

UCH-FC
MSG-B
I 681
C. 1

¿AFECTA LA MASA CORPORAL AL DESEMPEÑO LOCOMOTOR
EN PEQUEÑOS MAMÍFEROS?
FACTORES QUE DETERMINAN LA VELOCIDAD DE TRANSICIÓN
ENTRE EL TROTE Y EL GALOPE EN *OCTODON DEGUS*

Tesis
entregada a la
Universidad de Chile
en cumplimiento parcial de los requisitos para optar
al grado de Magíster en Ciencias Biológicas con Mención en Ecología y
Biología Evolutiva

Facultad de Ciencias

por



José Alejandro Iriarte Díaz

Enero de 2003

Director de tesis: Dr. Rodrigo A. Vásquez

FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACIÓN
TESIS DE MAGÍSTER

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

JOSÉ ALEJANDRO IRIARTE DÍAZ

ha sido aprobada por la Comisión de Evaluación de la tesis como requisito
para optar al grado de Magíster en Ciencias Biológicas, con mención en
Ecología y Biología Evolutiva, en el examen de Defensa de Tesis rendido el
día 3 de Enero de 2003.

Director de Tesis:

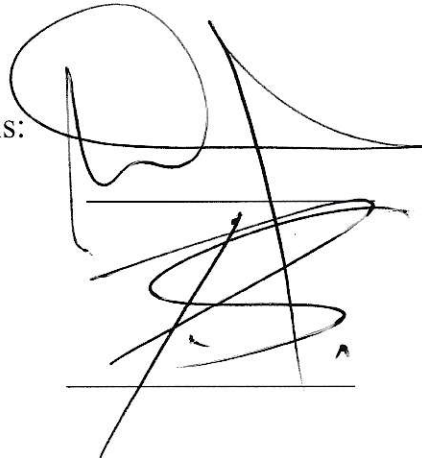
Dr. Rodrigo A. Vásquez



Comisión de Evaluación de Tesis:

Prof. Mauricio Canals

Dr. Pablo Sabat



AGRADECIMIENTOS

Agradezco a todas las personas que me ayudaron, de una manera u otra, a completar el largo proceso de la tesis. En particular, quisiera agradecer a mi director de tesis, Rodrigo A. Vásquez, por su ayuda y amistad. A Francisco Bozinovic por sus consejos y la posibilidad de usar su laboratorio. A Bruno Grossi y Omar Larach por su entusiasmo y ayuda con la “máquina” y los animales. A Daniela, Claudia, Camila, Bárbara, Andrea, Conejo y Rony, por la compañía en esos interminables viernes. A los cabros del laboratorio... razones no faltan.

También quisiera agradecer al proyecto Fondecyt 1990049 a Rodrigo A. Vásquez, a la beca de término de tesis del Centro para Estudios Avanzados en Ecología e Investigaciones en Biodiversidad P99-103-F-ICM y a la beca nº 9 del Departamento de Postgrado y Postítulo de la Universidad de Chile.

ÍNDICE

LISTA DE TABLAS	v
LISTA DE FIGURAS	vi
RESUMEN	1
ABSTRACT	3
INTRODUCCIÓN	4
OBJETIVOS	12
HIPÓTESIS Y PREDICCIONES	13
MATERIALES Y METODOS	16
<i>Animales</i>	16
<i>Velocidad de transición entre el trote y el galope</i>	17
<i>Tasa de consumo de oxígeno y costo de transporte</i>	18
RESULTADOS	20
<i>Velocidad de transición entre el trote y el galope</i>	20
<i>Tasa de consumo de oxígeno y costo de transporte</i>	23
DISCUSIÓN	29
CONCLUSIONES	36
REFERENCIAS	37

LISTA DE TABLAS

	Página
Tabla 1: Costo de transporte (media \pm EE) a la velocidad de transición entre el trote y el galope (V_{t-g}) considerando la masa total del organismo (M_{total}) o sólo la masa metabólicamente activa (M_{mact}). La significancia estadística fue estimada mediante un χ^2 de Friedmann. Los superíndices en cada valor indican la significancia estadística entre los tres tratamientos para cada masa.	24

LISTA DE FIGURAS

	Página
Figura 1: Predicciones sobre la V_{t-g} y los costos de transporte frente a aumentos experimentales de la masa corporal derivadas de las hipótesis energética, mecánica y dinámica.	15
Figura 2: Frecuencia de paso en función de la velocidad de carrera para todos los individuos medidos. Los círculos corresponden a los individuos trotando y los triángulos a animales corriendo. Los símbolos negros corresponden a individuos controles, los símbolos grises a los individuos inyectados y los símbolos blancos a los individuos engordados. Los datos se presentan como media \pm EE.	21
Figura 3: Tasa de consumo de oxígeno en función de la velocidad de carrera para todos los individuos medidos. Los círculos negros corresponden a los animales controles; los triángulos blancos a los animales inyectados; y los cuadrados grises a los animales engordados.	25
Figura 4: Costo de transporte en función de la velocidad de carrera para todos los individuos medidos. Los símbolos como en Fig. 3. Las flechas indican la velocidad a la que ocurrió la transición entre el trote y el galope para cada tratamiento.	26
Figura 5: Costo de transporte (media \pm EE) medido antes (columnas negras) y después (columnas grises) de la V_{t-g} en los distintos tratamientos.	28

RESUMEN

Observaciones de que mamíferos de gran tamaño y aves ven afectado su desempeño locomotor por aumentos en su masa corporal ha llevado a pensar que debería ocurrir lo mismo en pequeños mamíferos, implicando un aumento en el riesgo de depredación con aumentos en masa. Sin embargo, el escaso conocimiento de los factores y condiciones que restringen la locomoción terrestre, en particular en mamíferos de pequeño tamaño corporal impiden las extrapolaciones. Para determinar la importancia de la masa corporal sobre la locomoción en mamíferos de pequeño tamaño, se utilizaron manipulaciones experimentales de la masa corporal del roedor caviomorfo *Octodon degus* y se evaluaron los efectos sobre el consumo de oxígeno y la velocidad de transición entre el trote y el galope (V_{t-g}). No se encontró evidencia de un correlato entre la velocidad de esta transición y el costo energético de transporte en ninguno de los tratamientos, lo que descarta la idea de una transición determinada por factores energéticos. Además, no se observó variación en la V_{t-g} de individuos con masa aumentada respecto de los individuos controles, lo cual se contradice con la idea de que el desempeño locomotor en pequeños mamíferos disminuye con aumentos en la masa corporal. Esto indica que la transición entre marchas no estaría determinada por factores mecánicos, a diferencia de lo que se ha observado en mamíferos grandes (e.g., caballos). Los resultados, en cambio, son consistentes con las predicciones del modelo de similitud dinámica, indicando que la transición entre marchas sería necesaria cuando la relación

entre las fuerzas inerciales y gravitatorias del cuerpo alcanzan un determinado valor, posiblemente para mantener la estabilidad a medida que aumenta la velocidad.

ABSTRACT

Observations that the locomotor performance of large-sized mammals and birds is affected by increments in their body mass has lead to the idea that the same pattern should be found in small mammals, implying an increase in their predation risk due to mass increments. However, the scarce knowledge of the factors and conditions that constrain terrestrial locomotion, in particular those of small mammals, make it difficult to extrapolate from these results. In order to determine the importance of body mass on small mammal locomotion, I used experimental manipulations of body mass in the caviomorph rodent *Octodon degus* and the effects on both the running metabolism and the speed of the trot-gallop transition (V_{t-g}) were evaluated. No evidence was found of a correlation between metabolism and gait transition in all treatments, not supporting the energetic-based gait transition hypothesis. There was no change in the V_{t-g} between the added-mass treatments compared with the control treatment, in disagreement with the idea of a reduction in the locomotor performance due to body mass increment. Also, this result indicates that the gait transition is not determined by mechanical factors, contrary to what is observed in large mammals. The results are consistent with predictions derived from the dynamic similarity hypothesis, suggesting that the transition between gaits is necessary when the relation between the inertial and gravitational forces reaches a certain value, in order to keep the stability of the body as the organism increase its running speed.

INTRODUCCIÓN

Los animales sufren variaciones estacionales en la masa corporal, asociadas a mantención de reservas energéticas y/o a períodos reproductivos (Cuthill & Houston, 1997). El aumento de masa de un organismo tiene una serie de costos entre los que se incluye un aumento en el gasto metabólico (Taylor *et al*, 1980; Schmidt-Nielsen, 1984) y disminución en el desempeño locomotor (Cuthill & Houston, 1997). Estudios en locomoción han asociado un aumento en la masa corporal (tanto por aumento en la grasa corporal como por preñez) con una disminución en el desempeño locomotor, principalmente en la habilidad de escape (véase Witter & Cuthill, 1993). Estos trabajos están basados en endotermos voladores (aves y quirópteros), donde la masa afecta fuertemente la aerodinámica, principalmente sobre la carga alar disminuyendo el desempeño del vuelo (Witter & Cuthill, 1993; Norberg, 1994). Por el contrario, para vertebrados terrestres son escasos los trabajos que han estudiado el efecto de la masa corporal sobre parámetros de la locomoción. Para la locomoción terrestre, que se basa en la generación de fuerza contra el suelo a través de las extremidades, las leyes que rigen los movimientos son esencialmente diferentes a las de la locomoción aérea, la cual se basa en la generación de fuerzas de empuje a través de velocidades de aire diferenciales sobre las alas (McGowan, 1999). Aún no está claramente establecido cómo afecta la masa corporal sobre el desempeño locomotor en animales terrestres. Se ha observado que la gravidez puede disminuir las velocidades de escape y/o la capacidad de mantener

alguna velocidad sostenida en lagartos (véase Garland & Losos, 1994 para referencias). Para mamíferos terrestres, estudios en caballos han mostrado que aumentos experimentales en la masa corporal disminuyen la velocidad a la que ocurre la transición entre marchas (e.g., entre trote y galope; Farley & Taylor, 1991). Sin embargo, no existen estudios de este tipo en pequeños mamíferos (e.g., roedores), los cuales no experimentarían las mismas limitantes de la locomoción que los grandes mamíferos (véase más adelante) y reaccionarían de distinta manera a los cambios en la masa corporal (Bertram & Biewener, 1990; Biewener, 1990; Christiansen, 1999; Economos, 1981).

Los animales utilizan distintos tipos de marchas dependiendo de la velocidad a la que se desplazan. Una marcha se define como un patrón de locomoción característico de un rango limitado de velocidades descrito por ciertas variables, las cuales (una o más) cambian discontinuamente en las transiciones a otras marchas (Alexander, 1989). Por ejemplo, en la transición entre marchas, los animales bípedos disminuyen significativamente la fracción de tiempo que una extremidad está apoyada sobre el suelo respecto al tiempo total de un paso (un paso corresponde al ciclo de movimiento entre dos pisadas consecutivas con el mismo pie; Alexander, 1989). En mamíferos cuadrúpedos se pueden separar las marchas en simétricas y asimétricas. Las marchas simétricas son aquellas en que las pisadas de un par de extremidades están uniformemente espaciadas en el tiempo, mientras que en las marchas asimétricas, las extremidades no presentan dicha uniformidad (Hildebrand, 1995). Además, en animales

cuadrúpedos se pueden distinguir tres tipos principales de marchas: (i) caminata, marcha simétrica utilizada a bajas velocidades, sin fases aéreas, es decir, siempre hay al menos una extremidad apoyada en el suelo; (ii) trote, marcha simétrica utilizada a velocidades medias, donde las extremidades diagonalmente opuestas trabajan sincrónicamente con fases aéreas; y (iii) galope, marcha asimétrica con fases aéreas utilizada a altas velocidades (véase McMahon, 1984). Durante el trote, la frecuencia de paso aumenta linealmente con la velocidad. En la transición del trote al galope, la frecuencia de paso se hace independiente de la velocidad (Heglund *et al*, 1974; Heglund & Taylor, 1988). La velocidad a la que ocurre esta transición (V_{t-g}) ha sido considerada como una “velocidad fisiológicamente similar” (*sensu* Heglund *et al*, 1974; Biewener, 1983a), ya que los animales que corren a dicha velocidad se encontrarían a una velocidad equivalente (McGowan, 1999). El objetivo de esta tesis será evaluar las consecuencias de variaciones en la masa corporal sobre el desempeño locomotor en pequeños mamíferos. Se utilizará la V_{t-g} para evaluar el desempeño locomotor, en vez de otras mediciones como la velocidad máxima o resistencia de carrera (Garland & Losos, 1994), ya que su determinación puede ser fácilmente obtenida y mantenida en cintas de carrera (e.g., Hoyt & Kenagy, 1988) y la energía metabólica es obtenida casi completamente en forma aeróbica (Hoyt & Kenagy, 1988).

Existen tres hipótesis sobre los mecanismos que determinarían el cambio de marchas. Sin embargo, ninguna de éstas es generalizable a todos los mamíferos y ningún estudio previo las ha evaluado simultáneamente. La primera hipótesis está basada en los

costos energéticos de la locomoción. Según esta hipótesis la transición entre marchas ocurre a velocidades que minimizan los costos energéticos (Hoyt & Taylor, 1981; Alexander, 1989; Farley & Taylor, 1991). Hoyt & Taylor (1981) documentaron que el costo de transporte en caballos, medido como gasto metabólico por unidad de distancia recorrida, presenta una forma cóncava respecto a la velocidad en cada marcha, alcanzando un mínimo costo energético a un valor intermedio entre la velocidad mínima y máxima de cada marcha. Por lo tanto, ciertas velocidades favorecen un cambio a una marcha energéticamente más económica. Estos autores también demostraron que dentro de cada marcha los caballos prefieren un rango de velocidades de desplazamiento donde el costo de transporte se minimiza, patrón que se observa en un amplio rango de mamíferos (Pennycuick, 1975; Perry *et al*, 1988). Sin embargo, Hoyt & Taylor (1981) no evaluaron si la transición entre marchas ocurría a velocidades que minimizaran los costos energéticos.

Una segunda hipótesis para explicar la transición entre marchas se ha propuesto como un mecanismo de redistribución de las fuerzas sobre las extremidades que permitiría disminuir la presión sobre éstas (Biewener & Taylor, 1986; Farley & Taylor, 1991). Esta hipótesis postula que la transición entre marchas ocurre a velocidades que minimizan las fuerzas ejercidas sobre las extremidades. Los mamíferos, en un amplio rango de masas, mantienen durante la locomoción valores de presión máxima sobre sus extremidades (en huesos, músculos y tendones) muy similares (Biewener, 1983b; Rubin & Lanyon, 1984). Biewener & Taylor (1986) observaron que las fuerzas sobre las

extremidades de mamíferos cuadrúpedos aumentan linealmente con la velocidad dentro de cada marcha, y que en la transición del trote al galope, ocurre una disminución en las fuerzas aplicadas sobre los huesos. Los valores de presión en las extremidades durante la V_{t-g} obtenido por Biewener & Taylor (1986) son similares a los obtenidos para otros mamíferos, a pesar de las diferencias en masa corporal y en velocidad absoluta, indicando que la velocidad a la que ocurre la transición podría estar determinada por un valor crítico de presión sobre las extremidades (Rubin & Lanyon, 1982; Biewener *et al*, 1983). Farley & Taylor (1991) pusieron a prueba esta hipótesis en caballos, aumentando experimentalmente la masa corporal. Dichos autores encontraron que animales con masa adicional presentaron V_{t-g} menores a las observadas en animales sin masa adicional, pero los niveles de presión sobre las extremidades durante la transición de marchas fueron similares, indicando un determinante mecánico de la transición. Sin embargo, este resultado no puede ser generalizado a otros mamíferos de menor tamaño (e.g., roedores), ya que la masa corporal los afecta en menor grado (véase más adelante).

La tercera explicación proviene de la hipótesis de similitud dinámica de Alexander & Jayes (1983), que dice que la transición entre marchas ocurre a velocidades donde se mantiene constante la relación entre fuerzas gravitacionales e inerciales. Dicha hipótesis entrega una potencial teoría unificadora de los efectos de la gravedad y el tamaño (i.e., fuerzas inerciales) sobre la biomecánica de la locomoción (Donelan & Kram, 1997). De igual modo a como el modelo de similitud geométrica postula que dos cuerpos son similares cuando uno se hace idéntico al otro al multiplicar todas sus longitudes por un

mismo factor λ (Alexander, 1989), el modelo de similitud dinámica establece que dos cuerpos en movimiento son similares cuando uno se hace idéntico al otro al multiplicar todas sus longitudes, tiempos y fuerzas por los factores λ , τ y ϕ , respectivamente (Günther, 1975; Alexander, 1989). Así, por ejemplo, el movimiento de dos péndulos de diferente longitud oscilando a través del mismo ángulo serán dinámicamente similares (Alexander, 1989). Para el caso de la locomoción terrestre, la razón entre las fuerzas que actúan sobre dos cuerpos (i.e., fuerza inercial / fuerza gravitacional) deben ser iguales para que dichos cuerpos presenten similitud dinámica (Kram *et al*, 1997). Esta razón entre fuerzas es conocida como el número de Froude (Fr) (véase Donelan & Kram, 1997):

$$Fr = \frac{mv^2/L}{mg}$$

Esta ecuación puede ser reducida a $Fr = v^2/gL$, donde m es la masa corporal, v es la velocidad de desplazamiento del cuerpo, g es la aceleración de gravedad, y L es la longitud efectiva de una extremidad, que para animales terrestres corresponde a la altura de la cadera (McGowan, 1999). El número de Froude, como número adimensional puede ser entendido como una velocidad estandarizada relativa (McGowan, 1999). Por lo tanto, puntos equivalentes de la locomoción, como la transición entre marchas, ocurrirían al mismo número de Froude (McGowan, 1999). Por ejemplo, Kram *et al* (1997) encontraron que la transición entre marchas, en humanos que eran sometidos a distintas gravedades, ocurría al mismo número de Froude. En consecuencia, la transición entre una marcha y otra puede ser entendida como una respuesta a la mantención de la

similitud dinámica con cambios en la velocidad de movimiento. Sin embargo, no existen estudios que pongan a prueba esta hipótesis en mamíferos cuadrúpedos, los cuales presentan patrones dinámicos de movimiento distintos al de los mamíferos bípedos (Cavagna *et al*, 1977; Blickhan & Full, 1993; Farley *et al*, 1993).

¿Cuál hipótesis explica el cambio de una marcha a otra? Si la transición ocurre como un mecanismo para reducir los costos energéticos, se espera que aumentos experimentales en la masa corporal no alteren la V_{t-g} y que este punto corresponda a la velocidad que minimice los costos energéticos. Se ha visto que en ratas, perros y humanos a los que se les aumenta la masa corporal artificialmente, el gasto energético total aumenta proporcionalmente con la masa añadida y este aumento es independiente de la velocidad a la que se desplace el individuo (Taylor *et al*, 1980). Por lo tanto, variaciones en la masa corporal no modificarían la forma de la relación entre la velocidad de carrera y el costo energético de transporte.

Si el cambio de marcha está determinado por factores mecánicos, entonces aumentos de masa deberían producir disminuciones en la velocidad de transición, como ha sido observado en caballos (Farley & Taylor, 1991).

Finalmente, si la transición entre el trote y el galope estuviera determinada por la mantención de la similitud dinámica del individuo, ésta tendría que ocurrir siempre al mismo número de Froude. Como este número es independiente de la masa corporal,

variaciones experimentales de ésta no debieran producir modificaciones en la velocidad de transición del trote al galope. Sin embargo, no existen estudios que hayan puesto a prueba esta hipótesis rigurosamente.

En esta tesis se estudió el efecto de variaciones experimentales de la masa corporal sobre el desempeño y la energética de la locomoción en un roedor diurno de Chile central, *Octodon degus* (Caviomorpha). Las modificaciones experimentales de masa corporal se hicieron naturalmente, mediante incremento en cantidad de tejido, y artificialmente, mediante adición de una carga física, dentro de los rangos naturales descritos en poblaciones de degus durante escalas de tiempo pequeñas y estacionales (e.g., preñez; Veloso & Bozinovic, 2000).

OBJETIVOS

El objetivo general de esta tesis fue evaluar las consecuencias de variaciones en masa corporal, en un rango ecológicamente relevante, sobre el desempeño locomotor en un pequeño mamífero. El objetivo específico fue establecer los factores que determinan la velocidad de transición del trote al galope en función de las hipótesis energética, mecánica y dinámica, previamente descritas.

HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

Las tres hipótesis que podrían explicar la transición del trote al galope en pequeños mamíferos y que serán evaluadas en esta tesis son:

- i) *Hipótesis energética*: la transición entre marchas ocurriría a velocidades que minimizan los costos energéticos de transporte. Esta hipótesis predice que aumentos en masa corporal no producen modificaciones en la velocidad de transición del trote al galope y que ésta se correlaciona con el mínimo gasto energético (véase Fig. 1).
- ii) *Hipótesis mecánica*: la transición entre el trote y el galope sería un mecanismo de redistribución de las fuerzas aplicadas, y por tanto, de las presiones ejercidas sobre las extremidades. Animales que presentan transiciones de marchas determinadas mecánicamente responderían a aumentos en la masa corporal mediante disminuciones en la V_{t-g} y no habría necesariamente una correlación con los mínimos gastos energéticos (véase Fig. 1).
- iii) *Hipótesis dinámica*: la transición entre marchas sería necesaria para poder mantener en equilibrio las relaciones entre las fuerzas gravitatorias e inerciales del cuerpo en movimiento y así mantenerlo estable. Cambios en la masa corporal no variarían V_{t-g}

y ésta no estaría correlacionada con los costos energéticos de transporte (véase Fig.

1).

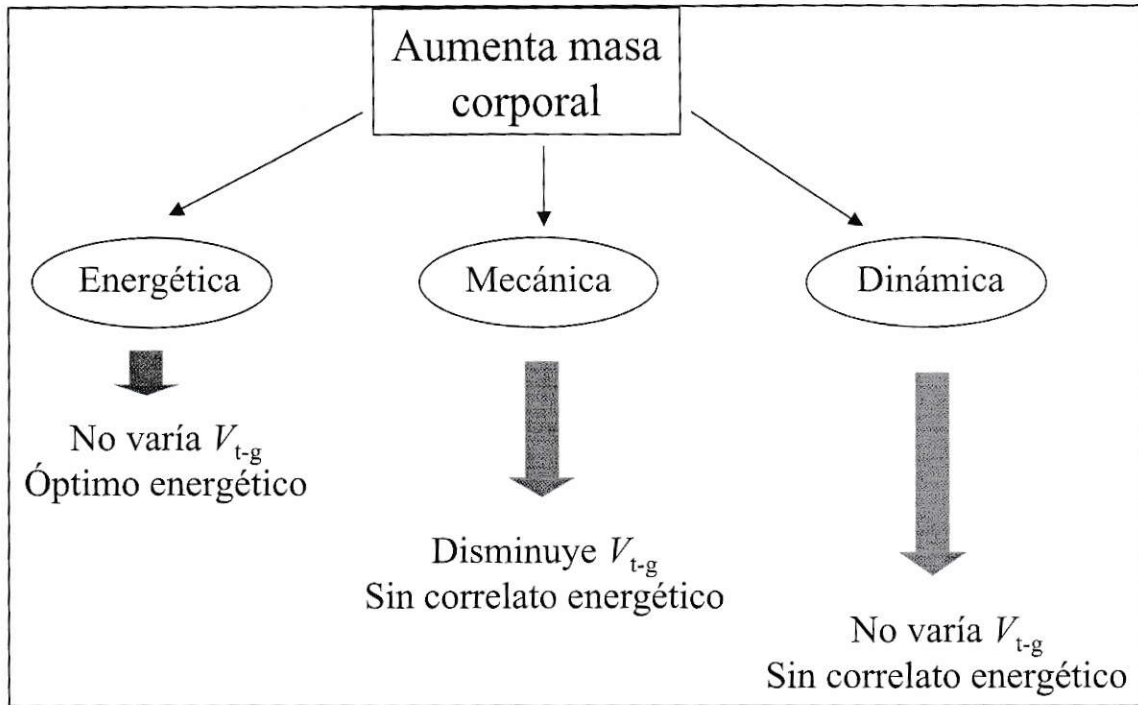


Figura 1. Predicciones sobre la V_{t-g} y los costos de transporte frente a aumentos experimentales de la masa corporal derivadas de las hipótesis energética, mecánica y dinámica.

MATERIALES Y MÉTODOS

Animales

Treinta machos de *Octodon degus* fueron capturados en Lampa y en La Dehesa, los que fueron mantenidos en cajas plásticas (30x30x15 cm) con alimento y agua *ad libitum*. Los animales fueron entrenados a correr en una cinta de carrera dentro de una cámara metabólica de acrílico. Se seleccionaron 11 animales que mantuvieron un buen desempeño durante la etapa de entrenamiento, los cuales presentaron una masa corporal inicial promedio de $180,4 \pm 6,2$ g. Estos animales fueron asignados, en forma aleatoria, a tres tratamientos: (a) control, masa corporal inicial sin modificación, M_i , (b) sobrealimentado, animales sobrealimentados con pellet de conejo que alcanzaron un peso 20% superior a M_i , y (c) inyectados, animales con masa aumentada artificialmente 20% sobre M_i mediante una inyección intraperitoneal de una solución salina al 0,9% (véase Jones, 1986). En un experimento previo donde se aplicó la misma metodología sobre *O. degus* (Bozinovic *et al*, en revisión) se observó que inyecciones intraperitoneales de solución salina no producían modificaciones en el metabolismo en reposo, indicando que el procedimiento no generaría estrés fisiológico en los individuos (e.g., bradicardia).

Aumentos naturales de masa corporal por incremento de tejido pueden estar dados por incrementos de tejidos metabólicamente inactivos (e.g., tejido adiposo), por

incremento de tejidos metabólicamente activos (e.g., músculo, órganos) o por ambos. Esto podría tener consecuencias en los resultados observados sobre la velocidad de transición entre marchas y en los costos energéticos de transporte. Para controlar este efecto, se realizaron determinaciones de porcentaje de grasa corporal mediante un sistema de análisis proximal, basado en la obtención de lípidos mediante extracción con éter de petróleo en muestras secadas a 100 °C (véase Van Soest, 1982), de dos grupos de 3 individuos cada uno. Un grupo correspondió a animales controles, y el otro a animales sobrealimentados. Mediante la sustracción del porcentaje de grasa corporal de la masa total del organismo (M_{total}) se estimó la masa metabólicamente activa de cada individuo (M_{mact}), esto es, la masa sin incluir grasa corporal.

Velocidad de transición entre el trote y el galope

La determinación de la velocidad de transición fue realizada a partir de la frecuencia de paso de individuos desplazándose sobre la cinta de carrera a distintas velocidades. Como fue mencionado anteriormente, dentro de cada marcha se puede ajustar la frecuencia de paso en función de la velocidad de desplazamiento con una línea recta, de manera que la velocidad de transición será estimada a partir de la intersección de las regresiones para trote y para galope (véase Heglund & Taylor, 1988).

La frecuencia de paso de cada velocidad fue determinada a través de grabaciones en video (Canon *AI Digital*, velocidad de obturación 1/500 s y con un generador de

códigos de tiempo Horita *TG-50*) del roedor corriendo a una velocidad constante y cronometrando el intervalo de tiempo de una secuencia de pasos del pie delantero izquierdo. Se seleccionaron las extremidades delanteras debido a que presentan una menor variabilidad que las extremidades traseras. Cada estimación fue obtenida a partir de una secuencia de al menos 10 pasos consecutivos con un error entre el 1 y el 2%, para cada individuo.

Para comparar la velocidad de transición del trote al galope entre los tratamientos se utilizó un ANOVA de una vía de medidas repetidas.

Tasa de consumo de oxígeno y costo de transporte

La tasa de consumo de oxígeno instantánea (Bartholomew *et al*, 1981) fue medida en ensayos de aproximadamente tres minutos usando un sistema de respirometría de flujo abierto (Sable Systems, Henderson, Nevada). El respirómetro consistía en una cinta motorizada de 46 x 17 cm encerrada en una cámara metabólica de acrílico de 46 x 22 x 17 cm que fue mantenido a temperatura ambiente (19-21°C). El aire seco fue extraído de la cámara metabólica a una tasa de 4012 mL min⁻¹ (siguiendo metodología de Hoyt & Kenagy, 1988) y pasado a través de gránulos absorbentes de CO₂ (Baralime® = Ba(OH)₂) y gránulos absorbentes de agua (Drierite® = CaSO₄). El consumo de oxígeno fue monitoreado con un analizador de oxígeno electro-químico (modelo S-3A/I; Ametek, Pittsburg, Pennsylvania) cada 0,5 s. La tasa de oxígeno fue calculada como mL

$\text{O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ con la ecuación 4a de Withers (1977). La presión barométrica y la temperatura ambiente fueron registradas diariamente y todos los gases fueron corregidos a temperatura y presión estándar. Para la obtención del costo de transporte (en $\text{mL O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ km}^{-1}$), la tasa metabólica fue dividida por la velocidad a la que fue obtenida. Previo a cada medición, se le permitió al roedor acostumbrarse a la cámara metabólica con la cinta detenida alrededor de 10 min. Cuando el roedor se mantuvo inmóvil y la tasa de consumo de oxígeno se estabilizó, la cinta fue llevada rápidamente a la velocidad de carrera deseada. Fueron descartadas aquellas mediciones donde el animal no mantuvo una posición constante en la cinta.

Si la velocidad de transición entre el trote y el galope fuera un mecanismo optimizador del gasto energético, entonces se esperaría una diferencia entre el metabolismo energético anterior y posterior al cambio de marcha. Para evaluar esto, se tomó la diferencia entre el promedio de las dos mediciones previas a la transición y el promedio de las dos mediciones posteriores a la transición, y se estimó el valor de significancia mediante una prueba no paramétrica para muestras pareadas de Wilcoxon. Para comparar los valores del costo de transporte entre los tres tratamientos se utilizó un ANOVA en bloques no paramétrico (prueba de Friedman). Todos los análisis se realizaron un $\alpha = 0,05$ y los datos se presentan como media \pm error estándar.

RESULTADOS

Velocidad de transición entre el trote y el galope

Los animales corrieron sobre la cinta en un rango de velocidades entre 0,6 y 1,4 m s⁻¹, y presentaron una relación lineal positiva entre la frecuencia de paso y la velocidad de la cinta, hasta cierta velocidad donde se observa un cambio en la pendiente de la curva (Fig. 2). Esta velocidad corresponde a la velocidad de transición entre el trote y el galope, V_{t-g} (Fig. 2). La velocidad a la que ocurrió la transición entre marchas fue consistente entre todos los individuos medidos y entre los distintos tratamientos. El cambio de marcha en animales controles ocurrió a una velocidad de $1,049 \pm 0,016$ m s⁻¹, mientras que para animales inyectados y sobrealimentados, la V_{t-g} fue de $1,035 \pm 0,017$ y $1,042 \pm 0,017$ m s⁻¹, respectivamente, sin encontrarse diferencias significativas entre los tratamientos (ANDEVA medidas repetidas, $F_{2,20} = 1,401$, $P > 0,1$, potencia = 0.265). Los valores encontrados son levemente mayores a la predicción de 1,012 m s⁻¹ para la transición trote-galope de un mamífero de 180 g (siguiendo la ecuación alométrica de Heglund *et al*, 1974). El número de Froude para la V_{t-g} fue de $2,815 \pm 0,087$, $2,741 \pm 0,090$ y $2,778 \pm 0,093$ para animales controles, inyectados y engorgados, respectivamente. No mostraron diferencias significativas (ANDEVA medidas repetidas, $F_{2,20} = 1,375$, $P > 0,1$, potencia = 0.261).

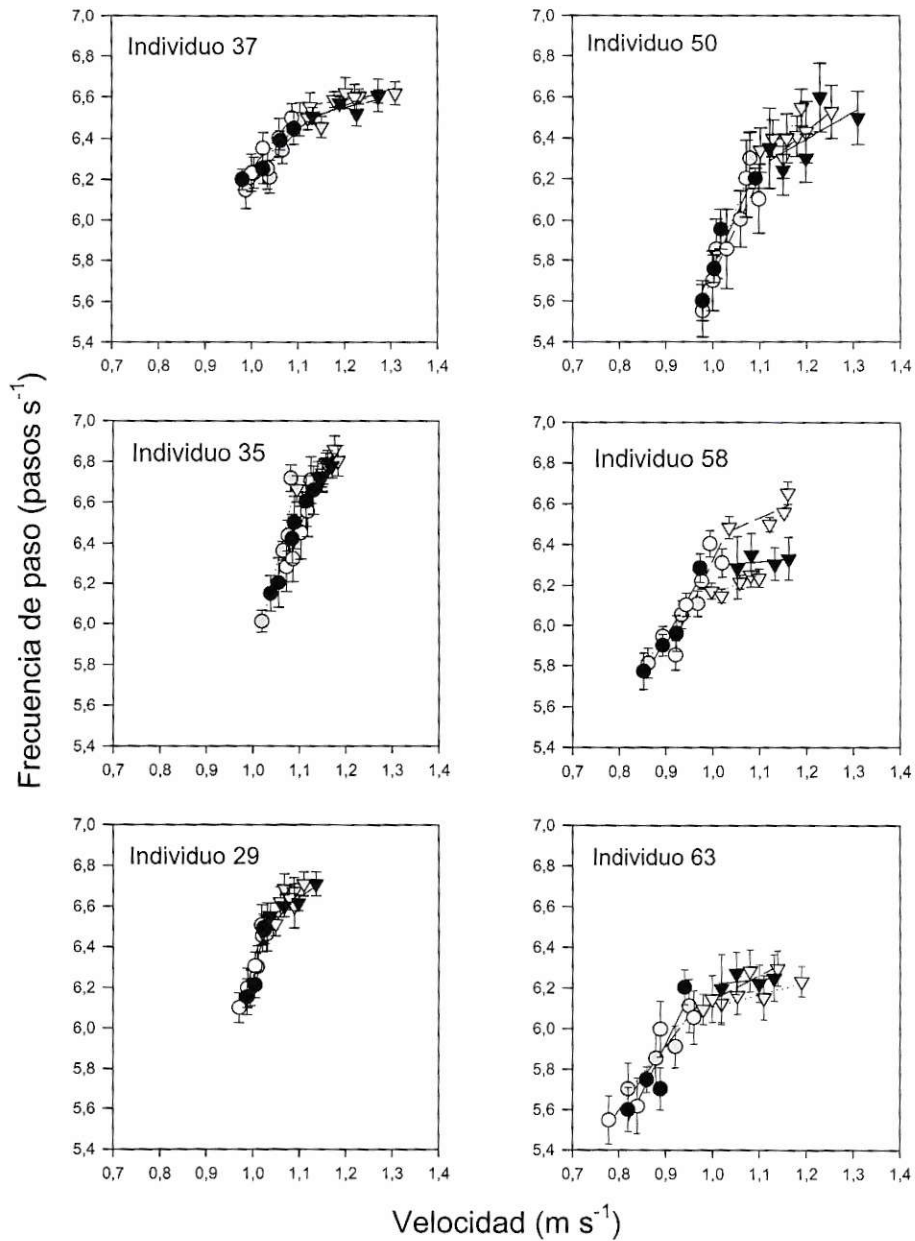


Figura 2. Frecuencia de paso en función de la velocidad de carrera para todos los individuos medidos. Los círculos corresponden a los individuos trotando y los triángulos a animales corriendo. Los símbolos negros corresponden a individuos controles, los símbolos grises a los individuos inyectados y los símbolos blancos a los individuos engordados. Los datos se presentan como media \pm EE.

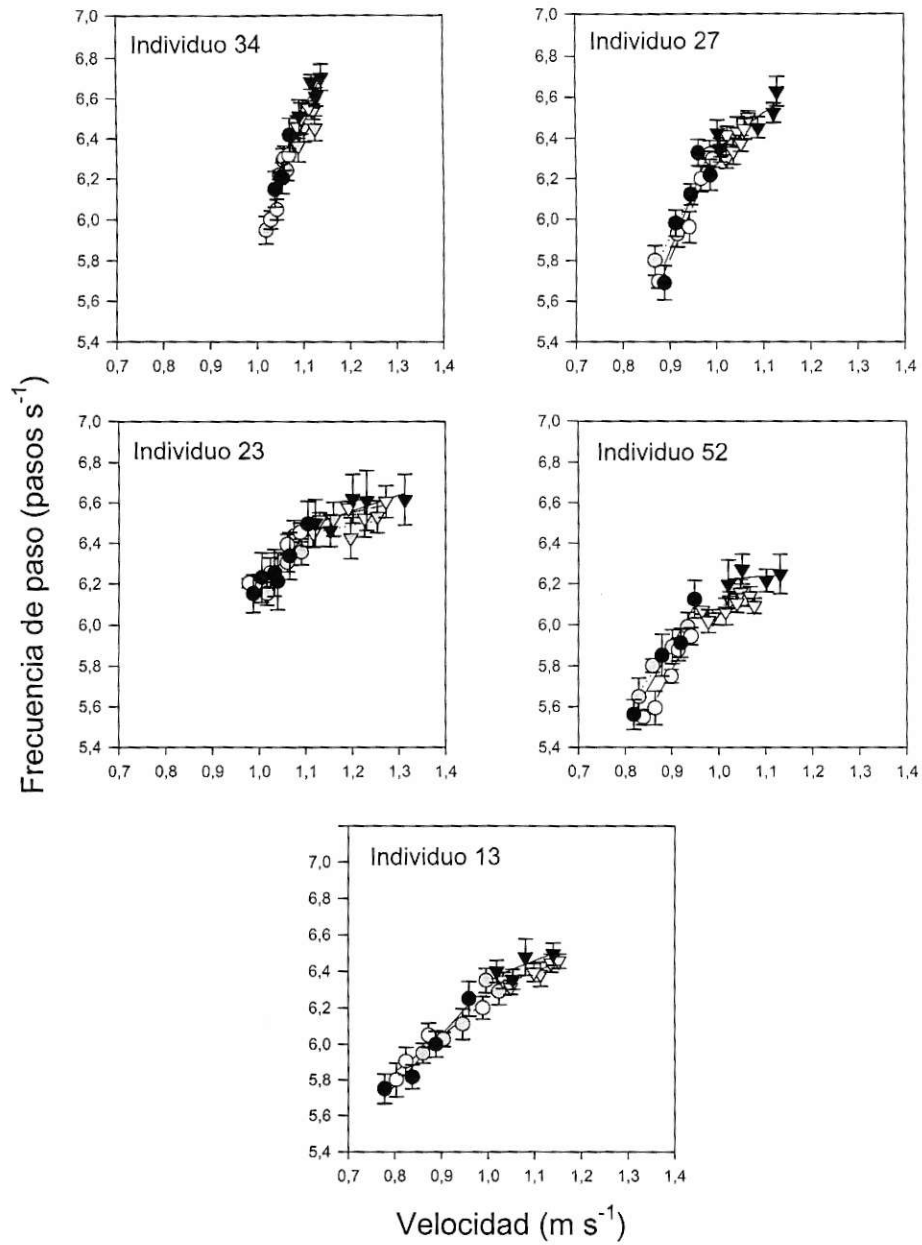


Figura 2. Continuación.

Tasa de consumo de oxígeno y costo de transporte

Para las mediciones del metabolismo de carrera, seis animales mantuvieron una velocidad constante durante las mediciones. El resto de los individuos no fueron considerados para este análisis. La tasa de consumo de oxígeno aumentó con la velocidad de desplazamiento en todos los individuos medidos (Fig. 3), en concordancia con lo observado para otros animales del mismo tamaño corporal (Taylor & Heglund, 1982; Taylor *et al*, 1982). Por otro lado, el costo de transporte tiende a un valor constante a distintas velocidades para todas las condiciones experimentales (Fig. 4). Comparaciones del costo de transporte anterior y posterior a la transición trote-galope no mostraron diferencias significativas en ninguno de los tratamientos (control: $T^+ = 15$, $P = 0,345$, potencia = 0.117; inyectado: $T^+ = 17$, $P = 0,173$, potencia = 0.119; engordado: $T^+ = 11$, $P = 0,917$, potencia = 0.053; véase Fig. 5), por lo tanto se agruparon para tener una estimación del costo de transporte en la V_{t-g} (Tabla 1). Se observaron diferencias significativas en los costos de transporte entre los distintos tratamientos, siendo menor para individuos controles que para individuos engordados (prueba de Friedmann, $\chi^2 = 9,333$, $g.l. = 2$, $P = 0,0094$; Tabla 1).

Tabla 1. Costo de transporte (Media \pm EE) a la velocidad de transición entre el trote y el galope (V_{t-g}) considerando la masa total del organismo (M_{total}) y sólo la masa metabólicamente activa (M_{mact}). Los superíndices en cada valor indican la significancia estadística entre los tres tratamientos para cada masa.

	Costo de transporte (mL O ₂ g ⁻¹ km ⁻¹)			χ^2	<i>P</i>
	Control	Inyectado	Engordado		
M_{total}	2,64 \pm 0,10 ^a	3,00 \pm 0,16 ^{a,b}	3,09 \pm 0,17 ^b	9,33	0,0094
M_{mact}	3,19 \pm 0,12 ^a	3,62 \pm 0,19 ^{a,b}	4,04 \pm 0,22 ^b	10,33	0,0057

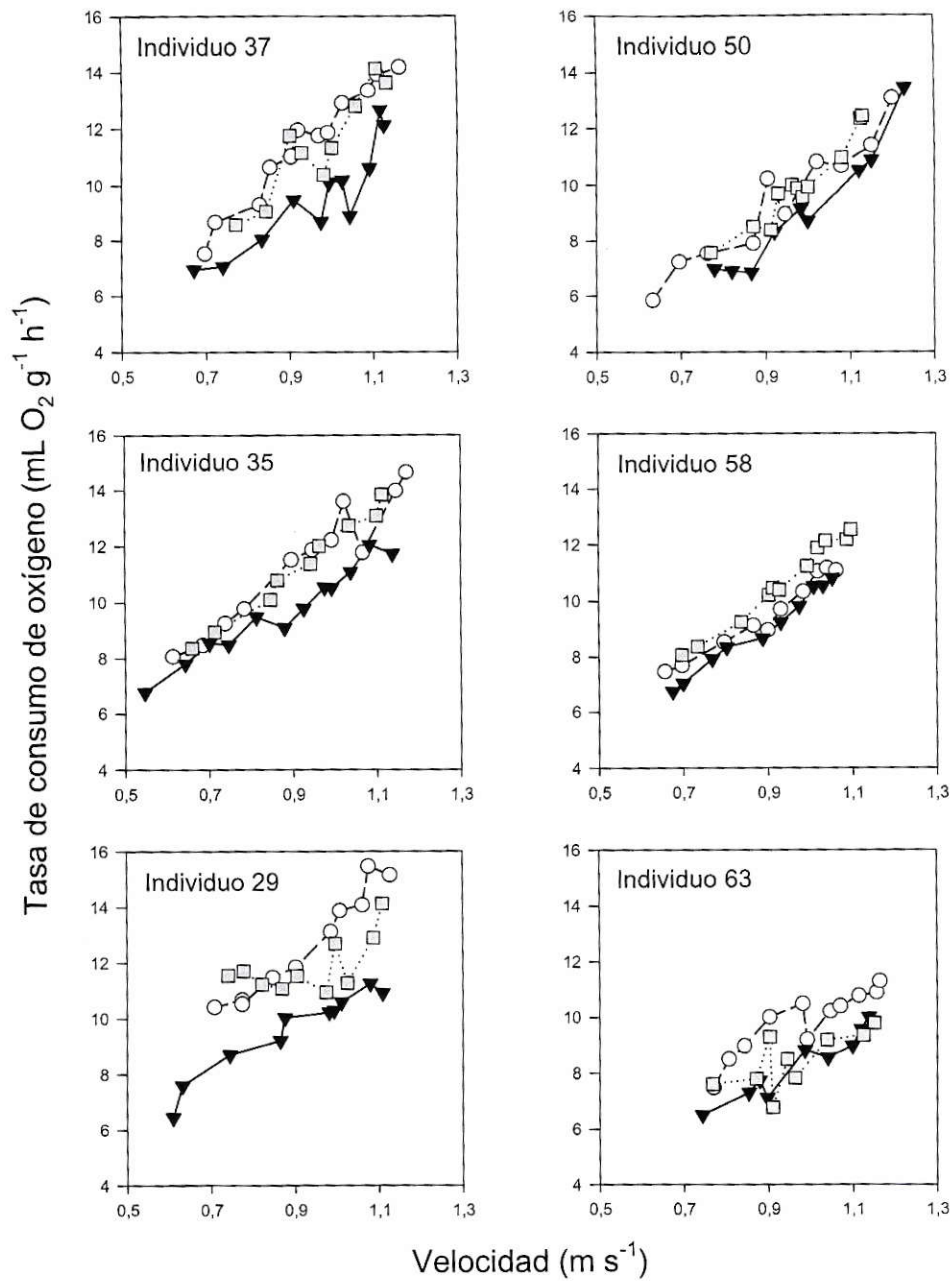


Figura 3. Tasa de consumo de oxígeno en función de la velocidad de carrera para todos los individuos medidos. Los círculos negros corresponden a los animales controles; los triángulos blancos a los animales inyectados; y los cuadrados grises a los animales engordados.

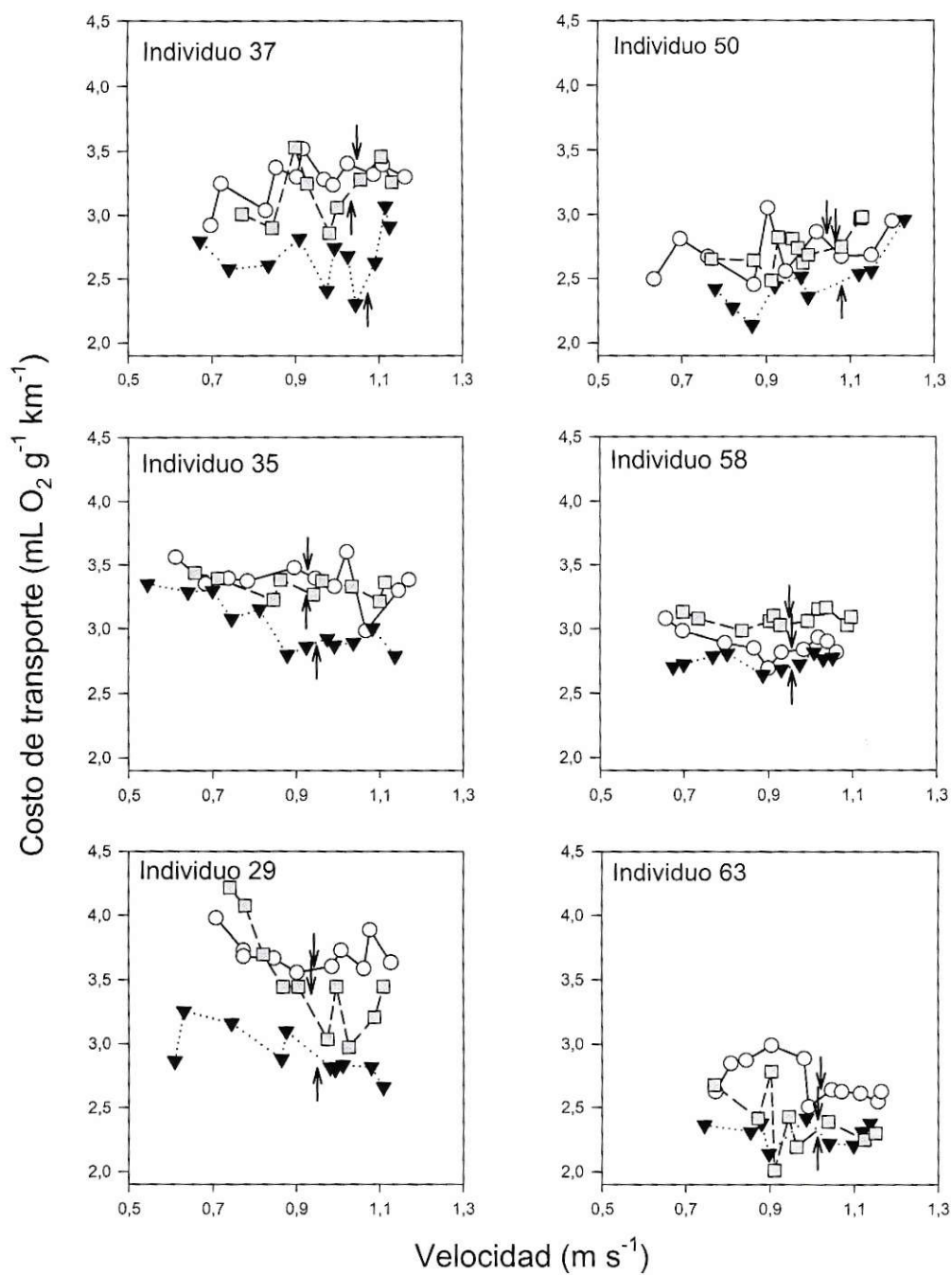


Figura 4. Costo de transporte en función de la velocidad de carrera para todos los individuos medidos. Los símbolos como en Fig. 3. Las flechas indican la velocidad a la que ocurrió la transición entre el trote y el galope para cada tratamiento.

Sin embargo, estos valores consideran la masa total del individuo (M_{total}), incluyendo tejidos metabólicamente inactivos (i.e, grasa corporal). La determinación del porcentaje de grasa corporal mostró diferencias significativas entre individuos en condición control ($20,86 \pm 3,97\%$, $n = 3$) e individuos engordados ($30,82 \pm 1,24\%$, $n = 3$; $U = 0$, $P = 0,05$). El costo de transporte, considerando solamente la masa corporal metabólicamente activa (M_{mact}), mostró un patrón idéntico al observado utilizando la M_{total} (Tabla 1).

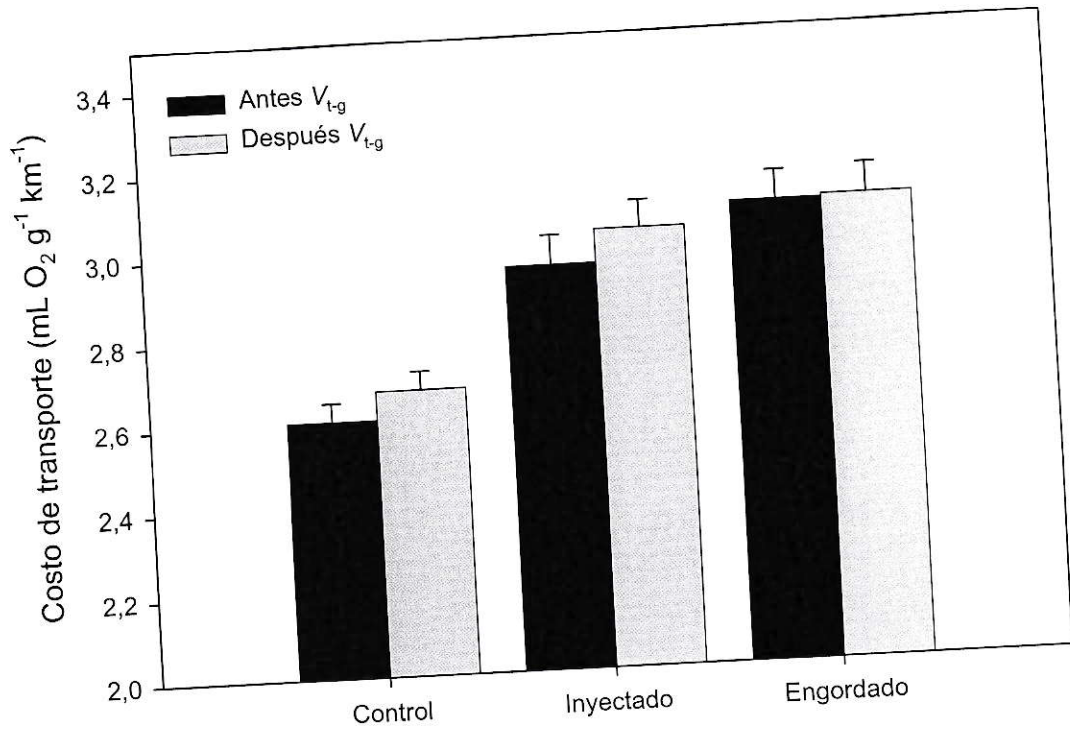


Figura 5. Costo de transporte (media \pm EE) medido antes (columnas negras) y después (columnas grises) de la V_{t-g} en los distintos tratamientos.

DISCUSIÓN

Los resultados de esta tesis no apoyan las predicciones derivadas de las explicaciones tradicionales, hipótesis energética y mecánica, explicativas de la transición entre marchas en mamíferos cuadrúpedos. Una transición determinada por economía energética predice que ésta ocurriría a velocidades asociadas a un óptimo energético. Para el caso de *O. degus*, no se encontró asociación entre el cambio de marchas y un óptimo energético. A diferencia con lo encontrado en humanos y en caballos (Hoyt & Taylor, 1981), los roedores presentaron una relación más lineal entre la tasa de consumo de oxígeno y la velocidad de carrera (Taylor *et al*, 1982; Hoyt & Kenagy, 1988), y no se observó una curva con un mínimo costo de transporte dentro de cada marcha. Hoyt & Kenagy (1988) mostraron que, en condiciones naturales, *Spermophilus saturatus*, un roedor de masa similar a *O. degus*, tiende a desplazarse a velocidades que no implican un mínimo costo de transporte, sino que eligen las velocidades cercanas a la velocidad aeróbica máxima. Esto podría explicarse como un mecanismo para disminuir la probabilidad de ser capturado por un depredador, pero sin necesidad de utilizar metabolismo anaeróbico. Por otro lado, Vásquez *et al* (2002) observaron que la velocidad natural de desplazamiento de *O. degus* depende de la distancia a recorrer y del tipo de hábitat donde se encuentre, indicando que otros factores diferentes a la economía energética estarían influenciando la conducta locomotora.

Tampoco se encontró evidencia que indique que la transición entre marchas esté determinada por restricciones mecánicas del sistema músculo-esquelético. La V_{t-g} no varió significativamente entre ninguno de los tratamientos con aumentos de masa ecológicamente relevantes. A pesar de que se han descrito en caballos efectos de variaciones de la masa corporal en la locomoción (Farley & Taylor, 1991), es improbable que esto sea producto de la metodología utilizada ya que se obtuvieron los mismos resultados con los animales engordados e inyectados. Una posible explicación podría ser que incrementos en la masa corporal conlleven cambios en el ángulo de las extremidades, desde una postura flectada a una más erguida. Dicho cambio postural implicaría una reducción en la ventaja mecánica efectiva (VME) de las extremidades (i.e., que la fuerza de reacción del suelo se encuentre más cercana a al plano de la extremidad) y una disminución de las fuerzas aplicadas sobre las extremidades (Biewener, 1989). No existe evidencia de que haya un cambio postural en *O. degus* debido al aumento de masa corporal. Pequeños mamíferos se desplazan con las extremidades más flectadas que animales de gran tamaño (Biewener, 1989), por lo tanto es plausible pensar que los roedores tienen la potencialidad de cambiar conductualmente su VME . Se ha observado que ciertos lagartos aumentan el ángulo y la longitud efectiva de las extremidades traseras como un mecanismo de aumentar la longitud de zancada y así la velocidad de carrera (Jayne & Irschick, 1999). Pequeños mamíferos son capaces de cambiar la cinemática de las extremidades traseras durante un paso a dos velocidades distintas, incrementando la longitud efectiva de la extremidad como en lagartos, pero sin cambiar significativamente los ángulos entre los huesos (Fischer *et al*, 2002). Se

desconocen las implicancias de este cambio en la cinemática de movimiento con la velocidad sobre las fuerzas aplicadas en las extremidades.

Una explicación más plausible postula que los animales no son capaces de soportar la misma cantidad de carga ya que su capacidad depende del tamaño corporal (Economos, 1981; Kram, 1996; Fariña *et al*, 1997; Rubin & Lanyon, 1984). Experimentos con animales expuestos a hipergravedad muestran que los pequeños mamíferos tienen mayor tolerancia a aumentos en la gravedad (i.e., soportan mayor gravedad que mamíferos mayores; Economos, 1981), implicando que animales de pequeño tamaño corporal son capaces de soportar grandes aumentos de carga, mientras que animales de mayor tamaño son más sensibles a aumentos en su masa corporal. Por ejemplo, el escarabajo rinoceronte (*Xylortesthes talus*) es capaz de soportar hasta 850 veces su peso corporal y mantener una marcha constante con una carga de hasta 30 veces su peso corporal (Kram, 1996). Por el contrario, en humanos, el campeón mundial de levantamiento de pesas, Jaber Saeed, de 125,7 kg de masa corporal, ganó el campeonato mundial levantando un peso con 263 kg, es decir, 2,1 veces su peso corporal y con una escasa o nula capacidad de desplazamiento (Jentsch, 1997). Fariña *et al* (1997) mostraron que la capacidad de resistir fuerzas de los huesos largos de las extremidades en mamíferos, aves y dinosaurios disminuye con aumentos de la masa corporal. De acuerdo con esto, animales de gran tamaño corporal ejercen fuerzas menores sobre los huesos de sus extremidades. Por ejemplo, pavos ejercen fuerzas de siete veces su peso corporal mientras que elefantes aproximadamente 0,8 veces,

manteniendo así la integridad estructural de sus extremidades (Rubin & Lanyon, 1984). Además, se ha mostrado que los mamíferos terrestres presentan una alometría diferencial de la velocidad máxima de carrera con la masa corporal, donde mamíferos sobre 30 kg disminuyen su desempeño locomotor con la masa corporal más rápidamente que mamíferos más pequeños (Iriarte-Díaz, 2002). Los mamíferos de gran masa corporal presentan una fuerte alometría negativa de los huesos de las extremidades, es decir, presentan extremidades proporcionalmente más anchas, mientras que las proporciones de las extremidades de los pequeños mamíferos es prácticamente independiente de la masa corporal, es decir, presentan similitud geométrica (McMahon, 1975; Prothero & Sereno, 1982; Bertram & Biewener, 1990; Christiansen, 1999). Estas diferencias encontradas entre animales de distinta masa indicaría que los factores que determinan la mecánica de la locomoción, y por lo tanto, la manera cómo afectan a los distintos parámetros locomotores, no serían los mismos para mamíferos grandes (e.g. caballos) que para mamíferos pequeños (e.g. roedores), por lo que la velocidad a la que ocurre la transición entre el trote y el galope, y la locomoción en general, no sería mecánicamente determinada en pequeños mamíferos. Los resultados de esta tesis apoyan dicha idea. Además, esta idea también es apoyada por mediciones experimentales de las fuerzas ejercidas sobre las extremidades durante la transición del trote-galope en cangrejos, que mostraron que éstas aumentaban al cambiar de marcha (Blickhan *et al*, 1993), y por mediciones de velocidad máxima de carrera en *O. degus*, donde variaciones experimentales de la masa corporal, similares a las utilizadas en esta tesis, no tuvieron efecto sobre la velocidad máxima de locomoción (Bozinovic *et al*, en revisión).

El hecho que la locomoción en animales pequeños no esté restringida por factores mecánicos sobre las estructuras músculo-esqueléticas tiene implicancias sobre las hipótesis que postulan que la mantención de altos niveles de grasa corporal tiene un costo en el desempeño locomotor aumentado el riesgo de depredación (véase Witter & Cuthill 1993, Cuthill & Houston 1997). La evidencia derivada de esta tesis, aunque indirecta, junto con la evidencia previa indicaría que la mantención de grasa corporal no implicaría una disminución en el desempeño locomotor de escape de pequeños mamíferos terrestres. Sin embargo, no se puede decir lo mismo del efecto de aumentos de la masa corporal asociado a la preñez, ya que la etapa reproductiva conlleva una serie de cambios fisiológicos profundos (e.g., cambios hormonales) que pueden afectar el desempeño locomotor (véase Olsson *et al*, 2000). Por ejemplo, distintas poblaciones de lagartos pueden responden en forma antagónica a la gravidez, unos aumentando y otros disminuyendo su desempeño locomotor (Qualls & Shine, 1997).

Los roedores utilizados en esta tesis fueron engordados alrededor de un 20% con respecto a su masa inicial. Sin embargo, los individuos engordados sólo mostraron un aumento en la cantidad de grasa corporal de aproximadamente un 10% respecto a los individuos controles, indicando que el otro 10% tiene que ser adquirido como incremento en tejido metabólicamente activo (incluyendo músculo). Un aumento en la cantidad de tejido muscular implicaría un aumento en la capacidad de producir potencia muscular y no en la resistencia de los huesos a las fuerzas aplicadas sobre ellos, de

manera que esto no afectaría los resultados si los animales fueran restringidos mecánicamente en su locomoción. A pesar de observarse diferencias en la cantidad de tejidos metabólicamente activos entre individuos engordados e inyectados, estas diferencias no afectaron el costo de transporte.

Los resultados fueron consistentes con las predicciones derivadas a partir del modelo de similitud dinámica. Aunque este modelo surge de la observación de la similitud entre el movimiento de un péndulo invertido y el movimiento del centro de masa de un organismo caminando bípedamente, diversos trabajos han mostrado la utilidad del modelo de similitud dinámica y del número de Froude para analizar la locomoción de diversos organismos, independiente del tipo de marcha, número de extremidades, cantidad de gravedad y masa corporal (véase Minetti, 2001). En este sentido, se ha visto que la transición entre el trote y el galope en mamíferos cuadrúpedos, en un amplio rango de órdenes y masas, ocurre a números de Froude entre 2 y 4 en la transición trote-galope (Alexander & Jayes, 1983). La transición entre marchas en *O. degus* ocurrió a un número de Froude de 2,77, es decir, cuando las fuerzas inerciales eran aproximadamente 2,8 veces mayor que la fuerza gravitatoria. Una posible explicación de este fenómeno se relaciona con la estabilidad del sistema en movimiento. Por ejemplo, un organismo bípedo no es capaz de caminar a números de Froude mayores que 1, ya que las fuerzas inerciales superarían las gravitatorias, haciendo que el cuerpo perdiera sujeción con el suelo (Kram *et al*, 1997). Para el caso de un animal cuadrúpedo, el aumento de las fuerzas inerciales implicaría en algún momento un cambio en el tipo de marcha, es decir, un cambio cualitativo en el patrón de pisadas,

con el fin de mantener la estabilidad del cuerpo. Esta idea ha recibido cierto apoyo teórico de trabajos recientes basados en modelamiento de sistemas dinámicos complejos (véase Schöner *et al*, 1990; Diedrich & Warren, 1995, 1998; Li, 2000).

La mayoría de los estudios acerca de la transición entre marchas, tanto en bípedos como en cuadrúpedos, han evaluado el cambio de marcha cuando el organismo se desplazaba a una velocidad constante cercana a la velocidad de transición (Farley & Ferris, 1998). Sin embargo, ningún animal elige naturalmente desplazarse a estas velocidades en su vida diaria. Generalmente, los animales utilizan usar velocidades cercanas a la mediana dentro de cada marcha y pocas veces utilizan otras velocidades por períodos extensos de tiempo (Pennycuick, 1975; Hoyt & Taylor, 1981; Perry *et al*, 1988). Así, los animales tienden a hacer transiciones rápidas de una marcha a otra, las cuales ocurren con cambios abruptos en la velocidad de desplazamiento (Minetti *et al*, 1994). En el caso extremo de acelerar desde el reposo, se ha visto que los animales tienden a elegir inmediatamente la marcha apropiada a la velocidad que se moverán (Cavagna *et al*, 1971). Por ejemplo, un perro empieza a galopar inmediatamente al principio de una carrera independiente de la velocidad de partida. La aproximación utilizada para estudiar la transición entre marchas ha sido útil para entender la biomecánica, fisiología, control neural y hasta la psicología de la locomoción animal (Vilensky *et al*, 1991), pero las observaciones anteriores sugieren que en el futuro será importante examinar la elección de marchas en patrones de locomoción naturales, incluyendo aceleraciones y desaceleraciones.

CONCLUSIONES

1. La transición entre el trote y el galope en *O. degus* no está determinada por factores energéticos. Este roedor presenta un aumento lineal en la tasa de consumo de oxígeno y una tendencia a mantener un valor constante con la velocidad de desplazamiento que no implica un cambio de marcha necesario para reducir los costos energéticos asociados a la locomoción.
2. *Octodon degus* no cambia de marcha debido a restricciones mecánicas de sus extremidades como ocurre en caballos. Esto ocurriría debido a que animales de pequeño tamaño no estarían siendo restringidos en la locomoción por variaciones en su masa corporal.
3. La transición entre marchas en *O. degus* ocurre cuando se alcanza una determinada relación entre las fuerzas inerciales y gravitacionales del cuerpo en movimiento. Posiblemente esto ocurra como un mecanismo para mantener la estabilidad corporal frente a incrementos de las fuerzas inerciales a altas velocidades.

REFERENCIAS

- Alexander RMcN** (1989) Optimization and gaits in the locomotion of vertebrates. *Physiol. Rev.* 69: 1199-1227.
- Alexander RMcN & AS Jayes** (1983) A dynamic similarity hypothesis for the gaits of quadrupedal mammals. *J. Zool.* 201: 135-152.
- Bartholomew GA, D Vleck & CM Vleck** (1981) Instantaneous measurement of oxygen consumption during pre-flight warm-up and post-flight cooling in sphingid and saturniid moths. *J. Exp. Biol.* 90: 17-32.
- Bertram JEA & AA Biewener** (1990) Differential scaling of the long bones in the terrestrial Carnivora and other mammals. *J. Morph.* 204: 157-169.
- Biewener AA** (1983a) Allometry of quadrupedal locomotion: the scaling of duty factor, bone curvature and limb orientation to body size. *J. Exp. Biol.* 105: 147-171.
- Biewener AA** (1983b) Locomotory stresses in the limb bones of two small mammals: the ground squirrel and chipmunk. *J. Exp. Biol.* 103: 131-154.
- Biewener AA** (1989) Scaling and support in mammals: limb posture and muscle mechanics. *Science* 245: 45-48.
- Biewener AA** (1990) Biomechanics of mammalian terrestrial locomotion. *Science* 250: 1097-1103.

- Biewener AA & CR Taylor** (1986) Bone strain: a determinant of gait and speed? *J. Exp. Biol.* 123: 383-400.
- Biewener AA, J Thomason & LE Lanyon** (1983) Mechanics of locomotion and jumping in the forelimb of the horse (*Equus*): in vivo stress developed in the radius and metacarpus. *J. Zool.* 201: 67-82.
- Blickhan R & RJ Full** (1993) Similarity in multilegged locomotion: bouncing like a monopode. *J. Comp. Physiol. (A)* 173: 509-517.
- Blickhan R, RJ Full & L Ting** (1993) Exoskeletal strain: evidence for a trot-gallop transition in rapidly running ghost crabs. *J. Exp. Biol.* 179: 301-321.
- Bozinovic F, C Meynard, J Iriarte-Díaz & RA Vásquez** (en revisión) Do short-time changes in body mass affect the energetics of foraging and antipredatory escape performance of small mammals?
- Cavagna GA, NC Heglund & CR Taylor** (1977) Mechanical work in terrestrial locomotion: two basic mechanisms for minimizing energy expenditure. *Am. J. Physiol.* 233: R243-R261.
- Cavagna GA, L Komarek & S Mazzoleni** (1971) The mechanics of sprint running. *J. Physiol.* 217: 709-721.
- Christiansen P** (1999) Scaling of mammalian long bones: small and large mammals compared. *J. Zool.* 247: 333-348.

- Cuthill IC & AI Houston** (1997) Managing time and energy. Pp 97-120 en Krebs JR & NB Davis, ed. *Behavioral ecology: an evolutionary approach*, 4th. Blackwell Science, Oxford.
- Diedrich FJ & WH Warren, Jr.** (1995) Why change gaits? Dynamics of the walk-run transition. *J. Exp. Psychol.* 21: 183-202.
- Diedrich FJ & WH Warren, Jr.** (1998) The dynamics of gait transitions: effects of grade and load. *J. Motor Behav.* 30: 60-78.
- Donelan JM & R Kram** (1997) The effect of reduced gravity on the kinematics of human walking: a test of the dynamic similarity hypothesis for human locomotion. *J. Exp. Biol.* 200: 3193-3201.
- Economos AC** (1981) The largest land mammal. *J. Theor. Biol.* 89: 211-215.
- Fariña RA, SF Vizcaíno & RE Blanco** (1997) Scaling of the indicator of athletic capability in fossil and extant land tetrapods. *J. Theor. Biol.* 185: 441-446.
- Farley CT & DP Ferris** (1998) Biomechanics of walking and running: centre of mass movements to muscle action. *Exerc. Sport Sci.* 26: 253-285.
- Farley CT, J Glasheen & TA McMahon** (1993) Running springs: speed and animal size. *J. Exp. Biol.* 185: 71-86.
- Farley CT & CR Taylor** (1991) A mechanical trigger for the trot-gallop transition in horses. *Science* 253: 306-308.

- Fischer MS, N Schilling, M Schmidt, D Haarhaus & H Witte** (2002) Basic limb kinematics of small therian mammals. *J. Exp. Biol.* 205: 1315-1338.
- Garland T, Jr. & JB Losos** (1994) Ecological morphology of locomotor performance in squamate reptiles. Pp 240-302 en PC Wainwright & SM Reilly, ed. Ecological morphology: integrative organismal biology. The University of Chicago Press, Chicago.
- Günther B** (1975) Dimensional analysis and theory of biological similarity. *Physiol. Rev.* 55: 659-699.
- Heglund NC, CR Taylor & TA McMahon** (1974) Scaling stride frequency and gait to animal size: mice to horses. *Science* 186: 1112-1113.
- Heglund NC & CR Taylor** (1988) Speed, stride frequency and energy cost per stride: how do they change with body size and gait? *J. Exp. Biol.* 138: 301-318.
- Hildebrand M** (1995) Analysis of vertebrate structure. 4th ed, John Wiley & Sons, Inc., New York.
- Hoyt DF & GJ Kenagy** (1988) Energy cost of walking and running gaits and their aerobic limits in golden-mantled ground squirrels. *Physiol. Zool.* 61: 34-40.
- Hoyt DF & CR Taylor** (1981) Gait and the energetics of locomotion in horses. *Nature* 292: 239-240.
- Iriarte-Díaz J** (2002) Differential scaling of locomotor performance between small and large terrestrial mammals. *J. Exp. Biol.* 205: 2897-2908.

- Jayne BC & DJ Irschick** (1999) Effects of incline and speed on the three-dimensional hindlimb kinematics of a generalized iguanian lizard (*Dipsosaurus dorsalis*). *J. Exp. Biol.* 202: 143-159.
- Jentsch H** (1997) International Weightlifting Database [en línea] < <http://www.iat.uni-leipzig.de/weight.htm> > [consulta: 03 octubre 2002].
- Jones G** (1986) Sexual chases in sand martins (*Riparia riparia*): cues for males to increase their reproductive success. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 19: 179-185.
- Kram R** (1996) Inexpensive load carrying by rhinoceros beetles. *J. Exp. Biol.* 199: 609-612.
- Kram R, A Domingo & DP Ferris** (1997) Effect of reduced gravity on the preferred walk-run transition speed. *J. Exp. Biol.* 200: 821-826.
- Li L** (2000) Stability landscapes of walking and running near gait transition speed. *J. Appl. Biomech.* 16: 428-435.
- McGowan C** (1999) A practical guide to vertebrate mechanics. Cambridge University Press, Cambridge. 301 pp.
- McMahon TA** (1975) Allometry and biomechanics: limb bones in adult ungulates. *Am. Nat.* 109: 547-563.
- McMahon TA** (1984) Muscles, reflexes and locomotion. Princeton University Press, New Jersey. 331 pp.

- Minetti AE** (2001) Invariant aspects of human locomotion in different gravitational environments. *Acta Astronaut.* 49: 3-10.
- Minetti AE, IP Ardigo & F Saibene** (1994) The transition between walking and running in humans: metabolic and mechanical aspects at different gradients. *Acta Physiol. Scand.* 150: 315-323.
- Norberg UM** (1994) Wing design, flight performance, and habitat use in bats. Pp 205-239 en PC Wainwright & SM Reilly, ed. *Ecological morphology: integrative organismal biology*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Olsson M, R Shine & E Bak-Olsson** (2000) Locomotor impairment of gravid lizards: is the burden physical or physiological? *J. Evol. Biol.* 13:263-268.
- Pennycuik CJ** (1975) On the running of the gnu (*Connochaetes taurinus*) and other animals. *J. Exp. Biol.* 63: 775-799.
- Perry AK, R Blickhan, AA Biewener, NC Heglund & RC Taylor** (1988) Preferred speed in terrestrial vertebrates: are they equivalent? *J. Exp. Biol.* 137: 207-219.
- Prothero DR & PC Sereno** (1982) Allometry and paleoecology of medial Miocene dwarf rhinoceroses from the Texas Gulf Plain. *Paleobiology* 8: 16-30.
- Qualls FJ & R Shine** (1997) Geographic variation in 'costs of reproduction' in the scincid lizard *Lampropholis guichenoti*. *Funct. Ecol.* 11: 757-763.
- Rubin CT & LE Lanyon** (1982) Limb mechanics as a function of speed and gait: a study of functional strains in the radius and tibia of horse and dog. *J. Exp. Biol.* 101: 187-211.

- Rubin CT & LE Lanyon** (1984) Dynamic strain similarity in vertebrates: an alternative to allometric limb bone scaling. *J. Theor. Biol.* 107: 321-327.
- Schmidt-Nielsen K** (1984) *Scaling: why is animal size so important?* Cambridge University Press, New York.
- Schöner G, WY Jiang & JAS Kelso** (1990) A synergetic theory of quadrupedal gaits and gait transitions. *J. Theor. Biol.* 142: 359-391.
- Taylor CR & NC Heglund** (1982) Energetics and mechanics of terrestrial locomotion. *Annu. Rev. Physiol.* 44: 97-107.
- Taylor CR, NC Heglund, TA McMahon & TR Looney** (1980) Energetic cost of generating muscular force during running. *J. Exp. Biol.* 86: 9-18.
- Taylor CR, NC Heglund & GM Maloiy** (1982) Energetics and mechanics of terrestrial locomotion. I. Metabolic energy consumption as a function of speed and body size in birds and mammals. *J. Exp. Biol.* 97: 1-21.
- Van Soest PJ** (1982) *Nutritional ecology of the Ruminant: ruminant metabolism, nutritional strategies, the cellulolytic fermentation and the chemistry of forages and plants fibers.* Cornell University Press, New York.
- Vásquez RA, LA Ebensperger & F Bozinovic** (2002) The influence of habitat on travel speed, intermittent locomotion, and vigilance in a diurnal rodent. *Behav. Ecol.* 13: 182-187.

- Veloso C & F Bozinovic** (2000) Effect of food quality on the energetics of reproduction in the precocial rodent, *Octodon degus*. *J. Mamm.* 81: 971-978.
- Vilensky JA, JN Libii & AM Moore** (1991) Trot-gallop gait transitions in quadrupeds. *Physiol. Behav.* 50: 835-842.
- Withers PC** (1977) Measurements of V_{O_2} , V_{CO_2} , and evaporative water loss with a flow through mask. *J. Appl. Physiol.* 42: 120-123.
- Witter MS & IC Cuthill** (1993) The ecological costs of avian fat storage. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. (serie B)* 340: 73-92.