y fisiológicos en estos animales tan versátiles aporta datos interesantes para el desarrollo tecnológico, en especial para la robótica. Los robots zoomórficos caminadores constituyen una clase de artefactos caracterizada principalmente por que sus sistemas de locomoción imitan a los diversos seres vivos. Son muy numerosos y están siendo objeto de experimentos en distintos laboratorios, con vistas al desarrollo posterior de verdaderos vehículos piloteados o autónomos, capaces de evolucionar en superficies muy accidentadas. Estos robots pueden tener aplicación en el campo de la exploración espacial, en el estudio de los volcanes y en la búsqueda de víctimas en catástrofes. Los esfuerzos de diseño en este campo están dirigidos a autómatas con seis patas o más. Uno de los ejemplos más destacables es Dante, un mecanismo móvil sustentado por ocho patas que descendió por cráteres volcánicos de la Antártida y Alaska a principios de la década de los noventa.

Los especialistas en robótica están de acuerdo en que conocer mejor el modo de paso y su control en las arañas, la distribución de masa corporal, el

38 SCHULTZ, J. W., «Morphology of Locomotor Appendages in Arachnida: Evolutionary Trends and Phylogenetic Implications», en *Zool. J. Linn. Soc.*, vol. 97, 1989, pp. 1-56.

consumo energético y las relaciones entre estos aspectos en diferentes situaciones podría ser la clave para la construcción de autómatas más eficaces.³⁹

Los movimientos de cada pata en una araña dependen de los mecanismos segmentarios de la misma pata o del segmento al que pertenece, pero el movimiento regular y ordenado de todos los apéndices requiere de mecanismos de coordinación intersegmentarios.

La coordinación de las patas es esencial para el éxito locomotor de todos los animales, pero en las arañas se potencian dos problemas: mover los diferentes apéndices sin que interfieran con los demás y mantener apoyada una cantidad suficiente de patas para lograr mantener la estabilidad, pero sin dejar de ser eficientes.

Las patas de una araña se nombran con el número correspondiente a su segmento, de adelante hacia atrás y considerando el lado izquierdo y derecho.

Según la secuencia espaciotemporal de apoyo, la locomoción de las arañas se ha descrito clásicamente como una alternancia de secuencias de apoyo, de forma que las patas contralaterales de segmentos corporales sucesivos permanecen apoyadas simultáneamente la mayor parte del tiempo. Primero, la cuarta pata derecha junto a la tercera izquierda, la segunda derecha y la primera izquierda, y luego la cuarta izquierda junto a la tercera derecha, la segunda izquierda y la primera derecha. Esa sería la alternancia tetrápoda clásica con que se mueve una araña. Así que, al igual que los insectos al marchar, el patrón locomotor de las arañas tiene un ritmo diagonal, es decir, las patas diagonalmente opuestas de uno y otro lado del cuerpo se mueven sincrónicamente, aunque esto no significa que hagan contacto en el mismo instante. El resultado visual es que las patas de un lado siguen un movimiento ondulatorio de adelante hacia atrás. Esto es lo que, en general, ocurre durante la marcha lenta.

En movimientos más rápidos, la sincronización entre el primer y segundo par suele ser mayor, y no todas las especies hacen lo mismo. Con base en esa secuenciación, es habitual considerar un solo lado para describir el patrón locomotor de una araña. Estudios realizados en la especie *Cupiennius salei*, que tiene entre unos 3 a 5 cm de longitud corporal y unos 3 gramos de masa, revelaron que, cuando se desplaza a unos 10 cm/s, puede utilizar una serie de patrones unilaterales, en los que la secuencia 4-2-3-1 (¡sí, parece una figura táctica de fútbol!) resulta ser la más común. En orden de frecuencia, las secuencias más observadas a bajas velocidades son: 4-2-3-1, 4-1-3-2, 4-3-1-2 y 4-2-1-3 (que recuerda lo que usan entrenadores más afectos a jugar a la ofensiva). Esta variabilidad que presentan para realizar una misma tarea simple como marchar ha hecho pensar a los neurobiólogos que la información sensorial desempeña un papel importante en la configuración de la marcha de estos animales. Es decir, la marcha no sería el producto de un programa rígido central. Suceden cosas muy

39 Como se expresa en el trabajo de: ZILL, S. N. Y E. A. SEYFARTH, «Sensores del exoesqueleto y locomoción», en *Innovación y ciencia* (edición española de *American Scientific*), Bogotá 1996, pp. 76-80.

increíbles en estos animales, como que al cortar nervios sensoriales de sus patas no se den cambios significativos en el movimiento de ellas, y, aunque algunas secuencias de apoyo desaparecen, pasado un corto período de tiempo, el animal las recupera.⁴⁰

Existen algunos órganos sensoriales ubicados en las patas, como los órganos liriformes (se les llama así porque recuerdan la forma de una lira), que podrían contribuir en la configuración de la marcha, aunque esto aún no ha sido bien establecido. Con el deseo de saber más acerca de la relevancia del comportamiento de los órganos sensoriales de las patas, se estudiaron los reflejos musculares durante la marcha y se encontró que la estimulación de los órganos liriformes dispara reflejos sinérgicos, que se obtienen al estimular propiorreceptores internos.

Los pequeños órganos liriformes se encuentran sobre el final de la tibia, cerca de la articulación con el metatarso, en un lugar donde, seguramente, estén sujetos a importantes cargas de tensión, así que su función principal parece que es contribuir a mantener la integridad del exoesqueleto al detectar las cargas y, de esta manera, brindar información que permita redistribuirlas o minimizarlas.

Las cargas sobre las patas pueden crecer significativamente en los movimientos rápidos, como los que utilizan algunas especies para cazar: por ejemplo, la injustamente temida *Grammostola mollicoma*, una tarántula inofensiva para el humano, pero con cuerpo de gran tamaño (unos 15 gramos), cubierto densamente de pelos, que vive en varios países de América del Sur. También pueden aumentar las cargas sobre las patas al dar saltos, como lo hacen los saltícidos, que son una familia de pequeñas arañas que cazan al acecho, en las que se destaca su vista y su agilidad en el salto.

Más allá de la estrategia de movimiento para cazar, las cargas pueden incrementarse durante el desplazamiento normal por causas externas, como la pendiente del piso. Cuando una araña está quieta, un aumento de 45° en la pendiente hace cambiar de forma importante los vectores de fuerza de reacción que actúan sobre cada pata. Esto se ha estudiado particularmente en las grandes arañas caminadoras, como la tarántula gigante, tarántula Goliath o tarántula pajarrera (*Teraphosa blondii*), que puede alcanzar los 28 o 30 cm entre los extremos de sus patas extendidas y pesar más de 100 gramos. Este animalito se distribuye por las selvas ecuatoriales del norte de Sudamérica (Brasil y Venezuela), donde excavan túneles en hábitats pantanosos. Algunos pueblos cazadores, como los Yanomami,⁴¹ las utilizan como alimento. Cuando el cuerpo de estos animales está en una pendiente, el cuarto par de patas adquiere una particular función de soporte. En esa situación, las fuerzas en sentido longitudinal del cuerpo se

40 Esto se observó en el trabajo de: BLICKHAN, R., R. J. FULL Y L. TING, «Exoskeletal Strain: Evidence for a Trot-Gallop Transition in Rapidly Running Ghost Crabs», en *Journal of Experimental Biology*, vol. 179 (1), Londres 1993, pp. 301-321.

41 Esta es una etnia indígena, integrada por alrededor de 20 000 individuos que viven desperdigados por la selva tropical, en su mayoría, del territorio venezolano, pero también se encuentran en Brasil.

acrecientan considerablemente sobre ese par de patas. Las cargas en la zona de los órganos liriformes también cambian con la inclinación del terreno y cuando el animal acelera o se frena bruscamente.

Las grandes aceleraciones producen cargas equivalentes a las que se obtienen en las marchas más rápidas, y es precisamente la zona en que se encuentran los órganos liriformes la que sufre mayores picos de carga y más variaciones. De esta forma, estos órganos serían un medio excelente para controlarla en la articulación de metatarso-tibia y contrarrestar los picos que podrían ser peligrosos, mediante la activación de los reflejos sinérgicos. Esto podría ser muy importante para especies grandes como *Grammostola mollicoma* cuando desarrollan altas velocidades al capturar sus presas o en sus cortas huidas.

Al igual que como fue discutido para cucarachas y cangrejos, resulta complicado determinar si durante los movimientos rápidos de estos animales se puede decir que están corriendo. Nuevamente, si la definición de carrera se ajusta a la presencia de fase de vuelo, claramente estas arañas no corren, una cuestión que abordaremos más adelante.

Las características de la locomoción en estas gigantes han provocado que, a veces, hayan sido calificadas de fósiles vivientes.⁴²

Resultan diferentes incluso en la marcha, que sale un poco de la pauta general que antes describimos para el común de las arañas. Aunque estas gigantes muestran una alternancia tetrápoda, sus movimientos durante la marcha son tan lentos que en el lapso que va de un apoyo tetrápodo a otro hay muchas interfaces, y estas duran mucho tiempo. Aunque la velocidad de locomoción fluctúa instante a instante, se puede considerar que el animal se desplaza con marcha constante cuando la variación alrededor del valor medio no supera cierto porcentaje.

En el caso de las arañas más pequeñas que hemos citado (*Cupiennius salei*), en una superficie horizontal, esa variación es como máximo de un 25 % en torno a un valor medio de 0,1 m/s, y las oscilaciones en la velocidad alcanzan su valor máximo cuando el tercer y el cuarto par están apoyados.

En los animales más grandes, como *Grammostola mollicoma*, los cambios son mayores (33 % aproximadamente) y el valor medio de velocidad, exactamente la mitad (0,05 m/s). Dado que su tamaño es mucho mayor (la masa de *Grammostola* es cinco veces la de *Cupiennius*) y la velocidad absoluta es menor, si recordamos lo dicho sobre el número de Froude en el capítulo 3, podemos ver que, en términos relativos, las grandes arañas son muchísimo más lentas que las pequeñas. Las grandes *Grammostola* pueden lograr la velocidad absoluta de las *Cupiennius* solo durante las arrancadas que utilizan para atrapar sus presas, dado que estas gigantes apenas usan su tela para decorar un poco la entrada de su cueva y no saben tejer muy bien que digamos. Al

42 Por ser extremadamente parecidas a fósiles que cuentan con varias decenas de millones de años.

parecer, la construcción de telas es una característica de arañas más modernas que las grandes especies caminadoras.

Las velocidades que pueden conseguir estas grandulonas, incluso cuando aceleran, resultan llamativamente bajas si se tiene en cuenta, por ejemplo, las que puede alcanzar una cucaracha, ya que los veloces insectos son parte habitual de la dieta de estas arañas.

Para acelerar, aumentan su frecuencia de ciclo de paso en todas las patas, o sea, disminuyen el tiempo de ciclo, aunque existe cierta tendencia a que el de los pares anteriores se reduzca más. Esto ocurre porque a estos pares los elevan menos que en la marcha lenta. También se da una inversión entre el tiempo relativo de apoyo y el de balanceo para cada pata, que pasa de 60 % de apoyo y 40 % de balanceo a 40 % de apoyo y 60 % de balanceo. Esta situación difiere de la estrategia que emplean algunos insectos como las cucarachas, que logran elevar la velocidad acentuando el largo de paso con muy poco aumento de la frecuencia. La idea es que las grandes arañas aceleran dando pasos cortitos y veloces en los que la alternancia tetrápoda desaparece definitivamente. Las patas traseras incrementan su tiempo de soporte y las delanteras tienden a permanecer alternadas. Por esa razón, no es posible identificar un patrón de alternancia claro con ese abordaje.

Araña de gran porte descansando en su cueva mientras sueña que sabe tejer

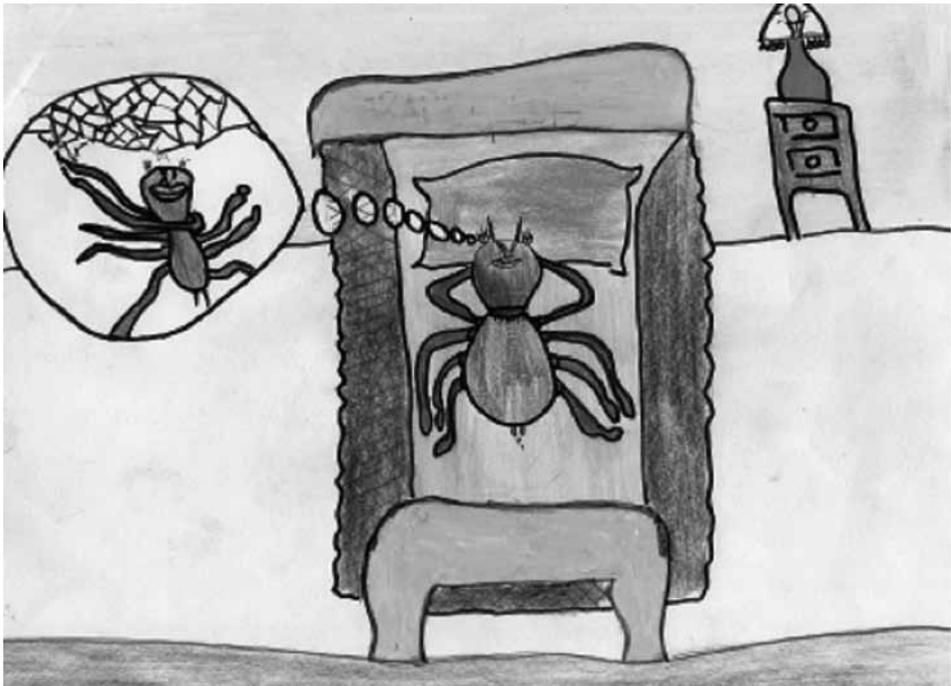


Ilustración Belén (9 años).

Una opción para entender qué es lo que hace una gran araña, tanto en sus movimientos lentos como rápidos, es realizar la misma analogía entre bípedos y cuadrúpedos, que se discutió en el punto anterior. Otra posibilidad es hacer un análisis del intercambio de energía mecánica a nivel del centro de masa. Consideremos a la araña como una secuencia de bípedos, cada uno asociado con un segmento, que se desplazan en fila. Durante la marcha normal, si la secuencia principal de apoyo unilateral es 4-2-3-1, el primer y el segundo par de patas se pueden hacer equivalentes a dos bípedos marchando desfasados un 50 %, mientras que el tercero marcha levemente desfasado del primero y el cuarto, desfasado un 50 % del tercero.

Siguiendo la misma analogía, es posible comprender las arrancadas, si se entiende que cada bípedo puede desarrollar todas las formas de paso que están a su alcance (marcha, carrera y *skipping*).

El apoyo de las patas de los dos segmentos anteriores tomados en conjunto muestra casi exactamente el patrón de apoyo descrito para un caballo al trote, mientras que el tercer y cuarto par parecen ser dos bípedos realizando *skipping* con un desfase de 50 %.

En cuanto a la energética, cuando una araña marcha a velocidades lentas, el intercambio de energía mecánica se parece bastante al de un caballo al trote. Precisamente, un trote sería lo que veríamos en los apoyos si analizásemos la secuencia mirando los segmentos primero y tercero, mientras que el segundo y cuarto estarían coordinados. Por su parte, a velocidades altas, las oscilaciones de energía cinética son mayores que la que presenta la energía potencial gravitatoria. Lo que parece surgir aquí es una mezcla de cosas, pero en ningún caso se puede apreciar un intercambio que permita suponer un ajuste al modelo de masa resorte, de manera que tampoco, desde esta perspectiva, podemos decir que las arañas corren.

En resumen, las arañas constituyen un modelo muy particular para el análisis de la locomoción animal, porque utilizan un conjunto de sistemas para lograr el movimiento, quizá como ningún otro grupo lo hace, y porque conjugan una gran simplicidad de control con una gran capacidad de maniobrar que, a su vez, está vinculada con la posibilidad de desarrollar diferentes modos de paso para una misma forma de locomoción. Como si fuera poco, a todo esto se suma que el intercambio energético que se puede estimar a nivel de su centro de masa refleja que algunas especies, al desarrollar altas velocidades, pueden realizar diversos modos de paso al mismo tiempo con distintos segmentos del cuerpo.

Epílogo

Los antiguos griegos, que eran tan pocos y a los que les debemos tanto, sabían bien que la naturaleza es única en su diversidad y que es nuestro precario entendimiento el que necesita dividirla en partes para entenderla mejor. Ha sido inmenso el aumento de nuestro conocimiento desde que la ciencia adquirió su condición moderna, digamos, desde hace unos cuatro siglos. Esa tendencia es cada vez mayor, porque la sociedad humana dedica muchos recursos, humanos y materiales, a desarrollar esta refinada forma de la curiosidad, cumpliendo en su máxima amplitud con el precepto del oráculo: «Conócete a ti mismo».

Ese incesante crecimiento del conocimiento científico nos obliga a duplicar la lucidez y a evitar que caigamos en nuestra propia trampa, al concebir las disciplinas que creamos para facilitar nuestro trabajo como universos separados. Como, además, nos parece —parafraseando lo que decía Georges Clemenceau sobre la guerra y los militares, que la ciencia es algo demasiado serio como para dejársela en exclusividad a los científicos—, quisimos aportarle, en estas páginas, a lectores externos a la comunidad académica nuestra visión de algunos interesantes problemas de los seres vivos que, de tan profundamente biológicos que son, permiten, con gran beneficio, ser abordados con herramientas matemáticas, físicas y hasta artísticas.

Así, hemos recorrido, con variadas herramientas, la locomoción de los vertebrados, incluyendo el toque juglaresco de referirnos a los comportamientos, desempeños ingenieriles y proezas atléticas de animales que ya no existen (y eso, posiblemente por el impacto de nuestra propia especie). Además de regodearnos en los tesoros intelectuales que encontramos al estudiar especies pretéritas y gigantescas, hemos incursionado en el pequeño y actual mundo de los artrópodos. A aquellos, ciertamente los desafiaba la inercia, consecuencia de su propio peso. A estos, los retan los minúsculos (pero letales) peligros de la tensión superficial y el problema de cómo llevar desde afuera hacia adentro los elementos de la combustión de su materia prima. A unos, los volvió vulnerables su lento metabolismo, mientras que a los otros, una brisa más o menos leve se transforma en un incontrolable huracán.

Sin perjuicio de esas diferencias, esos ejemplos, así como muchos otros, tienen algo en común: todos enseñan, todos traen de contrabando los milagros de la naturaleza, todos nos recuerdan nuestra insignificancia y, a la vez, la grandeza que nos toca por tener la capacidad (única, hasta donde sabemos) de poder maravillarnos con esas observaciones.

No hay en ciencia verdades absolutas. Nunca deberíamos caer en la tentación de afirmar que algo está científicamente comprobado que es así. Sin embargo, creo que nos es dado mantener la idea, a nuestro juicio, poblada de fuertes

argumentos, que si existe un mundo mejor que este en el que vivimos ahora, estará basado en el conocimiento y nunca en la ignorancia.

Si logramos transmitirles a los lectores nuestro deleite por el rincón de los amplios campos de la realidad que nos tocó estudiar, sentiremos que habremos hecho nuestra pequeña contribución para acercar ese futuro más brillante.

Richard Fariña

Apéndice

Ley de Poiseuille

Cuando un líquido fluye por un tubo cilíndrico con régimen laminar, la velocidad de sus partículas es mayor en el centro (eje) de dicho tubo. En esas condiciones, el caudal (c) que circula viene dado por la ley de Poiseuille:

$$C = \frac{\pi (-\Delta P) r^4}{8 \eta l}$$

En esta expresión, $(-\Delta P)$ representa la diferencia de presión entre los dos extremos del tubo, cambiada de signo, 'r' es el radio del tubo y 'l', su longitud.

A partir de la ecuación obtenida por Poiseuille, es posible encontrar una expresión para la resistencia. Si se considera un valor constante de radio y longitud y se emplea un líquido determinado que se encuentra a una temperatura constante, entonces

$$\frac{\pi r^4}{8 \eta l} = cte$$
$$\frac{8 \eta l}{\pi r^4} = cte$$

A esta última relación, se le denomina *resistencia* (R), y haciendo un reemplazo en la expresión de la ley de Poiseuille, se tiene que:

$$C = \frac{\Delta P}{R}$$

En definitiva, la resistencia es un cociente entre la caída de presión y el caudal, que depende de los parámetros que aparecen en dicho cociente que la define (viscosidad del líquido, longitud del sistema y radio del tubo). En esa expresión, se puede ver que la influencia del radio del tubo es un determinante principal. Una disminución a la mitad del radio determina un aumento de 16 en la resistencia.

Algunos fenómenos que ocurren en la microcirculación

Cuando el líquido circula por un tubo muy delgado, las relaciones establecidas por la ley de Poiseuille se ven alteradas; esto ocurre en los capilares. Aunque la sangre se comporta macroscópicamente como un líquido real, es, en realidad, un sistema heterogéneo, y, cuando circula por tubos muy delgados como los capilares, se pondrán de manifiesto los efectos de las diferentes fases. En esa situación, los valores de η que se pueden despejar de la ley de Poiseuille serán diferentes de acuerdo a los cálculos hechos para distintos diámetros de tubos y velocidades de circulación, y, por ello, se habla de una viscosidad aparente de la sangre (ya que su valor depende de las condiciones experimentales).

Esa viscosidad aparente, cuando se grafica en función del aumento del diámetro del tubo, crece hasta hacerse constante. Cuando la sangre circula por un mismo tubo, la viscosidad aparente disminuye al aumentar la presión. Esto se explica por la distribución de los glóbulos: cuando las diferencias de presión son bajas, la distribución es más o menos uniforme, pero si estas aumentan, la velocidad también, y entonces los glóbulos tienden a agruparse hacia el centro del tubo, separándose de las paredes donde queda plasma, que se comportará como un sistema newtoniano y determinará una menor resistencia con dichas paredes. Además de esto, a bajas velocidades, los glóbulos tienden a agregarse, y esto contribuye a elevar aún más la viscosidad.

Efecto de la tensión superficial en los pulmones

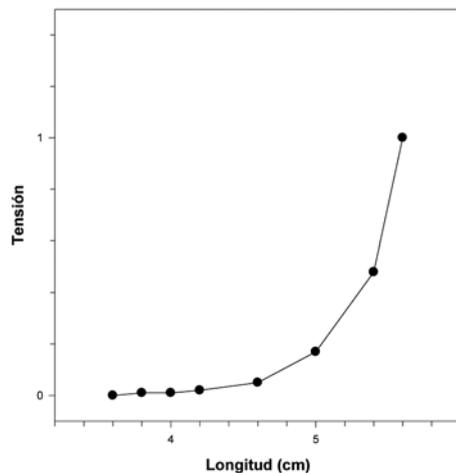
Los pulmones contienen unos 300 millones de alvéolos, donde se produce el intercambio de gases entre atmósfera y organismo. A nivel de los pequeños alvéolos de los pulmones, existe una película de agua. Según lo que hemos dicho sobre la tensión superficial, esas moléculas de agua van a tender a ocupar el menor espacio posible, y como el espacio alveolar es muy acotado, al unirse entre sí, propenden a hacer colapsar los alvéolos. Tras esto, el efecto de la tensión superficial se vuelve mucho mayor a medida que disminuye su diámetro, por la ley de Laplace (la presión transalveolar necesaria para conservar expandidos los alvéolos es directamente proporcional a la tensión en la pared alveolar, y en este caso, es la superficial del líquido dividida por el diámetro). Por eso es que, para animales como nosotros, el efecto de la tensión superficial es, en realidad, el mismo que en los pequeños insectos, pero no percibimos la acción de esta fuerza, dado que está actuando dentro de nuestros pulmones. Ahora bien, en la estructura alveolar se encuentra otra sustancia que recubre el epitelio pulmonar por su parte interna. Dicha sustancia es el surfactante pulmonar, que consiste en una mezcla de fosfolípidos y con propiedades tensioactivas para mantener estable el alvéolo y evitar su colapso, fundamentalmente tras la expiración. Mediante este surfactante, la tensión superficial del líquido alveolar es de 5 a 30 dinas/cm, lo que contrasta las 50 dinas/cm que se darían sin su presencia y promedia 4 veces menos. Las células responsables de la secreción de surfactante son los neumocitos tipo II. Estas células maduran en el feto alrededor de las semanas 24 y 28 de embarazo, así que aproximadamente a las 35 semanas de gestación, la mayoría de los bebés ya desarrolló una cantidad apropiada de surfactante que les permite ventilar con normalidad. La tensión superficial entonces produce un alto riesgo en los bebés prematuros. Existen otras causantes en adultos que, al afectar la producción de surfactante, hacen que la tensión superficial se torne peligrosa, aunque seamos animales grandes; por ejemplo, un exceso de hormonas masculinas.

Bases de la mecánica muscular y efectos del preestiramiento

Sobre el final del primer apartado del capítulo 3, se dijo que en un movimiento se puede almacenar energía elástica en los tendones y que esto potencia la acción del músculo. Cuando se habla de mecánica muscular, es más correcto, desde el punto de vista funcional, referirnos a unidades musculotendinosas en lugar de músculos, ya que en la generación y transmisión de fuerzas, músculos y tendones actúan en forma conjunta. Todos los músculos pueden ejercer fuerzas de tracción, el tipo fisiológicamente útil que pueden realizar, en la dirección de sus fibras, pero parte de la fuerza que un músculo (como órgano) haga, se va a deber a los componentes pasivos de las unidades musculotendinosas.

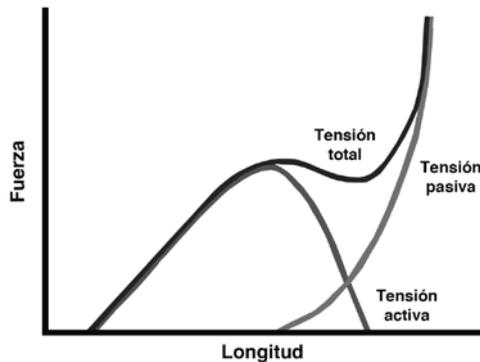
Si se aplica una fuerza de tracción en el extremo de una unidad musculotendinosa desnervada, esta va a sufrir un cambio de longitud. Si se grafica este último con relación a la tensión, se obtendrá un diagrama de longitud-tensión, que muestra un crecimiento cada vez más acelerado de los valores de tensión a medida que aumenta la longitud. Por eso, las unidades musculotendinosas estiradas pasivamente no obedecen a la ley de Hooke para un resorte simple y no existe un único valor de rigidez o módulo de Young asociado con el diagrama. Esta es una primera relación muy importante, porque indica que, más allá del grado de activación, la fuerza que pueda hacer un músculo depende de la longitud a la que se encuentre. La siguiente figura muestra el resultado de un experimento realizado para obtener el diagrama de longitud-tensión pasiva en una unidad musculotendinosa de un sapo:

Tensión Pasiva



Cuando el músculo es activado a diferentes longitudes, a este efecto se le suma la fuerza que son capaces de generar los elementos activos, por lo que la fuerza activa no se obtiene directamente, sino que se debe restar la total (activa

más pasiva) de la pasiva. Para conseguir la total, los músculos son estimulados a distintas longitudes en forma masiva y tetánica, es decir, se reclutan todas las fibras durante un período suficiente de tiempo. La fuerza máxima que los elementos contráctiles del músculo pueden ejercer se da a longitudes cercanas a la que este se encuentra en posición anatómica. En longitudes mayores y menores, los valores de fuerza caen. La fuerza total queda superpuesta a la activa hasta la longitud de reposo, pero después se despega de esta debido al efecto de los componentes pasivos, como muestra la siguiente figura:



La forma de la curva activa se puede explicar con base en la teoría de los filamentos deslizantes, pero no nos detendremos en ello en este texto, ya que la idea era ver la contribución de elementos pasivos, como los tendones, en la generación de fuerza de tracción.

Un aspecto más a destacar es que las características mecánicas de los tendones hacen que estos sean capaces de devolver más de un 90 % de la energía elástica que acumulan cuando son sometidos a una carga, lo que hace que sean unos de los componentes más eficientes de la naturaleza. Finalmente, cabe decir que en un movimiento lateral de la cola, como el descrito en el capítulo 3 para el gliptodonte, el preestiramiento del tejido muscular puede incrementar la fuerza efectuada en el golpe por causas que no son exclusivamente pasivas.

Cuando un músculo es estirado antes de acortarse, la fuerza que puede realizar durante el acortamiento es mayor a aquella que logra cuando solo se contrae. En esto, contribuye la energía elástica, principalmente acumulada en los tendones, como ya dijimos. Pero también ese estiramiento previo favorece el grado de preactivación y pone en juego acciones reflejas. Para una discusión profunda de estos temas de mecánica muscular, se puede consultar el libro *Skeletal Muscle Mechanics: from Mechanisms to Function* de Walter Herzog.

Bibliografía comentada

McMAHON, T. A. y J. T. BONNER, *On Size and Life*, Nueva York: Scientific American Library, 1984.

Un fascinante libro escrito por un ingeniero y un biólogo que está enfocado concretamente al tamaño de los seres vivos, sin demasiados tecnicismos. Empieza con un capítulo llamado «La historia natural del tamaño», en el que se analiza su evolución, una cuestión sobre la que no se habló específicamente en este libro. Señala que algunos animales, como el caballo, han crecido, mientras que otros, como los gatos, se han reducido. En el resto de los capítulos, se tratan varios de los puntos desarrollados en esta publicación. Por ejemplo, hay uno destinado enteramente a las proporciones y, en una parte, se explica con bastante detalle la relación entre la longevidad y el tamaño a través del número de latidos. Hay otros dos que se ocupan de las propiedades consecuentes de ser grandes y pequeños, muchos de cuyos ejemplos aparecen presentados aquí.

SCHMIDT-NIELSEN, K., *Scaling: Why is Animal Size so Important?*, Cambridge: Cambridge University Press, 1984.

El foco de esta obra es la importancia del tamaño del animal, sus relaciones con la fisiología y viceversa. El lector encontrará que plantea muy interesantes preguntas. Aborda temas como las tasas de difusión, la transferencia de calor, la transmisión de la fuerza, la resistencia de las estructuras y la dinámica de la locomoción. Tiene como objetivo facilitar una comprensión de las leyes físicas por detrás de esos fenómenos y sus implicaciones cuando tratamos con animales de muy diferente tamaño y escala, características que desarrollamos bastante en los capítulos 1 y 2 de este texto.

THOMPSON, D. W., *On Growth and Form*, 2.ª ed., Cambridge: Cambridge University Press, 1942.

El autor fue un destacado biólogo y matemático escocés, pionero de las matemáticas aplicadas. Cubre muchos temas, incluidos los efectos de escala en forma de animales y plantas y los efectos de la tensión superficial en la formación de películas de jabón y estructuras similares (asunto que fue tratado en el capítulo 2, aunque sin demasiada profundidad). Hay también una interesante discusión sobre los cambios en la forma de cráneos de animales. La primera edición es de 1917 y abrió el camino para la explicación científica de la morfogénesis, es decir, las pautas y procesos por los que se configuran las plantas y los animales. Aunque es un abordaje bastante descriptivo, es muy recomendable para estudiantes de Biología, Antropología y Arquitectura, entre otros.

VOGEL, S., *Ancas y palancas: mecánica natural y mecánica humana*, colección Metatemas, libros para pensar la ciencia, Barcelona: Tusquets Editores, 2000.

Tiene un enfoque netamente biomecánico y plantea una comparación entre la tecnología natural y la tecnología humana. Se discuten los más diversos aspectos, en algunos casos, con mayor profundidad, muchos de ellos también discutidos en nuestro libro, de ambas escuelas de diseño, a la vez que presenta datos muy interesantes sobre el funcionamiento de los seres vivos.

ROJO, A., *La física de lo cotidiano*, colección Ciencia que ladra..., Buenos Aires: Siglo Veintiuno Editores, 2010.

El autor refleja claramente que es tanto científico como artista. Se consideran, con mucha maestría y con varias referencias experimentales, temas de óptica, Física Mecánica, ondas, electricidad y magnetismo. Algunos de esos puntos pueden constituir una interesante explicación de asuntos estudiados en este libro. Como ejemplo, podemos citar la caída libre y la velocidad terminal (que aparece en el

segundo capítulo: «Lo que frena, lo que gira y lo que se acelera») o el funcionamiento de los frenos, incluido brevemente en el apéndice, correspondiente al capítulo 4, que tomamos del de Rojo, intitulado «Lo que flota, lo que vuela y lo que se hunde». Es muy recomendable para profesores y estudiantes de primaria y secundaria.

Bibliografía específica

- FRUMENTO, A. S., *Biofísica*, 3.^a ed., Madrid: Mosby/Doyma Libros, 1995.
Este es un texto de Biofísica, utilizado habitualmente en cursos básicos por estudiantes de Medicina y Ciencias Biológicas. Trata sobre el estudio fisicoquímico de varios fenómenos biológicos. Proviene de Frumento mucho de lo trabajado en el primer apartado de nuestro capítulo 1, así como lo expresado en los apéndices correspondientes a la ley de Poiseuille y la microcirculación.
- GOULD, S. J., *La vida maravillosa. Burgess Shale y la naturaleza de la historia*, Barcelona: Editorial Crítica Drakontos, 1989.
Un ensayo de divulgación científica acerca de la evolución de la fauna del período Cámbrico, de donde derivan algunos datos paleontológicos expuestos en el segundo apartado del capítulo 1. La edición norteamericana obtuvo el premio Aventis y fue finalista en 1991 para el premio Pulitzer.
- CAMACHO, H. H., *Invertebrados fósiles*, Buenos Aires: Editorial Universitaria de Buenos Aires (Eudeba), 1966.
Esta obra cuenta con gran cantidad de ejemplos de fósiles sudamericanos y un análisis sintético de las faunas del continente que le otorgan su característica más peculiar. En ella, se presta gran atención a las relaciones ecológicas y paleoecológicas. Es un libro dedicado a estudiantes universitarios de Biología y Geología, pero también puede resultar sumamente útil a docentes de Biología. Muchos de los datos que se presentan en el capítulo 1 proceden fundamentalmente de esta fuente. También fue utilizada en el capítulo 2.
- SCHULTZ, T. R., «In Search of Ant Ancestors», en *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 97 (26), 2000, pp. 14028-14029.
Este es un artículo sobre la historia evolutiva de las hormigas, del que se extrajo la mayor parte de los datos que se muestran en el primer apartado del capítulo 2.
- ZATSIORSKY, V. M., *Kinetics of Human Motion*, Human Kinetics, 2002.
Se trata de un libro técnico, que constituye el segundo volumen de una serie de tres de Biomecánica. En él, se plantean todo tipo de análisis a partir del registro de fuerzas. Se tomó como fuente para definiciones. Muy recomendable para todos aquellos interesados en la Ingeniería Biomédica, la Kinesiología y el control motor, entre otras especialidades.
- ALEXANDER, R. McN., *Size and Shape*, Londres: Edward Arnold, 1971.
Una de las muchas obras maestras de Alexander. De aquí, nos inspiramos para escribir sobre la estabilidad y la locomoción en general con diferente número de patas, considerando el movimiento del cuerpo como caída libre.
- CHAPMAN, R. F., *The Insects: Structure and Function*, 4.^a ed., Cambridge: Cambridge University Press, 1998.
Escrito para los estudiantes e investigadores de Zoología, Entomología y Fisiología. Relaciona la anatomía y fisiología básica de los insectos con su comportamiento. Hace hincapié en las funciones de los diferentes sistemas en el contexto de todo el organismo, utilizando estudios de muchas especies distintas como ejemplos. Su característica diferencial es que no se detiene mucho en la clasificación, sino que

opta por tener una mirada profunda de la Fisiología. Muchos de los datos fisiológicos sobre insectos del capítulo 2 son de esta fuente.

WINTER, D. A., «Human Balance and Posture Control during Standing and Walking», en *Gait & Posture*, vol. 3 (4), 1995, pp. 193-214.

Este artículo analiza el control del equilibrio y la estabilidad en humanos, así como la participación de diferentes grupos musculares en lo observado, considerando el modelo de péndulo y la relación de la proyección del centro de masa y los centros de presión.

FULL, R., T. KUBOW, J. SCHMITT, P. HOLMES y D. KODEITSCHKE, «Quantifying Dynamic Stability and Maneuverability in Legged Locomotion», en *Integrative and Comparative Biology*, vol. 42, 2002, pp. 149-157.

Se exhiben, en este artículo, estudios cuantitativos de la estabilidad para varios animales y se discute su vínculo con el control nervioso.

HUGES, G. M., «The Co-ordination of Insect Movements I. The Walking Movements of Insects», en *Journal of Experimental Biology*, vol. 29, 1952, pp. 267-285.

Es el primero de una serie de artículos publicada por este autor, donde se da cuenta de la morfología funcional de las articulaciones coxales en la cucaracha y se examina el movimiento de las patas a través de imágenes, en el cual se encontró la secuencia de alternancia trípode a la que hacemos referencia en el capítulo 2, así como los cambios en apoyo cuando las cucarachas corren, que también citamos en el capítulo 4.

TING, L. H., R. BLICKHAN y R. J. FULL, «Dynamic and Static Stability in Hexapedal Runners», en *Journal of Experimental Biology*, vol. 197, 1994, pp. 251-269.

Se trata de un análisis de la estabilidad estática y dinámica en cucarachas. Aquí, se establecen datos sobre cómo varía la secuencia de apoyo al aumentar la velocidad. Se tomó como referencia para el capítulo 2 y fue fundamental en el armado del primer apartado del capítulo 4, ya que los datos sobre la manera en que se mueven las cucarachas al correr y las velocidades que son capaces de desarrollar fueron extraídos de esta fuente.

ZOLLIKOFER, C. P. E., «Stepping Patterns in Ants I. Influence of Speed and Curvature», en *Journal of Experimental Biology*, vol. 192, 1994, pp. 95-106.

En este artículo, se estudia la locomoción de hormigas obreras de 12 especies diferentes. Fue tomado en cuenta para los capítulos 2 y 4.

FÁBRICA, C. G., A. REY, P. V. GONZÁLEZ, D. M. SANTOS, D. FERRARO, «Evaluación del equilibrio durante la marcha a velocidad auto-seleccionada en jóvenes saludables, adultos mayores no caedores y adultos mayores con alto riesgo de caídas», en *Revista Médica del Uruguay*, vol. 273, 2011, pp. 147-154.

Se plantea, en dicho artículo, una opción para estimar la estabilidad dinámica en humanos, la cual fue tomada de los estudios clásicos hechos en animales. La idea central es señalada en el capítulo 2.

FARIÑA, R. A. y S. VIZCAÍNO, *Hace solo diez mil años*, Montevideo: Fin de Siglo, 1995.

Es un libro de divulgación sobre la megafauna. Su sexta edición incluye un video con educativas animaciones. Gran parte de los datos del capítulo 3 derivan de esta fuente.

ALEXANDER, R. McN., R. A. FARIÑA y S. F. VIZCAÍNO, «Tail Blow Energy and Carapace Fractures in a Large Glyptodont (Mammalia, Edentata)», *Zoological Journal of the Linnean Society*, vol. 126, 1999, pp. 41-49.

Aquí, se discute la probable energía del coletazo de un gliptodonte y se la compara con la que podría soportar su caparazón.

- FARIÑA, R. A., «Limb Bone Strength and Habits in Large Glyptodonts», en *Lethaia*, vol. 28, 1995, pp. 189-196.
Desafiando su largamente concebida imagen de tanque, en este trabajo, se evalúa la posibilidad de que los gliptodontes hayan tenido un comportamiento bípedo, quizá asociado a luchas intraespecíficas.
- ALEXANDER, R. McN., «Allometry of the Leg Bones of Moas (*Dinornithes*) and Other Birds», en *Journal of Zoology*, vol. 200, Londres, 1983, pp. 215-231.
Las moas, aves neozelandesas extinguidas hace pocos siglos, tenían huesos desproporcionadamente robustos para su masa, posiblemente como producto de que, en su aislamiento insular, carecían de depredadores de los que huir, hasta que llegaron los maoríes.
- RUBIN, C. T. y L. E. LANYON, «Limb Mechanics as a Function of Speed and Gait: a Study of Functional Strains in the Radius and Tibia of Horse and Dog», en *Journal of Experimental Biology*, vol. 101, 1982, pp. 187-211.
Ilustrativa discusión de la mecánica masticatoria y su relación con la velocidad en cuadrúpedos corredores.
- ALEXANDER, R. McN., *Animal Mechanics*, Londres: Blackwell, 1983.
Un clásico. Obra de referencia en lo que concierne a la disciplina de la Biomecánica, citado más de 500 veces en publicaciones científicas.
- ALEXANDER, R. McN., «Mechanics of Posture and Gait of Some Large Dinosaurs», en *Zoological Journal of the Linnean Society*, vol. 83, 1985, pp. 1-25.
En este artículo, se discute el método del indicador de capacidad atlética y su aplicación en dinosaurios.
- FARIÑA, R. A., «Trophic Relationships among Lujanian Mammals», en *Evolutionary Theory*, vol. 11, 1996, pp. 125-134.
Aquí, se estudia la paleoecología de la megafauna con un enfoque energético, así como el desbalance producido por la probablemente escasa productividad primaria, los numerosos herbívoros y los escasos carnívoros.
- ALEXANDER, R. McN., *Dynamics of Dinosaurs and Other Extinct Giants*, Nueva York: Columbia, 1989.
Un breve e inspirador libro en el que se cuestionan los problemas que debieron enfrentar varios gigantes del pasado, particularmente los dinosaurios durante su estancia y locomoción.
- FARIÑA, R. A., R. E. BLANCO, «Megatherium, the Stabber», en *Proceedings of the Royal Society B*, vol. 263 (1377), 1996, pp. 1725-1729.
Artículo en el que se analiza la posibilidad de que el megaterio haya podido hacer un uso agresivo de sus garras.
- IZQUIERDO, M., *Biomecánica y bases neuromusculares de la actividad física y el deporte*, Madrid: Editorial Médica Panamericana, 2008.
Trata sobre la Biomecánica deportiva, pero también cuenta con muchas explicaciones básicas de utilidad para otras áreas, como por ejemplo, la del efecto de la fuerza de empuje y la fuerza de arrastre, muy bien realizada, que presentamos en el capítulo correspondiente a la natación.
- MINETTI, A. E., «A Model Equation for the Prediction of Mechanical Internal Work of Terrestrial Locomotion», en *Journal of Biomechanics*, vol. 31, 1998, pp. 463-468.
Se desarrolla, aquí, una forma simple de estimar el trabajo mecánico interno considerando el *duty factor*, lo que permite hacer estimaciones para marcha y carrera.

- ALEXANDER, R. McN., «Energy-saving Mechanisms in Walking and Running», en *Journal of Experimental Biology*, vol. 160, 1991, pp. 55-69.
Un artículo clásico relacionado a lo tratado en el primer apartado del capítulo 4. En él, se investiga cómo funcionan los diferentes mecanismos de ahorro de energía en el movimiento y en qué medida los mamíferos los explotan.
- MINETTI, A. E., L. P. ARDIGO y F. SAIBENE, «The Transition between Walking and Running in Humans: Metabolic and Mechanical Aspects at Different Gradients», en *Acta Physiologica Scandinavica*, vol. 150, 1994, pp. 315-323.
Se explora, en este artículo, la transición de marcha a carrera y su relación con el costo metabólico.
- SAIBENE, F. y A. E. MINETTI, «Biomechanical and Physiological Aspects of Legged Locomotion in Humans», en *European Journal of Applied Physiology*, vol. 88, 2003, pp. 297-316.
En dicho artículo, se discuten todos los paradigmas mecánicos asociados con la locomoción terrestre que aparecen en el primer apartado del capítulo 4. Se hace referencia, además, al vínculo entre los diferentes tipos de paso y el costo metabólico.
- NIGG, B., B. MACINTOSH y B. MESTER, *Biomechanics and Biology of Movement*, Human Kinetics, 2000.
Los primeros capítulos de este libro analizan la importancia de distintas variables biomecánicas utilizadas para estudiar el movimiento. En uno de ellos, hay una explicación muy buena, ilustrada con varios ejemplos sobre las transformaciones de energía mecánica durante el movimiento. También cuenta con un capítulo dedicado a examinar en forma comparada los diferentes modos de locomoción en mamíferos. De este último en particular, se extrajeron varios datos y ejemplos para el capítulo 4.
- EVANS, C. y A. MILLARD, *Usborne Illustrated Guide to Greek Myths and Legends*, Londres: Usborne Publishing, 1985.
Guía ilustrada de los mitos griegos. En la página 15, se hace alusión a la leyenda de Atenea y Aracne que se mencionó al inicio del último apartado del capítulo 4.
- IRSCHICK, D. J. y T. GARLAND JR, «Integrating Function and Ecology in Studies of Adaptation Investigations of Locomotor Capacity As a Model System», *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. 32, 2001, pp. 367-396.
Este artículo aborda el problema de cómo el ambiente afecta la función locomotora en la naturaleza. Presentando una revisión de estudios en varios grupos de animales, muestra efectos generalizados del medio ambiente en las medidas de dicha función. Se utilizó como fuente para el capítulo 4.
- BARTH, F. G., «Locomotion and Leg Reflexes», en F. G. BARTH, *A Spider's World: Senses and Behavior*, Berlín/Heidelberg/Nueva York: Springer-Verlag, 2002, pp. 333-379.
En este capítulo, se exponen varios datos de estudios de locomoción en las arañas, en particular de las especies *Cupiennius salei* y *Tarphosa blondii*. Se consultó esta obra para la mayoría de los datos sobre el movimiento de esas dos especies. Además, toda la información referente a los mecanorreceptores, la estructura general de las patas, las características del exoesqueleto y la energética que aparecen en el último apartado del capítulo 4 está basada principalmente en este texto.
- BIANCARDI, C., C. G. FÁBRICA, P. POLERO, J. FAGUNDES-LOSS y A. E. MINETTI, «Biomechanics of Octopedal Locomotion: a Kinematic and Kinetic Analysis on the *Grammostola mollicoma* Spider», en *Journal of Experimental Biology*, vol. 214, 2011, pp. 2433-2442.
En esta investigación, se emplea la dinámica inversa para estudiar la eficiencia locomotora de *Grammostola mollicoma* a través de mediciones cinemáticas 3D. Todos los datos relativos a los movimientos de esa especie, exhibidos en el capítulo 4, provienen de esta fuente.

GUYTON, A. C., *Tratado de Fisiología Médica*, 10.^a ed., Madrid: McGraw-Hill Interamericana de España, 2001.

Este es un libro de Fisiología Humana, usado habitualmente en cursos de Medicina y Ciencias Biológicas, del cual fueron adaptados el efecto del surfactante y la explicación sobre los efectos de la tensión superficial a nivel alveolar, que aparecen en el apéndice.

HERZOG, W. (ed.), *Skeletal Muscle Mechanics: From Mechanisms to Function*, Chichester: John Wiley & Sons, 2000.

Los conceptos básicos que se agregaron en el apéndice sobre los diagramas *tensión-longitud* son tomados de aquí. Este es un libro que plantea la mecánica muscular de una forma muy profunda, muy recomendable para quien quiera entender la conexión entre los aspectos teóricos y modelos, los bioquímicos, los fisiológicos y las extrapolaciones de esto al estudio de movimientos particulares.

Sobre los autores

Gabriel Fábrica nació en Maldonado, Uruguay, en 1974. Es doctor en Ciencias Biológicas. Se desempeña como docente en el Departamento de Biofísica de la Facultad de Medicina de la Udelar en Montevideo. Es autor de varias publicaciones científicas, algunas de ellas asociadas a los temas tratados en este libro.

Richard A. Fariña nació en Montevideo, Uruguay, en 1957. Es doctor en Ciencias Biológicas. Se desempeña como docente en el Departamento de Paleontología de la Facultad de Ciencias de la Udelar en Montevideo. Es autor de trabajos y algunos libros de su especialidad, así como también de obras de divulgación escritas y televisivas.

Este libro trata algunos interesantes problemas de los seres vivos que, de tan profundamente biológicos que son, permiten, con gran beneficio, ser abordados a partir de herramientas matemáticas, físicas y hasta artísticas. Algunos capítulos están dedicados a lecciones del pasado: comportamientos, desempeños ingenieriles y proezas atléticas de animales que ya no existen. En otros, se plantean cuestiones sobre el actual (y pequeño) mundo de los artrópodos. A aquellos, ciertamente los desafiaba la inercia, consecuencia de su propio peso. A estos, los retan los minúsculos (pero letales) peligros de fuerzas como la tensión superficial. Sin perjuicio de tales diferencias, esos ejemplos, así como muchos otros, tienen algo en común: todos enseñan, todos traen de contrabando los milagros de la naturaleza, todos nos recuerdan nuestra insignificancia y, a la vez, la grandeza que nos toca por tener la capacidad — única, hasta donde sabemos — de poder maravillarnos con esas observaciones.

ISBN: 978-9974-0-1384-1



9 789974 013841