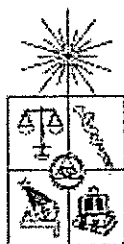


UCH-FC
DOC- EBE
6878
C.1



UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS

Dimorfismo Sexual en el Tamaño Corporal:
Consecuencias Sobre la Energética del Desempeño
Locomotor de *Grammostola rosea* (Araneae: Teraphosidae)

Tesis entregada a la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile en
cumplimiento parcial de los requisitos para optar al grado de

Doctorado en Ciencias Con Mención en Ecología y Biología Evolutiva

BRUNO GROSSI CÓRDOVA

Director de tesis: Dr. Mauricio Canals

Santiago, Chile, 2014

FACULTAD DE CIENCIAS

UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACION

TESIS DE DOCTORADO

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Doctorado presentada por el candidato.

BRUNO GROSSI CORDOVA

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Doctorado en Ciencias con mención en Ecología y Biología Evolutiva, en el examen de Defensa Privada de Tesis rendido el día 09 de Diciembre de 2014.

Director de Tesis:

Dr. Mauricio Canals L.

Comisión de Evaluación de la Tesis

Dr. Claudio Veloso, Presidente

Dra. Carezza Botto

Dr. Rodrigo Vásquez

Dr. Francisco Bozinovic



.....
.....
.....
.....
.....

A mi hijo, León Grossi Avalos



Bruno Grossi nació en Santiago de Chile el día 26 de Diciembre del año 1977. Ingresó a la carrera de Licenciatura en Ciencias con mención Biología en la Universidad de Chile, obteniendo dicho Grado en el año 2003. Sus intereses en la morfología funcional lo llevaron a incorporarse al laboratorio de Ecofisiología Animal de la Universidad de Chile realizando su tesis de magister bajo la dirección del Dr. Mauricio Canals y posteriormente realizar una pasantía en la Universidad de Harvard a cargo del Dr. Andrew Biewener. Su línea de investigación en biomecánica evolutiva y su pasión por la ingeniería mecánica, han forjado a un científico multidisciplinario que sueña con robots bioinspirados.

AGRADECIMIENTOS:

En primer lugar quisiera agradecer a mi director de Tesis el Dr. Mauricio Canals por su apoyo y confianza que ha depositado en mí durante todo mi desarrollo como estudiante y como científico.

Agradezco a mi hermana Daniela Grossi por su compañía y paciencia durante el proceso de redacción de esta tesis.

Y como siempre a mi madre, quien aunque aun no comprenda con claridad a lo que me dedico, siempre está ahí para brindarme un apoyo incondicional.

INDICE DE MATERIAS:

Página	
Lista de Tablas.....	II
Lista de Figuras.....	III
Glosario.....	VIII
Resumen español.....	1
Resumen inglés.....	3
Introducción.....	5
Hipótesis.....	26
Predicciones de la Hipótesis.....	27
Objetivos generales.....	27
Objetivos específicos.....	27
Materiales y métodos.....	28
Morfología.....	28
Energética.....	31
Desempeño locomotor.....	35
Resultados.....	39
Morfología.....	39
Energética.....	55
Desempeño locomotor.....	62
Discusión.....	74
Referencias.....	94
Anexo.....	104

LISTA DE TABLAS

Página

Tabla 1. Relaciones alométricas entre diferentes variables morfológicas y el tamaño corporal. Incluye el valor de F para el test de regresión lineal (con $H_0: b = 0$), coeficiente de regresión (b), coeficiente de correlación (r) y el valor de P para machos y hembras. También se muestra el valor de $P_{(MH)}$ para el test de homogeneidad de pendientes entre machos y hembras. Alometría negativa está indicada por *, en relación con lo esperado por isometría (1/3 para longitudes y 2/3 para superficies).....	50
Tabla 2. Componente principal 1 y 2, derivado del análisis morfométrico en <i>Grammostola rosea</i> para ambos sexos. En Negrilla las variables que presentan una carga >0,7.....	52
Tabla 3. Resultados del análisis discriminante. La longitud de pedipalpo estandarizada por la raíz cúbica de la masa, es la variable morfológica que mayor da cuenta da cuenta de las diferencias morfológicas entre sexos.....	53

LISTA DE FIGURAS

Página

Figura 1. Principales principios físicos que dan cuenta del dimorfismo sexual en arañas. Flechas blancas representan el desplazamiento vertical y horizontal. La energía potencial es relevante en movimientos verticales al igual que la velocidad de escalada y de <i>puentéo</i> favoreciendo a machos pequeños. Los gastos energéticos y de costos de transporte son relevantes en desplazamientos horizontales favoreciendo a machos pequeños. La mecánica pendular es relevante en ambos casos, favoreciendo extremidades largas.....	23
Figura 2. Vista dorsal de arañas en posición extendida para a) hembra 6; y b) macho 19.....	29
Figura 3. Trotadora con motor de corriente continua incluido. Se observan los conductos de entrada y de salida de gases. Se observa también un pequeño motor de 1,5 voltios unido a una malla metálica que vibraba levemente al accionarse.....	33
Figura 4. Arena de rastreo de 1,19 m., con monitoreo de vista superior. En rojo se muestra el rastreo realizado por <i>EthoVision XT</i> video tracking software® y en amarillo a la araña macho numero 5. El color amarillo de la araña es producto del software, no de tinturas.....	37
Figura 5. Medidor de ángulo crítico de inclinación.....	38

Figura 6. Logaritmo de la longitud total del cuerpo en función del logaritmo de la masa corporal de <i>Grammostola rosea</i>	42
Figura 7. Logaritmo de la longitud de la pata 1 (anterior) en función del logaritmo de la masa corporal de <i>Grammostola rosea</i>	43
Figura 8. Logaritmo de la longitud de la pata 2 en función del logaritmo de la masa corporal de <i>Grammostola rosea</i>	44
Figura 9. Logaritmo de la longitud de la pata 3 en función del logaritmo de la masa corporal de <i>Grammostola rosea</i>	45
Figura 10. Logaritmo de la longitud de la pata 4 (posterior) en función del logaritmo de la masa corporal de <i>Grammostola rosea</i>	46
Figura 11. Logaritmo de la longitud del pedipalpo en función del logaritmo de la masa corporal de <i>Grammostola rosea</i>	47
Figura 12. Logaritmo de superficie del cefalotórax en función del logaritmo de la masa corporal de <i>Grammostola rosea</i>	48
Figura 13. Logaritmo de la superficie del abdomen en función del logaritmo de la masa corporal de <i>Grammostola rosea</i>	49
Figura 14. Gráfico de la longitud estandarizada por la raíz cúbica de la masa para cada una de las 4 patas para cada sexo. La pata 1 corresponde a la pata anterior y la pata 4 corresponde a la pata posterior. Barras verticales denotan la desviación estándar.....	51
Figura 15. Histograma de frecuencia de los recuentos de la función lineal discriminante (FLD) separando poblaciones de machos y hembras.....	54
Figura 16. Tasa metabólica ($\mu\text{CO}_2\text{h}^{-1}$) versus velocidad (m h^{-1}) para machos	

(puntos negros) y para hembras (puntos blancos). Las barras de error corresponden a la desviación estándar.....	56
Figura 17. Regresión lineal entre metabolismo ($\mu\text{CO}_2\text{h}^{-1}$) y velocidad (m h^{-1}). Se utilizó solo V1, V2 y V3. La pendiente de la regresión corresponde al CoT_{min}	57
Figura 18. Diferencias entre tasa metabólica en reposo ($\mu\text{CO}_2\text{h}^{-1}$) de machos y hembras. Barras de error corresponde a la desviación estándar.....	58
Figura 19. Diferencias entre las TMR y los interceptos de la recta de CoT_{min} para ambos sexos.....	60
Figura 20. Diferencias entre VA_{max} entre sexos. Se calculan de la proyección al eje X del intercepto entre la recta de CoT_{min} y la capacidad aeróbica máxima.....	61
Figura 21. Distancia recorrida por machos y hembras durante el experimento de rastreo.* Existen diferencias significativas	64
Figura 22. Logaritmo de la distancia recorrida durante el experimento de rastreo en función del logaritmo de la masa corporal de <i>Grammostola rosea</i> . No hay correlación entre la distancia recorrida y la masa corporal, en ninguno de los sexos.....	65
Figura 23. Porcentaje de actividad locomotora durante el experimento de rastreo para machos y hembras. No hay diferencias significativas.....	66
Figura 24. Logaritmo de la actividad locomotora durante el experimento de rastreo en función del logaritmo de la masa corporal de <i>Grammostola rosea</i> . No hay correlación entre el porcentaje de actividad y la masa corporal, en ninguno	

de los sexos.....	67
Figura 25. Velocidad promedio de excursión durante el experimento de rastreo para machos y hembras. No hay diferencias significativas.....	68
Figura 26. Logaritmo de velocidad promedio de excursión durante el experimento de rastreo en función del logaritmo de la masa corporal de <i>Grammostola rosea</i> . Existe una correlación negativa entre la velocidad promedio y la masa corporal, en ambos sexos.....	69
Figura 27. Velocidad máxima de excursión durante el experimento de rastreo para machos y hembras. * Existen diferencias significativas	70
Figura 28. Logaritmo de velocidad máxima de excursión durante el experimento de rastreo en función del logaritmo de la masa corporal de <i>Grammostola rosea</i> . No hay correlación entre la velocidad máxima y la masa corporal, en ninguno de los sexos.....	61
Figura 29. Ángulo crítico de inclinación durante el experimento de adherencia para machos y hembras. * Existen diferencias significativas.....	72
Figura 30. Logaritmo del ángulo crítico de inclinación durante el experimento de adherencia en función del logaritmo de la masa corporal de <i>Grammostola rosea</i> . No hay correlación entre el ángulo crítico de inclinación y la masa corporal, en ninguno de los sexos.....	73
Figura 31. Diferentes hipótesis para explicar el dimorfismo sexual en tamaño en arañas a partir de un ancestro monomórfico. Incremento de tamaño de tamaño por parte de la hembra (A); reducción de tamaño por parte del macho (B); Incremento de la hembra y reducción del macho (C); Aumento de tamaño de	

ambos, pero en mayor magnitud en la hembra (D); reducción de tamaño de ambos pero en mayor magnitud en el macho (E). Según Hormiga et al. (1995, 2000), los análisis filogenéticos apoyarían A, C y D. Nuestros resultados muestran que de forma adicional, las hembras poseen alometría negativa en las extremidades locomotoras (F) (ver texto).....76

Figura 32. Regresión lineal entre metabolismo masa-específico ($\mu\text{CO}_2\text{h}^{-1}\text{g}^{-1}$) y velocidad (m h^{-1}). Se utilizó solo V1, V2 y V3. La pendiente de la regresión corresponde al CoT_{min} por unidad de gramo y no arrojaron diferencias significativas.....86

GLOSARIO

CoT_{min} (Costo Mínimo de Transporte)

E (energía)

Ep (energía potencial)

f (frecuencia)

f (fuerza de roce)

F (fuerza)

g (aceleración de gravedad)

h (altura)

HB (hipótesis de Brandt) Brandt y Andrade, 2007a

HG (hipótesis gravitatoria) Moya-Laraño et al., 2002

L (longitud)

L_z (longitud de zancada)

m (masa)

N (fuerza normal de reacción)

P (potencia)

t (tiempo)

TMR (Tasa Metabólica de Reposo) Cantidad de CO₂ durante un periodo de tiempo, medido a 30°C en un estado postabsortivo y en un estado estacionario.

μ (coeficiente de roce estático)

v (velocidad)

V0 (Velocidad 0) 0 m h⁻¹, las medidas de metabolismo durante esta velocidad, corresponde a la TMR.

V1 (Velocidad 1) 25 m h⁻¹, corresponde a la velocidad a la que se mueve la cinta de la trotadora.

V2 (Velocidad 2) 50,4 m h⁻¹, corresponde a la velocidad a la que se mueve la cinta de la trotadora.

V3 (Velocidad 3) 72 m h⁻¹, corresponde a la velocidad a la que se mueve la cinta de la trotadora.

V4 (Velocidad 4) 122,5 m h⁻¹, corresponde a la velocidad a la que se mueve la cinta de la trotadora

VA_{max} (Máxima Velocidad Aeróbica) Velocidad a la cual se alcanza la máxima tasa metabólica.

RESUMEN

El dimorfismo sexual en tamaño en arañas ha motivado estudios por muchos años. Hay diferentes hipótesis que intentan explicar este fenómeno, pero ninguna ha satisfecho por completo las evidencias empíricas. La hipótesis gravitatoria es una de las más ampliamente discutidas, la cual predice que el dimorfismo sexual en tamaño en arañas se observa en especies que habitan en altura y se debería principalmente a que las presiones de selección favorecerían a machos de menor masa corporal, ya que poseerían mayores velocidades de escalada para acceder a las hembras. Existe evidencia teórica y empírica que demostraría que la velocidad de escalada no siempre está relacionada con la masa. En este estudio, se propone una hipótesis alternativa, donde la velocidad de escalada es reemplazada por los mínimos costos de transporte como principal rasgo sometido a presión de selección, carácter dependiente de la masa. De esta manera se espera que los machos posean longitudes relativas de extremidades mayores y muestren comportamientos de rastreo más eficientes que las hembras. Se examinaron las diferencias morfológicas, en el rendimiento locomotor y en la eficiencia de rastreo de arañas machos y hembras de *Grammostola rosea* durante la actividad locomotora. Se midieron las tasas de producción de CO₂ en una trotadora de velocidad variable como medida de metabolismo aeróbico y se evaluó la distancia recorrida, la velocidad promedio y la velocidad máxima alcanzada durante 52 minutos dentro de una arena experimental como medida de la eficiencia de rastreo. Los resultados apoyan nuestra hipótesis general, como

también las hipótesis específicas ya que morfológicamente los machos tienen masas menores y extremidades más largas que las hembras en términos absolutos y en términos relativos a la masa corporal. La tasa metabólica aumentó linealmente en machos y en hembras con las velocidades previamente descritas en la fase aeróbica. Los machos presentaron costos de transporte más bajos y mayores velocidades aeróbicas máximas que las hembras. Por otro lado, los resultados de rastreo revelaron que si bien no hay diferencias en el porcentaje de actividad entre los sexos, los machos recorrieron mayores distancias y alcanzaron una velocidad máxima superior a las hembras. Estos resultados apoyan la hipótesis que arañas que no cumplen con los supuestos de la hipótesis gravitatoria también poseen dimorfismo sexual asociado al desempeño locomotor, ya que las presiones de selección no actuarían exclusivamente sobre la velocidad de escalada, sino también sobre la eficiencia locomotora de los machos en términos energéticos, lo que favorece a individuos de menor masa. Si bien la explicación del dimorfismo sexual en tamaño en arañas probablemente sea de carácter multifactorial, el rendimiento energético es un factor relevante al momento de intentar explicar este fenómeno y su importancia relativa a los otros factores mencionados dependerá de la biología de cada especie.

ABSTRACT

The sexual size dimorphism in spiders has motivated studies for many years. There are different hypotheses that attempt to explain this phenomenon, but none has fully satisfied empirical evidence. The gravitational hypothesis is one of the most widely discussed, which predicts that sexual dimorphism in size spiders observed in species living in height and would be mainly to selection pressures would favor smaller males because they possess higher speeds to access climbing females. There is theoretical and empirical evidence show that the rate of climb is not always related to size. In this study, an alternative hypothesis where speed climbing is replaced by the minimum cost of transport the main trait under selection pressure, trait dependent of the mass. Thus, and in addition, expected that males possess higher relative lengths of limbs and show more efficient tracking behavior than females. Morphological differences in locomotor performance and efficiency tracking between male and female spider *Grammostola rosea* (cursorial spider with sexual dimorphism in size) during locomotor activity were examined. CO₂ production rates were recorded on a treadmill variable speed as a measure of aerobic metabolism and distance was evaluated, average speed and maximum speed attained for 52 minutes in an experimental arena as a measure of the efficiency of tracking. The results support our hypothesis, where males have lower body mass and longer limbs than females. The metabolic results showed that metabolic rate increased linearly in males and females during aerobic speeds as previously described. The males had lower cost of transport and higher maximum aerobic speed than

females. On the other hand, tracking results revealed that while there was no difference in the percentage of activity between the sexes, males traveled longer distances and reached higher speeds than females. These results support our hypothesis that spiders that do not meet the assumptions of the gravitational hypothesis also have sexual dimorphism, as selection pressures not act only on the speed climbing, but rather on locomotor performance of males in energy terms, which favors smaller individuals. While the explanation of sexual dimorphism in size spiders probably multifactorial in nature, we believe that energy efficiency is an important factor when trying to explain this phenomenon.

INTRODUCCIÓN

El dimorfismo sexual en tamaño en arañas, ha motivado estudios por muchos años. En muchas especies el macho es más pequeño respecto a la hembra. Esto puede ser explicado por selección a favor del mayor tamaño de la hembra, a favor del menor tamaño del macho, o ambas. Existe buena evidencia donde la selección a favor de hembras de mayor tamaño es uno de los factores principales que contribuyen a la evolución y mantención del dimorfismo sexual en arañas (Hormiga et al., 1995, 2000; Foellmer y Moya-Larráño 2007; Santos 2007), producto de la fuerte correlación entre el masa corporal de la hembra y el tamaño de postura (Head, 1995; Prenter et al., 1999). La hipótesis que explica la selección en contra del tamaño corporal del macho están incluidas en alguna de las siguientes premisas: i) donde la densidad poblacional es baja, hay una reducción de la selección a favor de machos de gran tamaño (debido a la baja interacción macho-macho) (Hipótesis de Ghiselin- Reiss) (Ghiselin 1974; Reiss 1989), ii) donde la densidad poblacional es baja, las hembras receptivas son un recurso limitante, así la selección favorece aquellas estrategias que confieran ventajas competitivas y anti-depredatorias en las arañas macho, iii) las hembras imponen selección directa a través del canibalismo, lo cual favorece a machos pequeños al tener ventaja de escape contra un posible ataque por parte de la hembra durante la cópula, o bien el tamaño del macho es demasiado pequeño como para que la hembra lo considere una presa (Elgar y Fahey 1996) y iv) la hipótesis de maduración sexual, la que propone que los machos que alcanzan la madurez sexual tempranamente (i.e. tamaños más pequeños) tienen

mayores probabilidades de aparearse antes de morir (Vollrath y Parker 1992).

El dimorfismo sexual extremo en tamaño en arañas es usualmente observado en aquellas especies que habitan substratos verticales y donde las hembras exceden cierto tamaño (Moya-Laraño et al., 2009). Esto a consecuencia de que las presiones de selección favorecerían a aquellos machos que trepan y acceden a las hembras más rápidamente en términos locomotores (Moya-Laraño et al., 2002; Moya-Laraño et al., 2009). Esto es conocido como la hipótesis gravitatoria (HG), la cual desarrolla la idea que machos pequeños treparían más rápido debido a su menor masa (Moya-Laraño et al., 2002; Moya-Laraño et al., 2009). Aun cuando existe evidencia empírica que rechaza esta hipótesis (Foellmer y Fairbairn 2005; Kasumovic 2007; Prenter et al., 2010a), gracias al modelo propuesto por Moya-Larraño et al., (2002; 2009), la hipótesis gravitatoria ha sido la más discutida. Este modelo indica que la tasa de escalada es inversamente proporcional al tamaño, al menos en arañas en la cual la longitud del cuerpo de la hembra supera los 7,6 mm (Foellmer y Moya-Larraño 2007), y vive en parches en altura respecto al suelo (Moya-Laraño et al., 2009).

Ramos et al. (2004) demostraron que el dimorfismo sexual en tamaño de una araña del género *Theridiidae*, en la cual el macho adulto alcanza el 1% del tamaño de la hembra, podría resultar en un conflicto evolutivo debido al reducido tamaño, ya que el macho tiene dos estructuras que cumplen funciones reproductivas (pedipalpos) que corresponde al 10% del tamaño total del cuerpo. Estas estructuras interfieren significativamente en el rendimiento locomotor, lo

que el macho resuelve removiendo voluntariamente una de estas estructuras, incrementando en un 44% velocidad máxima, en un 63% su resistencia y en un 300% la distancia recorrida (Ramos et al., 2004). En este caso, las características de esta especie de araña eran consistentes con los requerimientos del modelo propuesto por Moya-Larraño et al. (2009) para el dimorfismo sexual extremo en tamaño. Además, en un estudio posterior de Corcobado et al. (2010) mejoraron la HG proponiendo que el "puenteo" (i.e. caminar invertidamente bajo sedas fabricadas por las mismas arañas) podría estar detrás del dimorfismo sexual extremo en tamaño en arañas. Restricciones físicas hacen del *puenteo* ineficiente para arañas grandes. Así en especies donde el *puenteo* es un modo común de locomoción, machos pequeños serían más eficientes, competitivamente superiores y tendrían mayores probabilidades de encontrar a las hembras que aquellos machos de mayor tamaño. Esta HG de *puenteo* proporciona una buena visión sobre la controversial pregunta sobre la base evolutiva de la reducción de tamaño en arañas macho. Sin embargo, Brandt y Andrade (2007a, b) utilizando arañas del género *Latrodectus* (las cuales cumplen con los requerimientos de la HG) cuestionaron los principios alométricos utilizados por Moya-Larraño et al. (2002), concluyendo teórica y empíricamente que la velocidad de escalada debería ser independiente del tamaño corporal (Hipótesis de Brandt: HB). Además, muchas especies de arañas de locomoción cursorial y no trepadoras, también muestran dimorfismo sexual en tamaño, y aunque podría ser explicado por la selección positiva de hembras de gran tamaño, también podría ser explicado por la selección de

machos pequeños.

Con estos antecedentes, la pregunta siguiente es válida: ¿es la velocidad de escalada el único rasgo que bajo presiones de selección puede producir una reducción del tamaño del macho? El objetivo de esta primera sección es revisar el rol de la energía en el dimorfismo sexual de tamaño en arañas, incluso en aquellas especies que no necesariamente viven en lo alto del follaje. a través de principios físicos y alométricos.

ANALISIS TEORICO

Controversia HG-HB

Para comprender esta controversia, revisamos la base alométrica del desarrollo de la HG, la cual indica que el efecto de la gravedad sobre un animal que trepa verticalmente puede ser descrito por conceptos físico tales como potencia (P), energía (E), tiempo (t) y energía potencial (E_p , Hecht 1997).

$$P = E/t [1]$$

Para subir verticalmente una altura (h), el trabajo realizado por el animal debe compensar la diferencia en energía potencial $E_p = mgh$ [2], donde m es la masa, g es la aceleración de gravedad, h es la altura trepada y t es el tiempo.

$$P = mgh/t [3]$$

Reemplazando h/t por velocidad (v) y reordenando:

$$v = P/mg [4]$$

Moya-Larraño et al. (2002) basaron su desarrollo teórico de la HG sobre McMahon (1983), quien dice que la potencia generada por un animal es

proporcional al área correspondiente a la sección transversal del músculo. Como para un crecimiento isométrico, esta sección es proporcional al cuadrado de la longitud (L), se obtiene que la potencia $P \propto L^2$ [5], y ya que la masa es proporcional a L^3 , entonces: $v \propto L^2/L^3g$, o $v \propto L^{-1}$ [6].

De esta manera Moya-Larraño et al. (2002) concluyen que la velocidad alcanzada por un animal que trepa es inversamente proporcional al tamaño. Así para especies trepadoras las presiones de selección favorecerían a machos pequeños que alcanzarían a las hembras más rápido que aquellos de mayor talla (durante competencia por apareamiento bajo presiones de selección sexual, o bien para evadir depredadores bajo presiones de selección natural). Sin embargo, Brandt y Andrade (2007a) predijeron resultados diferentes que los de la HG. Ellos argumentaron que el total de la fuerza ejercida por un músculo es proporcional al área correspondiente a su sección transversal, porque la fuerza total es el producto de la fuerza ejercida por una fibra muscular individual multiplicada por la cantidad de fibras que posee el músculo, y la cantidad de fibras es proporcional a la sección transversal de dicho músculo (Alexander 2003), así $F \propto L^2$ [7]. Aunque esta proposición despierta algunas críticas (ver Brandt y Andrade 2007b) porque el músculo puede activar un porcentaje variable de las fibras contenidas, y los músculos tienen trabajos cíclicos durante los cuales transforman energía química en energía mecánica, siendo la potencia de salida y no la fuerza muscular la propiedad biomecánica que dirige la locomoción. Brandt y Andrade (2007b) argumentaron que suponer que la potencia de salida limita la velocidad, una asunción compartida por la HG y la

HB, implica rendimientos musculares máximos, lo que requiere que todas las fibras de un músculo se activen, así el análisis dimensional de la fuerza máxima respecto al área correspondiente a la sección transversal del músculo surge de la disposición en paralelo de las fibras musculares y la disposición en serie de los sarcómeros. Esto también concuerda con el hecho que la fuerza producida por unidad de área de sección transversal del músculo, ha demostrado ser constante para un amplio rango de tamaños y de diferentes taxa (Mc Mahon 1983; Medler 2002).

Siguiendo el raciocinio de Brandt y Andrade (2007a), ya que la potencia es definida como la fuerza generada en una distancia "x" la cual es proporcional a la longitud ($x \propto L$), por unidad de tiempo, entonces:

$$P = Fx/t, P \propto L^2L/t \text{ [8]}$$

Ignorando el término $(1/t)$, Brandt y Andrade (2007a) propusieron que: $P \propto L^3 \propto m$ y como la velocidad de escalada es $v = P / mg$, entonces $v = m/mg = 1/g$ sería constante; por lo tanto Brandt y Andrade (2007a) sugieren que la tasa de escalada es independiente del tamaño, lo que fue demostrado empíricamente en una araña trepadora (*Latrodectus hesperus*). Ellos sugirieron que esta especie no satisface la hipótesis gravitatoria. Sin embargo esta propuesta tiene dos puntos susceptibles a la crítica: la anteriormente mencionada relación entre fuerza y el área de la sección transversal del músculo, y el hecho que ignoran el termino $(1/t)$.

La potencia de salida es $P = Fx/t$, lo que es equivalente a $P = mgv$, entonces $v \propto P/L^3g = F(L/t)/L^3g = F/L^2tg$. Dimensionalmente $F = ma \propto L^3L/t^2=L^4/t^2$ [9] y

entonces $v \propto L^2/t^3g$ [10] y de acuerdo con el principio de similitud biológica (Lambert y Tessier, 1927; Gunther y Morgado 1996; 2003): $t \propto M^{1/3}$ o bien $t \propto L$. Así, nuevamente $F \propto L^2$ (de [9]) y $v \propto L^{-1}$ (de [10]) obteniendo el mismo resultado que Moya-Larraño et al. 2002, en concordancia con que la potencia de salida escala con L^2 (de [8]) y además que la fuerza ejercida por el músculo varía en directa proporción con su sección transversal (McMahon 1983; Medler 2002; Alexander 2003, Biewener 2003, Brandt y Andrade 2007a, b). Así aquí se propone que el centro de la controversia no corresponde a si la fuerza escala con L^2 ya que existen bastantes razones para pensar que eso es correcto, sino mas bien al hecho de ignorar el termino $(1/t)$ en el análisis.

En consecuencia, una relación inversa entre velocidad y tamaño corporal sería esperada. Sin embargo, Foellmer y Moya-Larrano (2007) reportaron que usando arañas de un amplio rango de tamaños (0,2-881,4 mg) encontraron que la relación empírica entre el tamaño corporal y la velocidad de escalada es más bien curvilínea, con un tamaño corporal óptimo para la velocidad de escalada de aproximadamente 42,5 mg (aproximadamente 7,6 mm). Esto indicaría que habrían otros principios implicados en la asociación entre la morfología de las arañas y su velocidad de escalada.

En búsqueda de otros principios locomotores

De acuerdo al principio de similitud dinámica (Alexander 2003), si la gravedad es relevante dos movimientos son dinámicamente similares sólo si

poseen iguales valores de número de Froude (v^2/gL) y en consecuencia el tiempo es proporcional a la raíz cuadrada de la longitud: $t \propto L^{0.5}$, arrojando que $v \propto L^{-0.5}$ (usando [10]). Aquí, la velocidad de escalada por si misma debiese ser inversamente proporcional al tamaño, pero con un exponente alométrico de menor magnitud que el propuesto en la HG ($-0,5 \neq -1$).

Si consideramos que las arañas también caminan horizontalmente, de acuerdo a los principios de similitud geométrica y similitud dinámica para locomoción cursorial, la velocidad puede ser calculada como la frecuencia de zancada (f) multiplicada por la longitud de zancada (L_z):

$v = f L_z$ donde la frecuencia es inversamente proporcional a la raíz cuadrada de la longitud (Alexander, 2003) y la longitud de la zancada es proporcional a la longitud: $v = L^{-0.5} L^1$

$$v = L^{-0.5} L^1 \propto L^{0.5} = \sqrt{L} \text{ [11].}$$

En este caso la velocidad aumenta con el tamaño, lo que es cualitativamente diferente a las propuestas anteriores. Sin embargo, esto no es un error, ya que la velocidad de escalada fue calculada a través de principios energéticos (Moya-Laraño et al., 2002; Brandt et al., 2007) y la velocidad horizontal fue calculada de acuerdo a principios de inercia para longitudes de las extremidades usando el modelo pendular (Alexander 2003). Así, si la velocidad de los machos es importante para su reproducción y si ésta estuviese sujeta a presiones de selección positiva, sería esperable que los machos de arañas que posean patas largas tuviesen ventajas adaptativas frente a otros machos con longitudes de extremidades menores. Además Moya-Larrano et al.



(2008) demostraron que los machos han evolucionado siguiendo las expectativas del modelo pendular. Primero, en las arañas que se trasladan suspendiendo sus cuerpos en sus sedas han evolucionado patas desproporcionadamente más largas que arañas que no lo hacen. Segundo, en especies que muestran patas largas, éstas permiten realizar movimientos pendulares de mayor velocidad y que en estos movimientos son de mayor velocidad que un péndulo invertido. Además, muestran una relación positiva entre la velocidad y la longitud de la tibia en ambas estrategias locomotoras, tanto para la que se mueve a través de un puente de seda (i.e. movimiento pendular) como para las que caminan sobre el suelo (i.e. movimiento de péndulo invertido).

De esta manera, la velocidad cursorial y de escalada no es gobernada sólo por principios de energía potencial, sino también por similitud dinámica pendular, la cual podría explicar la relación curvilínea entre velocidad y longitud corporal.

Buscando otros caracteres bajo selección: bajo consumo energético y bajo costo de transporte.

También es posible que el principal blanco de la selección no sea la velocidad de la araña, sino más bien otro rasgo relacionado con el rendimiento locomotor tal como la potencia de movimiento y/o los costos de transporte.

El gasto total de energía durante la locomoción es el resultado de todas las funciones metabólicas basales, energías cinéticas internas debido al movimiento muscular y de trabajo de traslado de la masa del cuerpo. Si

tomamos la energía gastada por el cuerpo durante la locomoción como la tasa metabólica máxima inducida por el ejercicio, podemos ver que el exponente de 0,86 ($L^{2.58}$) ha sido encontrado para insectos durante el vuelo (Niven y Schallermann 2005) y 0.856 ($L^{2.57}$) para artrópodos a 25°C (Lighton et al., 2001). Además, en mamíferos según White y Seymour (2005) la tasa metabólica aumenta con el tamaño del cuerpo con un exponente alométrico de 0,87 (o $L^{2.61}$), i.e. la presión de selección hacia menores gastos energéticos actuarían en dirección de tamaños pequeños. A través de análisis dimensionales previos, pero tomando en cuenta el escalamiento del tiempo bajo un criterio Euclidiano, comúnmente usado para fenómenos macroscópicos y de funciones fisiológicas que han sido asociadas con velocidad de conducción en fibras nerviosas, velocidad de flujo de sangre en la aorta y vena cava, y en el flujo de aire en la tráquea (Günther y Morgado 1996), la potencia (P) puede ser descrita como $P \propto L^2$ lo que difiere de lo descrito por metabolismo durante ejercicio en insectos u otros artrópodos ($P = L^{2.57-2.58}$). Sin embargo, considerando que la tasa metabólica máxima incluye no solo el trabajo mecánico sino que también trabajos intrínsecos durante la locomoción a velocidades constantes (donde el promedio de las aceleraciones es cero) y otros costos metabólicos, si realizamos el mismo análisis dimensional pero con el criterio fractal para el escalamiento del tiempo, el cual es usado para fenómenos de recambio que involucra fenómenos fisiológicos microscópicos, intra-organismos o fenómenos de nivel celular de difusión, ciclos cardíacos, tiempo de circulación sanguínea, consumo de oxígeno, y recambio de agua (Günther y Morgado 1996), donde $T \propto$

$$m^{1/4} = L^{3/4}, \text{ obtenemos } P = L^5/T^3 = L^5/L^{9/4} = L^{11/4} = L^{2.75} \text{ [12].}$$

Aunque aplicar el criterio fractal a escalamientos de tasas metabólicas en insectos (insectos) ha sido cuestionada (Chown et al., 2007), modelos alternativos de tamaños celulares sugieren que el escalamiento de la tasa metabólica es un subproducto de la forma en que el tamaño del cuerpo cambia, a través de tamaño celular o número de éstas o una combinación de ambas, produciendo el mismo exponente alométrico para la tasa metabólica a nivel inter-específico. También, un rango de exponentes alométricos que incluyen los valores esperados por el criterio fractal fue propuesto para un nivel intra-específico. En el caso de por qué los machos de las arañas han reducido su tamaño (cambio intra-específico), el modelo de tamaño celular podría ser importante, aunque no cambia significativamente el exponente alométrico que entrega el criterio fractal. Así la relación derivada aquí ([12]) es más realista y mucho mas próxima al valor empírico del exponente alométrico para la tasa metabólica máxima inducida por el ejercicio para artrópodos e insectos ($P=L^{2.57-2.58}$).

De manera similar, la evidencia empírica muestra que los costos de transporte masa-específicos (CoT/m) y la velocidad (v) para vertebrados e invertebrados están relacionados con la masa a través de:

$$CoT/m = am^{-0.32} + (bm^{-0.3}/v) \text{ (Taylor et al., 1982)}$$

$$\text{Factorizando y usando } M^{0.02} = 1$$

$$CoT/m = m^{-0.3}(a+b/v) \text{ o bien, } CoT \propto L^3 \times L^{(3 \times -0.3)}(a+b/v) = L^3 \times L^{-0.9} (a+b/v) = L^{2.1}$$

$$(a+b/v); \text{ para altas velocidades } CoT \propto L^{2.1}$$

Ahora, si analizamos CoT usando el análisis dimensional, tenemos que $CoT = E/L = maL/L = L^3 (L/T^2) L/L = L^4/T^2$. Según Lambert y Teisseir (1927), $CoT = L^4/L^2 = L^2$. Esto es coincidente con el valor empírico de $CoT = L^{2.1}$. El criterio de escala temporal de Lambert y Tessier (1927) aquí si aplica por tratarse un desplazamiento macroscópico.

Este análisis nos dice que el gasto energético máximo aumenta con $L^{2.57-2.58}$ y que el costo de transporte (CoT) de animales caminando o corriendo sobre el suelo aumenta casi proporcionalmente al cuadrado de la longitud ($CoT \propto L^{2.1}$) y que ambos son interpretados por este estudio como variables tan importantes como la velocidad de escalada, tomando en cuenta que no hay compromisos entre la velocidad de escalada y la velocidad sobre superficies horizontales (Prenter et al., 2010b).

Conclusión del análisis teórico

El problema del dimorfismo sexual en tamaño en arañas no ha sido resuelto. La hipótesis de ventaja reproductiva se basa en la correlación entre el tamaño de la hembra y la capacidad reproductiva y es suficiente para explicar grandes tamaños en hembras (Head, 1995). Hormiga et al. (1995) demostraron que en la familia Tetragnathidae, el tamaño del macho del género *Nephila* decrece con respecto al ancestro hipotético, y que la hembra es significativamente de mayor tamaño que aquel ancestro común. Así, el dimorfismo sexual en tamaño no solo implica la reducción de tamaño por parte de los machos, sino que también el aumento del tamaño de la hembra. Sin

embargo, en un estudio filogenético de mayor envergadura, los mismos autores mostraron un panorama más complejo, en el cual las hembras aumentaban de talla en ciertos géneros, mientras que el macho reducía su tamaño en conjunto con el aumento de tamaño de la hembra en otros (Hormiga et al., 2000). La hipótesis de la maduración sexual (Vollrath y Parker 1992) también ha sido cuestionada ya que cuando la probabilidad de morir antes de la edad reproductiva es alta, por ejemplo, debido a depredación, la selección natural favorece aquellos machos que maduran antes con tamaños reducidos (Stearns 1992). Pero por ejemplo, en especies de *Nephila* la probabilidad de supervivencia del macho es mayor luego de la edad reproductiva y así la posible respuesta evolutiva a la depredación sería a favor de machos de mayor tamaño (Santos 2007). Otra premisa de la hipótesis de la maduración sexual y también de la hipótesis de Ghiselin-Reiss (Ghiselin 1974; Reiss 1989) es que la mortalidad diferencial de los machos conduce a una reducción en la competencia entre machos por acceso a las hembras. Sin embargo, en especies tejedoras del género *Nephila* se ha observado más de ocho machos bajo intensa competencia por una hembra (Robinson y Robinson 1976, Christenson y Goist 1979, Elgar y Fahey 1996). La hipótesis del canibalismo es ahora controversial con los estudios que la apoyan (Elgar et al., 2000), y con aquellos que no están de acuerdo con esta hipótesis (Uhl y Vollrath 1998). Sin embargo desde este punto de vista dos fuerzas opuestas deben operar sobre el tamaño del macho, una de competencia intra-sexual a favor de machos de mayor tamaño y otra para evadir el comportamiento agresivo de la hembra que favorece a tamaños

pequeños. El resultado de este proceso debería ser una selección estabilizadora de tamaño en el macho (Santos 2007).

Otra hipótesis relacionada con la maduración temprana y el dimorfismo sexual en tamaño es la precoz maduración espermática reportada en arañas machos (LeGrand y Morse 2000), sin embargo, este fenómeno es observable en arañas con alto y bajo grado de dimorfismo sexual y por otro lado la protandria estaría presente en machos de mayor tamaño (Jackson 1986; Gunnarson y Johnson 1990). De cualquier manera, la maduración espermática precoz impone presiones a favor de encuentros sexuales tempranos (Christenson 1989; Elgar 1998).

La HG también tiene algunos problemas, por ejemplo *Latrodectus hesperus* no se ajusta a esta hipótesis (Brandt y Andrade 2007) y además el análisis de Foellmer y Moya-Larraño (2007) reconoce una relación curvilínea entre tamaño corporal y velocidad para una amplia diversidad de especies de arañas, demostrando que los principios que subyacen en esta relación no son simples ni tampoco están exclusivamente relacionados con la potencia de salida. Ambos resultados con *L. hesperus* (Brandt & Andrade 2007a) y dicha relación curvilínea (Foellmer y Moya-Larraño 2007) sugieren que otros factores están interviniendo en determinar la velocidad de las arañas, por ejemplo el tipo de sustrato sobre el cual se trasladan y la longitud de las extremidades locomotoras. Es interesante que en los resultado de de Brandt y Andrade (2007) la repetitibilidad de los experimentos de velocidad de escalada fue bajo y el signo de la correlación entre masa y velocidad, aunque no significativo, fue

negativo cuando mas especies fueron incluidos en el análisis. Esto podría ser consistente con la falta de suficiente variación en tamaños de arañas en *L. hesperus*, pero también en los resultados de Foellmer y Moya-Larraño (2007) la relación entre masa corporal y velocidad sobre un gran número de especies, con diferentes estadios y tamaños, fue negativo solo sobre los 7,6 mm (aproximadamente 42,5 mg) sugiriendo que bajo este umbral otros principios podrían estar operando. Por ejemplo, el tamaño del cuerpo está positivamente relacionado con la longitud de las extremidades y la velocidad horizontal (Garland y Losos 1994; Alexander 2003), así largas patas, como predice el modelo pendular, podría ser un factor que explique estos resultados.

Nosotros proponemos que el costo de transporte o gastos equivalentes de energía en el ítem locomotor es un rasgo bajo presiones de selección en arañas macho (no exclusivamente para arañas escaladoras), favoreciendo aquellos de menor tamaño para reducir costos asociados al traslado. Esto concuerda con la hipótesis de Ghiselin-Reiss (HG-R) la que establece que las probabilidades de que machos se congreguen en un hembra receptiva es baja, por lo que se reduce la competencia entre machos y así también la presión a favor de machos grandes. Además, establece que machos pequeños tienen una ventaja ya que sus demandas energéticas son menores y les permiten dedicar más tiempo (i.e. energía) a la búsqueda de hembras.

Adicionalmente, el aumento de la longitud de las extremidades locomotoras incrementarían el rendimiento de ciertos animales (Grossi y Canals 2010), y también en arañas, en las cuales la locomoción estuviese gobernada

por una interacción entre fuerzas inerciales y gravitatorias como predice el modelo pendular (Corcobado et al., 2010).

En el caso particular de arañas trepadoras, bajos costos de transporte, bajos gastos energéticos y altas velocidades de escalada serían favorecidas por arañas de menor tamaño. Pero en el caso más general, nosotros proponemos que la hipótesis de Ghiselin-Reiss (Ghiselin 1974; Reiss 1989) aplica en arañas cursoriales y que la HG para arañas trepadoras y que realizan el *puentéo* son dos casos extremos de un principio general de mínimo gasto energético y mínimo CoT que explicaría el dimorfismo sexual en tamaño en arañas, no solo para aquellas trepadoras sino para aquellas con locomoción cursorial y no asociadas a ambientes arbóreos, ya que la velocidad de escalada no sería la única variable bajo presiones de selección, sino que los gastos energéticos y los costos de transporte podrían dar cuenta de las diferencias fenotípicas entre sexos.

Si es así, proponemos que existen distintas fuerzas energéticas favoreciendo el dimorfismo sexual en tamaño en arañas. En esta situación los machos son responsables de rastrear a la hembra, trasladándose mayores distancias en relación a las hembras e incluso durante períodos prolongados de tiempo (Foelix, 1996; Aisenberg et al., 2007). En estos períodos, el costo locomotor impondría altas presiones de selección a favor de la reducción de los costos de transporte, minimizar los gastos energéticos y aumentar la velocidad de transporte. La morfología de las arañas responde a aquellas fuerzas selectivas dependiendo de su estilo de vida (Fig. 1). La mecánica pendular muestra la

ventaja de tener extremidades largas en arañas respecto a la velocidad, incluso en arañas trepadoras y que se trasladan a través del *puentéo* (véase Moya-Larraño et al., 2008). De esta manera arañas más pequeñas serían favorecidas al reducir costos energéticos y arañas de extremidades largas serían favorecidas por aumentar la velocidad de locomoción tanto en superficies horizontales como a través de puentes de seda. Así, un tamaño pequeño compensado con largas patas sería la morfología esperada para arañas macho rápidas y rastreadoras.

Antecedentes morfológicos y de desempeño locomotor en arañas:

Independiente de las diferencias en masa corporal, existe otra naturaleza de diferencias entre sexos; la diferencia en el tamaño relativo de los diferentes componentes que constituyen a un organismo. Estas variaciones en el crecimiento diferencial de sus partes (i.e. alometría) entre sexos durante el desarrollo de un organismo, hacen que los adultos de muchas especies posean diferentes formas, independiente al tamaño absoluto del individuo (Huxley, 1924).

El estudio alométrico de diferentes caracteres morfológicos puede entregar claves sobre las fuerzas evolutivas que actúan sobre estos rasgos en particular, ya que se presume que es la selección natural y/o la selección sexual la que ha forjado dicho crecimiento relativo (Darwin 1871, Andersson 1994, Emlen, 2008), de esta manera, caracteres con crecimiento isométrico para ambos sexos se relaciona con presiones de selección natural, mientras que caracteres con

crecimiento alométrico diferente entre sexos con caracteres bajo presión de selección intrasexual (Green, 1999; Eberhard et al., 1998), aun cuando es común que ciertas estructuras como extremidades, antenas, alas o cuernos, puedan ser útiles en ambos contextos, lo cual hace más difícil determinar la importancia relativa de la presión bajo la cual se encuentra dicho carácter (Eberhard, 2000; Sánchez-Quiróz et al., 2012).

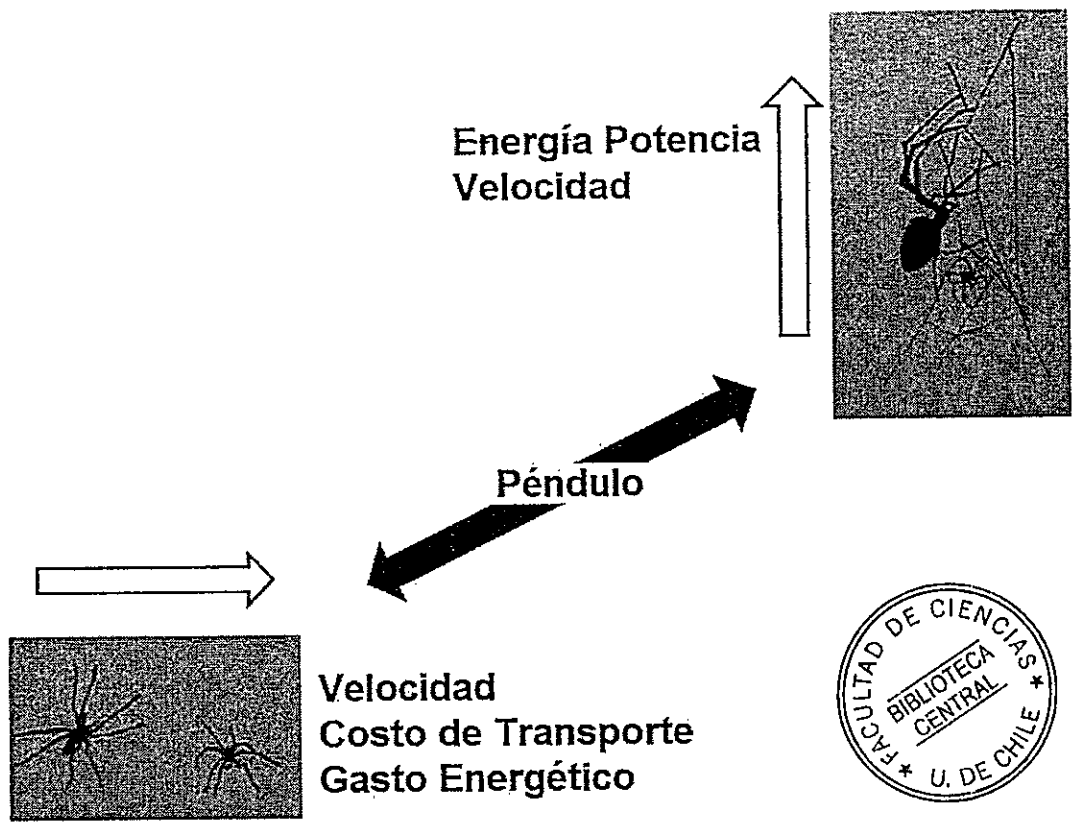


Figura 1. Principales principios físicos que dan cuenta del dimorfismo sexual en arañas. Flechas blancas representan el desplazamiento vertical y horizontal. La energía potencial es relevante en movimientos verticales al igual que la velocidad de escalada y de *puentéo* favoreciendo machos pequeños. Los gastos energéticos y de costos de transporte son relevantes en desplazamientos horizontales favoreciendo machos pequeños. La mecánica pendular es relevante en ambos casos, favoreciendo extremidades largas.

Existen escasos estudios sobre alometría del dimorfismo sexual en artrópodos (Stern et al., 1999; Tseng y Rowe, 1999; Sánchez-Quiróz 2012), y los que estudian el fenómeno en arañas lo hacen sobre el aparato reproductor o sobre sus telas (Green, 1999; Gregoric y Kiesbuy, 2013).

En la mayoría de las arañas, los machos poseen menores masas corporales menores que las hembras, y durante la madurez sexual, los machos cambian su comportamiento abandonando sus nidos para buscar activamente a las hembras, mientras que éstas acechan a sus presas cerca de sus refugios desde donde no suelen distanciarse (Shillington, 2002; Shillington y Peterson, 2002; Foelix, 2011). Tomando en cuenta esta diferencia en comportamiento entre sexos en este grupo taxonómico asociada a un mayor recorrido locomotor durante la madurez, podría esperarse que los machos en esta etapa posean caracteres que aumenten el rendimiento locomotor. Recientemente, Grossi y Canals (2014) en base a estudios teóricos de la velocidad de deambulación, energética, costo de transporte y de la alometría de estos parámetros en función de la masa corporal y tamaño de las patas, propusieron que es energéticamente beneficioso para machos cursoriales, poseer una masa corporal reducida combinado con tener extremidades largas. Así, se puede esperar que arañas machos adultas presenten extremidades más largas, es decir, posean una alometría positiva en comparación con las hembras, ya que el aumento de la longitud efectiva de las extremidades podría aumentar la eficiencia locomotora (Grossi y Canals, 2010; Grossi y Canals, 2014).

Tomando en cuenta estas diferencias en estilos de vida entre ambos

sexos de arañas, de forma adicional a su posible relación con una morfología alométrica inter-sexual, este comportamiento diferencial entre sexos también podría dar lugar a diferencias en rasgos asociados a una demanda desigual de energía por parte de los machos con comportamientos más activos que las hembras, tales como tasas metabólicas y rendimientos fisiológicos (Grossi y Canals, 2014), como ya se ha demostrado en otros organismos ectotermos (Snell et al., 1988; Rogowitz y Chappell, 2000).

De ser así, el tamaño corporal podría estar bajo presiones de selección mediante un criterio locomotor, explicando el dimorfismo sexual en tamaño a través de la eficiencia energética de traslado, aumentando la velocidad a la cual se alcanza los niveles aeróbicos máximos (velocidad aeróbica máxima; VA_{max}) y/o aumentando la distancia recorrida por unidad de energía utilizada (mínimo costo de transporte; CoT_{min} , véase anexo), tal como ha propuesto Grossi y Canals (2014).

De este modo, los rendimientos locomotores tales como la distancia recorrida, la actividad locomotora y las velocidades de desplazamiento entre sexos también deberían mostrar diferencias y aun cuando los patrones locomotores de diferentes especies de arañas han sido estudiados desde un punto de vista cinemático (Willson, 1967; Foelix, 2011; Spagna y Peattie, 2012) y energético (Anderson y Prestwich, 1985; Shillington y Peterson, 2002; Biancardi et al., 2011), existen escasos trabajos en este grupo de invertebrados sobre las trayectorias de excursión, velocidades preferidas de locomoción y las distancias recorridas durante comportamientos de rastreo (Baatrup y Bayley,

1993, Janowski-Bell y Horner, 1999; Stoltey y Shillington, 2009). Sin embargo, estos estudios son descriptivos para especies o sexos en particular, pero no comparativos entre sexos de una misma especie.

De esta manera, si bien el dimorfismo sexual en tamaño en arañas puede relacionarse a múltiples factores dependiendo de la ecología en particular de cada especie, debido al comportamiento itinerante de los machos de este grupo, los costos de transporte deben ser un rasgo común bajo presión de selección, y de manera adicional, una morfología asociada a masas corporales pequeñas con extremidades largas sería favorecida bajo criterios biomecánicos.

HIPOTESIS

Dado que los costos de transporte de los organismos aumentan con la masa corporal, y por otro lado, las arañas macho adultas poseen comportamientos más activos que las hembras, entonces se propone que en *Grammostola rosea* los machos presentarán una mayor longitud de extremidades, menores costos de transporte y mayor actividad locomotora que las hembras. Es decir, se espera que el dimorfismo sexual en masa observado en *Grammostola rosea*, se encuentre asociado a machos con mejor desempeño locomotor que la hembra.

PREDICCIONES DE LA HIPÓTESIS

- PLE (predicción de la longitud de extremidades): Los machos tendrán extremidades proporcionalmente de mayores longitudes que las hembras.
- PCOT (predicción del costo de transporte): Los machos tendrán costos de transporte menores que las hembras.
- PVAM (predicción de la velocidad aeróbica máxima): Los machos tendrán velocidades aeróbicas máximas mayores que las hembras.
- PAL (predicción de actividad locomotora): Los machos tendrán mayor actividad locomotora por unidad de tiempo que las hembras.
- PTS (predicción de tolerancia a sustratos): Los machos toleraran sustratos con pendientes mayores que las hembras

OBJETIVOS GENERALES

Evaluar el desempeño locomotor asociado al dimorfismo sexual de la araña migalomorfa *Grammostola rosea*.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Determinar diferencias morfológicas, comparar costo de transporte y velocidad aeróbica máxima, establecer diferencias en comportamiento de rastreo entre

sexos de *Grammostola rosea*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Morfología:

Modelo animal:

Se utilizó como modelo a *Grammostola rosea*, un arácnido que posee dimorfismo sexual en el tamaño corporal, de locomoción cursorial no habitualmente trepadora y que habita los suelos donde construye sus refugios. Son depredadores de gran tamaño (Canals et al., 2008) y rara vez se les observa fuera del suelo.

Se capturaron 50 individuos, 24 hembras ($16,93 \pm 2,37$ g; promedio \pm D E.) y 26 machos ($10,10 \pm 1,19$ g) en Colina al norte de Santiago de Chile. Las arañas fueron llevada al laboratorio e introducidas en terrarios individuales (24 x 12 x 10 cm) a 25°C con fotoperiodo de 12h:12h horas (L/O) con agua *ad libitum*. Se alimentaron con 5 larvas de *Tenebrio molitor* semanales para conservar el peso de captura basado en Canals et al., 2012.

Mediciones morfológicas:

Con una cámara NIKON D70 se fotografió dorsalmente a cada araña individualmente, inmovilizándolas desde el cefalotórax a través de un sistema elástico de presión dorso-ventral, lo que mantenía a la superficie inferior del cefalotórax en contacto con la base del plano a fotografiar. Cada extremidad fue estirada manualmente para luego ser fijada (sin penetración) a través de alfileres en forma de "U" invertida que inmovilizaban el fémur y con esto, toda la

extremidad (Fig. 2).

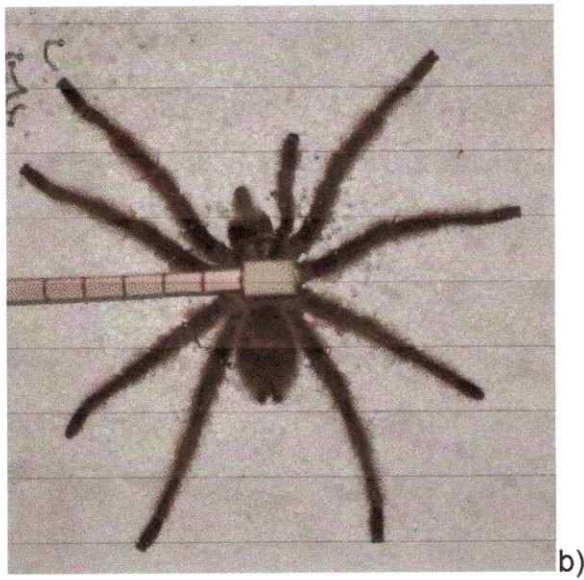
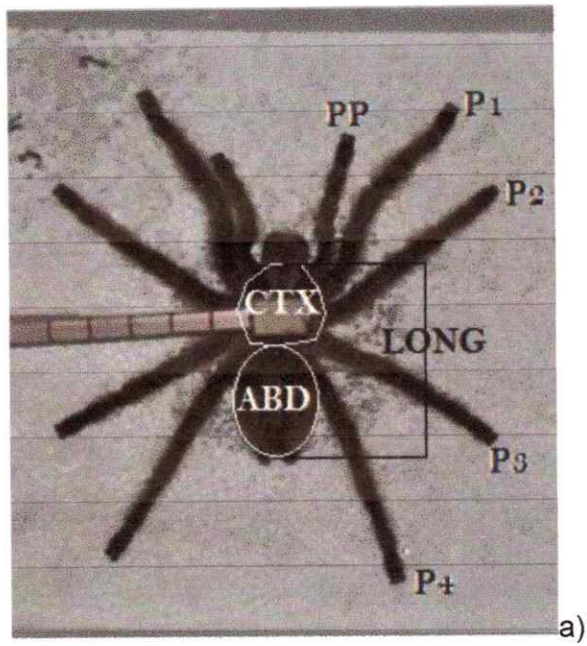


Figura 2. Vista dorsal de arañas en posición extendida para a) hembra 6; y b) macho 19.

El archivo de imagen fue analizado con un software morfométrico (ImageJ 1.47b software®), con el cual se midió la longitud completa del cuerpo (desde la base de las espinetetas, hasta la base de los quelíceros), la longitud total de cada extremidad (incluyendo pedipalpos), la superficie del cefalotórax y la superficie del abdomen. El brazo inmovilizador contaba con una marca de 50 mm de longitud como referencia.

Análisis estadístico:

Se verificaron los supuestos de normalidad y homocedasticidad con la prueba de Kolmogorov-Smirnov y Levene, respectivamente. Los resultados fueron analizados con software STATISTICA 7.0 y se consideró un nivel de significación $\alpha = 0,05$.

Para determinar diferencias en masa corporal entre sexos, se usó el test de Student para muestras independientes. Se realizaron análisis de regresión logarítmica de las variables: longitud corporal, longitud de los pedipalpos, superficie del cefalotórax, superficie del abdomen y las longitudes de cada una de las cuatro patas para cada sexo; respecto al logaritmo de la masa corporal. Se usó un test ANCOVA para homogeneidad de pendientes para comparar las pendientes entre sexos y se realizó un test de Student para una muestra para identificar diferencias en los coeficientes de regresión (β) de cada sexo con respecto a lo esperado por isometría para cada variable morfológica: $t_{n-2} = (\beta_1 - E(\beta_1))/SE(\beta_1)$; (con $E(\beta_1)=1/3$ para longitudes y $E(\beta_1)=2/3$ para superficies).

Para la comparación entre sexos de las variables longitud corporal, longitud de pedipalpos, superficie del cefalotórax y superficie del abdomen, se

utilizó un análisis de covarianza, con la masa corporal como covariable.

Para comparar el largo de las patas en su conjunto entre ambos sexos, se utilizó un análisis de varianza de medidas repetidas con los valores estandarizados por la raíz cúbica de la masa.

Para estudiar cuales rasgos morfológicos explican la variabilidad conjunta de la morfología de ambos sexos, se realizó un análisis de componentes principales con los datos estandarizados por la masa y un análisis discriminante con el objeto de buscar las variables morfológicas que explican el dimorfismo sexual de las arañas.

Energética:

Modelo animal:

Se utilizaron 50 individuos de la especie *Grammostola rosea*. 25 hembras ($16,71 \pm 2,37$ g; promedio \pm D E.) y 25 machos ($10,10 \pm 1,19$ g; promedio \pm D E.), capturados en Colina, al norte de Santiago. Las arañas fueron introducidas en terrarios individuales (24 x 12 x 10 cm) a 25°C con fotoperíodo de 12h:12h horas (L/O). Se alimentaron con 5 larvas semanales de *Tenebrio molitor* y agua *ad libitum* para conservar el peso de captura (siguiendo a Canals et al., 2012).

Registro metabólico y locomoción:

Se utilizó un sistema de respirometría de flujo abierto conectado a una trotadora hermética. Se siguió el protocolo respirométrico para artrópodos (Shelington y Peterson, 2002; Lighton y Turner, 2004; Nespolo et al., 2011) que consiste en un sistema de flujo continuo donde el CO₂ y el agua son removidos

del aire a través de columnas de hidróxido de bario (Baralime®) y sulfato de calcio (Drierite®), respectivamente. El aire pasa luego a la trotadora que consta de una cámara hermética de 600 ml donde en su interior tenía incorporada una cinta sin fin conectada, a través de un rodamiento hermético, a un motor de corriente continua en el exterior (Fig.3). La totalidad del sistema mecánico (incluida la cámara y el motor) se instaló dentro de un contenedor de temperatura controlada a 30°C que contaba en su interior con una cámara digital con luz incorporada que se conectó a un computador para monitorear el comportamiento de la araña. A través de presión negativa, se generaba un flujo de 520 ml min⁻¹ de aire el cual, posterior a la cámara, pasaba a través de un analizador de agua Sable System International® (las Vegas, Nevada, USA), modelo RH-300, para luego ser nuevamente filtrada por Drierite® y ser analizada por Sable System CO₂ International®, modelo FOXBOX. Los datos son corregidos por STP y por la línea de base inicial y final. Finalmente los datos son analizados usando ExpeData Software Sable System International® versión 1.0.3.

Se introdujo cada araña sin previo adiestramiento dentro de la trotadora inactiva ($V_0 = 0 \text{ m h}^{-1}$) a 30°C por 30 min, y se registró la tasa metabólica de reposo (TMR) por 45 min.

Posteriormente, se realizaron registros metabólicos durante 3-8 minutos (dependiendo del comportamiento locomotor de la araña) a velocidades: V_1 (25 m h⁻¹), V_2 (50,4 m h⁻¹), V_3 (72,0 m h⁻¹) y V_4 (122,4 m h⁻¹).



Figura 3. Trotadora con motor de corriente continua incluido. Se observan los conductos de entrada y de salida de gases. Se observa también un pequeño motor de 1,5 voltios unido a una malla metálica que vibraba levemente al accionarse.

Para el análisis metabólico se utilizaron los últimos 2-3 minutos de velocidad continua, donde el patrón de producción de CO₂ mostraba estabilización. Si la araña se comportaba errática en los patrones de movimiento o bien se desplazaba de forma explosiva con posteriores inactividades, la araña no se utilizaba para el análisis metabólico.

La producción de dióxido de carbono (%) se tradujo a volumen por unidad de tiempo ($\mu\text{l h}^{-1}$) mediante:

$$1000 \times (\text{CO}_2\%) / 100 \times \text{flujo} \cdot (520 \text{ ml min}^{-1}) \times 60 \approx \mu\text{lCO}_2 \text{ h}^{-1}.$$

El CoT_{min} fue calculado a través de la pendiente de la regresión lineal simple entre el metabolismo y las velocidades V1, V2 y V3 (ver anexo). No se utilizó el valor metabólico en V0 que corresponde a la TMR ya que según Herreid et al. (1981) la TMR es menor al valor del CoT_{min} a velocidad cero, lo que se atribuye al "costo de posición", ni tampoco se utilizó el metabolismo durante V4 ya que según la literatura esta velocidad se encuentra en un rango de ejercicio anaeróbico para arañas de este tamaño (Shillington y Peterson, 2002).

La VA_{max} fue calculada como el valor de velocidad en que se interceptan la recta del CoT_{min} y el valor metabólico máximo registrado (i.e. V4).

Análisis estadístico:

Se verificó el cumplimiento de los supuestos de normalidad y homocedasticidad mediante Kolmogorov-Smirnov y Levene, respectivamente. Los resultados fueron analizados con software STATISTICA 7.0 y se consideró un nivel de significación de $\alpha = 0,05$.

Para evaluar la relación entre metabolismo y velocidad (V1, V2 y V3), se efectuaron análisis de regresión lineal simple, con la cual se determinó el CoT_{min} .

Se usó el test de homogeneidad de pendientes para determinar diferencias de CoT_{min} entre ambos sexos.

Para comparar la TMR, al igual que para el metabolismo durante V4, se utilizó el test de t de Student. Las diferencias entre la TMR y el intercepto de la recta de CoT_{min} para cada sexo, al igual que las diferencias entre VA_{max} entre sexos, se determinaron con el test de t de Student.

Con el fin de establecer diferencias entre los registros metabólicos para cada una de las velocidades de desplazamiento, se realizó un ANOVA de medidas repetidas entre producción de CO_2 y las diferentes velocidades, con posterior prueba de Tukey.

Desempeño locomotor:

Animales:

Para el análisis de rastreo, se utilizaron 29 individuos de la especie *Grammostola rosea*. 14 hembras ($17,05 \pm 2,34$ g; promedio \pm D E.) y 15 machos ($10,47 \pm 1,15$ g; promedio \pm D E.), mientras que para el análisis de adherencia, se utilizaron 17 hembras ($16,71 \pm 2,38$ g; promedio \pm D E.) y 15 machos ($10,39 \pm 1,18$ g; promedio \pm D E.). Todos los individuos fueron capturados en Colina, al norte de Santiago. Las arañas fueron introducidas en terrarios individuales (24 x 12 x 10 cm) a 25°C con fotoperiodo de 12h:12h

horas (L/O). Se alimentaron con 5 larvas semanales de *Tenebrio molitor* y agua ad libitum para conservar el peso de captura (Canals et al., 2012).

Rastreo:

Se utilizó una arena de experimentación de forma circular de diámetro 1,19 m (Fig. 4) y con paredes lisas de 75 cm de altura. Para evitar que las arañas trepan las paredes y remover la presencia de señales químicas, éstas fueron limpiadas antes de cada experimento. Las arañas fueron introducidas de forma individual en el centro de la arena. Se registró el desplazamiento natural de rastreo dentro de la arena a través de una cámara digital SONY DCR-SX40 por un periodo de 52 minutos a 30°C. El archivo de video fue analizado con el software *EthoVision XT*® video tracking. Las variables analizadas fueron: distancia recorrida (m), porcentaje de actividad (%) el cual corresponde al valor porcentual en que un animal se encontraba trasladando su cuerpo respecto a la arena experimental, y la velocidad máxima (m s^{-1}) alcanzada durante el experimento. La velocidad promedio fue recalculada a partir de la distancia recorrida y el tiempo de actividad (dado por el porcentaje de actividad y el tiempo total de experimentación).

Adherencia al sustrato:

Se utilizó una madera enchapada de superficie lisa de 50 x 20 cm, unida en un extremo a una bisagra y a un transportador fijo (Fig. 5), con lo cual se midió el ángulo de inclinación de la madera respecto al horizonte (ángulo = 0°). Se colocó a la araña sobre el centro de la superficie de la madera y posteriormente se inclinó la madera lentamente (6°seg^{-1}). El ángulo de inclinación en la que la

araña dejaba de permanecer adherida y resbalaba, fue llamado ángulo crítico de inclinación. Se realizaron cinco repeticiones para cada araña y se utilizó el ángulo crítico máximo de las cinco experiencias. Las arañas que no lograron mantenerse inactivas durante el experimento, no se utilizaron en el análisis.

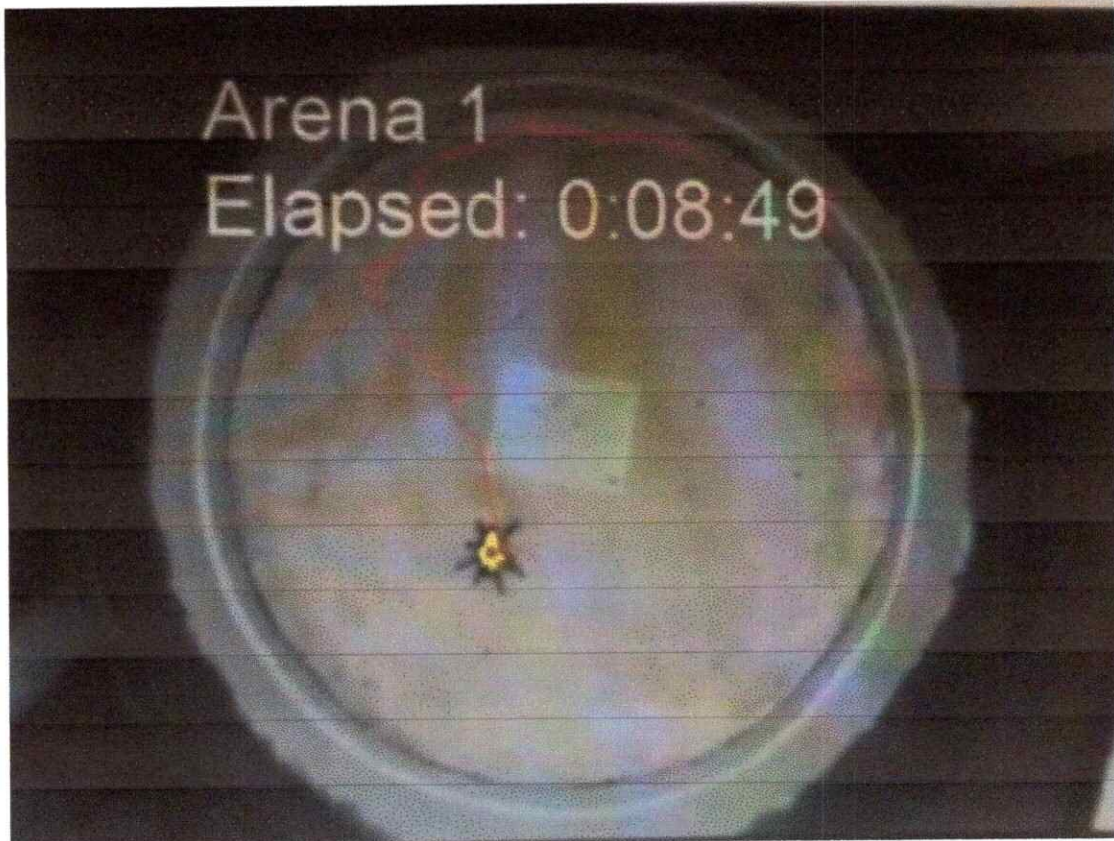


Figura 4. Arena de rastreo de 1,19 m., con monitoreo de vista superior. En rojo se muestra el rastreo realizado por *EthoVision XT* video tracking software® y en amarillo a la araña macho numero 5. El color amarillo de la araña es producto del software, no de tinturas.



Figura 5. Medidor de ángulo crítico de inciacion.

Análisis estadístico:

Se verificó el cumplimiento de los supuestos de normalidad y homocedasticidad con la prueba de Kolmogorov-Smirnov y Levene respectivamente. Los resultados fueron analizados con software STATISTICA 7.0 y se consideró un nivel de significación del 5%.

Se utilizó la prueba t de Student, para determinar diferencias entre sexos para los caracteres locomotores. Para cada sexo, se realizaron análisis de regresión lineal (log-log) para distancia; porcentaje de actividad, velocidad promedio, velocidad máxima y el ángulo crítico respecto a la masa.

Se usó el test de homogeneidad de pendientes para establecer diferencias entre las pendientes de la regresión lineal.

También se realizó un análisis de covarianza (ANCOVA) entre las variables de desempeño locomotor utilizando la masa corporal como covariable y el sexo como factor.

RESULTADOS

Morfología:

Se encontró un claro dimorfismo sexual en masa corporal entre machos y hembras ($10,10 \pm 1,19$ g y $16,93 \pm 2,37$ g, respectivamente).

Existió una clara asociación entre las variables morfológicas y la masa en ambos sexos (Tabla 1, Fig. 6-13). No se encontraron diferencias de pendientes entre sexos para las relaciones entre los logaritmos de las variables morfológicas y el logaritmo de la masa, con excepción de la pata 3 y la pata 4,

las cuales presentan diferencias marginales (Tabla 1).

Los machos mostraron isometría en todos los rasgos morfológicos, mientras que las hembras solo lo hicieron con la longitud total del cuerpo y la superficie del abdomen, ya que el resto de las variables morfológicas mostraron una alometría negativa (Tabla 1).

Al remover el efecto de la masa, las diferencias en longitud total del cuerpo desaparecen (ANCOVA, $F_{1,47}=66,29$ $p=0,96$), al igual que para la superficie del céfalotórax ($F_{1,47}=42,86$ $p=0,91$). Para los pedipalpos y la superficie del abdomen, sin embargo, se observa que existen diferencias que no son atribuibles a las diferencias de tamaño entre los sexos ($F_{1,47}=11,76$ $p<<0,001$ y $F_{1,47}=32,11$ $p=0,007$ respectivamente).

Para el análisis de las patas, con el análisis de varianza con medidas repetidas (ANOVA de medidas repetidas) considerando la longitud estandarizada de las extremidades, se encontraron diferencias entre todas las patas dentro de cada sexo, diferencias entre sexos e interacción entre la longitud de las patas y el sexo ($F_{3,141}=9,10$ $p<0,001$; Fig. 14).

El análisis de componentes principales de las variables morfológicas estandarizadas por la raíz cúbica de la masa para longitudes y por el cuadrado de la raíz cúbica de la masa para superficies, arrojó que las 8 variables medidas fueron reducidas a 2 ejes los cuales representan el 84,1% de la varianza total (Tabla 2). El primer componente principal (CP1) mostró una correlación positiva con la superficie del abdomen y la longitud del pedipalpo, mientras que se correlaciona de forma negativa con la longitud de todas las patas y la superficie

del cefalotórax. El segundo componente principal (CP2) se correlacionó fuertemente de forma negativa con la longitud total del cuerpo.

El análisis discriminante mostró dos poblaciones completamente separables, principalmente a través de la longitud del pedipalpo (Lamda de *Wilks*= 0,024, $F_{(8,40)}=202,98$ $p < 0,001$; Tabla 3), donde el histograma de los recuentos de la función lineal discriminante (*factor scores*) muestra a los sexos como poblaciones separadas (Fig. 15), lo que fue corroborado por una matriz de buena clasificación, la que arrojó un 100% de coincidencias.

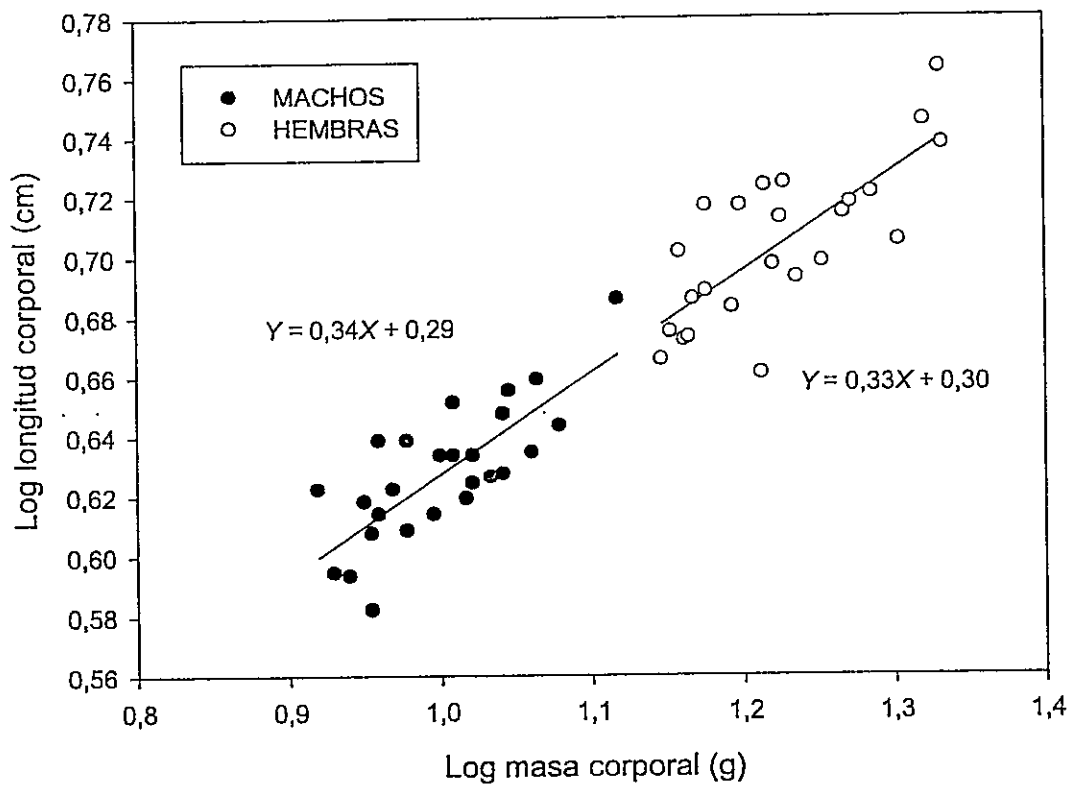


Figura 6. Logaritmo de la longitud total del cuerpo en función del logaritmo de la masa corporal de *Grammostola rosea*.

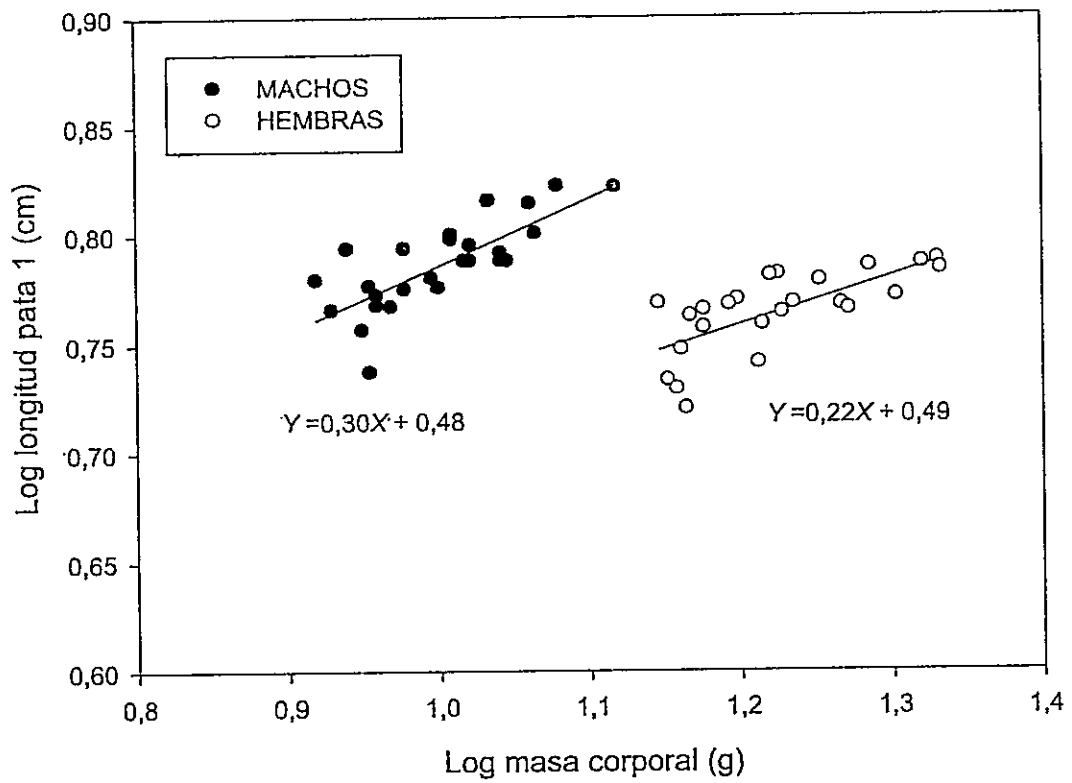


Figura 7. Logaritmo de la longitud de la pata 1 (anterior) en función del logaritmo de la masa corporal de *Grammostola rosea*.

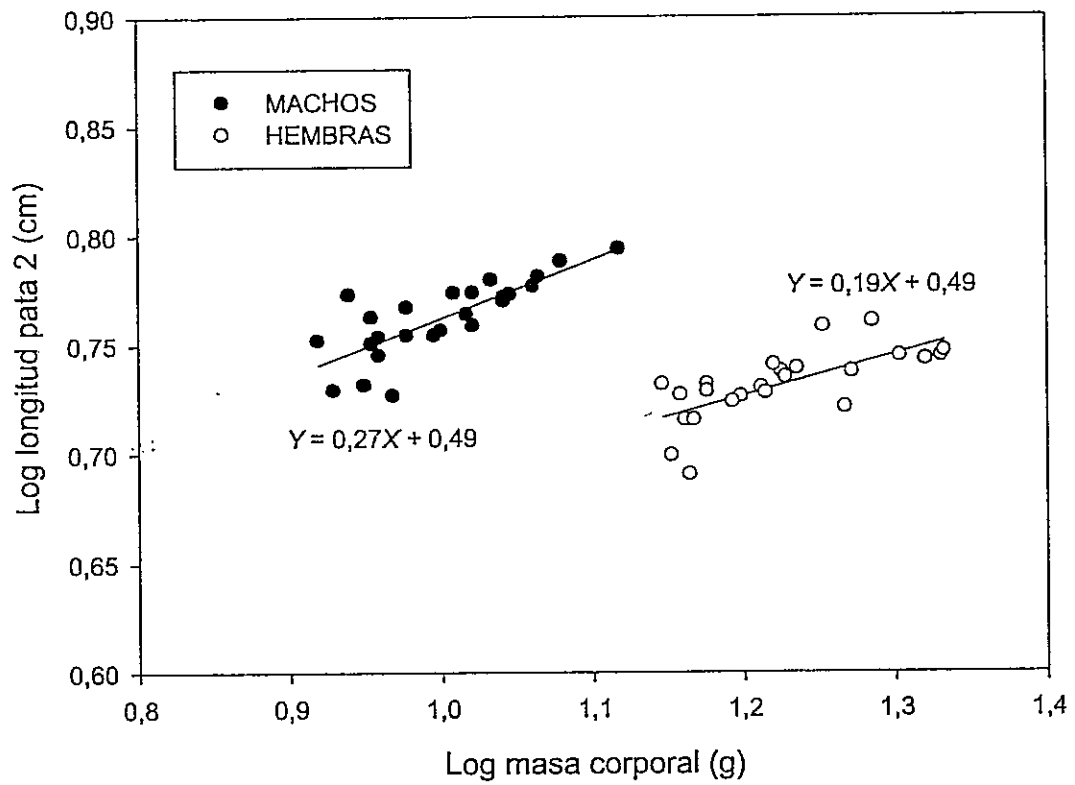


Figura 8. Logaritmo de la longitud de la pata 2 en función del logaritmo de la masa corporal de *Grammostola rosea*.

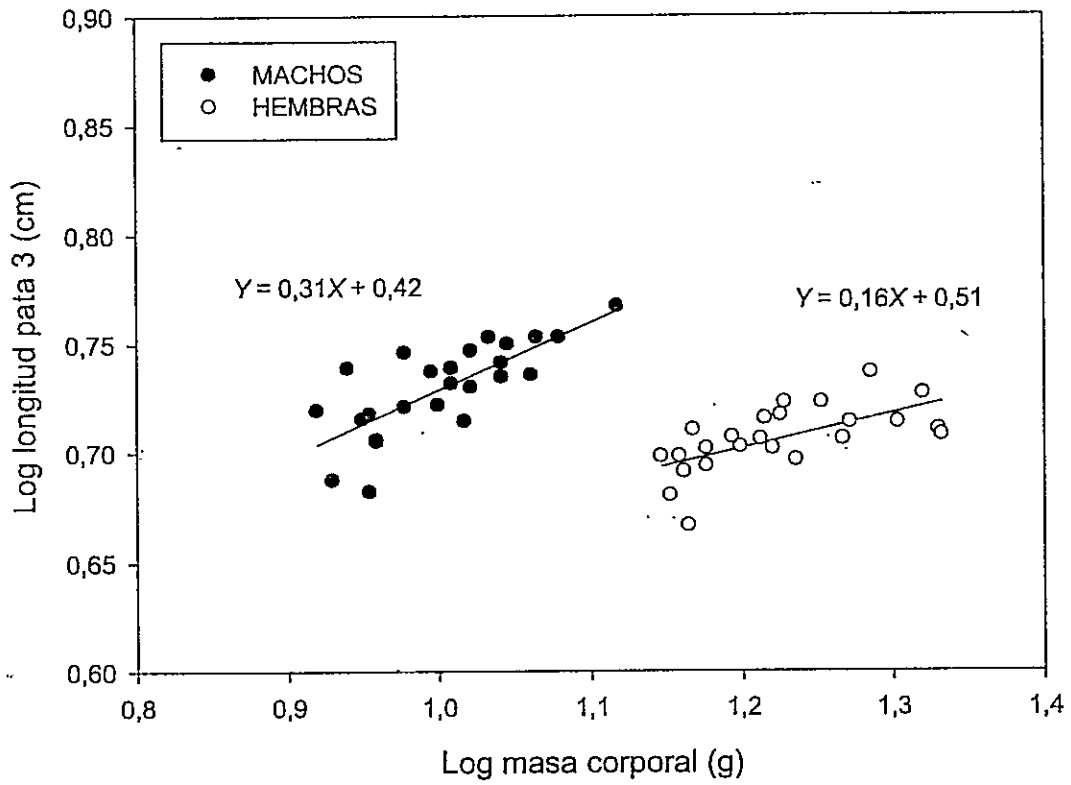


Figura 9. Logaritmo de la longitud de la pata 3 en función del logaritmo de la masa corporal de *Grammostola rosea*.

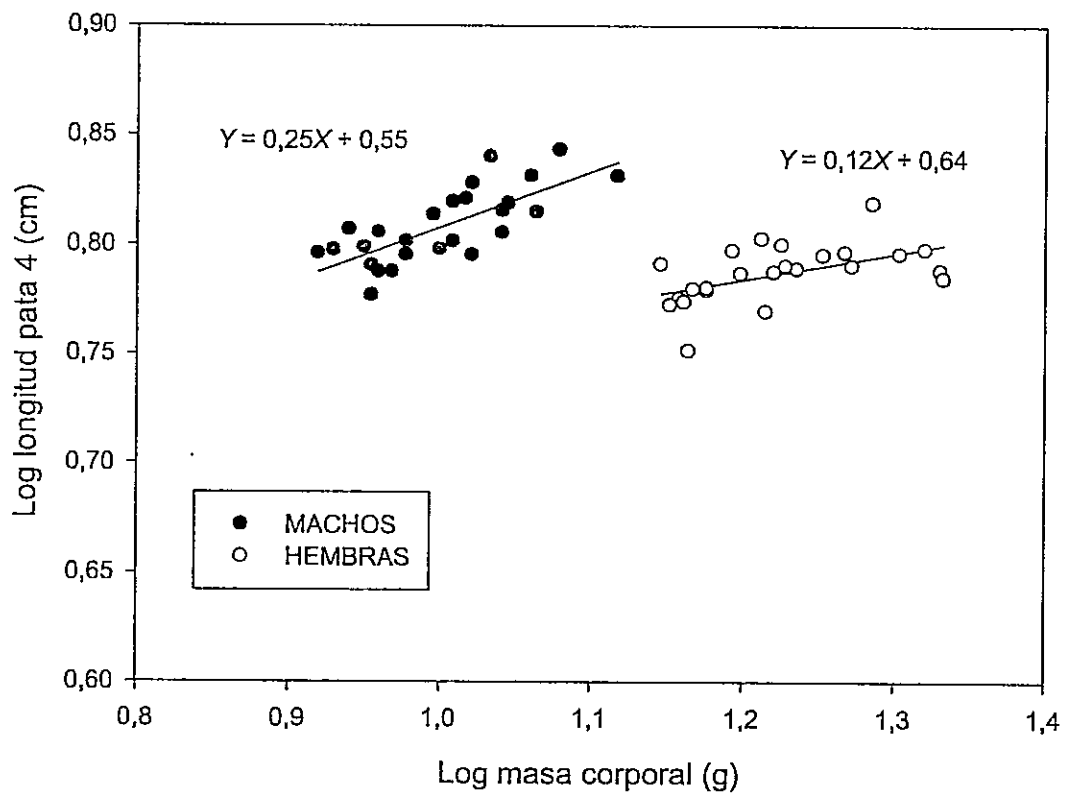


Figura 10. Logaritmo de la longitud de la pata 4 (posterior) en función del logaritmo de la masa corporal de *Grammostola rosea*.

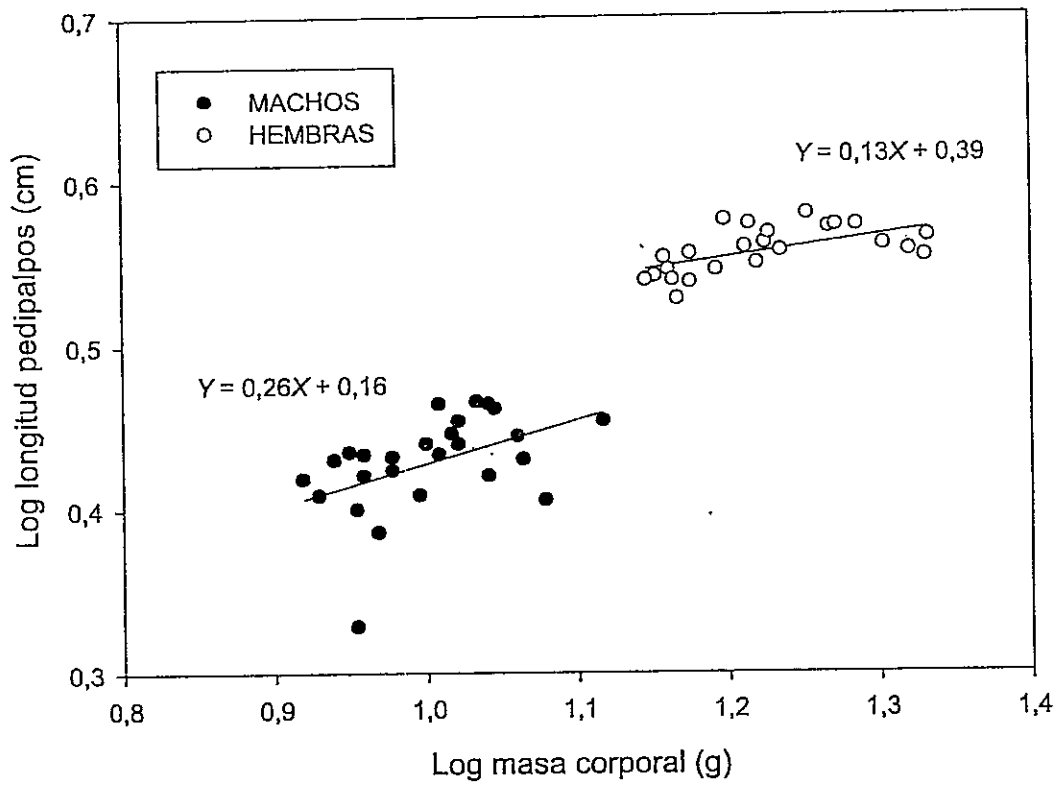


Figura 11. Logaritmo de la longitud del pedipalpo en función del logaritmo de la masa corporal de *Grammostola rosea*.

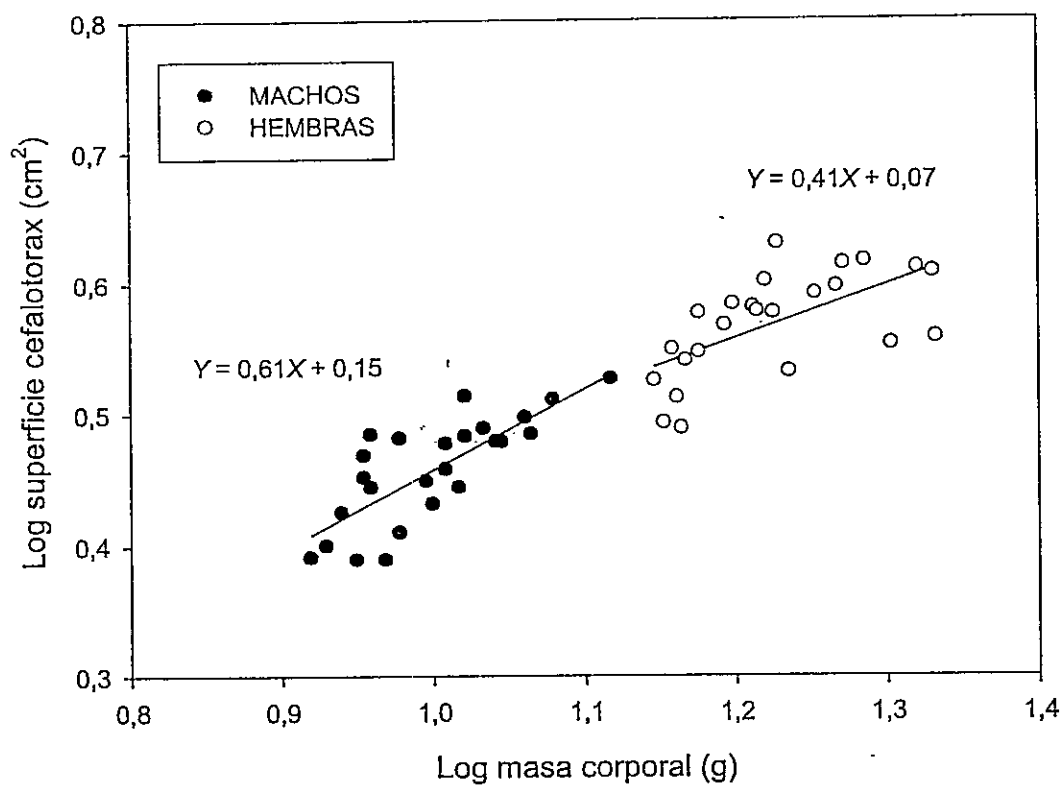


Figura 12. Logaritmo de superficie del cefalotórax en función del logaritmo de la masa corporal de *Grammostola rosea*.

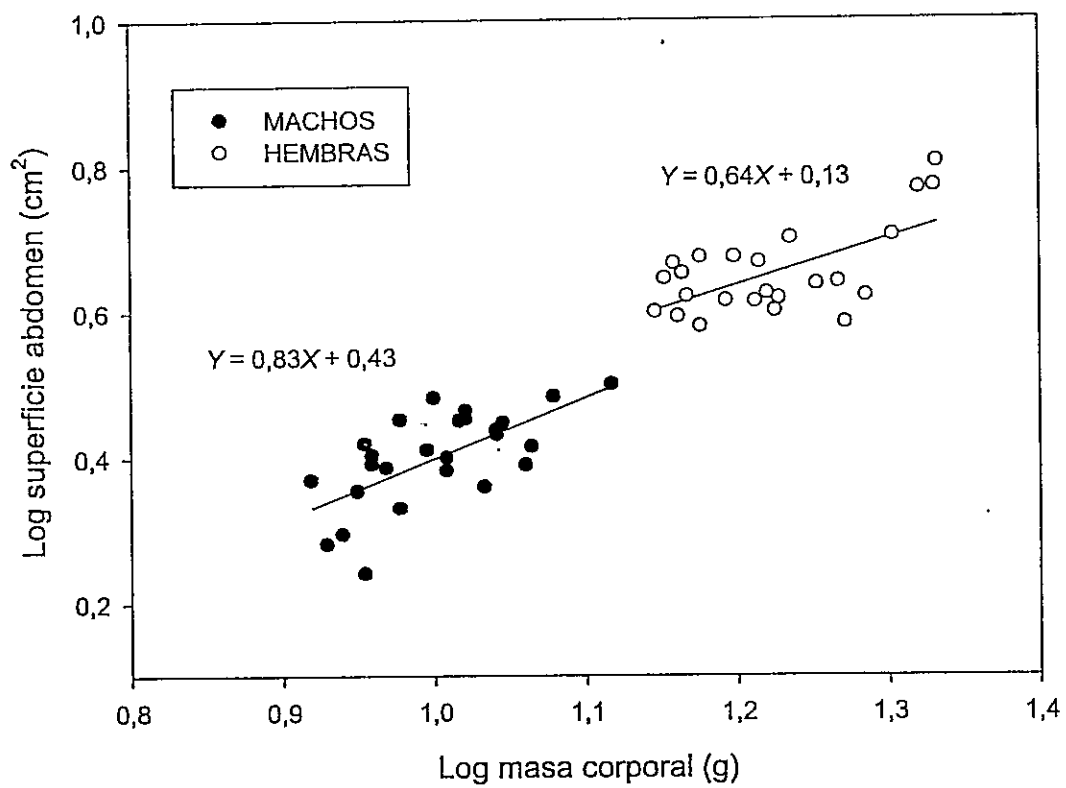


Figura 13. Logaritmo de la superficie del abdomen en función del logaritmo de la masa corporal de *Grammostola rosea*.

Tabla 1. Relaciones alométricas entre diferentes variables morfológicas y la masa corporal. Incluye el valor de F para el test de regresión lineal (con $H_0: b = 0$), coeficiente de regresión (b), coeficiente de correlación (r) y el valor de P para machos y hembras. También se muestra el valor de $P_{(MH)}$ para el test de homogeneidad de pendientes entre machos y hembras. Alometría negativa está indicada por *, en relación con lo esperado por isometría (1/3 para longitudes y 2/3 para superficies) .

Variable	Macho				Hembras				$P_{(MH)}$
	$F_{(1,24)}$	b	r	P	$F_{(1,22)}$	b	r	P	
Longitud	34,82	0,34	0,76	<0,001	30,34	0,33	0,76	<0,001	0,92
Pedipalpo	6,27	0,27	0,46	0,019	10,04	0,13*	0,56	0,04	0,22
Cefalotórax	36,30	0,61	0,77	<0,001	13,44	0,41*	0,62	0,001	0,18
Abdomen	18,03	0,83	0,66	<0,001	14,26	0,64	0,62	0,001	0,46
Pata 1	34,18	0,30	0,77	<0,001	21,31	0,22*	0,70	<0,001	0,24
Pata 2	23,03	0,33	0,70	<0,001	20,30	0,19*	0,69	<0,001	0,08
Pata 3	30,23	0,33	0,75	<0,001	14,25	0,16*	0,62	0,001	0,04
Pata 4	30,49	0,25	0,75	<0,001	8,47	0,12*	0,53	0,008	0,04

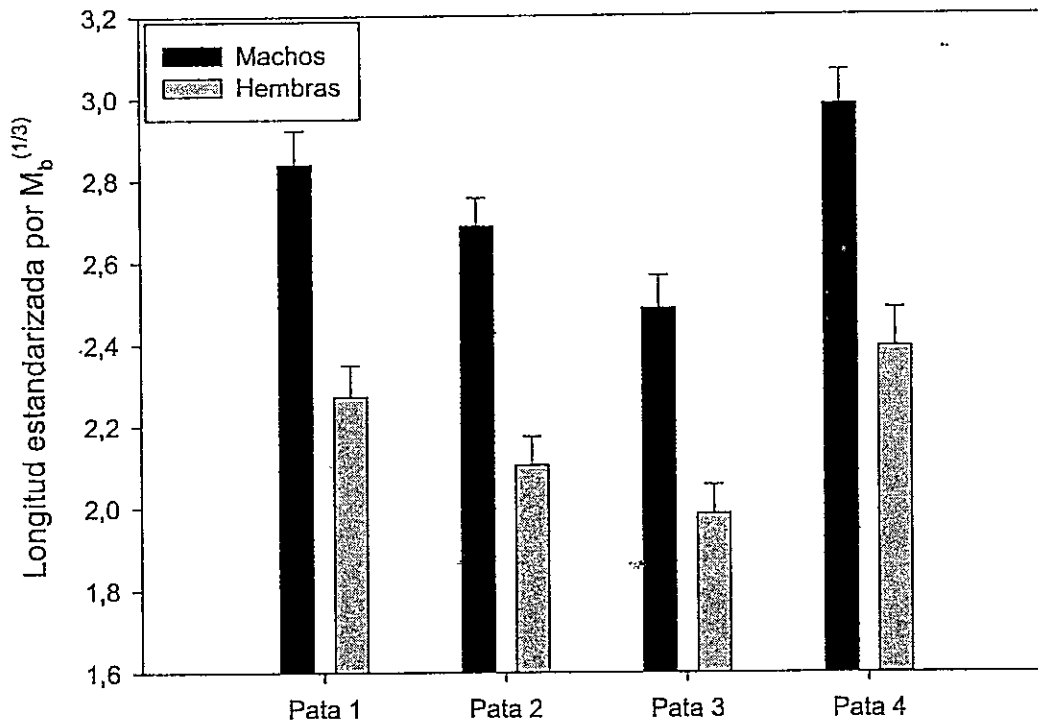


Figura 14. Gráfico de la longitud estandarizada por la raíz cúbica de la masa para cada una de las 4 patas para cada sexo. La pata 1 corresponde a la pata anterior y la pata 4 corresponde a la pata posterior. Barras verticales denotan la desviación estándar.

Tabla 2. Componente principal 1 y 2, derivado del análisis morfométrico en *Grammostola rosea* para ambos sexos. En negrilla las variables que presentan una carga >0,7.

Variables	CP1	CP2
Longitud Pata 1	-0,976	-0,063
Longitud Pata 2	-0,964	-0,092
Longitud Pata 3	-0,974	-0,100
Longitud Pata 4	-0,977	0,004
Longitud Total	0,080	-0,951
Longitud Pedipalpo	0,742	-0,293
Superficie Cefalotórax	-0,721	-0,320
Superficie Abdomen	0,829	-0,217
Varianza Explicada (%)	69,5%	14,6%
Varianza explicada acumulativa (%)	69,5%	84,1%

Tabla 3. Resultados del análisis discriminante. La longitud de pedipalpo estandarizada por la raíz cúbica de la masa, es la variable morfológica que mejor da cuenta de las diferencias morfológicas entre sexos.

Variable	Lambda Wilks	F (8,40)	P	Función lineal discriminante
Pata 1 STD	0,024597	0,92565	0,341777	-0,29584
Pata 2 STD	0,027551	5,84034	0,020317	0,84378
Pata 3 STD	0,024739	1,16268	0,287371	0,30250
Pata 4 STD	0,028182	6,89126	0,012210	0,64778
Longitud total	0,025198	1,92641	0,172835	0,28511
Longitud Pedipalpo	0,053622	49,21944	0,000000	-1,07641
Superficie cefalotórax	0,025288	2,07597	0,157417	-0,27753
Superficie Abdomen	0,024314	0,45436	0,504147	-0,12995

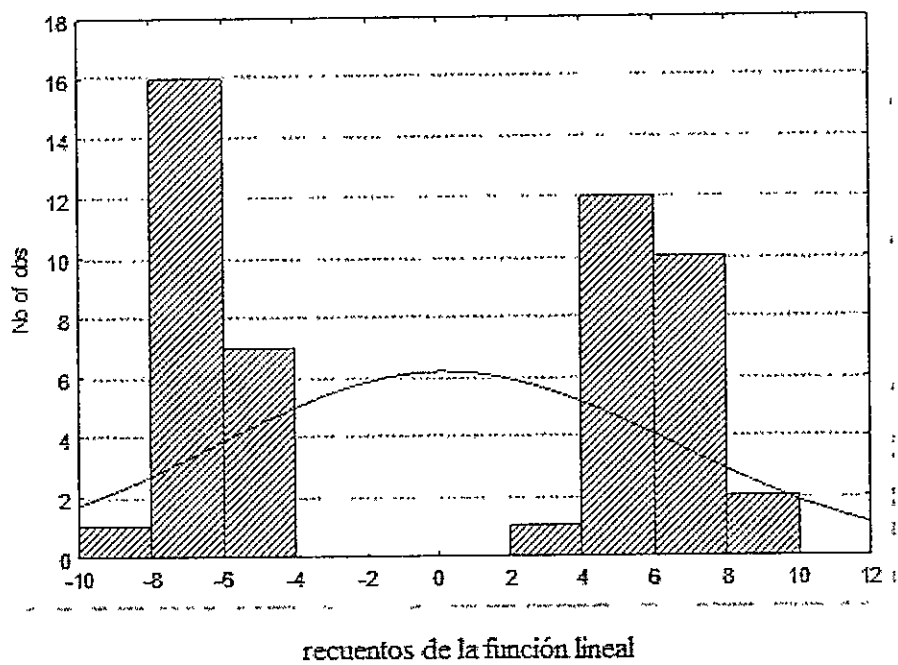


Figura 15. Histograma de frecuencia de los recuentos de la función lineal discriminante (FLD) separando poblaciones de machos y hembras.

Energética:

La producción de CO_2 ($\mu\text{lCO}_2\text{h}^{-1}$) en función de la velocidad (m h^{-1}) aumentó con una tendencia asintótica en V4 (Fig. 16). Existió una relación positiva entre metabolismo y la velocidad (V1, V2 y V3) tanto en machos ($R^2 = 0,427$; $F_{(1,73)} = 54,47$; $P \ll 0,001$) como en hembras ($R^2 = 0,654$; $F_{(1,73)} = 135,8$; $P \ll 0,001$). La pendiente de esta recta corresponde al CoT_{min} (Fig.17).

El costo de transporte de las hembras ($21,337 \pm 9,15 \mu\text{gCO}_2\text{m}^{-1}$) fue claramente mayor que el de los machos ($15,289 \pm 10,35 \mu\text{gCO}_2\text{m}^{-1}$) ($F_{(1,146)} = 4,79$; $P = 0,030$; Fig. 17).

Se encontraron diferencias en la TMR entre machos y hembras ($243,48 \pm 76,17 \mu\text{gCO}_2\text{h}^{-1}$ y $353,56 \pm 99,75 \mu\text{gCO}_2\text{h}^{-1}$ respectivamente. $t_{(48)} = -4,39$, $P \ll 0,01$; Fig. 18). El metabolismo durante V4 también fue mayor en hembras que en machos ($2295,52 \pm 380,67 \mu\text{gCO}_2\text{h}^{-1}$ y $2048,04 \pm 423,39 \mu\text{gCO}_2\text{h}^{-1}$ respectivamente. $t_{(48)} = -2,17$, $P = 0,034$).

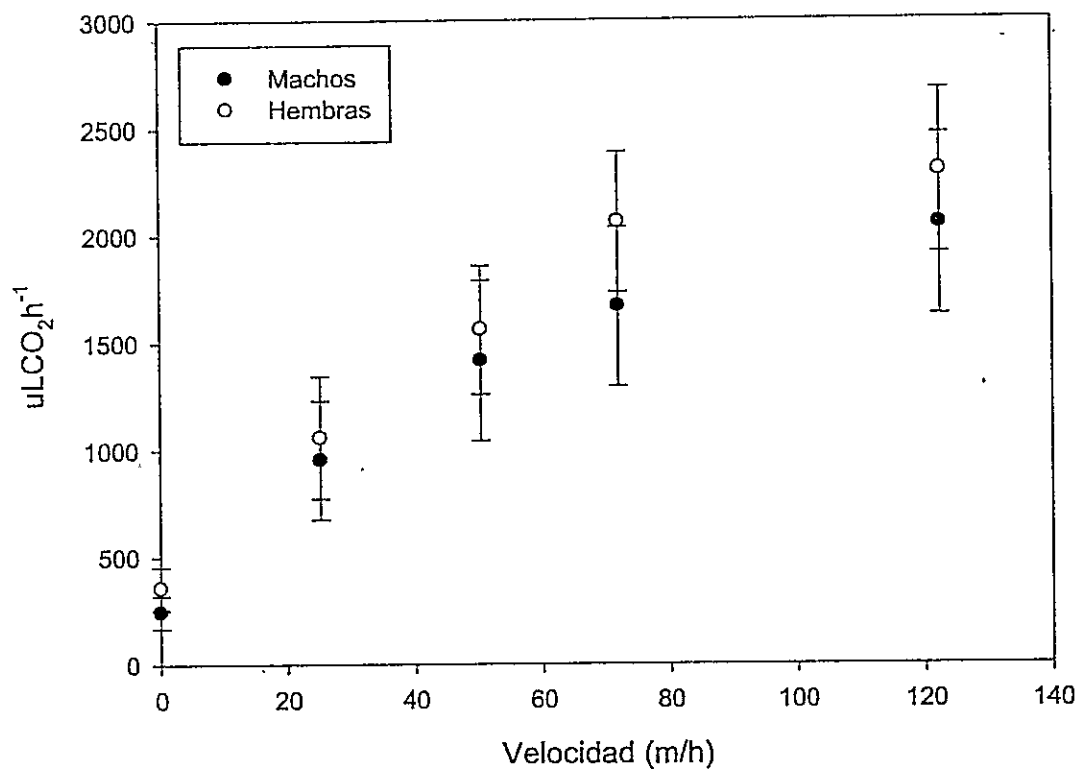


Figura 16. Tasa metabólica ($\mu\text{LCO}_2\text{h}^{-1}$) versus velocidad (m h^{-1}) para machos (puntos negros) y para hembras (puntos blancos). Las barras de error corresponden a la desviación estándar.

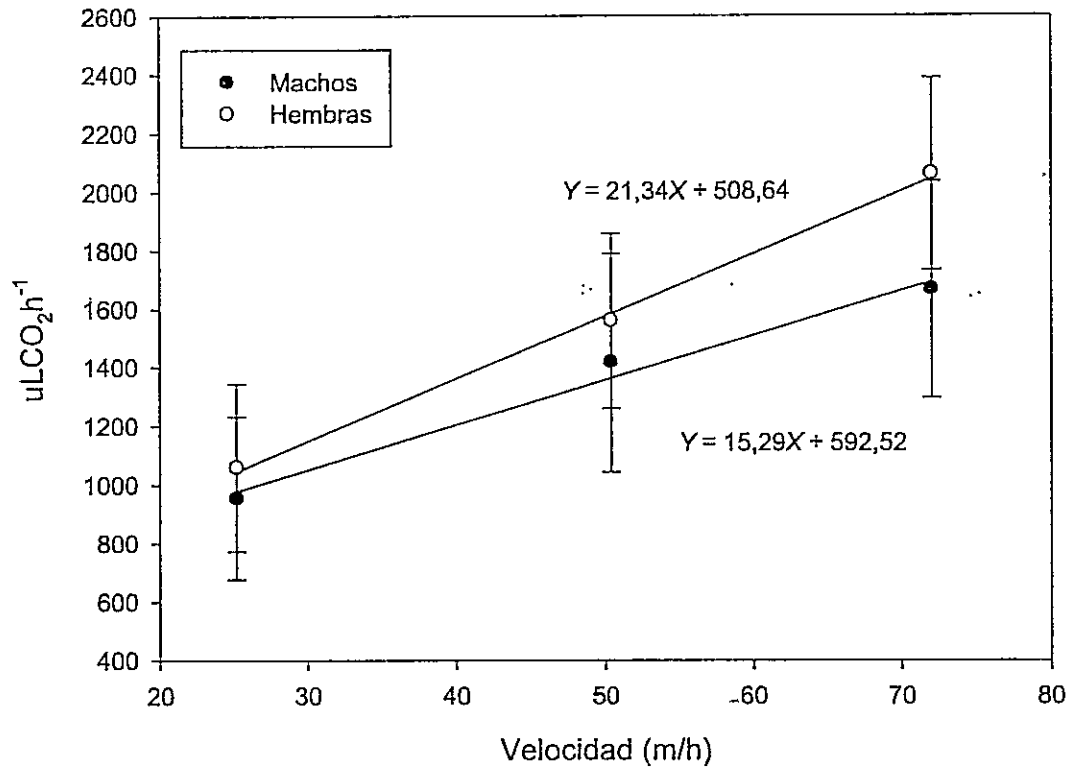


Figura 17. Regresión lineal entre metabolismo ($uLCO_2h^{-1}$) y velocidad ($m h^{-1}$). Se utilizó solo V1, V2 y V3. La pendiente de la regresión corresponde al CoT_{min} .

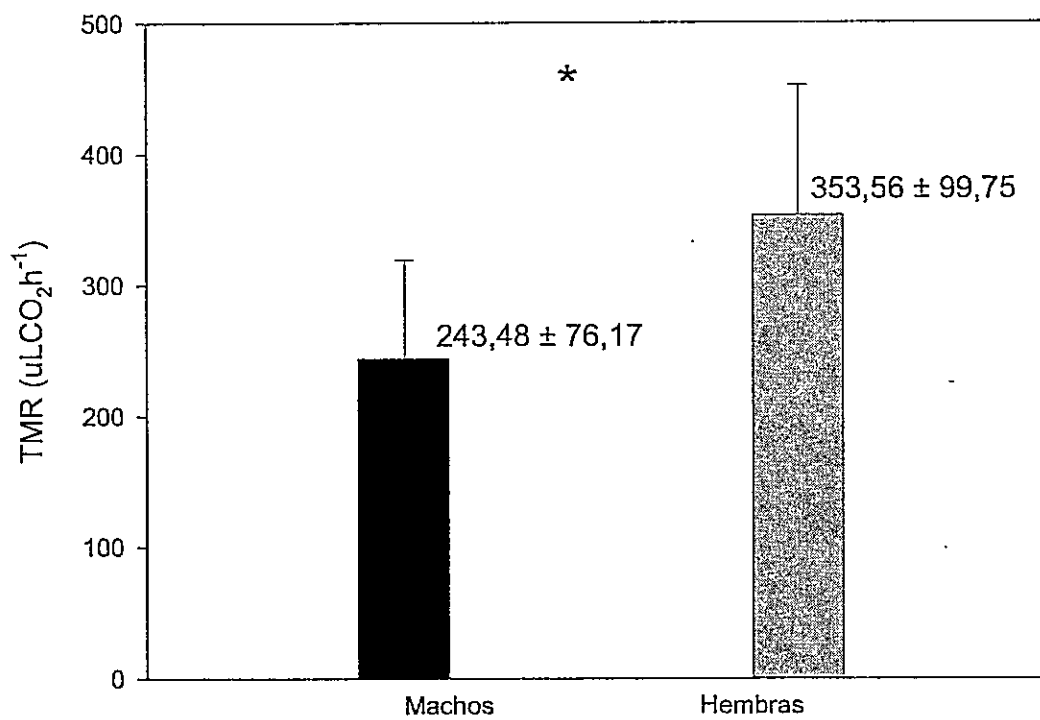


Figura 18. Diferencias entre tasa metabólica en reposo ($\mu\text{LCO}_2\text{h}^{-1}$) de machos y hembras. Barras de error corresponde a la desviación estándar.

Ambos sexos mostraron diferencias entre la TMR y el intercepto de la recta de CoT_{\min} ($243,48 \pm 76,17 \mu\text{gCO}_2\text{h}^{-1}$ vs. $592,52 \mu\text{gCO}_2\text{h}^{-1}$; $n = 25$; $P \ll 0,001$ en machos y $353,56 \pm 99,75 \mu\text{gCO}_2\text{h}^{-1}$ vs. $508,64 \mu\text{gCO}_2\text{h}^{-1}$; $n = 25$; $P \ll 0,01$ en las hembras, Fig.19).

La VA_{\max} de los machos fue mayor que la VA_{\max} de las hembras ($95,20 \pm 27,69 \text{ m h}^{-1}$ y $83,74 \pm 17,84 \text{ m h}^{-1}$ respectivamente; $P = 0,044$; Fig.20).

Existieron diferencias significativas de producción de CO_2 respecto al menos a dos diferentes velocidades dentro de machos y hembras (ANOVA, $F_{(1,4)} = 176,71$; $P \ll 0,001$; $F_{(1,4)} = 112,31$, $P \ll 0,01$, respectivamente). Los resultados del test de Tukey indicaron que la producción de CO_2 que no muestran diferencias, son: hembras y machos durante V1; hembras durante V2 respecto a machos durante V2 y V3; Hembra durante V3 respecto a machos durante V3 y V4.

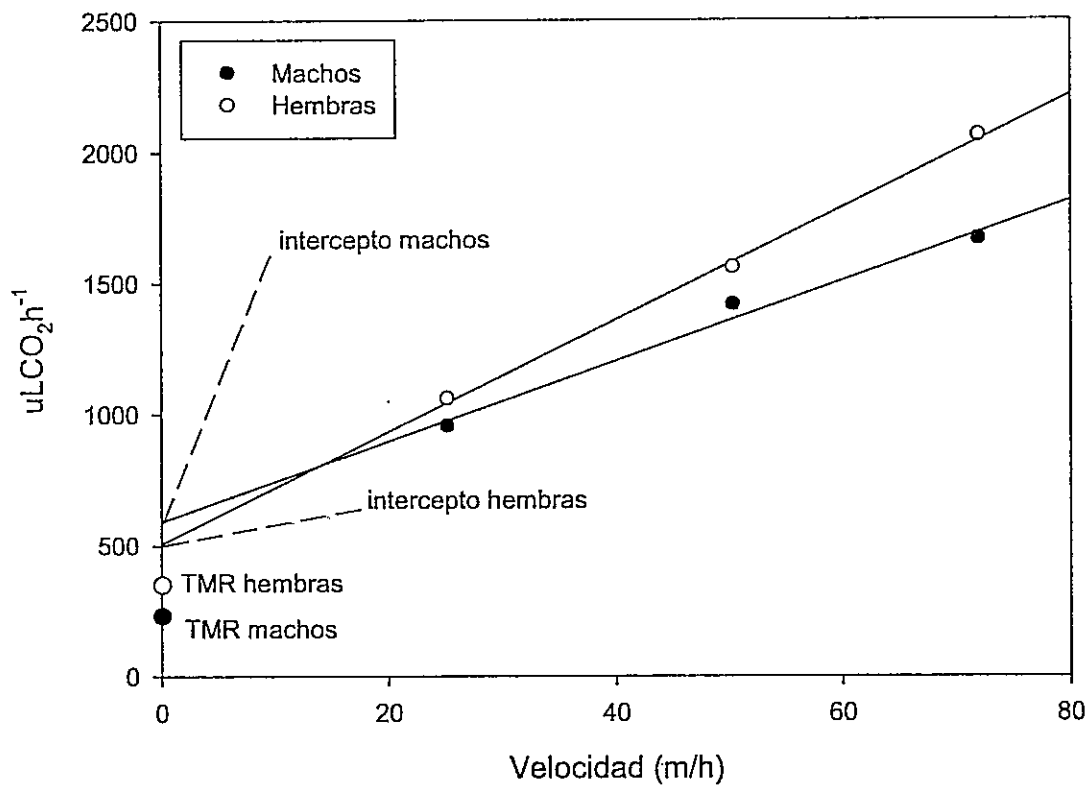


Figura 19. Diferencias entre las TMR y los interceptos de la recta de CoT_{min} para ambos sexos.

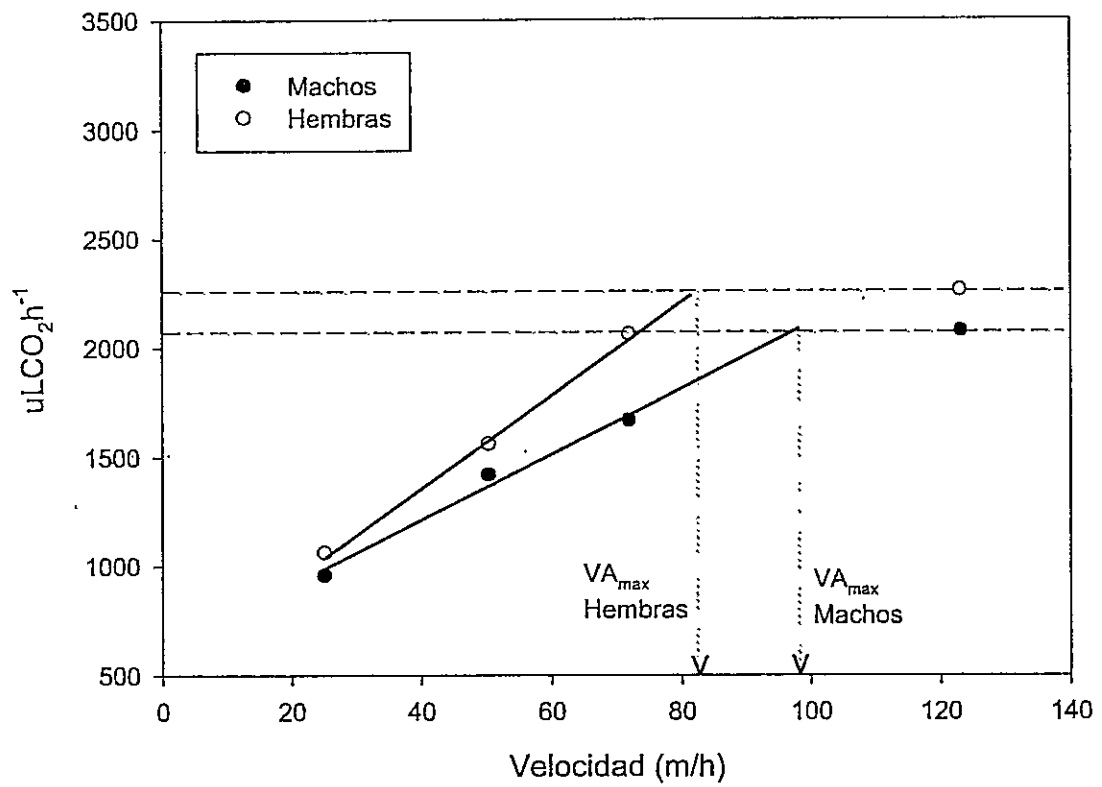


Figura 20. Diferencias entre VA_{max} entre sexos. Se calculan de la proyección al eje X del intercepto entre la recta de COT_{min} y la capacidad aeróbica máxima.

Desempeño locomotor:

Se encontraron diferencias en la distancia recorrida entre machos y hembras ($43,35 \pm 27,96$ m y $25,34 \pm 11,97$ m, respectivamente. $t_{(27)} = -2,23$, $P = 0,034$. Fig. 21).

No se encontró relación entre la distancia recorrida y la masa corporal para ningún sexo (Machos: $R^2 = 0,025$, $F_{(1,13)} = 0,33$, $P = 0,58$; Hembras: $R^2 = 0,002$, $F_{(1,12)} = 0,031$, $P = 0,86$), mientras que para la totalidad de las arañas, la relación mostró ser negativa ($R^2 = 0,153$; $F_{(1,27)} = 4,87$; $P = 0,036$; Fig. 22). Al corregir por masa, las diferencias en distancia recorrida desaparecen por lo que son explicadas por las diferencias en masa entre los sexos (ANCOVA, $F_{(1,26)} = 0,237$; $P = 0,63$).

No se presentaron diferencias entre machos y hembras respecto al tiempo de actividad locomotora ($59,02 \pm 24,94\%$ y $48,98 \pm 25,90\%$ respectivamente. $t_{(27)} = -1,06$, $P = 0,29$. Fig. 23). Tampoco se encontró relación entre la actividad y la masa corporal para cada sexo (Machos: $R^2 = 0,018$; $F_{(1,13)} = 0,24$; $P = 0,63$; hembras: $R^2 = 0,058$; $F_{(1,12)} = 0,75$; $P = 0,40$) ni al considerar la totalidad de los datos en conjunto ($R^2 = 0,013$; $F_{(1,27)} = 0,36$; $P = 0,55$; Fig. 24).

La velocidad promedio durante la actividad locomotora no fue diferente entre hembras y machos ($1,9 \times 10^{-2} \pm 6,5 \times 10^{-3} \text{ ms}^{-1}$ y $2,3 \times 10^{-2} \pm 8,7 \times 10^{-3} \text{ ms}^{-1}$ respectivamente. $t_{(27)} = -1,52$, $P = 0,14$. Fig. 25). Existió una relación negativa entre la velocidad promedio y la masa tanto en machos ($R^2 = 0,376$; $F_{(1,13)} = 7,838$; $P = 0,01$) como en hembras ($R^2 = 0,298$; $F_{(1,12)} = 6,523$; $P = 0,02$; Fig. 26).

La velocidad máxima de excursión alcanzada por los machos fue mayor a la de las hembras ($8,8 \times 10^{-2} \pm 2,3 \times 10^{-2} \text{ ms}^{-1}$ y $6,7 \times 10^{-2} \pm 2,1 \times 10^{-2} \text{ ms}^{-1}$, respectivamente; $t_{(22)} = -2,40$, $P = 0,03$; Fig. 27). La velocidad máxima no se correlacionó con la masa en machos ni en hembras ($R^2 = 0,047$; $F_{(1,11)} = 0,539$; $P = 0,48$; $R^2 = 0,039$; $F_{(1,9)} = 0,371$; $P = 0,56$, respectivamente; Fig. 28).

Los ángulos críticos de inclinación de una superficie lisa tolerados por los machos fueron mayores en machos que en hembras ($84,27 \pm 16,28^\circ$ y $67,64 \pm 13,54^\circ$, respectivamente. $t_{(30)} = -3,15$, $P = 0,003$. Fig. 29), mientras que el ángulo crítico de inclinación no se relacionó con la masa al analizar cada sexo por separado (Machos: $R^2 = 0,106$; $F_{(1,13)} = 1,55$; $P = 0,24$; Hembras: $R^2 = 0,0005$; $F_{(1,15)} = 0,008$; $P = 0,93$; Fig. 30).



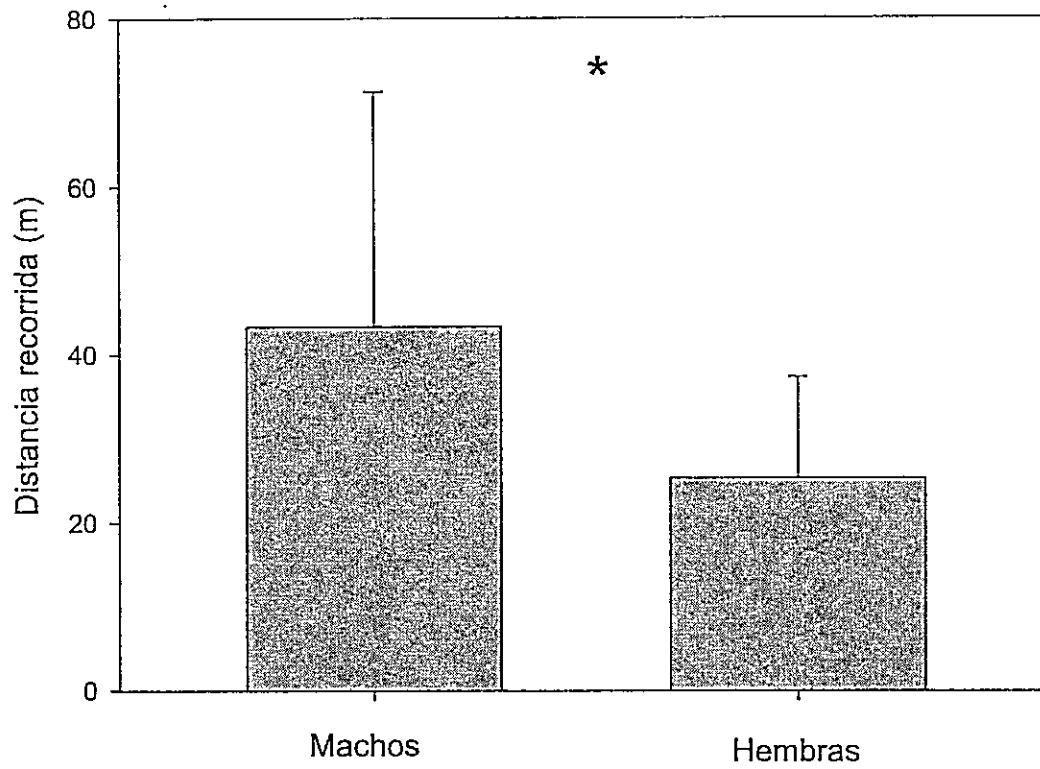


Figura 21. Distancia recorrida por machos y hembras durante el experimento de rastreo.* Existen diferencias significativas

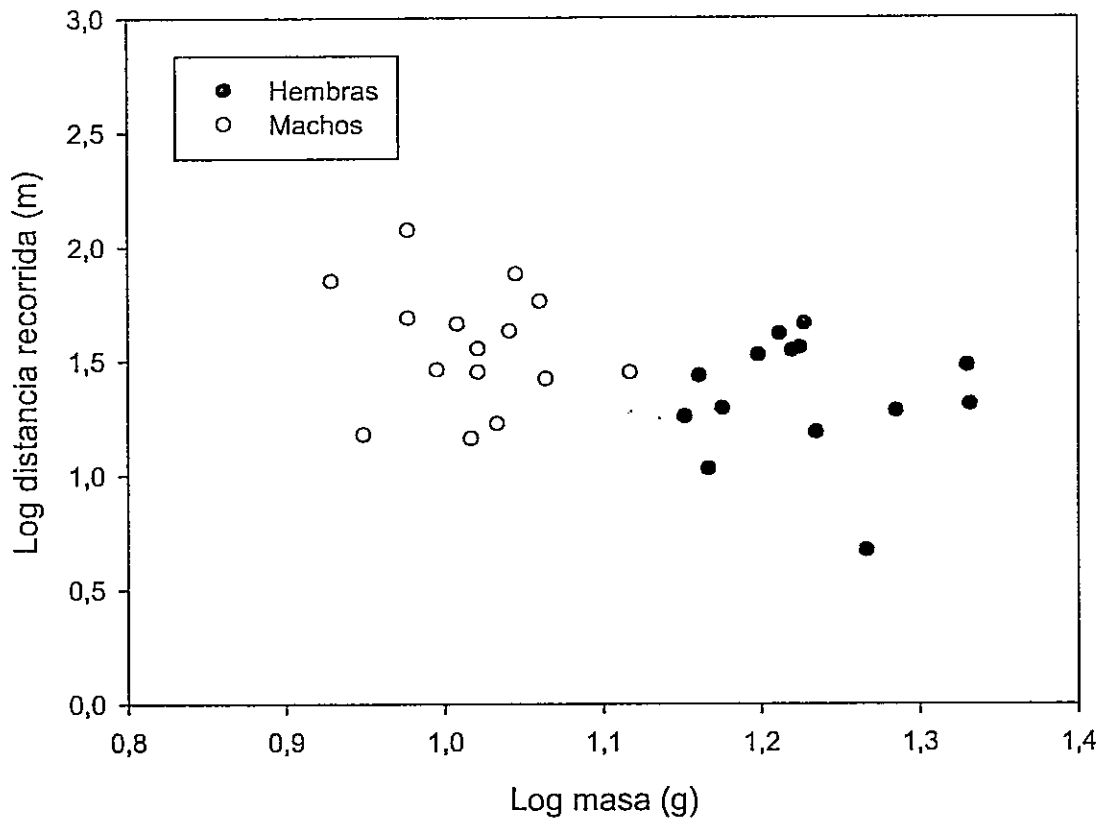


Figura 22. Logaritmo de la distancia recorrida durante el experimento de rastreo en función del logaritmo de la masa corporal de *Grammostola rosea*. No hay correlación entre la distancia recorrida y la masa corporal, en ninguno de los sexos.

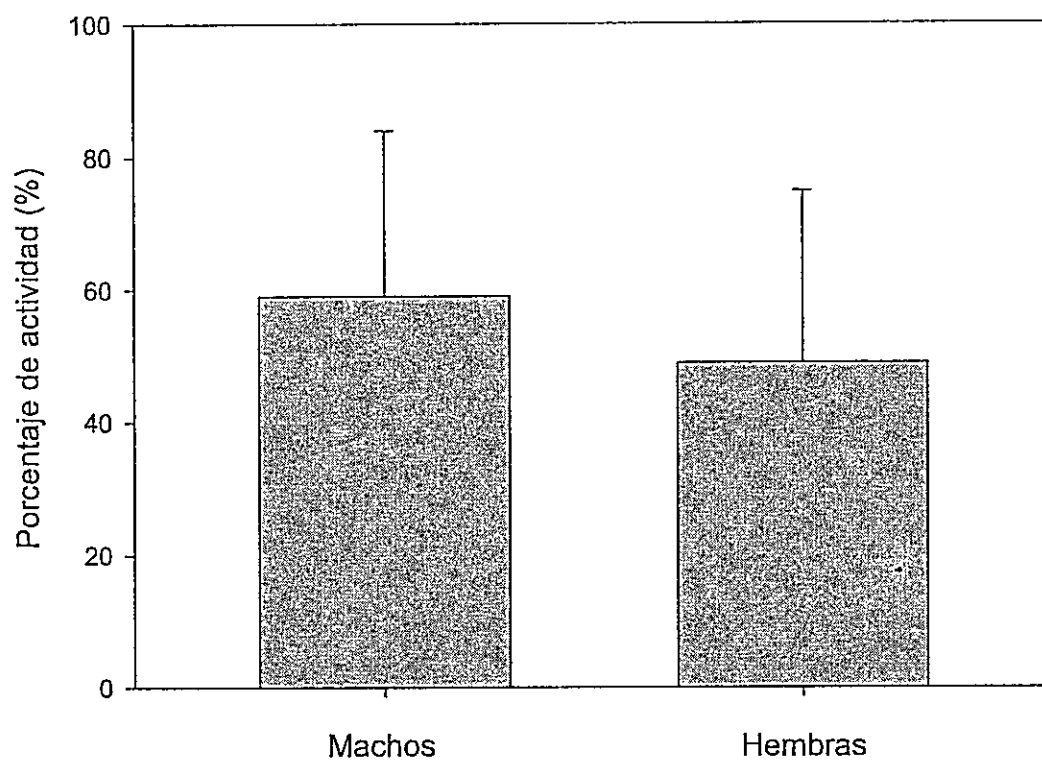


Figura 23. Porcentaje de actividad locomotora durante el experimento de rastreo para machos y hembras. No hay diferencias significativas.

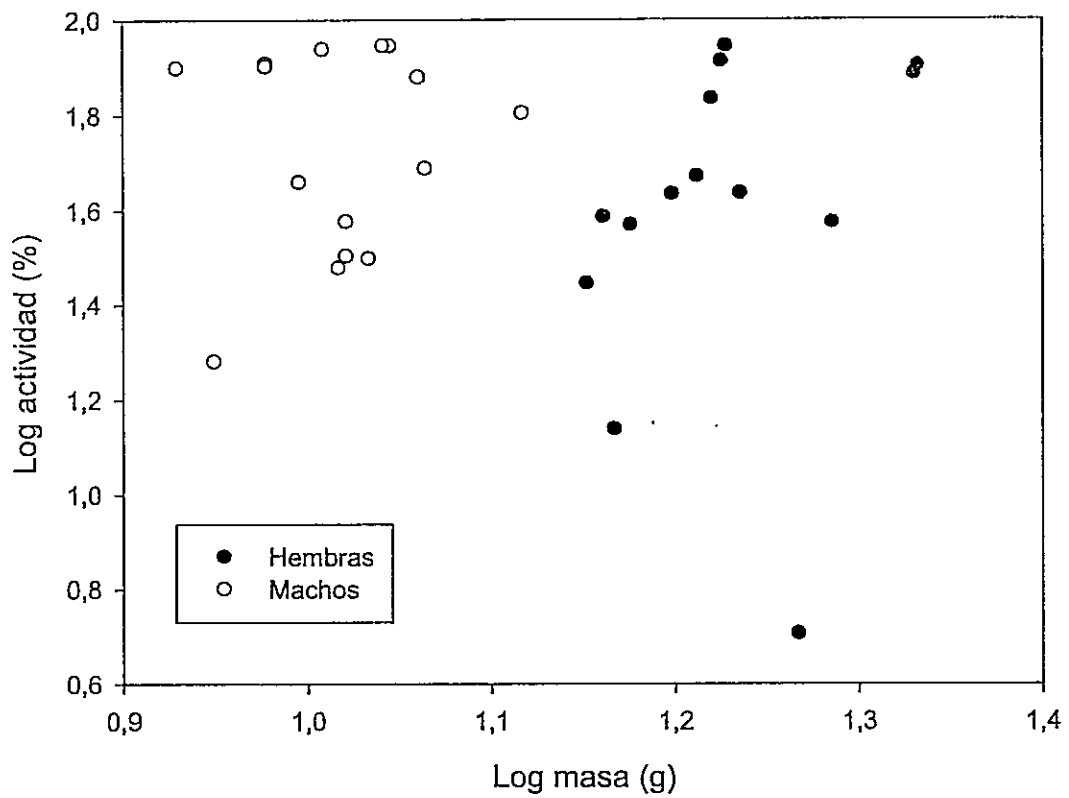


Figura 24. Logaritmo de la actividad locomotora durante el experimento de rastreo en función del logaritmo de la masa corporal de *Grammostola rosea*. No hay correlación entre el porcentaje de actividad y la masa corporal, en ninguno de los sexos.

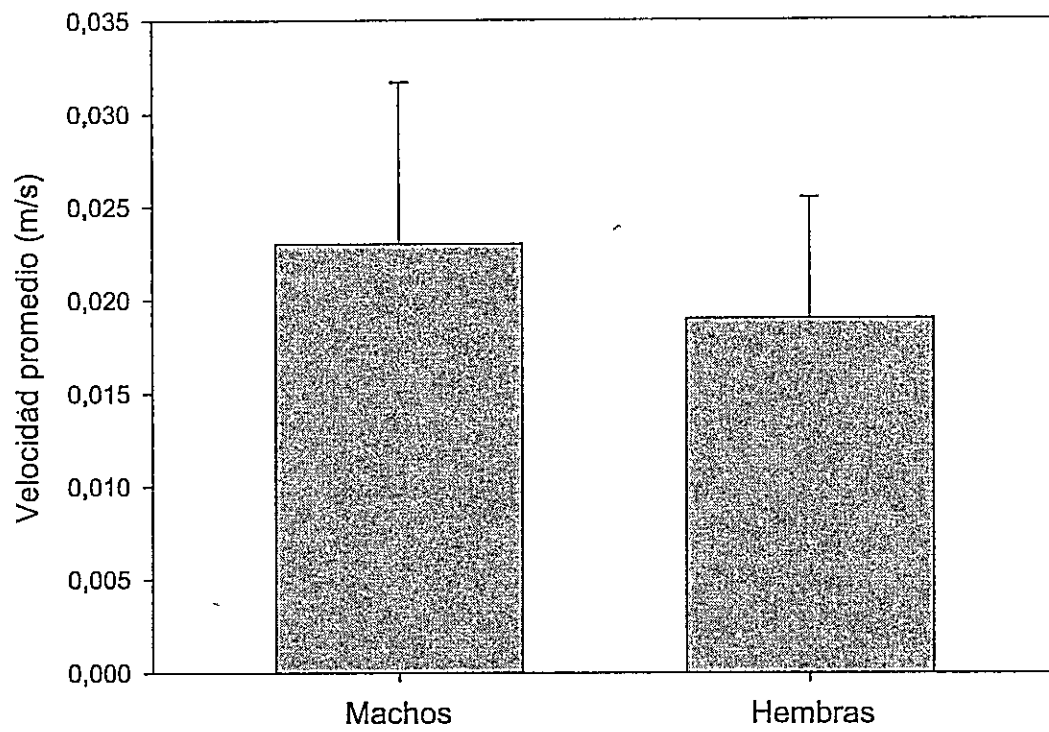


Figura 25. Velocidad promedio de excursión durante el experimento de rastreo para machos y hembras. No hay diferencias significativas.

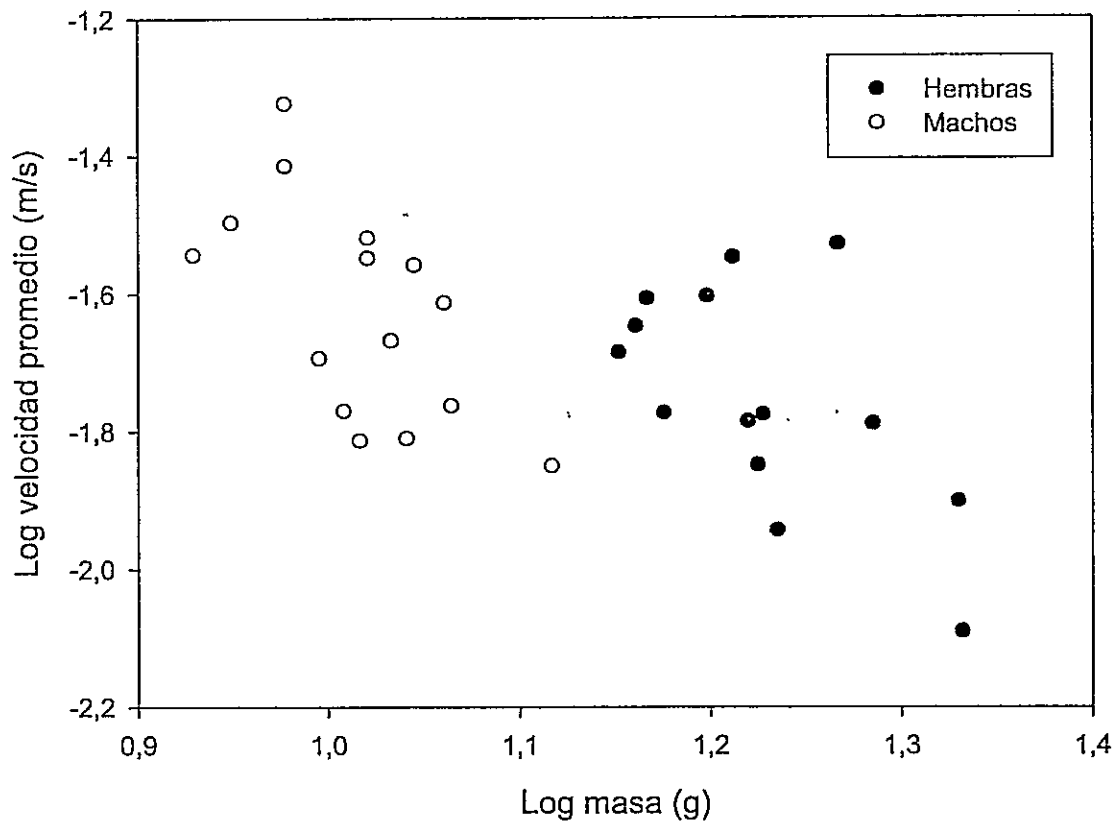


Figura 26. Logaritmo de velocidad promedio de excursión durante el experimento de rastreo en función del logaritmo de la masa corporal de *Grammostola rosea*. Existe una correlación negativa entre la velocidad promedio y la masa corporal, en ambos sexos.

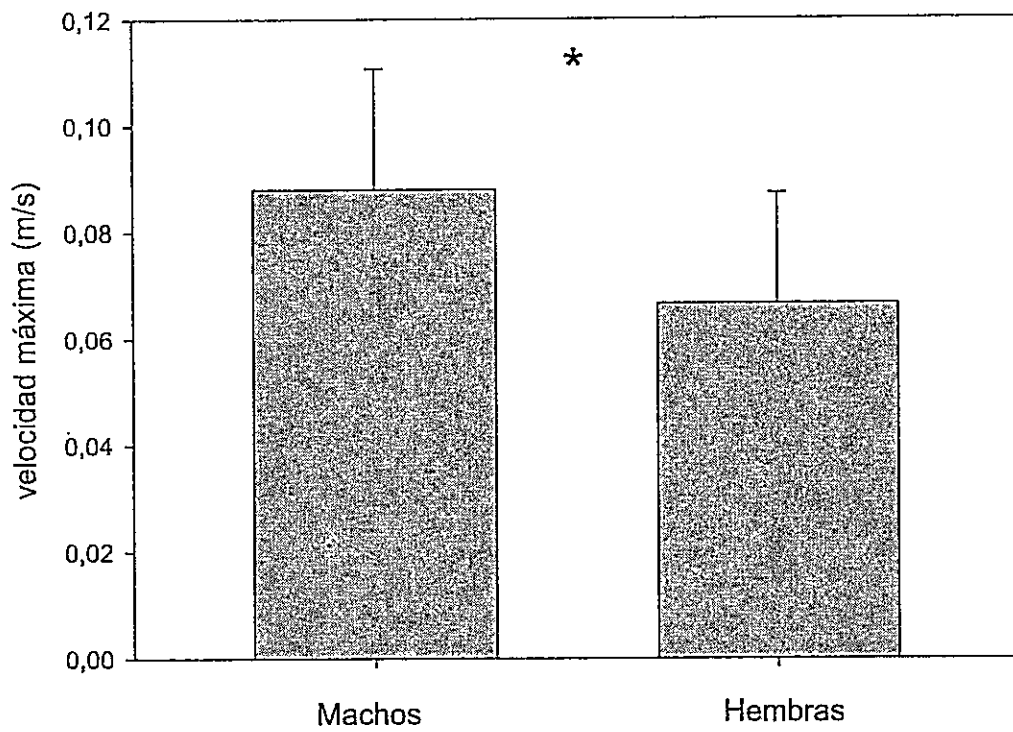


Figura 27. Velocidad máxima de excursión durante el experimento de rastreo para machos y hembras. *Existen diferencias significativas.

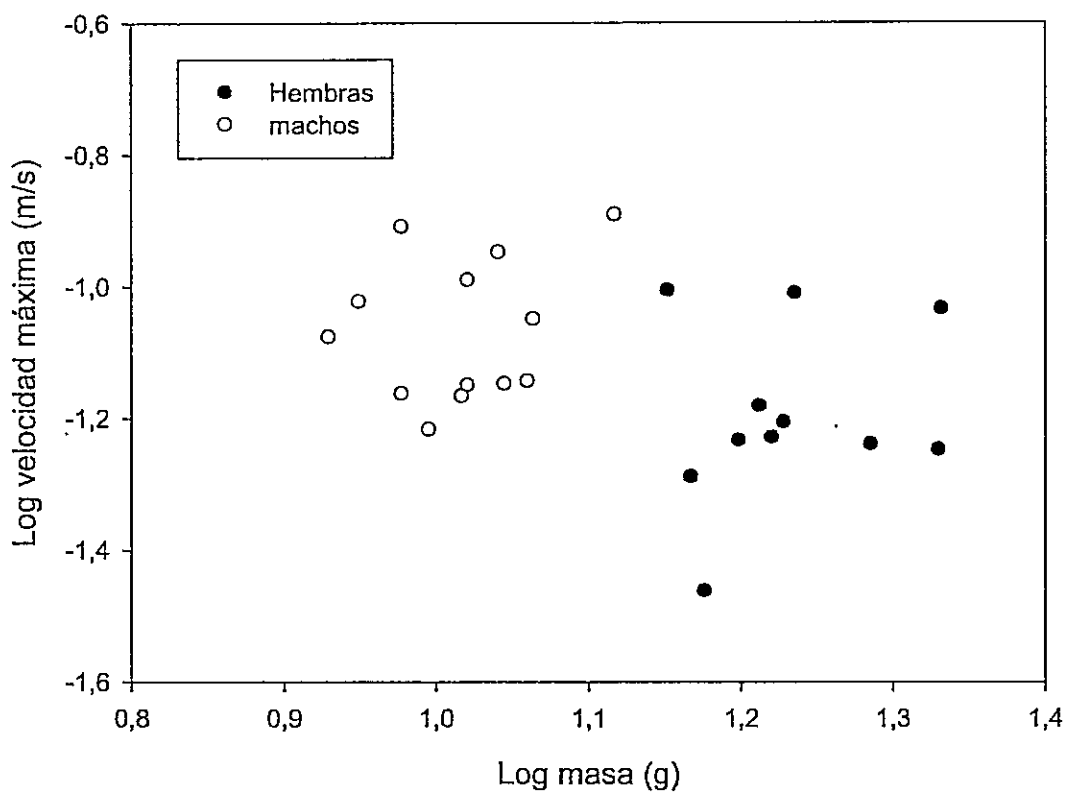


Figura 28. Logaritmo de velocidad máxima de excursión durante el experimento de rastreo en función del logaritmo de la masa corporal de *Grammostola rosea*. No hay correlación entre la velocidad máxima y la masa corporal, en ninguno de los sexos.

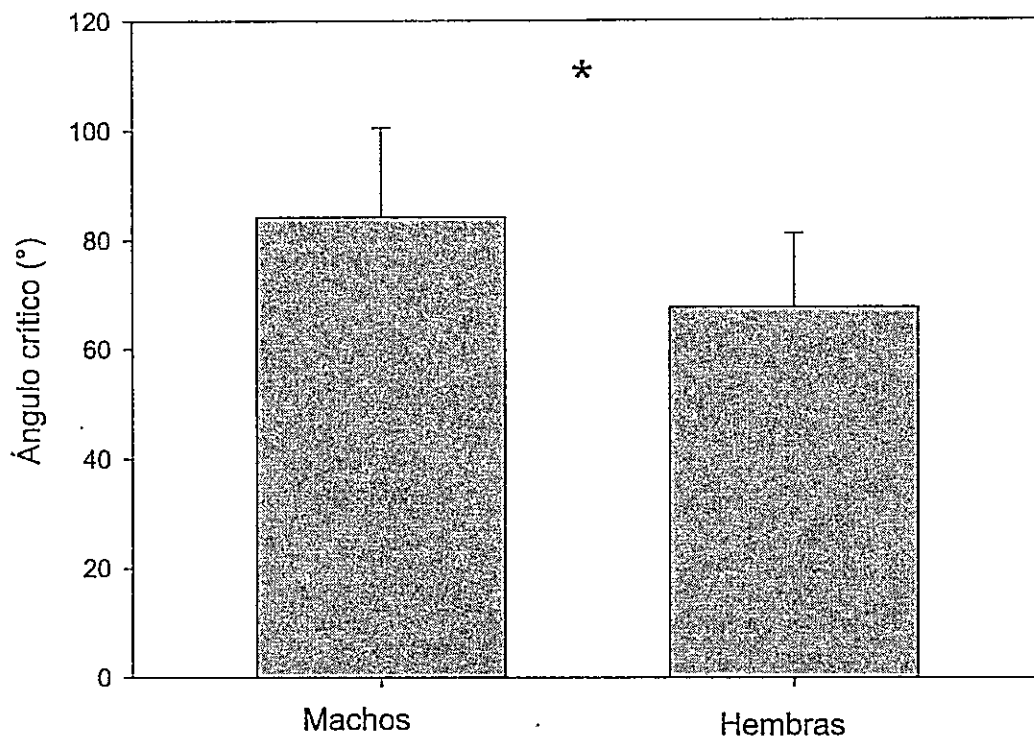


Figura 29. Ángulo crítico de inclinación durante el experimento de adherencia para machos y hembras. * Existen diferencias significativas.

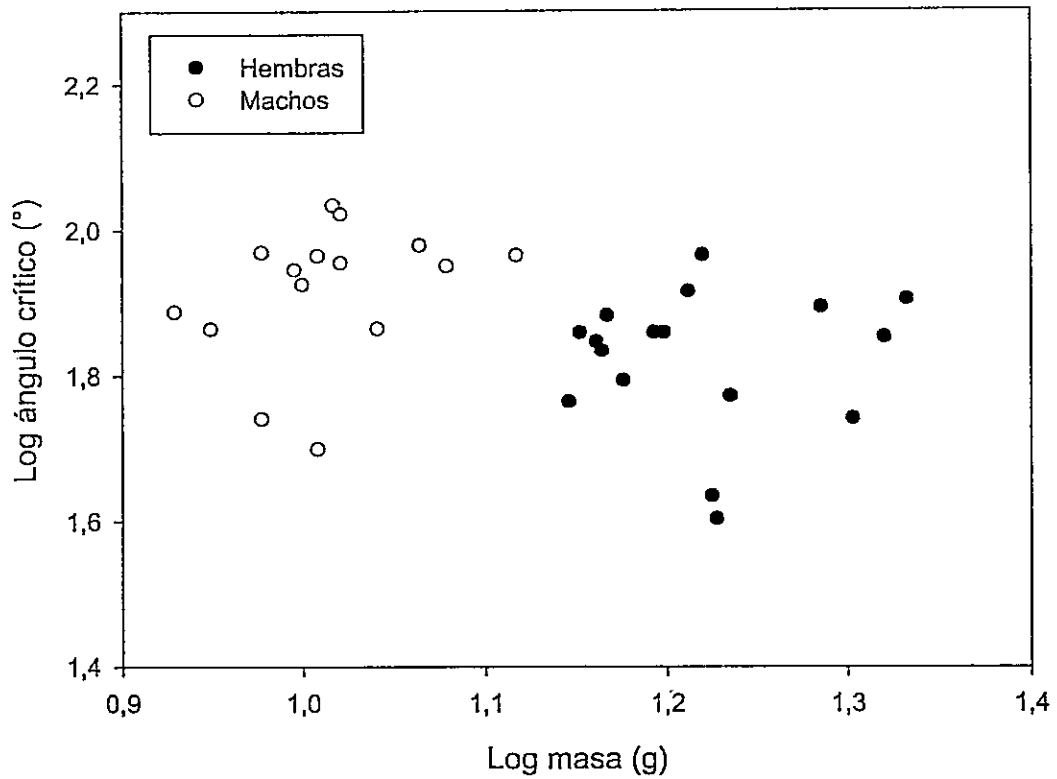


Figura 30. Logaritmo del ángulo crítico de inclinación durante el experimento de adherencia en función del logaritmo de la masa corporal de *Grammostola rosea*. No hay correlación entre el ángulo crítico de inclinación y la masa corporal, en ninguno de los sexos.

DISCUSION

Morfología

Si bien la diferencia de tamaño entre sexos es un dato documentado para arañas (Moya-Laraño et al., 2002; Brandt y Andrade, 2005a; Moya-Laraño et al., 2009; Foelix, 2011), nuestros resultados confirman que existe un claro dimorfismo sexual en *Grammostola rosea*, aunque no extremo ya que los machos mostraron una masa promedio de un 59,66% del promedio de la masa de las hembras, que en relación a lo descrito por Ramos et al., (2005) para algunos miembros de la familia Teridiidae, donde los machos pueden alcanzar el 1% de la masa de las hembras, nuestra especie no presentó diferencias exageradas.

Este resultado fue consistente con la regla de Rensch (Rensch, 1960), que propone que dentro de un mismo clado filogenético en que el dimorfismo sexual en tamaño se encuentra presente con hembras de mayor talla que los machos, el dimorfismo sexual disminuirá a medida que aumenta el tamaño promedio de la especie (la regla de Rensch también se refiere al efecto contrario, es decir, el aumento de diferencia en tamaño si es el macho el de mayor talla. Rensch, 1960; Fairbairn, 1997; Tseng y Rowe, 1999). Nuestros resultados contrastan con los de Fellmer y Larraño (2007), quienes encontraron que la regla de Rensch no se cumple en arañas. Pero la universalidad de la regla de Rensch varía dependiendo del carácter relacionado al tamaño que se utilice, como por ejemplo, la profundidad del "caparazón", longitud del cuerpo o masa corporal (Fellmer y Moya-Laraño, 2007).

En los machos se encontró una relación positiva entre masa y las diferentes mediciones morfológicas, lo que es consecuente con la hipótesis de nulidad de crecimiento corporal, donde un aumento de masa implica un aumento isométrico de las partes del cuerpo, el cual indica que en los machos el incremento de las partes respecto al tamaño corporal aumenta en forma proporcional entre todas las variables analizadas. Para las hembras por otro lado, el crecimiento isométrico del estudio de alometría estática, sólo fue observado en la longitud total del cuerpo y la superficie del abdomen, ya que para todas las demás variables, las hembras mostraron alometrías negativas, lo que podría ser resultado de que las hembras tienden a aumentar de masa por un aumento de la masa del abdomen por motivos reproductivos, y así, la alometría negativa registrada para las extremidades sería sólo consecuencia de este factor, lo que es consistente con el exponente alométrico del abdomen, el cual se correlaciona con lo esperado por isometría para su masa (Tabla 1).

Nuestros resultados muestran que el dimorfismo sexual en tamaño de *Grammostola rosea*, se debe a la masa corporal, ya que la longitud de las extremidades de los machos son mayores a la de las hembras, lo que también involucra una alometría negativa de las patas en este último sexo (Fig. 31). Esto indica que aun cuando el incremento de tamaño de la hembra podría estar asociado a una mayor adecuación biológica, ésta no está asociada al tamaño de las extremidades locomotoras sugiriendo que las hembras no poseen presiones a favor de una mayor eficiencia locomotora tal como lo hacen los machos.

Los pedipalpos tuvieron una longitud menor en los machos que en las hembras, incluso con respecto a su tamaño, lo que está descrito por Foelix (2011) y se debe a que los machos poseen en el último segmento de los pedipalpos (i. e. tarso) el bulbo reproductivo, con lo que se observa más abultado pero de menor longitud que el de las hembras.

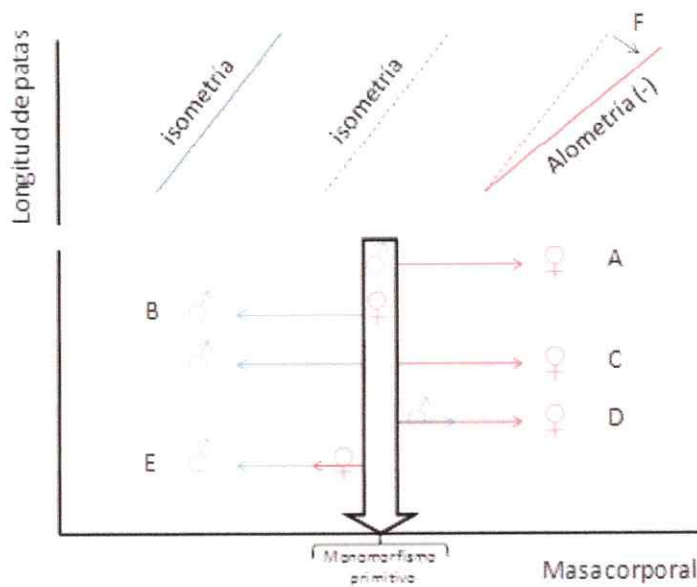


Figura 31. Diferentes hipótesis para explicar el dimorfismo sexual en tamaño en arañas a partir de un ancestro monomórfico. Incremento de tamaño de tamaño por parte de la hembra (A); reducción de tamaño por parte del macho (B); Incremento de la hembra y reducción del macho (C); Aumento de tamaño de ambos, pero en mayor magnitud en la hembra (D); reducción de tamaño de ambos, pero en mayor magnitud en el macho (E). Según Hormiga et al. (1995, 2000), los análisis filogenéticos apoyarían A, C y D. Nuestros resultados muestran que de forma adicional, las hembras poseen alometría negativa en las extremidades locomotoras (F) (ver texto).

El abdomen también resultó ser de mayor tamaño en hembras, aun eliminando el efecto de la masa, lo que es explicado por la presencia del aparato reproductor de la hembra, por lo que las hembras tienden a tener abdómenes de mayor volumen respecto a su masa que los machos.

Estos resultados en conjunto con los del análisis multivariado resumen que las diferencias que existen entre los sexos de *Grammostola rosea* son robustas y se deben en mayor medida a que los machos tienen masas menores, longitudes de patas mayores, pedipalpos proporcionalmente más cortos y abdómenes proporcionalmente más pequeños que las hembras.

El dimorfismo sexual puede estar originado por diferentes combinaciones de presiones de selección: i) sólo a favor del incremento de tamaño de la hembra, lo que es apoyado por la hipótesis de ventaja sobre la fecundidad, la que indica una correlación entre tamaño corporal y tamaño de postura (Head, 1995; Prenter et al., 1999); ii) sólo a favor de la reducción de tamaño de los machos, que tiene diversas hipótesis (Ghiselin 1974; Reiss 1989; Elgar y Fahey 1996; Vollrath y Parker 1992; Moya-Laraño et al., 2002; Moya-Laraño et al., 2009; Grossi y Canals, 2014); iii) el incremento del tamaño de la hembra y la reducción de tamaño del macho en conjunto, y iv) el incremento o decrecimiento de ambos sexos, pero con magnitudes diferentes (Fig. 31). Hormiga et al. (1995, 2000) demostraron a través de un análisis filogenético con 80 géneros diferentes, que el rasgo monomórfico en tamaño en arañas es un estado primitivo y que el dimorfismo sexual es un carácter derivado que en algunas ocasiones se ha revertido incluso más de cinco veces en algunas

familias (Aranae, Argiopidae). Según el estudio de Hormiga et al. (2000), las presiones de selección que impulsan el dimorfismo sexual en tamaño también son variadas, pero en los clados estudiados concluyen que existe dimorfismo por un aumento del tamaño de la hembra en conjunto con una reducción de tamaño del macho, y en otras ocasiones existe un aumento de la hembra con un aumento nulo del tamaño del macho o bien un aumento de éste pero en menor magnitud que el incremento de la hembra. No se observó en ningún caso una reducción de tamaño de la hembra desde un punto de vista filogenético.

Desde un punto de vista adaptativo, se puede predecir si existe isometría o alometría de distintos rasgos entre sexos según la importancia en la competencia intrasexual (Green, 1999; Eberhard, 2000; Eberhard et al. 1998; Sánchez-Quiróz et al., 2012). Incluso, Eberhard et al., (1998) establecieron la hipótesis de "un tamaño para todos" (*one size fits all*), al reportar alometrías negativas para genitales de insectos y arañas. Esto se debería a que la selección sobre la genitalia de ambos sexos favorecería a tamaños intermedios, debido a que éstos serían más ventajosos para un ajuste apropiado durante la cópula.

Tomando en cuenta que la selección sexual debido a la competencia entre machos predice una alometría positiva en estructuras especializadas para la lucha (Darwin 1871, Andersson 1994, Fairbairn 1997, Eberhard et al., 2000), encontrar machos con extremidades más largas que las de las hembras es algo esperado, no solo por la importancia que éstas tienen durante la cópula (Felix 2011; Sánchez-Quiróz 2012), sino que para machos con comportamientos

cursoriales, tener extremidades de mayor longitud podría otorgarles mayores eficiencias locomotoras como se ha propuesto para otros organismos de locomoción terrestre (Grossi y Canals, 2010; Grossi y Canals, 2014).

En resumen, nuestros resultados apoyan la hipótesis que las arañas machos tienen un tamaño corporal menor y longitud de patas mayores que las hembras, lo que biomecánicamente resulta en menores costos de transporte y mayores velocidades locomotoras (Grossi y Canals, 2014).

Energética locomotora

El incremento de CO₂ en función del aumento de velocidad ha sido reportado para otros arácnidos e invertebrados (Herreid et al., 1981, Herreid y Full, 1983; Shillington y Peterson, 2002; Schmitz, 2004; 2005; Biancardi et al., 2011).

Para calcular el CoT_{min} no se tomó en cuenta la medida metabólica para V_O (TMR), ya que se sabe que la TMR es menor que el intercepto de la recta entre metabolismo y la velocidad de locomoción. Esto se explica por que el animal requiere energía para adoptar cierta posición durante su locomoción, lo que es llamado “costo de posición” (Herreid et al., 1981). Efectivamente tanto los machos como las hembras de nuestro estudio obtuvieron interceptos mayores a las de sus respectivas TMR, sin embargo, aun cuando las hembras tienen TMR mayores a la de los machos, son estos últimos los que poseen mayores interceptos, lo que sugiere que el “costo de posición” en machos es mayor al de las hembras. Según el estudio de Herred et al. (1981), para cucarachas tropicales (*Gromphadorhina portentosa*; 5,2 ± 0,8 gramos), el valor predicho por

el intercepto era de 2,4 veces la TMR, lo que es muy similar al valor encontrado en los machos de este estudio, en que se observó un factor de 2,43, mientras que las hembras mostraron un factor menor; 1,43. La diferencia intersexual del costo de posición, podría deberse a la mayor longitud de extremidades por parte de los machos. Por otro lado, esto podría estar indicando una diferencia crítica de locomoción entre sexos, la cual escapa a la observación directa del patrón de movimiento.

Para calcular la recta de CoT_{min} tampoco se utilizó el metabolismo durante V4, ya que según Shillington y Peterson (2002) durante esta velocidad (122,4 m h⁻¹), arañas de similar tamaño se encuentran fuera del rango de metabolismo aeróbico. Bajo este supuesto es que se calculó la VA_{max} , ya que consideramos que durante V4 los ejemplares se desempeñaban con un metabolismo aeróbico máximo sin capacidad de mostrar mayores tasas metabólicas.

En las hembras, existen diferencias en los valores de producción de CO₂ entre velocidades y todas las medidas metabólicas difieren significativamente entre sí. Tomando en cuenta que V4 es un 70% mayor que V3, mientras que la tasa metabólica no superó el 12%, difiriendo marginalmente ($p = 0,041$), por lo que se puede suponer que V4 se encuentra en algún punto de la asíntota metabólica respecto a la velocidad y posiblemente la producción de CO₂ no aumentará significativamente si se aumenta la velocidad.

Para machos, los resultados arrojaron diferencias metabólicas entre las diferentes velocidades, mientras que el test a posteriori indica diferencias entre

todas a excepción de V2 y V3 las que mostraron significación marginal ($P = 0,062$). Esto podría deberse a que durante V3 los machos ya estarían alcanzando el máximo metabólico, Sin embargo, las diferencias entre V3 y V4 ($p < 0,01$) muestran que V3 aun se encuentra en valores aeróbicos, ya que V4 aumenta significativamente los valores de producción de CO_2 .

Los resultados son consistentes con ambas predicciones de nuestra hipótesis, ya que el promedio de los CoT_{min} de los machos corresponde a $15,289 \mu\text{gCO}_2$ por cada metro recorrido, mientras que las hembras producen $21,337 \mu\text{gCO}_2$ por metro recorrido.

De la misma manera, los machos alcanzaron mayores VA_{max} que las hembras, lo que implica mayor eficiencia locomotora, tomando en cuenta que la maquinaria fisiológica que produce mayor energía por unidad de combustible se realiza a través de la respiración celular que consume O_2 y libera CO_2 , y así, el realizar trabajo locomotor mecánico anaeróbico, se interpreta como falta de eficiencia biomecánica, ya que no se está maximizando la cantidad de energía que se puede extraer por cantidad de combustible.

Ambos resultados en conjunto indican que los machos gastan menos energía por unidad de distancia recorrida que las hembras y que además logran velocidades superiores que las hembras a través de los mecanismos fisiológicos más eficientes que posee el organismo, por lo que podría mantenerla durante periodos más prolongados que si realizara el mismo trabajo mediante un proceso diferente (i.e. anaeróbico). Estas características locomotoras, asociadas a individuos machos con comportamientos de rastreo

activos, podrían estar reflejando una adaptación evolutiva bajo presiones de selección a favor de machos más eficientes desde un punto de vista de la energética metabólica de la biomecánica locomotora.

La naturaleza de las diferencias en CoT_{min} entre sexos, pueden ser adjudicada a la diferencia de tamaño corporal existente entre machos y hembras de esta especie ya que está descrito que a mayor tamaño corporal aumenta el CoT_{min} en un amplio espectro de tamaños incluyendo organismos de diferentes linajes (Taylor et al., 1982; Full y Tu, 1991; Biewener, 2003; Langman et al., 2012).

Tomando en cuenta que existen diferencias morfológicas entre sexos, se puede establecer una relación entre la alometría positiva de longitud de extremidades hallada en los machos de *Grammostola rosea* con respecto a su eficiencia locomotora (Grossi y Canals, 2014), lo cual ya ha sido documentado en algunos equidos, otro grupo taxonómico que utiliza la locomoción cursorial para trasladarse en un sistema donde la gravedad y la inercia son relevantes (Grossi y Canals, 2010).

Una de las razones por la cual se puede explicar una mayor eficiencia locomotora en machos, es que como la velocidad alcanzada por un organismo es el resultado del producto de la longitud por la frecuencia de zancada, y como los machos mostraron tener longitudes absolutas mayores que las de las hembras, se puede concluir que si ambos sexos se mueven con un mismo patrón de movimiento y con la misma frecuencia, los machos se trasladarán a una velocidad mayor que la de las hembras. Según el principio de similitud

dinámica (Alexander y Jayes, 1983) los animales aumentan las frecuencias de marcha mientras menor es su tamaño, por lo que en estricto rigor deberíamos concebir a machos pequeños con frecuencias y longitudes de zancada mayores a las de las hembras lo que es consecuente con nuestros resultados (Capítulo 2). De cualquier forma, una mayor velocidad alcanzada por los machos puede ser producto de la alometría de las extremidades, aun suponiendo similitud en las frecuencias de zancada (Grossi y Canals, 2014).

Nuestros resultados de machos pequeños con menores TMR que hembras de mayor tamaño son esperados según estudios metabólicos para muchas especies de invertebrados (Taylor et al., 1982; Alexander, 2003), pero son diferentes a los expuestos por Schillington (2005), en los cuales las TMR de tarántulas con dimorfismo sexual en tamaño, mostraron ser mayores en machos que en hembras. Schillington (2005) propuso que el mayor metabolismo de los machos se debería a una estrategia adaptativa para sostener las altas demandas de actividad locomotora que poseen los machos durante el rastreo de hembras (Shillington, 2005; Stoltey y Shillington, 2009). Sin embargo, existen estudios que muestran que la TMR no difiere entre sexos o incluso, al igual que en nuestros resultados, los machos expresan TMR menores que las hembras (Humphreys, 1977; Kotiaho, 1998). Independiente de la necesidad de realizar mayores esfuerzos para identificar patrones universales sobre las TMR en arañas, se sugiere que a nivel intraespecífico la teoría apoyaría nuestros resultados, ya que si un grupo de organismos posee altas demandas energéticas (e. g. activa locomoción), la selección natural favorecerá a aquellos

individuos que realicen con mayor eficiencia el mismo trabajo, por lo que se esperaría que dicho grupo evolucionara hacia individuos de bajo consumo energético. Según Shillington (2005, 2009), los machos debiesen tener mayores TMR que las hembras, esto según la hipótesis de Reinhold (1999), quien propone que existe un compromiso entre bajas TMR y altos costos de actividad. Esta hipótesis fue apoyada al comparar TMR de insectos voladores (alto costo de actividad) respecto a insectos no voladores (bajo costo de actividad), encontrando mayores TMR para aquellos insectos que utilizaban estrategias locomotoras de mayor gasto energético. Sin embargo, se considera en este estudio que a nivel intraespecífico, los compromisos supuestos por Reinhold para comparaciones interespecíficos no son correctos, y que la estrategia más parsimoniosa desde un punto de vista evolutivo de reducir en todo ítem el consumo energético para un animal de alta actividad cursorial y con baja frecuencia de ingesta de alimentos durante prolongadas temporadas de apareamiento, es reduciendo el tamaño corporal.

Si bien los resultados obtenidos en nuestro estudio apoyan nuestra hipótesis, al estandarizar los valores metabólicos por la masa de los individuos, los resultados cambian cualitativamente, ya que con excepción de la TMR ($t_{(48)} = 1,88$, $P = 0,13$), existen diferencias en el metabolismo por unidad de masa en las tres velocidades entre sexos (V1, $t_{(48)} = 5,41$, $P \ll 0,01$; V2, $t_{(48)} = 5,84$, $P \ll 0,01$; V3, $t_{(48)} = 4,75$, $P \ll 0,01$; V4, $t_{(48)} = 6,53$, $P \ll 0,01$), aun cuando el CoT_{min} por unidad de masa no difieren significativamente (test de homogeneidad de pendiente $F_{(1,146)} = 1,19$; $P = 0,28$; Fig.32).

En un estudio de Langman et al. (2012) en que se buscaba establecer cómo variaban los costos metabólicos de locomoción masa específicos entre individuos de una misma especie pero de diferente tamaño, se calcularon los CoT_{min} para elefantes africanos y asiáticos. Según el estudio de Langman et al. referente a las diferencias de CoT_{min} para especies filogenéticamente relacionadas, este rasgo metabólico cambia débilmente si se compara a nivel intraespecífico, ya que los individuos son fisiológica y morfológicamente lo suficientemente similares como para no encontrar diferencias en el consumo de energía por unidad de masa durante la locomoción, lo que concuerda con nuestros resultados de CoT_{min} masa-específico, el cual no arrojó diferencias entre sexos.

Que la TMR estandarizada no sea significativamente diferente entre sexos es poco esperado, ya que los organismos tienden a disminuir las TMR estándar (TMRs) mientras aumenta el tamaño del organismo, por lo que en el caso de nuestras arañas en que sí existen diferencias significativas en tamaño a favor de las hembras, podríamos esperar TMRs mayores en los machos; situación que no fue encontrada, lo que se puede interpretar (al igual que las conclusiones Langman et al., 2012) que la fisiología por unidad de gramo de organismo es similar entre sexos y que las diferencias entre TMR se deben principalmente al tamaño, lo que es apoyado por la ANCOVA con datos no estandarizados usando la masa como covariable ($F_{(1,47)} = 1,65$; $P = 0,21$).

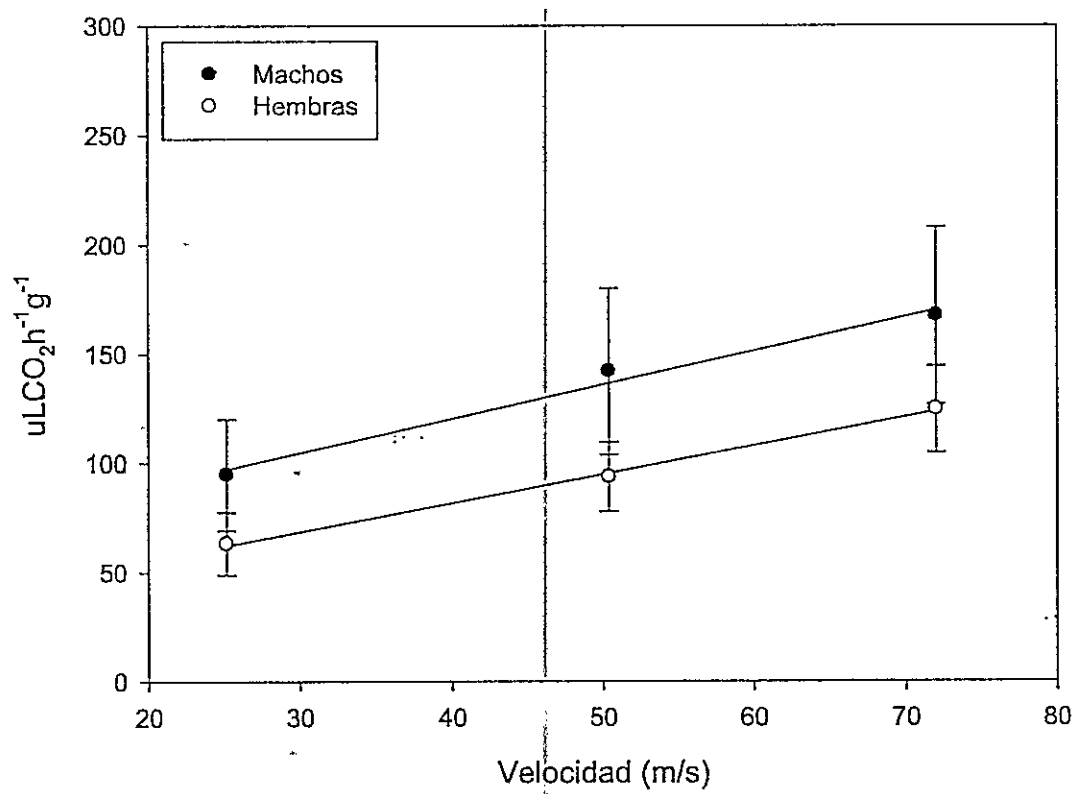


Figura 32. Regresión lineal entre metabolismo masa-específico ($\mu\text{LCO}_2\text{h}^{-1}\text{g}^{-1}$) y velocidad (m h^{-1}). Se utilizó solo V1, V2 y V3. La pendiente de la regresión corresponde al CoT_{\min} por unidad de gramo y no arrojaron diferencias significativas.

Sin embargo, la discusión sobre los valores de producción de CO₂ estandarizados en función de las diferentes velocidades al igual que los CoT_{min} por unidad de masa, son a nuestro parecer poco relevantes a la hora de realizar inferencias evolutivas a nivel intraespecífico respecto a nuestra hipótesis. Esto ya que el carácter bajo selección es el fenotipo metabólico del individuo completo, y no dicho carácter por unidad de masa, y si existen presiones de selección sobre los machos de arañas cursoriales para reducir la cantidad de energía utilizada tanto para la mantención fisiológica como para la locomoción de rastreo, entonces, una reducción del tamaño total del organismo sería una respuesta adaptativa, con lo cual, individuos de menor tamaño requerirían menor cantidad de energía que individuos de mayor talla para realizar la misma tarea locomotora.

Desempeño locomotor

Probablemente, la eficiencia locomotora no sea la única presión de selección responsable en el dimorfismo sexual en tamaño, ya que en casos extremos observados en algunas especies de arañas, donde el macho alcanza el 1% de la masa de la hembra (Araneae, Theridiidae; Ramos et al.; 2004), probablemente existan otros factores que extreman dicha característica, como por ejemplo, la velocidad de escalada mencionada por los trabajos de Moya-Laraño en su hipótesis gravitatoria (2002, 2008, 2009).

Ya que estos datos fueron colectados a través de la locomoción de las arañas sobre una trotadora con velocidades establecidas y discretas (V1, V2, V3, V4), es importante contrastar la discusión anteriormente señalada con datos

de movimientos naturales de arañas libres en una arena de experimentación.

Si bien toda la base teórica que respalda la hipótesis propuesta está relacionada con los machos como agentes buscadores de hembras y que debido a esa tarea, en un proceso evolutivo, éstos poseen eficiencias locomotoras, los experimentos aquí presentados no incluyen necesariamente comportamientos de machos buscando hembras. Aun cuando los machos utilizados eran adultos y en periodo reproductivo, no se considera que el proceder de los machos en este estudio era en virtud de búsqueda de hembras. De cualquier manera, si creemos que de ser cierta nuestra hipótesis de eficiencia locomotora de los machos respecto a las hembras, los caracteres registrados debiesen reflejar este mejor desempeño, aun cuando la acción de los machos no es necesariamente de búsqueda de hembras.

Con excepción de la velocidad promedio, ninguna variable se relaciona con la masa al analizar cada sexo por separado, lo que indica que las variables mencionadas son masa-independientes para cada sexo. Esto no es explicado por el rango estrecho de tamaños de cada sexo en el caso del porcentaje de actividad locomotora y velocidad máxima, ya que al considerar ambos sexos en conjunto, el rango de tamaños se duplica, mientras que la relación entre estas variables y la masa sigue siendo no significativa. En el caso del porcentaje de actividad respecto a la masa, los resultados nos indican que ninguna de las pendientes para cada sexo es diferente de cero y que tampoco existe diferencia significativa entre ellas. No encontramos efecto del sexo sobre la actividad de rastreo cuando se remueve el efecto de la masa, lo que indica que la actividad

locomotora, fue independiente de la masa y del sexo, lo que es consistente con resultados reportados previamente para arañas macho (Stoltey y Shillington, 2009).

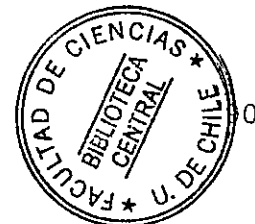
La velocidad máxima por su parte, podría ser relacionada a priori con la masa (Grossi y Canals, 2014; Moya-Laraño et al. 2002; Foellmer y Moya-Laraño 2007; Moya-Laraño et al., 2009) pero nuestros resultados muestran que el sutil decaimiento de la velocidad máxima registrada en el experimento no está relacionado con la masa, pero si con el sexo de los individuos, ya que los machos mostraron un comportamiento de deambulación a velocidades mayores que las hembras. Este resultado es consistente con las predicciones de este estudio, ya que se espera que machos con adaptaciones a mayores eficiencias locomotoras y con extremidades proporcionalmente más largas que las hembras, exhiban mayores desplazamientos por unidad de tiempo.

Estos resultados aportan a la discusión sobre la velocidad propuesta por la hipótesis gravitatoria (Moya-Laraño et al., 2002; Moya-Laraño et al., 2009), la cual predice velocidades superiores para arañas de menor tamaño. Si bien el coeficiente de la regresión lineal entre el logaritmo de la V_{max} y el logaritmo de la masa con la totalidad de los datos no fue significativamente diferente de cero ($P = 0,09$), es interesante que el coeficiente de regresión arrojado fue de $-0,38$. Realizando un análisis dimensional basado en que el cubo de la longitud es proporcional a la masa, este exponente se puede expresar en función de la longitud como $V_{max} \propto L^{(3 \times -0,38)} = L^{-1,14}$, lo que es consistente con lo predicho por la hipótesis gravitatoria ($V_{max} \propto L^{-1}$) y diferente a lo predicho bajo el criterio de

similitud dinámica ($V_{\max} \propto L^{0,5}$; Capítulo 1; Grossi y Canals 2014).

Sin embargo, la velocidad máxima a la que se refiere la hipótesis gravitatoria, corresponde a la velocidad de escalada (i. e. de subida) y no de velocidades en superficies horizontales como es el caso de este experimento. Las velocidades aquí registradas corresponden a la velocidad máxima que alcanzaron durante un rastreo natural, lo cual puede diferir con la velocidad máxima alcanzada por las mismas arañas durante un comportamiento natural o en condiciones en que las arañas sean forzadas a trasladarse a altas velocidades. De cualquier forma, los machos mostraron velocidades mayores que las hembras como conjunto.

Para la velocidad promedio, para cada sexo encontramos relaciones negativas con la masa, además de no ser significativamente distintas entre ellas. Sin embargo al remover el efecto de la masa las arañas macho tienen mayor velocidad promedio masa-específica que las hembras. Esto podría ser explicado por la diferente alometría entre los sexos (Capítulo 2), ya que una velocidad promedio (a diferencia de la velocidad máxima) se relaciona con un rasgo fisiológico de resistencia, lo que podría ser afectado en mayor medida por la masa muscular de combustión aeróbica, la cual puede mantener trabajo mecánico durante tiempos prolongados, a diferencia de una locomoción intermitente de alto rendimiento como la que se ha propuesto para arañas macho (Krafft y Pasquet, 1991; Weinstein y Full, 1992). Independientemente de los valores relativos, la velocidad promedio como valor absoluto, es mayor en machos que en hembras, lo que apoya nuestra hipótesis.



Si bien la dispersión de los datos de la distancia recorrida fue elevada respecto al promedio ($25,34 \pm 11,97$ m para machos; $43,35 \pm 27,96$ m para hembras), encontramos que los machos recorrieron distancias superiores que las hembras, lo que apoya nuestra hipótesis que en similares condiciones, son los machos los que se desplazarán una mayor distancia. Los coeficientes de regresión de esta variable con la masa no fueron significativamente distintos de cero para cada sexo, aun cuando con los datos en conjunto fue negativo y significativo, lo que indica que hay diferencias entre los sexos. Que los machos hayan recorrido una mayor distancia indica una conducta diferencial entre sexos, que apoya directamente nuestra hipótesis de la eficiencia de rastreo debido a las presiones de selección a favor de esta característica. Esta diferencia de camino recorrido entre individuos de diferente sexo sería explicada por el dimorfismo sexual de tamaño ya que al remover el efecto de la masa (ANCOVA), esta diferencia desaparece, lo que es consistente con nuestra hipótesis, que es precisamente la reducción de tamaño la que permite recorrer, en este caso, mayores distancias. Janowski-Bell y Horner (1999) reportaron traslados de machos adultos de una especie de tarántula (*Aphonopelma hentzi*) en terreno no superior a 95 metros por día, lo que es similar a lo que recorrieron nuestras arañas durante los 52 minutos que duró el experimento. En un estudio posterior, Stoltey y Shillington (2009) observaron 16 machos de *Aphonopelmaanax* que mostraron traslados entre 90-259 metros por día. En este último estudio, Stoltey y Shillington tampoco encontraron relación entre el tamaño de los machos y la distancia recorrida. Nuestro estudio difiere en la metodología de

estos estudios, ya que estos últimos fueron realizados con telemetría en terreno, mientras que nuestras arañas fueron colocadas en una arena de experimentación. Nuestras arañas mostraron proporcionalmente una mayor movilidad que los estudios mencionados. Una explicación probable es que se enfrentaban a un medio desconocido y realizaban actividad de reconocimiento o de escape de la arena experimental.

El ángulo crítico de adherencia no se relacionó con la masa para cada sexo por separado, pero sí existió una relación negativa al considerar todos los individuos en conjunto. Si realizamos un análisis de la araña durante el ángulo crítico (antes de caer), podemos calcular el coeficiente de roce de la araña a través de $\mu = f / N$, donde μ es el coeficiente de roce estático, f es la fuerza de roce durante la inclinación máxima, y N es la fuerza normal de reacción (Hecht, 1997). Así podemos establecer que el coeficiente de roce promedio para los machos es de 9,96 mientras que el de las hembras es de 2,43. Estos resultados no son consistentes con resultados reportados para *Aphonopelma seemanni* (Teraphosidae), donde se obtuvieron valores menores a 1,0 (Niederregger y Stanislav, 2006). Sin embargo, el diseño experimental del trabajo mencionado no utilizaba arañas vivas y solo se registró el coeficiente de roce para metatarsos individuales conectados a transductores de fuerza. Creemos que los organismos utilizan las propiedades anisotrópicas de los bellos lamelares (*scopula hairs*) para aumentar la cohesión con la superficie, esto hace que extremos inertes posean menos adherencia que los mismos extremos en arañas vivas, las cuales ajustan sus patas para brindarles un mayor contacto

(Niederegger y Stanislav, 2006). Aun cuando a través de los resultados no podemos determinar si estas diferencias se deben a las propiedades físicas de las extremidades de nuestras arañas o bien a diferencias conductuales, podemos concluir que los machos lograron tolerar inclinaciones mayores que las hembras.

Estos resultados apoyan nuestra hipótesis, ya que los machos de este estudio se desempeñaron mejor al momento de rastrear la arena experimental y de tolerar inclinaciones de sustratos lisos.

Si bien nuestros resultados son claros en apoyar nuestras hipótesis, éstos no resuelven de manera definitiva la pregunta sobre la identidad del carácter bajo presión de selección que forja el dimorfismo sexual en tamaño (DST) con machos pequeños presente en diversos clados de arañas.

Esta visión adaptativa frente al DST con machos pequeños asociado a menores costos de transporte, puede ser aplicado en menor o mayor medida a todo grupo taxonómico en que se observe a hembras sedentarias con machos itinerantes.

REFERENCIAS

- Aisenberg, A. y Viera C, Costa FG** (2007) Daring females, devoted males, and reversed sexual size dimorphism in the sand-dwelling spider *Allocosa brasiliensis* (Araneae, Lycosidae). *Behav Ecol Sociobiol* 62: 29–35
- Alexander, R. McN. y Jayes, S. A.** (1983) A dynamic similarity hypothesis for the gaits of cuadrupedal mammals. *Journal of Zoology* 201, 135-152.
- Alexander, R. McN.** (2003) Principles of animal locomotion. Princeton University Press, New Jersey, USA.
- Anderson, J. F. y Prestwich, K. N.** (1985) The physiology of exercise at and above maximal aerobic capacity in a theraphosid (tarantula) spider, *Brachypelma smithi*. *J. Comp. Physiol B*, 155: 529-539.
- Andersson, M.** (1994) Sexual Selection. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Baatrup, E. y Bayley, M.** (1993) Quantitative analysis of spider locomotion employing computer-automated video tracking. *Physiol and Behavior* 54: 83-90
- Biancardi, C. M., Fabrica, C. G., Polero, P. Loss, J. F. y Minetti, A. E.** (2011) Biomechanics of octopedal locomotion: kinematic and kinetic analysis of the spider *Grammostola mollicoma*. *J. Exp. Biol.* 214: 3433-3442.
- Biewener, A. A.** (2003) Animal locomotion. Oxford University Press, New York, USA.
- Blanckenhorn, W. U.** (2005) Behavioral causes and consequences of sexual size dimorphism. *Ethology* 111, 977–1016.
- Brandt, Y. y Andrade, M. C. B.** (2007a) Testing the gravity hypothesis of sexual

size dimorphism: are small males faster climbers? *Funct Ecol* 21: 379–385

Brandt, Y. y Andrade, M. C. B. (2007b) What is the matter with the gravity hypothesis? *Funct Ecol* 21: 1182–1183.

Canals, M., Salazar, M. J., Durán, C., Figueroa, D., Veloso, C. (2008) Respiratory refinements in the mygalomorph spider *Grammostola Rosea* Walckenaer 1837 (Aranae, Theraphosidae). *J Arachnol* 35: 481-486.

Christenson, T. E. (1989) Sperm depletion in the orb-weaving spider *Nephila clavipes* (Araneae, Araneidae). *J Arachnol* 17: 115-118.

Christenson, T. E. y Goist, K. C. (1979) Cost and benefits of male-male competition in the orb-weaving spider, *Nephila clavipes*. *Behav Ecol Sociobiol* 5: 87-92

Corcobado, G., Rodriguez-Girones, M. A., De Mas E, Moya-Laraño, J. (2010) Introducing the refined gravity hypothesis of extreme sexual dimorphism. *BMC Evolutionary Biology* 10:236-250.

Darwin, C. (1871) *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. John Murray, London.

Eberhard, W. G., Huber, B. A., Rodriguez, R. L., Briceño, R. D., Salas, I., y Rodriguez, V. (1998) One size fits all? Relationships between the size and degree of variation in genitalia and other body parts in twenty species of insects and spiders. *Evolution* 52:415-431.

Eberhard, W. G. (2000) Criteria for demonstrating postcopulatory female choice. *Evolution* 54:1047–1050

Elgar, M. A., Fahey, B. F. (1996) Sexual cannibalism, competition, and size

dimorphism in the orb-weaving spider *Nephila plumipes* Latreille (Araneae: Araneoidea). *Behav Ecol* 7: 195–198.

Elgar, M. A., Schneider, J. M. y Herberstein, M. E. (2000) Female control of paternity in the sexually cannibalistic spider *Argiope keyserlingi*. *Proc Roy Soc London B* 267: 2439-2443.

Elgar, M. A. (1998) Sperm competition and sexual selection in spiders and other arachnids. In *Sperm competition and sexual selection* (Birkhead TR and Moller AP Eds):pp. 307-339. Academic Press, New York.

Fairbairn, D. J. (1997) Allometry for sexual size dimorphism: Pattern and Process in the Coevolution of Body Size in Males and Females. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 28: 659-687.

Foelix, R.F. (1996) *Biology of Spiders*. Oxford University Press, New York.

Foelix, R.F. (2011) *Biology of Spiders*. Oxford University Press, New York.

Foellmer, M. W. y Fairbairn, D. J. (2005) Selection on male size, leg length and condition during mate search in a sexually highly dimorphic orb-weaving spider. *Oecologia* 142: 653–662.

Foellmer, M. W. y Moya-Larriño, J. (2007) Sexual size dimorphism in spiders: pattern and processes. In *Sex, Size and Gender roles: Evolutionary studies of sexual size dimorphism* (Fairbairn DJ, Blanckenhorn WU, Székely T Eds).pp 71-81. Oxford.

Full, R. J. y Tu, M. S. (1991) Mechanics of a rapid running insect: two-, four. And six-legged locomotion. *J. Exp. Biol.* 156: 215-231.

Ghiselin, M. T. (1974) *The economy of nature and the evolution of sex*.

Berkeley: University of California Press.

Garland, T. y Losos, J. B. (1994) Ecological morphology of locomotor performance in squamate reptiles. In *Ecological Morphology. Integrative Organismal Biology* (Wainwright PC, Reilly SM eds.) pp 240-302. University of Chicago Press, Chicago.

Green, A. J. (1999) Allometry of genitalia in insects and spiders: one size does not fit all. *Evolution* 53(5): 1621-1624.

Grégoric, M. y Kiesbuy, H. (2011) Optimal foraging, not biogenetic law, predict spider orb web allometry. *Naturwissenschaften* 100: 263-268.

Grossi, B. y Canals, M. (2010) Comparison of the Morphology of the Limbs of Juvenile and Adult Horses (*Equus caballus*) and Their Implications on the Locomotor Biomechanics. *J Exp Zool* 313 A: 292-300.

Gunnarson, B. y Jhonson, J. (1990) Protandry and moulting to maturity in the spider *Pityohyphantes phrygianus*. *Oikos* 59: 205-212.

Günther, B. y Morgado, E. (1996) Duality in physiological time: Euclidean and fractal. *Biol Res* 29: 305-311.

Günther, B. y Morgado, E. (2003) Dimensional analysis revised. *Biol Res* 36: 405-410.

Haukioja, E., y Neuvonen, S. (1985), The relationship between size and reproductive potential in male and female *Epirrita autumnata* (Lep., Geometridae). *Ecological Entomology*, 10: 267-270.

Head, G. (1995) Selection on fecundity and variation in the degree of sexual size dimorphism among spider species (class Araneae). *Evolution* 49: 776-781.

- Hecht, T.** (1997). *Physics*. 2d ed. Brooks/Cole, Pacific Grove, CA.
- Herreid II, C. F., Prawel, D. A. y Full, R. J.** (1981) Energetics of Running Cockroaches. *Science*, 212: 331-333.
- Hoyt, D. F. y Taylor, C. R.** (1981) Gait and the energetics of locomotion in horses. *Nature* 292, 239-240.
- Hormiga, G., Eberhard, W. G. y Coddington, J. A.** (1995) Web-construction behavior in Australian *Phonognatha* and the phylogeny of nephiline and tetragnathid spiders (Araneae: Tetragnathidae). *Austr J Zool* 43: 313-364.
- Hormiga, G., Scharff, N. y Coddington, J. A.** (2000) The phylogenetic basis of sexual size dimorphism in orb-weaving spiders (Araneae: Orbiculariae) *Sys Biol* 49:435-462.
- Herreid II, C. F. y Full, R. J.** (1984) Cockroaches on a treadmill: aerobic running. *J. Insect Physiol.* 30: 395-403.
- Janowski-Bell, M. E. y Horner, N. V.** (1999) Movement of the male brown tarantula, *Aphonopelma hentzi* (Aranae, Theraphosidae), using radio telemetry. *J. Arachnol.* 27: 503-512.
- Kasumovic, M. M., Bruce, M. J., Herberstein, M. E. y Andrade, M. C. B.** (2007) Risky mate search and mate preference in the golden orb-web spider (*Nephila plumipes*). *Behav Ecol* 18: 189-195.
- Krafft, B. y Pasquet, A.** (1991) Synchronized and rhythmical activity during the prey capture in the social spider *Anelosimus eximius* (Araneae, Theridiidae). *Insect Soc.* 38: 83-90.
- Kruger, O.** (2005) The evolution of reversed sexual size dimorphism in hawks,

falcons and owls: a comparative study. *Evolutionary Ecology* 19, 467–486.

Lambert, R. y Teissier, G. (1927) Théorie de la similitude biologique. *Ann. Physiol (Paris)* 3: 212-246.

Langman, V. A., Rowe, M. F., Roberts, T. J. Langman, N. V. y Taylor, C. R. (2012) Minimum cost of transport in Asian elephant: do we really need a bigger elephant? *J. Exp. Biol.* 215: 1509-1514.

LeGrand, R. S. y Morse, D. H. (2000) Factors driving extreme sexual size dimorphism of a sit and wait predator under low density. *Biol J Linn Soc* 71: 643-664.

Lighton, J. R. B., Brownell, P. H., Joos, B. y Turner, R. J. (2001) Low metabolic rate in scorpions: implications for population biomass and cannibalism. *J Exp Biol* 204: 607-613.

Medler, S. (2002) Comparative trends in shortening velocity and force production in skeletal muscles. *Am J Physiol: Reg Int Comp Physiol* 283: R368-R378.

McMahon, T. A. (1983) *On size and life*. Scientific American Library, New York.

Moya-Laraño, J., Halaj, J. y Wise, D. H. (2002) Climbing to reach females: Romeo should be small. *Evolution* 56: 420–425.

Moya-Laraño, J., Vinkovic, D., De Mas, E., Corcobado, G. y Moreno, E. (2008) Morphological evolution of spiders predicted by pendulum mechanics. *PLoS ONE* 3(3): e1841. doi:10.1371/journal.pone.0001841

Moya-Laraño, J., Vinkovic, D., Allard, C. M. y Foellmer, M. W. (2009) Optimal climbing speed explains the evolution of extreme sexual size dimorphism in

spiders. *J Evol Biol* 22: 954-963.

Nespolo, R. F., Correa, L., Pérez-Apablaza, C. X., Cortés, P. y Bartheld, J. L. (2011) Energy metabolism and the postprandial response of Chilean tarantulas, *Euathlus truculentus* (Araneae: Theraphosidae). *Comp. Biochem. Physiol. A*. 159: 379-382.

Niederegger, S. y Stanislav, N. G (2006) Friction and adhesion in the tarsal and metatarsal scapulae of spiders. *J. Comp. Physiol. A* 192: 1223-1232.

Niven, J. E. y Schaarlemann, P. W. (2005) Do insect metabolic rates at rest and during flight scale with body mass? *Biol Lett* 1: 346-349.

Prenter, J., Elwood, R. W. y Montgomery W. I. (1999) Sexual size dimorphism and reproductive investment by female spiders: a comparative analysis. *Evolution* 53 (6) 1987-1994.

Prenter, J., Perez-Staples, D. y Taylor, P. W. (2010a) Functional relations between locomotor performance traits in spider and implications for evolutionary hypotheses. *BMC Research Notes*. 3: 306-311.

Prenter, J., Perez-Staples, D. y Taylor, P. W. (2010a) The effects of morphology and substrate diameter on climbing and locomotor-performance in male spiders. *Funct Ecol* 24: 400-408.

Ramos, M., Irschick, D. J. y Christenson, T. E. (2004) Overcoming an evolutionary conflict: Removal of a reproductive organ greatly increases locomotor performance. *Proc Nat Acad Scie* 101: 4883-4887.

Reiss, M. J. (1989) *The Allometry of Growth and Reproduction*. Cambridge University Press, Cambridge.

Rensch, B. (1960) Evolution above the species level. Columbia University Press, New York.

Robinson, M. H. y Robinson, B. (1976) The ecology and behavior of *Nephila maculate*: a supplement. Smith Contr Zool 218: 1-21.

Rogowitz, G. L. y Chappell, M. A. (2000). Energy metabolism of eucalyptus-boring beetles at rest and during locomotion: gender makes a difference. *J. Exp. Biol.* 203, 1131-1191.

Sánchez-Quiróz, C., Arévalo E., y Barrantes G. (2012) Static allometry and sexual size dimorphism in *Centruroides margaritatus* (Scorpiones: Buthidae) *The Journal of Arachnology* 40:338–344

Santos, A. J. (2007). Evolucao do dimorfismo sexual de tamanho em aranhas (2007) In *Ecologia e Comportamento de Aranhas* (Gonzaga MO, Santos AJ & Japyassú HF eds.) pp 137-165. Editora Interciencia, Rio de Janeiro.

Schmidt-Nielsen, K. (1972). Locomotion. energy cost of swimming, flying and running. *Science* 177, 222-228.

Shillington, C. (2002) Thermal ecology of male tarantulas (*Aphonopelma anax*) during the mating season. *Can. J. Zool.* 80(2): 251-259.

Shillington, C. y Peterson, C.C. (2002) Energy metabolism of male and female tarantulas (*Aphonopelma anax*) during locomotion. *J. Exp. Biol.* 205: 2909-2914.

Shillington, C. (2005) Inter-sexual differences in resting metabolic rates in the Texas tarantula, *Aphonopelma anax* *Comp. Biochem. Physiol. A.* 142: 439-445.

Shillington, C. y McEwen (2006) Activity of juvenile tarantulas and around the maternal burrow. *J. Arachnol.* 34: 261-265.

- Simpson, M.** (1995) Covariation of spider egg and clutch size: the influence of foraging and parental care. *Ecology*, 76: 795-800.
- Snell, H. L., Jennings, R. D., Snell, H. M. y Harcourt, S.** (1988). Intrapopulation variation in predator-avoidance performance of Galapagos lava lizards: the interaction of sexual and natural selection. *Evol. Ecol.* 2, 353-369.
- Spagna, J. C. y Peattie, A. M.** (2012) Terrestrial locomotion in arachnids. *J. Insect Physiol* 58: 599-606.
- Stearns, S. C.** (1992) The evolution of life histories. Oxford University Press, Oxford, USA.
- Stern, D. L. y Emlen, D. J.** (1999) The developmental basis for allometry in insects. *Development* 126, 1091-1101.
- Stoltey, T. y Shillington, C.** (2009) Metabolic rates and movements of the male tarantula *Aphonopelma anax* during the mating season. *Can. J. Zool.* 87 1210-1220.
- Taylor, C. R., Heglund, N. C. y Maloiy, M. O.** (1982) Energetics and mechanics of terrestrial locomotion. *J Exp Biol* 97: 1-21.
- Tseng, M. y Rowe, L.** (1999) Sexual dimorphism and allometry in the giant water strider *Gigantometra gigas*. *Can. J. Zool.* 77: 923-929.
- Uhl, G. y Vollrath, F.** (1998) Little evidence for size-selective sexual cannibalism in two species of *Nephila* (Araneae). *Zoology* 101: 101-106.
- Vollrath, F. y Parker, G. A.** (1992) Sexual dimorphism and distorted sex ratios in spiders. *Nature* 360: 156-159.

Weinstein, R. B y Full, R. J. (1992) Intermittent exercise alters endurance in an eight-legged ectotherm. *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.* 262: R852-R859.

White, C. y Seymour, R. (2005) Allometric scaling of mammalian metabolism. *J Exp Biol* 208: 1611-1619.

Wilson, D. M. (1967) Stepping patterns in tarantula spiders. *J. Exp Biol* 47: 133-151.

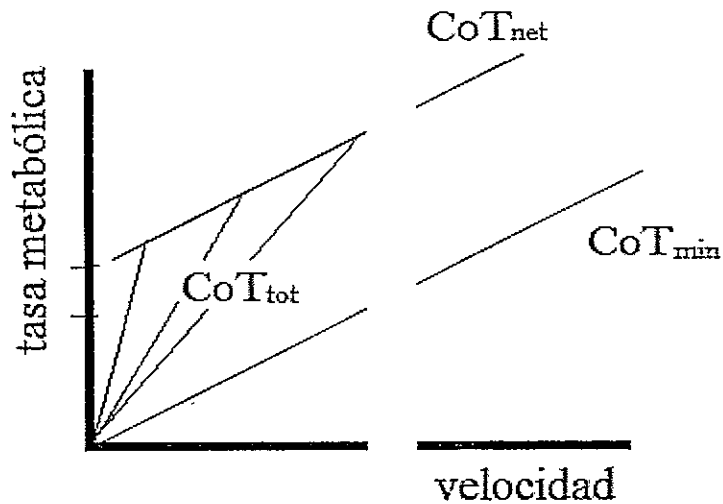
Zamudio, K.R. (1998) The evolution of female-biased sexual size dimorphism: a population-level comparative study in horned lizards (*Phrynosoma*). *Evolution* 52, 1821–1833.

ANEXO

Costo de Transporte (CoT)

En un gráfico de tasa metabólica en función de la velocidad a la cual se traslada un organismo, el cociente entre el valor de la tasa metabólica y la velocidad ((Energía/Tiempo) / (Distancia/Tiempo)), que se puede representar como la pendiente desde el origen a cualquier punto de la función, corresponde al gasto energético por unidad de distancia del organismo (Energía/Distancia) el cual es llamado Costo de Transporte o CoT (Hoyt and Taylor, 1981). Sin embargo, en artículos relacionados con el metabolismo de transporte, se ha utilizado diferentes definiciones para nombrar y calcular el consumo de oxígeno por unidad de distancia.

A continuación se definirán los diferentes términos utilizados en el análisis de una función lineal entre tasa metabólica y velocidad, como se observa frecuentemente en la locomoción pedestre de animales terrestres (Schmidt-Nielsen, 1972; Herreid and Full, 1984; Shillington and Peterson, 2002).



- Costo de Transporte neto (CoT_{net}) corresponde a la pendiente de la recta que relaciona la tasa metabólica con la velocidad (es constante para un organismo con una función lineal entre tasa metabólica y velocidad).
- Costo de Transporte total (CoT_{tot}) corresponde a la pendiente de la recta de origen (0,0) y que intersecta a la función metabólica (por esta razón es que el CoT_{tot} es función de la velocidad y es mayor a bajas velocidades).
- Costo de Transporte mínimo (CoT_{min}) corresponde al mínimo valor del CoT_{tot} , el cual se calcula como el CoT_{tot} cuando la velocidad tiende a infinito, el cual coincide con el CoT_{net} .

El intercepto suele ser mayor a la tasa metabólica basal (endotermos) o a la tasa metabólica en reposo (ectotermos). Esto se debería principalmente a los costos asociados a la posición adoptada para trasladarse (Schmidt-Nielsen, 1972; Herreid et al., 1981).

REFERENCIAS:

Herreid II, C. F., Prawel, D. A. y Full, R. J. (1981). Energetics of Running Cockroaches. *Science* 212, 331-333.

Herreid II, C. F. y Full, R. J. (1984). Cockroaches on a treadmill: aerobic running. *J. Insect Physiol.* 30, 395-403.

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

Schmidt-Nielsen, K. (1972). Locomotion. energy cost of swimming, flying and running. *Science* 177, 222-228.

Shillington, C y Peterson, C. C. (2002) Energy metabolism of male and female tarantulas (*Aphonopelma anax*) during locomotion. *Journal of Experimental Biology* 205, 2909-2914