

UCH - Fc
B. Ambiental
U. 15
C. 1



UNIVERSIDAD DE CHILE -FACULTAD DE CIENCIAS -ESCUELA DE PREGRADO

“Efecto de la disponibilidad de alimento y la aclimatación térmica en la tasa metabólica estándar del escorpión *Bothriurus coriaceus* (Bothriuridae)”

Seminario de Título entregado a la Universidad de Chile en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al Título de Biólogo con mención en Medio Ambiente.

CARLOS ANDRÉS UBILLA LARRAÍN

Director del Seminario de Título:
Dr. Claudio Patricio Veloso Iriarte



Julio 2016
Santiago – Chile



INFORME DE APROBACIÓN SEMINARIO DE TITULO

Se informa a la Escuela de Pregrado de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile, que el Seminario de Título presentado por el Sr. Carlos Andrés Ubilla Larraín,

“Efecto de la disponibilidad de alimento y la aclimatación térmica en la tasa metabólica estándar del escorpión *Bothriurus coriaceus* (Bothriuridae)”

ha sido aprobado por la Comisión de Evaluación, en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al Título de Biólogo con mención en Medio Ambiente.

Dr. Claudio Veloso Iriarte
Director Seminario de Título

Handwritten signature of Claudio Veloso Iriarte in blue ink, written over a horizontal line.

Comisión Revisora y Evaluadora

Dra. Caren Vega Retter
Presidenta Comisión

Handwritten signature of Dra. Caren Vega Retter in blue ink, written over a horizontal line.

Dra. Karin Maldonado Pacheco
Evaluadora

Handwritten signature of Dra. Karin Maldonado Pacheco in blue ink, written over a horizontal line.

Santiago de Chile, julio de 2016

BIOGRAFÍA



Nací el 28 de junio de 1989. Desde niño tuve una gran atracción hacia la naturaleza y una fuerte motivación por comprender el mundo que me rodeaba. Realicé mi enseñanza básica y media en el Colegio San Ignacio, donde cultivé mi interés por las ciencias y en particular la biología. El 2008 ingresé a la carrera de Biología con mención en Medio Ambiente en la Universidad de Chile, donde conocí a grandes personas que compartían mis convicciones y mi amor por la naturaleza. El 2013 comencé a desarrollar en el Laboratorio de Ecofisiología Animal el proceso que culminó en este trabajo.

Dedicado a aquellas personas que confiaron en mí hasta el final

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer primero que nada al profesor Claudio Veloso por su valioso apoyo académico y su infinita paciencia en la realización de este seminario.

A la comisión evaluadora conformada por Caren Vega y Karin Maldonado por sus correcciones y sugerencias.

A aquellos profesores que durante mi paso por la universidad me dejaron algo más que palabras y conocimientos de un libro.

A mis padres por su cariño incondicional, por formarme como persona y por darme las herramientas para haber llegado hasta aquí.

A mis hermanos por ser una fuente de alegría en los momentos difíciles.

Y por sobre todo, a mis amigos que estuvieron en las buenas y en las malas, gracias por acompañarme en este largo y accidentado camino.

ÍNDICE DE CONTENIDOS

ÍNDICE DE TABLAS.....	vi
ÍNDICE DE FIGURAS.....	vii
LISTA DE ABREVIATURAS.....	viii
RESUMEN.....	ix
ABSTRACT.....	x
INTRODUCCIÓN.....	1
Hipótesis:.....	4
Objetivo general:.....	5
Objetivos específicos:.....	5
MATERIALES Y MÉTODOS.....	6
Captura y mantención de animales:.....	6
Formación de grupos experimentales:.....	6
Monitoreo de peso y de consumo de alimento:.....	7
Medición de tasa metabólica estándar:.....	8
Coeficiente de temperatura Q_{10} :.....	9
Mediciones en animales sin aclimatar:.....	9
Análisis estadísticos:.....	10
RESULTADOS.....	12
Consumo de alimento:.....	12
Masa corporal:.....	12
Tasa metabólica estándar:.....	14
Coeficiente de temperatura Q_{10} :.....	17
DISCUSIÓN.....	20
Consumo de alimento y masa corporal:.....	20
Tasa metabólica estándar:.....	22
Coeficiente de temperatura Q_{10} :.....	26
Comentarios finales y proyecciones:.....	28
CONCLUSIONES.....	30
BIBLIOGRAFÍA.....	31

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1: Grupos experimentales según tratamiento	7
Tabla 2: Masa corporal promedio por grupo a 1 y 4 meses	13
Tabla 3: Resumen de valores de tasa metabólica estándar	14

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1: Fotografía de <i>Bothriurus coriaceus</i>	3
Figura 2: Metabolismo masa-específico por grupo a 1 mes de aclimatación.....	15
Figura 3: Metabolismo masa-específico por grupo a 4 meses de aclimatación.....	16
Figura 4: Q_{10} para cada tratamiento a 1 y 4 meses de aclimatación	18
Figura 5: Q_{10} promedio a 1 y 4 meses, y para animales sin aclimatar.....	19

LISTA DE ABREVIATURAS

SMR:	Tasa metabólica estándar
CO ₂ :	Dióxido de carbono
°C:	Grado Celsius
min:	Minuto
h:	Hora
mL:	Mililitro
g:	Gramo
T _{amb} :	Temperatura ambiente
ANOVA:	Análisis de varianza
ANCOVA:	Análisis de covarianza
SA15:	15 °C, sin alimento
CA15:	15 °C, alimento <i>ad libitum</i>
SA30:	30 °C, sin alimento
CA30:	30 °C, alimento <i>ad libitum</i>

RESUMEN

Los escorpiones se caracterizan por poseer una muy baja tasa metabólica estándar (SMR) en comparación a otros artrópodos de similar tamaño. Al ser ectotermos, la SMR de los escorpiones está directamente relacionada con la temperatura ambiente; sin embargo, animales aclimatados a diferentes temperaturas presentan diferencias en sus SMR al medirse a una misma temperatura. Existen estudios que muestran un efecto de la dieta en la SMR de arácnidos.

Para evaluar la interacción entre temperatura de aclimatación y disponibilidad de alimento, individuos de la especie *Bothriurus coriaceus* capturados en la Precordillera de Chile Central se asignaron aleatoriamente a cuatro tratamientos experimentales: dos a 15 °C y dos a 30 °C de temperatura ambiente; uno sin alimento y uno con alimento *ad libitum*, para cada temperatura de aclimatación. Se realizaron mediciones de SMR a los 1 y 4 meses desde el inicio de los tratamientos, midiendo producción de CO₂ tanto a 15 °C como a 30 °C de temperatura ambiente. Además, se calculó el coeficiente de temperatura Q₁₀.

Animales aclimatados a 15 °C presentaron SMR mayores que los aclimatados a 30 °C, sin que hubiera un efecto de la disponibilidad de alimento, demostrando una gran resistencia a la inanición. Los valores de Q₁₀ de *Bothriurus coriaceus* fueron menores que los reportados para otros escorpiones, y disminuyeron más durante la aclimatación. Se discute sobre la importancia ecológica de la baja SMR en escorpiones y el rol de los cambios de temperatura en su metabolismo.

ABSTRACT

Scorpions are characterized by a very low standard metabolic rate (SMR) compared to other arthropods of similar size. As ectotherms, the SMR of scorpions is directly related to ambient temperature; however, animals acclimated to different temperatures show differences in their SMR when measured at the same temperature. Studies have shown an effect of diet on the SMR of arachnids.

To assess the interaction between acclimation temperature and food availability, several individuals of the species *Bothriurus coriaceus* were captured in the Precordillera of Central Chile and were randomly assigned to four experimental treatments: two to 15 °C and two to 30 °C ambient temperature; one without food and another with *ad libitum* food for each acclimation temperature. SMR values were measured at 1 and 4 months since the start of the treatments, by measuring CO₂ production both at 15 °C and at 30 °C ambient temperature. Additionally, Q₁₀ temperature coefficient was calculated.

In general, animals acclimated to 15 °C had higher SMR than animals acclimated to 30 °C. There was no effect of food availability, indicating a high resistance to starvation. Q₁₀ values for *Bothriurus coriaceus* were lower than those reported for other scorpions, and decreased even more during acclimation. The ecological importance of the low SMR of scorpions and the role of temperature changes on their metabolism are discussed.

INTRODUCCIÓN

El orden Escorpiones es un grupo de artrópodos antiguo y exitoso, ampliamente distribuido en gran variedad de ambientes y representado por más de 1700 especies (Kovařík, 2009). El desarrollo de diversas adaptaciones fisiológicas y conductuales, incluyendo una baja tasa de pérdida de agua por vía cutánea, actividad nocturna y el uso de madrigueras (Woodman, 2008), les ha permitido vivir en ambientes áridos y semiáridos (Hadley, 1974; Bridges y col., 1996) llegando a representar un alto porcentaje de la biomasa animal total de estos ecosistemas (Polis y Yamashita, 1991).

Esta abundancia relativa estaría en parte explicada por una baja tasa metabólica estándar (SMR) en comparación con otros artrópodos de masa similar (Lighton y col., 2001), reportándose tasas menores en un orden de magnitud a las de insectos y levemente menores a las de arañas en un amplio rango de tamaño (Polis y Yamashita, 1991). El ser depredadores del tipo "sit and wait" les confiere además un bajo costo metabólico al alimentarse (Ford, 1977). El bajo costo energético del metabolismo de los escorpiones se traduce en más energía disponible para crecimiento y reproducción (Lighton y col., 2001), contribuyendo a una mayor adecuación biológica.

Uno de los principales factores que influyen en el metabolismo de los escorpiones es la temperatura ambiente, por ser animales ectotermos: a mayor temperatura, mayor tasa metabólica. La sensibilidad térmica, que representa la tasa en que los ectotermos responden a las variaciones de temperatura ambiente, es relevante

desde un punto de vista fisiológico, ecológico y evolutivo, al afectar directamente el desempeño de los individuos (Huey y Kingsolver, 1989; Nespolo y col., 2013). La sensibilidad térmica de la SMR se expresa mediante el coeficiente de temperatura Q_{10} (Hill, 1980). Los escorpiones poseen valores de Q_{10} más altos que el promedio pero dentro del rango de lo esperable para otros artrópodos típicos (Lighton y col., 2001), lo que también sucede en otros arácnidos de bajo metabolismo, como opiliones (Lardies y col., 2008). Sin embargo, se ha visto que el metabolismo tanto de escorpiones (Terblanche y col., 2007) como de otros artrópodos como escarabajos (Terblanche y col., 2010) varía luego de un tiempo de aclimatación en laboratorio a una temperatura constante y en condiciones de ayuno. Animales aclimatados a una temperatura mayor tendrían un metabolismo más bajo que aquellos aclimatados a una temperatura menor al ser medidos a una misma temperatura, respuesta que es definida como compensación metabólica (Terblanche y col., 2010).

Por otro lado, la dieta también juega un rol en las SMR de los organismos. Poblaciones de artrópodos presentes en hábitats más productivos, con una gran oferta de alimento, poseerían mayores valores de SMR que poblaciones de la misma especie presentes en hábitats menos productivos (Vignes y col., 2012). Se ha reportado que la aclimatación a dietas de diferentes calidades tiene efectos en ciertos rasgos fisiológicos de arácnidos (Naya y col., 2007). En dicho trabajo, opiliones alimentados con una dieta rica en proteínas tenían una mayor condición corporal y fecundidad que aquellos alimentados con una dieta rica en carbohidratos, lo que va acompañado de un mayor costo energético reflejado en una mayor tasa metabólica.

Dados estos antecedentes, cabe preguntarse si existe una interacción entre aclimatación a distintas temperaturas y alimentación, y de qué manera una limitación a

largo plazo en la oferta de alimento y por lo tanto un menor presupuesto energético influye en una posible respuesta metabólica a cambios ambientales, especialmente en animales provenientes de ecosistemas en que la disponibilidad de alimento es irregular. Los escorpiones pueden sobrevivir meses e incluso años sin alimentarse (Stockmann, 2013), lo que permite llevar a cabo un diseño experimental que sería imposible con otros animales, al restringir la disponibilidad de alimento en una escala temporal de varios meses.

En Chile, el orden Scorpiones está representado por tres familias: Bothriuridae, Luridae y Buthidae, de las cuales la primera es la más abundante (Agusto y col., 2006). Dentro de ésta, *Bothriurus coriaceus* (ver Figura 1) es una especie de escorpión de tamaño mediano endémico de Chile, encontrándose desde Coquimbo a Santiago (Mattoni y Acosta, 2006), lo que en general corresponde a una zona de matorral estepario.



Figura 1: Fotografía de un ejemplar de *Bothriurus coriaceus* en Quebrada de Macul.

Debido a su abundancia en terreno, fácil mantención en laboratorio y una alta capacidad para sobrevivir largos periodos de tiempo sin alimentarse, *Bothriurus coriaceus* es un modelo de trabajo ideal para este estudio (Zúñiga, 2012).

Hipótesis:

De acuerdo a la hipótesis de compensación metabólica por aclimatación térmica (Riddle, 1979), los animales aclimatados a baja temperatura presentan tasas metabólicas superiores que los aclimatados a alta temperatura, lo que debería estar modulado por la disponibilidad de alimento. En este contexto, se plantean las siguientes predicciones:

- Animales aclimatados a baja temperatura presentarán tasas metabólicas mayores que los aclimatados a alta temperatura con la misma disponibilidad de alimento.
- Animales con alimento disponible presentarán mayores tasas metabólicas que los animales sin alimento aclimatados a una misma temperatura.
- Considerando ambos factores, se espera que los animales aclimatados a una baja temperatura con alimento *ad libitum* presenten las tasas metabólicas más altas de todos los grupos, mientras que los animales aclimatados a alta temperatura pero sin alimento presenten las menores tasas metabólicas.

Objetivo general:

Determinar el efecto de la disponibilidad de alimento, la aclimatación a dos temperaturas distintas, y la interacción entre ambas variables en la tasa metabólica estándar del escorpión *Bothriurus coriaceus*.

Objetivos específicos:

- Aclimatar 4 grupos de individuos de *Bothriurus coriaceus* a los siguientes tratamientos:
 - 15 °C, sin alimento (SA15)
 - 15 °C, alimento *ad libitum* (CA15)
 - 30 °C, sin alimento (SA30)
 - 30 °C, alimento *ad libitum* (CA30)
- Monitorear los cambios en la masa corporal de cada individuo de los 4 grupos al menos 2 veces a la semana durante todo el transcurso del experimento.
- Medir la tasa metabólica estándar de cada escorpión a 15 °C y a 30 °C, luego de 1 mes y 4 meses de aclimatación y evaluar las eventuales diferencias entre los grupos.
- Determinar valores del coeficiente de temperatura Q_{10} para los distintos grupos y observar eventuales variaciones entre 1 y 4 meses de aclimatación.
- Comparar los valores de SMR y de Q_{10} de los individuos aclimatados con los de individuos de terreno sin aclimatar.

MATERIALES Y MÉTODOS

Captura y mantención de animales:

Entre marzo y abril de 2013 se capturaron ejemplares de *Bothriurus coriaceus* en la Precordillera de Chile Central, específicamente las localidades de Quebrada de Macul, subida a Farellones, y Cajón del Maipo. Las capturas se realizaron de día, buscando posibles refugios bajo rocas y escombros, utilizando pinzas para manipular los escorpiones. Luego de su recolección, cada animal fue llevado al laboratorio, pesado y almacenado en un compartimiento individual, todos ellos con agua (en una bola de papel absorbente) y alimento (larvas de *Tenebrio molitor*) *ad libitum*. Previo al inicio del experimento, los animales fueron mantenidos en cámaras con ciclos de luz/oscuridad = 12/12, a una temperatura constante de 25 °C y una humedad relativa de 20%. La masa corporal de cada individuo fue monitoreada semanalmente.

Formación de grupos experimentales:

Se seleccionaron los 40 individuos de mayor masa corporal y se asignaron a 4 grupos de 10 individuos cada uno, asegurándose que no hubiera diferencias significativas en el promedio de masa corporal entre ninguno de los grupos al inicio de los tratamientos experimentales (tanto de temperatura como de alimentación).

Dos de los 4 grupos se asignaron aleatoriamente a una cámara a 15 °C de temperatura ambiente, y los 2 restantes a una a 30 °C, manteniéndose el resto de las variables iguales, para la aclimatación de los individuos a dichas temperaturas. Luego, para cada temperatura de aclimatación, se procedió a dejar un grupo de animales sin alimento, formándose así los 4 grupos experimentales definitivos. La aclimatación por temperatura comenzó 55 días antes de la restricción de alimento, momento que se considera el punto de partida del experimento. Cabe mencionar que, en todos los análisis estadísticos posteriores, sólo se consideraron los animales que sobrevivieron hasta el final del experimento (31 de los 40 iniciales). Al excluir las bajas, los grupos quedaron compuestos de la siguiente manera:

Tabla 1: Grupos experimentales según tratamiento.

Tratamientos		Sin alimento	Alimento <i>ad libitum</i>
Temperatura de aclimatación	15 °C	SA15 n = 9	CA15 n = 8
	30 °C	SA30 n = 6	CA30 n = 8

Monitoreo de masa corporal y de consumo de alimento:

Se monitoreó la masa corporal de todos los animales 2 veces por semana, durante el resto de su mantención en el laboratorio.

También se llevó un registro de las presas consumidas, en el caso de los individuos asignados a régimen de alimento *ad libitum*, con el fin de obtener la frecuencia de eventos de alimentación de los animales a ambas temperaturas. Se

consideró como evento de alimentación cualquier caso en que la presa (larva de *Tenebrio molitor*) estuviera consumida total o parcialmente. En el caso que hubiera larvas muertas pero no consumidas, éstas fueron reemplazadas, de forma que cada escorpión tuviera siempre disponible una presa viva.

Medición de tasa metabólica estándar:

Los animales se pesaron inmediatamente antes de cada medición y estando en condiciones de ayuno por al menos 48 horas.

Las mediciones de SMR se realizaron a 1 mes y a 4 meses de aclimatación de los individuos a las condiciones experimentales de cada grupo (temperatura y alimento). Para esto se utilizó un analizador de CO₂ de flujo continuo modelo FoxBox (Sable Systems). La producción de CO₂ de cada animal fue medida en una cámara metabólica de vidrio de 25 mL, a un flujo de 100 mL/min, por un tiempo de al menos dos horas y en condiciones de luminosidad. En ambos eventos de medición (1 y 4 meses de aclimatación), el metabolismo de cada animal se midió tanto a 15 °C como a 30 °C de temperatura ambiente.

Los datos de producción de CO₂ se transfirieron a un computador mediante la interfaz de adquisición de datos Universal Interface II (Sable Systems) y se procesaron mediante el software ExpeData. Para cada medición se seleccionó el segmento de tiempo con los 500 valores seguidos más bajos que no presentaran un comportamiento irregular, y se calculó el promedio de estos valores. Los datos de SMR están presentados en mL CO₂ h⁻¹ g⁻¹.



Coefficiente de temperatura Q₁₀:

Para describir la sensibilidad térmica de la tasa metabólica, se calculó el coeficiente de temperatura Q₁₀ (Hill, 1980), para las mediciones tanto de 1 como 4 meses para cada animal, usando los datos de SMR de ambas temperaturas (15 y 30 °C) según la siguiente ecuación:

$$Q_{10} = \left(\frac{R_2}{R_1} \right)^{10/(T_2 - T_1)}$$

en donde:

T₁ = temperatura 1

T₂ = temperatura 2

R₁ = SMR medida a T₁

R₂ = SMR medida a T₂

En este trabajo, T₁ y T₂ corresponden a las temperaturas de medición 15 °C y 30 °C respectivamente, obteniéndose la ecuación simplificada:

$$Q_{10} = \left(\frac{R_2}{R_1} \right)^{2/3}$$

Mediciones en animales sin aclimatar:

Para poder comparar los resultados del experimento con animales no sometidos a ningún tipo de aclimatación, en abril de 2016 se capturaron 10 nuevos

individuos de *Bothriurus coriaceus* en Quebrada de Macul. Luego de al menos 48 horas de ayuno, se midió la SMR de cada animal a 15 y 30 °C, y se calcularon los valores de Q_{10} correspondientes. Este grupo se denominó "Terreno".

Análisis estadísticos:

La comparación entre las frecuencias de alimentación de los grupos CA15 y CA30 se realizó con una prueba de t para muestras independientes.

Los datos de masa corporal entre los distintos grupos se compararon mediante análisis de varianza (ANOVA) factoriales a los 0, 1 y 4 meses de aclimatación. Para analizar los cambios de masa en el tiempo se realizó un ANOVA factorial de medidas repetidas.

Con respecto a los datos de SMR, para las comparaciones entre grupos se utilizaron análisis de covarianza (ANCOVA) factorial utilizando la masa corporal como covariable. Para las comparaciones entre las SMR a las dos temperaturas de medición se utilizaron ANOVA factoriales de medidas repetidas. Las comparaciones entre las mediciones de SMR de 1 y 4 meses también se realizaron con ANOVA factoriales de medidas repetidas. Las comparaciones entre las SMR de los animales de Terreno (sin aclimatar) con las de los grupos de animales aclimatados se realizaron mediante ANCOVA.

Los datos de Q_{10} para los distintos grupos se analizaron mediante ANOVA factoriales. Las comparaciones entre los valores de Q_{10} de 1 y 4 meses se realizaron

mediante un ANOVA factorial de medidas repetidas. Las comparaciones entre los valores de Q_{10} de los animales de Terreno y los de los animales aclimatados (a 1 y 4 meses, sin separar por grupos experimentales) se realizaron con pruebas de t para muestras independientes.

Los análisis *a posteriori*, cuando correspondieron, se realizaron con la prueba de Tukey para N desiguales.

La normalidad y la homocedasticidad de los datos se evaluaron con las pruebas W de Shapiro-Wilk y Levene para homogeneidad de las varianzas respectivamente.

Los resultados están expresados como promedio seguido de desviación estándar ($\bar{x} \pm \sigma$). Se considera un nivel de significancia de 0,05.

Todos los análisis estadísticos se realizaron con el software STATISTICA versión 7 de la compañía StatSoft, Inc.

RESULTADOS

Consumo de alimento:

Durante el transcurso del experimento y el resto de su permanencia en laboratorio (189 días en total), al comparar los dos grupos con alimento *ad libitum*, se observó una mayor tasa de alimentación *per capita* en los escorpiones aclimatados a 30 °C con respecto a los aclimatados a 15 °C, con valores de $0,059 \pm 0,023$ larvas/día y $0,011 \pm 0,009$ respectivamente ($t_{(15)} = -5,645$, $p = 0,00005$).

Masa corporal:

La Tabla 2 muestra los los valores promedio de masa corporal para cada grupo experimental al inicio de la formación de los grupos, y al momento de las dos mediciones de metabolismo (1 y 4 meses de aclimatación). En ninguno de estos tres momentos se encontraron diferencias significativas entre las masas corporales de los diferentes grupos (ver valores de p para los ANOVA factoriales respectivos en la Tabla 2).

Tabla 2: Valores de masa corporal promedio para los cuatro grupos experimentales a los 0, 1 y 4 meses desde la formación de grupos. Para el grupo SA30, letras iguales indican inexistencia de diferencia significativa. Los resultados de los ANOVA factoriales corresponden al efecto de cada factor e interacción sobre la masa corporal durante cada medición.

Grupo	Masa corporal (g)			
	inicial	1 mes	4 meses	
SA15 (n = 9)	0,835 ± 0,283	0,813 ± 0,278	0,938 ± 0,395	
CA15 (n = 8)	0,809 ± 0,308	0,809 ± 0,324	0,917 ± 0,448	
SA30 (n = 6)	0,963 ± 0,370 (a)	0,835 ± 0,265 (ab)	0,739 ± 0,254 (b)	
CA30 (n = 8)	0,932 ± 0,234	0,942 ± 0,197	0,950 ± 0,203	
ANOVA factorial				
	Temperatura	$F_{(1,27)} = 1,350$ $p = 0,3$	$F_{(1,27)} = 0,621$ $p = 0,4$	$F_{(1,27)} = 0,430$ $p = 0,5$
	Alimento	$F_{(1,27)} = 0,072$ $p = 0,8$	$F_{(1,27)} = 0,275$ $p = 0,6$	$F_{(1,27)} = 0,566$ $p = 0,5$
	Temperatura*Alimento	$F_{(1,27)} = 0,001$ $p = 0,98$	$F_{(1,27)} = 0,313$ $p = 0,6$	$F_{(1,27)} = 0,848$ $p = 0,4$

Se registró una disminución significativa en los valores de masa corporal del grupo SA30 entre el inicio del experimento y los 4 meses de aclimatación, asociado al efecto de la interacción del tiempo con la temperatura (ANOVA factorial de medidas repetidas: $F_{(2,54)} = 9,577$, $p = 0,0003$) y del tiempo con el alimento (ANOVA factorial de medidas repetidas: $F_{(2,54)} = 3,183$, $p = 0,05$). No hubo cambios significativos para ninguno de los demás grupos.

Tasa metabólica estándar:

En la Tabla 3 se presenta un resumen con los resultados de todas las mediciones de SMR.

Tabla 3: Resumen de los valores de SMR para todos los grupos en todas las mediciones.

Tiempo de aclimatación	Grupo	Metabolismo (mL CO ₂ h ⁻¹ g ⁻¹)	
		T _{amb} = 15 °C	T _{amb} = 30 °C
1 mes	SA15	0,026 ± 0,016	0,057 ± 0,015
	CA15	0,027 ± 0,010	0,062 ± 0,010
	SA30	0,018 ± 0,011	0,028 ± 0,004
	CA30	0,015 ± 0,007	0,027 ± 0,008
4 meses	SA15	0,015 ± 0,008	0,034 ± 0,019
	CA15	0,024 ± 0,012	0,040 ± 0,018
	SA30	0,019 ± 0,003	0,029 ± 0,005
	CA30	0,016 ± 0,004	0,023 ± 0,004
sin aclimatación	Terreno	0,019 ± 0,006	0,058 ± 0,015

A 1 mes de aclimatación, se observó un efecto significativo de la temperatura de aclimatación en las SMR de los animales tanto a 15 °C (ANCOVA factorial: $F_{(1,26)} = 5,400$, $p = 0,03$) como a 30 °C (ANCOVA factorial: $F_{(1,26)} = 65,452$, $p < 0,000001$) de temperatura ambiente. No hubo efectos significativos del alimento ni de la interacción entre ambos factores a ninguna de las dos temperaturas de medición (ver Figura 2).

Comparando los valores de SMR medidos a 15 y 30 °C para cada grupo luego de 1 mes de aclimatación, se observa un efecto significativo de la temperatura de medición (ANOVA factorial de medidas repetidas: $F_{(1,27)} = 33,169$, $p = 0,000004$),

presentándose diferencias significativas entre ambas temperaturas para los grupos SA15 (Prueba de Tukey: $p = 0,0001$), CA15 (Prueba de Tukey: $p = 0,0001$) y CA30 (Prueba de Tukey: $p = 0,04$) (ver Figura 2).

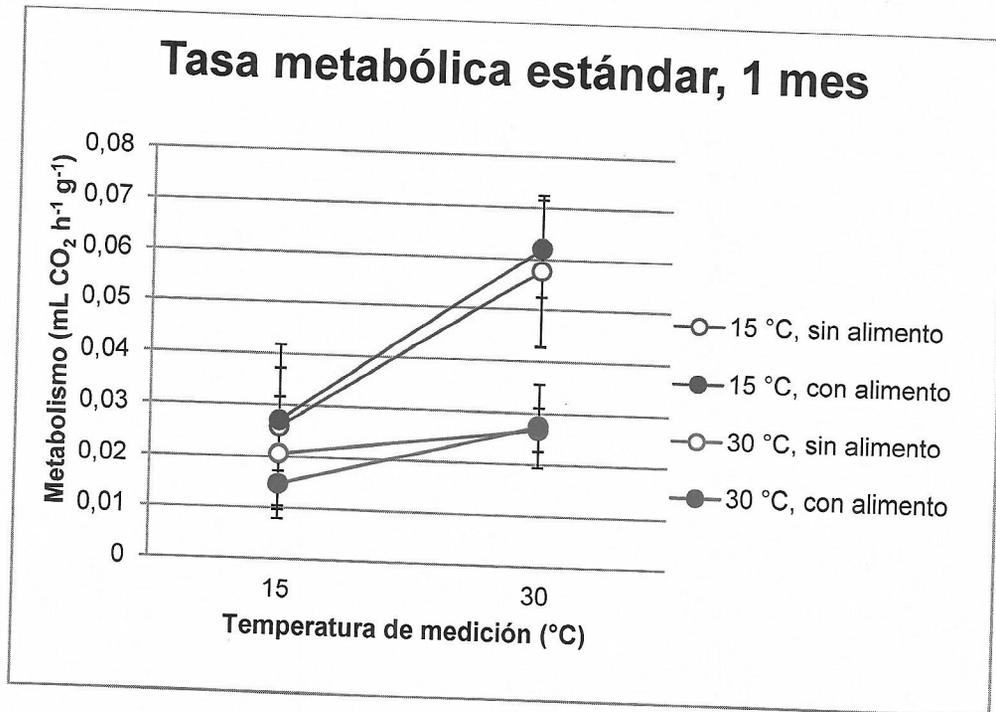


Figura 2: Metabolismo masa-específico por grupo a 1 mes de aclimatación.

A 4 meses de aclimatación, no se observaron diferencias entre las SMR de los grupos al medirlos a 15 °C, mientras que a 30 °C se observó un efecto significativo de la temperatura de aclimatación (ANCOVA factorial: $F_{(1,26)} = 7,297$, $p = 0,01$). No hubo efectos significativos del alimento ni de la interacción entre ambos factores a ninguna de las dos temperaturas de medición (ver Figura 3).

Al comparar los valores de SMR medidos a 15 °C y 30 °C para cada grupo a los 4 meses de aclimatación, se mantiene el efecto significativo de la temperatura de medición (ANOVA factorial de medidas repetidas: $F_{(1,27)} = 6,058$, $p = 0,02$), pero esta vez sólo se observan diferencias significativas entre ambas temperaturas para los grupos SA15 (Prueba de Tukey: $p = 0,0005$) y CA15 (Prueba de Tukey: $p = 0,003$) (ver Figura 3).

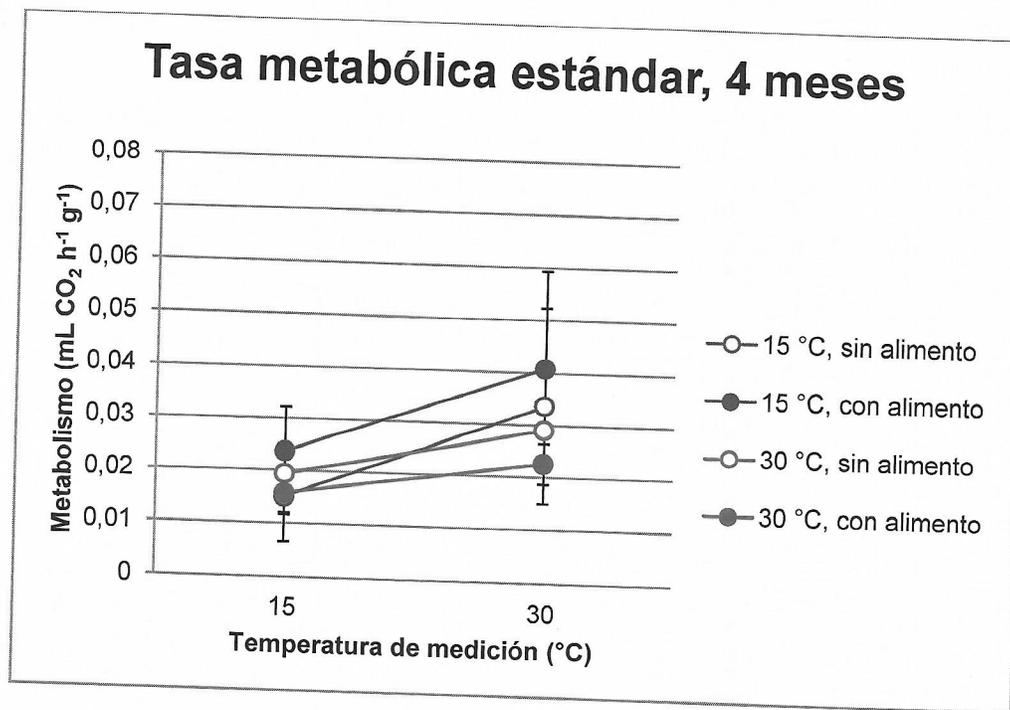


Figura 3: Metabolismo masa-específico por grupo a 4 meses de aclimatación.

Por otra parte, al comparar los resultados de SMR para 1 y 4 meses de aclimatación, se observó un efecto significativo de la temperatura de aclimatación sólo en las mediciones a 30 °C (ANOVA factorial de medidas repetidas: $F_{(1,27)} = 39,117$, $p =$

0,000001), y dentro de éstas, sólo en los grupos SA15 (Prueba de Tukey: $p = 0,0001$) y CA15 (Prueba de Tukey: $p = 0,0001$), que presentaron SMR significativamente menores a los 4 meses con respecto a 1 mes de aclimatación.

Los valores de SMR para los animales del grupo de Terreno (capturados en 2016, sin aclimatar) se compararon con los de los cuatro grupos experimentales sujetos a aclimatación. No se encontraron diferencias significativas con ninguno de los grupos en las mediciones a 15 °C, tanto a 1 como a 4 meses de aclimatación. Por otro lado, en las mediciones a 30 °C, los animales de Terreno sí presentaron valores de SMR significativamente diferentes a las mediciones de 1 mes (ANCOVA: $F_{(4,35)} = 15,618$, $p < 0,000001$) para los grupos SA30 (Prueba de Tukey: $p = 0,0009$) y CA30 (Prueba de Tukey: $p = 0,0002$), siendo éstos mayores (ver Tabla 3). También se encontraron diferencias con las mediciones de 4 meses (ANCOVA: $F_{(4,35)} = 8,580$, $p = 0,00006$) para los grupos SA15 (Prueba de Tukey: $p = 0,005$), SA30 (Prueba de Tukey: $p = 0,006$) y CA30 (Prueba de Tukey: $p = 0,0002$) (ver Tabla 3).

Coefficiente de temperatura Q_{10} :

A 1 mes de aclimatación, no hubo diferencias significativas en los Q_{10} entre ninguno de los grupos experimentales, mientras que a 4 meses de aclimatación se observó un efecto significativo de la temperatura de aclimatación en los valores de Q_{10} (ANOVA factorial: $F_{(1,27)} = 7,860$, $p = 0,009$) (ver Figura 4).

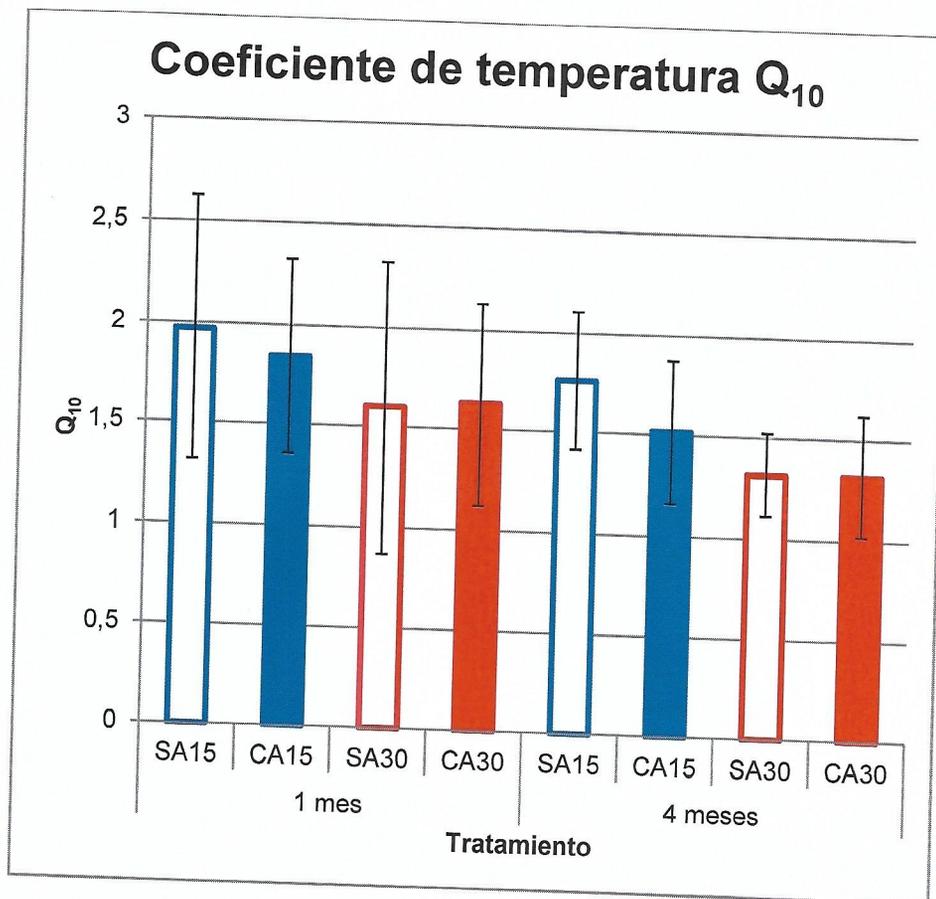


Figura 4: Q₁₀ para cada tratamiento a 1 y 4 meses de aclimatación.

Se observaron diferencias significativas entre los valores de Q₁₀ para 1 y 4 meses de aclimatación (ANOVA factorial de medidas repetidas: $F_{(1,27)} = 5,497$, $p = 0,03$), siendo menores los valores a 4 meses (ver Figura 5). Con respecto a esta disminución, no se observaron efectos asociados a los distintos tratamientos ni a interacciones.

Al comparar los valores de Q₁₀ de los animales de Terreno con los animales aclimatados grupos experimentales, no se encontraron diferencias significativas entre

los individuos de Terreno y los aclimatados a 1 mes ($t_{(39)} = -1,936$, $p = 0,06$) pero sí entre los de Terreno y los aclimatados a 4 meses ($t_{(39)} = -5,148$, $p = 0,000008$) (ver Figura 5). Para estas comparaciones no se consideraron los distintos tratamientos.

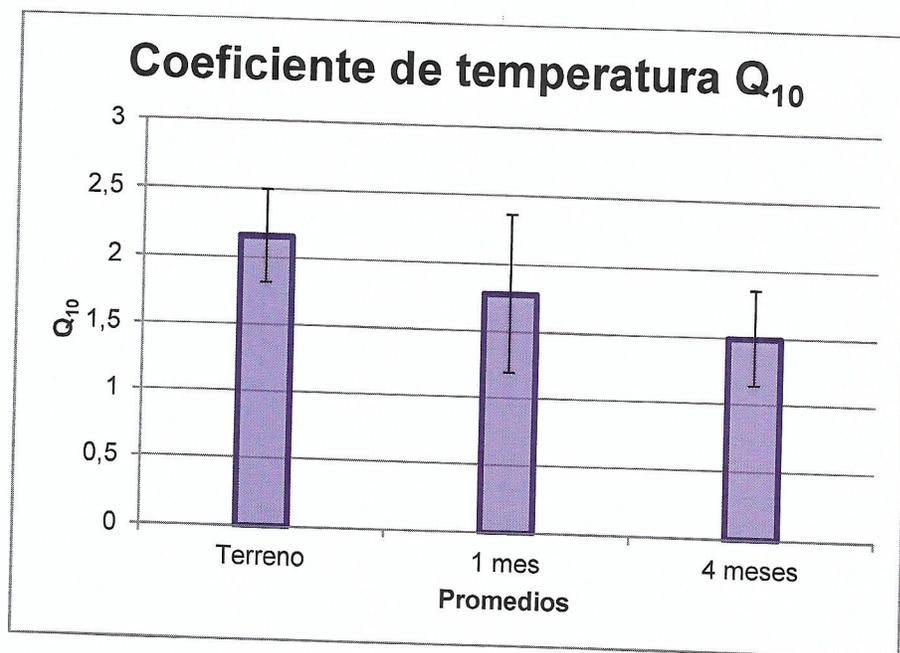


Figura 5: Valores de Q₁₀ promedio para todos los tratamientos a 1 y 4 meses de aclimatación, y para los animales de Terreno (sin aclimatar).

DISCUSIÓN

Consumo de alimento y masa corporal:

Los escorpiones aclimatados a 30 °C presentaron una tasa de consumo de alimento significativamente mayor a la de los aclimatados a 15 °C. En ectotermos, estas diferencias corresponden a adaptaciones en que los animales se ven más propensos a alimentarse a altas temperaturas, debido al mayor gasto energético ligado al aumento de su metabolismo (Van Damme y col., 1991; Kingsolver & Woods, 1997; Angilletta y col., 2002). Estas diferencias en la tasa de alimentación entre altas y bajas temperaturas pueden estar asociadas a cambios estacionales, para los que se han descrito efectos en numerosos aspectos conductuales en artrópodos (Humphreys, 1978; Kearney, 2002). En particular, se han observado cambios en la composición y cantidad de la dieta de otras especies de escorpiones que también utilizan una estrategia de depredación "sit and wait", aumentando la ingesta de alimento durante los meses más cálidos y viceversa (Polis, 1979).

La ingesta promedio de alimento para el grupo CA15 fue extremadamente baja en general, registrándose incluso animales que no se alimentaron durante toda la duración del experimento. Esto podría estar enmascarando dicho tratamiento, ya que aunque la oferta de presas estuvo siempre presente, en la práctica al no alimentarse estos individuos no se diferenciarían de los del grupo SA15.

Tres de los cuatro grupos experimentales mantuvieron su masa corporal a lo largo del experimento. Esto es especialmente relevante en el caso de los individuos aclimatados a 15 °C, ya que su consumo de alimento fue muy bajo (CA15) o nulo (SA15), lo que da cuenta de la gran capacidad de *Bothriurus coriaceus* para sobrevivir extensos períodos de tiempo con ingresos de energía extremadamente limitados gracias a su reducida tasa metabólica en comparación a otros artrópodos de similar tamaño (Hadley, 1974; Lighton y col., 2001). En ambientes en que los recursos son escasos o impredecibles ésta sería una adaptación especialmente importante, estando presente también en otros arácnidos como arañas (Greenstone y Bennett, 1980). La resistencia a la inanición es una adaptación muy importante en depredadores “sit and wait”, debido a la disponibilidad de presas fluctuante (Rotkopf & Ovadia, 2014). Se ha demostrado experimentalmente que especies de escorpiones de zonas desérticas pueden sobrevivir hasta 12 meses sin alimento ni agua, y hasta 3 años si se les provee de agua (Stockmann, 2013). Este trabajo demuestra que *Bothriurus coriaceus* es capaz de sobrevivir más de 4 meses en completa ausencia de alimento. Incluso en el grupo con condiciones más demandantes (SA30, temperatura ambiente permanentemente a 30 °C y ausencia de alimento) se observó una sobrevivencia del 75% de los individuos al final del experimento. Cabe mencionar que los escorpiones de este estudio fueron capturados en otoño, y provienen de lugares en que la disponibilidad de presas es relativamente alta (Zúñiga, 2012). La condición corporal y reservas energéticas con las que cuentan los animales pueden variar a lo largo del año.

Los escorpiones aclimatados a 30 °C sin alimento presentaron una disminución significativa de masa corporal luego de 4 meses de aclimatación. Esto es de esperarse, ya que el permanecer expuestos a una alta temperatura implica un aumento en el

gasto energético, y por lo tanto, un mayor requerimiento de alimento. Los escorpiones mantenidos a 15 °C fueron capaces de mantener su masa corporal sin alimentarse. Considerando la estrategia de depredación de *Bothriurus coriaceus*, en que la oferta de alimento es incierta, se podría pensar que la selección de temperaturas más bajas reduciría su gasto energético y evitaría la desecación. Esto coincide con lo observado en general en escorpiones, los que evitan las altas temperaturas al presentar un patrón de actividad nocturno y mediante el uso de madrigueras (Woodman, 2008). No obstante, temperaturas demasiado bajas en ectotermos tienen un efecto negativo en ciertos procesos fisiológicos, incluyendo el desempeño muscular y respuestas antidepredatorias (Carlson y Rowe, 2009). En este contexto, y dado las grandes fluctuaciones térmicas (tanto diarias como estacionales) descritas en el hábitat de *Bothriurus coriaceus* (Di Castri y Hajek, 1976) sería interesante identificar la temperatura preferencial para esta especie y si ésta varía a lo largo del año.

Tasa metabólica estándar:

Luego de un mes, los animales aclimatados a 15 °C presentaron SMR mayores que los aclimatados a 30 °C, a ambas temperaturas de medición. Estas diferencias podrían deberse a un efecto de compensación metabólica por aclimatación térmica, fenómeno ya descrito en artrópodos y específicamente en escorpiones (Riddle, 1979; Robertson y col., 1982). Los animales aclimatados a diferentes temperaturas acomodan sus procesos fisiológicos a dichas temperaturas, lo que lleva a que luego de un tiempo exhiban respuestas diferentes al ser medidos a una misma temperatura. Por

otra parte, los resultados sugieren que la disponibilidad de alimento no sería un factor determinante en la SMR de estos animales tras este periodo de tiempo, posiblemente por el bajo gasto energético de los individuos en general.

Al comparar la respuesta de los animales de un mismo grupo a ambas temperaturas, como es de esperar, los valores de SMR son mayores a 30 °C que a 15° en todos los casos, sin embargo, el grupo SA30 no presentó una diferencia significativa. Una posible explicación es que al ser éste el grupo sometido al tratamiento más exigente, los individuos tienen una respuesta más limitada al cambio de temperatura.

A los cuatro meses, se repite el patrón en que los animales aclimatados a 15 °C presentan SMR mayores que los aclimatados a 30 °C, sin embargo, esto sólo se observa en la medición a 30 °C de temperatura ambiente. Al analizar la respuesta de cada grupo a los cambios de temperatura, se observa que sólo los animales aclimatados a 15 °C presentaron diferencias significativas en sus SMR entre ambas temperaturas, mientras que para los dos grupos aclimatados a 30 °C los valores se mantuvieron. Dado que la disponibilidad de alimento no parece influir en las SMR de los individuos tras cuatro meses, sería la constante exposición a una alta temperatura lo que limitaría la respuesta de los grupos SA30 y CA30, y una posible razón por la que no se observan diferencias entre ningún grupo en la medición a 15 °C. Llama la atención que no haya diferencias entre los grupos SA30 y CA30, considerando que SA30 presentó una disminución de masa corporal significativa luego de los cuatro meses. Existe la posibilidad de que el efecto de la aclimatación a 30 °C sea tan fuerte que enmascare cualquier diferencia que pudiera haber existido debido a la alimentación para estos dos grupos.

Debido a la casi nula ingesta de alimento en el grupo CA15, no se puede afirmar que la disponibilidad de alimento no es un factor determinante en la capacidad de compensación, ya que no es posible diferenciar a este grupo del SA15.

Cabe mencionar que estudios en escorpiones (King y Hadley, 1979) y en otros ectotermos (Halsey y col, 2015) han estimado que al medir tasas metabólicas en reposo, como es el caso de la SMR, se subestima el metabolismo real de los organismos en condiciones naturales, ya que un aumento de temperatura involucra un aumento de actividad, y con esto un metabolismo más acelerado que el que tendría el animal al medirlo en reposo a la misma temperatura. Esto podría ser relevante en este estudio, ya que los valores obtenidos son sumamente bajos en general, lo que sumado a la alta varianza de éstos, podría dar pie a encontrar falsos negativos.

Los escorpiones medidos a sus respectivas temperaturas de aclimatación (SA15 y CA15 medidos a 15 °C, comparados con SA30 y CA30 medidos a 30 °C) no presentaron diferencias en sus SMR ni a un mes ($t_{(29)} = -0,257$, $p = 0,8$) ni a cuatro meses ($t_{(29)} = -1,943$, $p = 0,06$). Esto demuestra la flexibilidad de los animales para adecuar sus procesos metabólicos a largo plazo y mantener su SMR en un rango que les permita funcionar con eficiencia, independiente de la temperatura ambiente. Un estudio en escorpiones tropicales (Kalarani y col., 1991) demostró una variación significativa en la actividad enzimática y concentración de metabolitos en tejidos de animales aclimatados a bajas y altas temperaturas, siendo ambos procesos independientes y con diferentes mecanismos.

Al comparar las mediciones de SMR para 1 y 4 meses, se observa una disminución en los valores de SMR para los dos grupos aclimatados a 15 °C, al ser

medidos a 30 °C. Esto podría deberse a la larga mantención en laboratorio, y/o a una falta de reservas energéticas en los escorpiones aclimatados a 15 °C luego de un tiempo mucho mayor con una ingesta de alimento muy baja (grupo CA15) o nula (grupo SA15), lo que disminuiría su capacidad de acelerar su metabolismo al ser sometidos a una temperatura más alta. Esto sugeriría que a pesar de poder mantener su condición corporal por mucho tiempo, se ven limitados al estar en situaciones de mayor requerimiento. Estos resultados son concordantes con los de otros estudios en arácnidos, en que se reportan disminuciones en sus tasas metabólicas luego de un periodo de aclimatación, tanto en individuos con alimento *ad libitum* (Jensen y col., 2010) como sujetos a inanición (Terblanche y col., 2004), aunque ninguno de dichos estudios consideró periodos de aclimatación tan largos como este trabajo. Por otro lado, se ha reportado que escorpiones con bajas reservas energéticas presentan mayor actividad de forrajeo y conductas más riesgosas (Skutelsky, 1996). Dada la disminución en los valores de SMR a largo plazo, y cómo esta influye en la actividad de ectotermos (Halsey y col, 2015; Webber y Bryson, 2015), cabe preguntarse si esto impondría una limitante en el aumento de actividad para búsqueda de alimento luego de periodos largos de tiempo en inanición.

Considerando que Bothriuridae es una familia presente sólo en climas templados y subtropicales (Lourenço, 2001), cabe pensar que existan diferencias fisiológicas sujetas a su linaje evolutivo con respecto a especies de ambientes xéricos (Gefen & Ar, 2003). Sin embargo, se ha encontrado que existen diferencias intraespecíficas en el metabolismo de *Bothriurus coriaceus* en sitios con diferentes niveles de precipitaciones y de disponibilidad de alimento (Zúñiga, 2012), lo que sumado a la flexibilidad metabólica observada en este estudio, deja claro que las

adaptaciones que permiten a los escorpiones sobrevivir largos periodos de tiempo sin alimentarse son del orden Scorpiones en general, y no de aquellos que actualmente viven en zonas desérticas.

Coefficiente de temperatura Q_{10} :

Los valores de Q_{10} obtenidos en este trabajo son más bajos que los de otros estudios en escorpiones (Lighton y col., 2001). En dicho trabajo se reportaron valores de Q_{10} tanto propios como de la literatura, con un promedio de 2,95 para 7 especies de escorpiones correspondientes a hábitats xéricos (5 especies, N total = 21), tropicales (1 especie, N = 32) y méxicos (1 especie, N = 23), todos ellos de hábitos fosoriales. Los valores de Q_{10} para *Bothriurus coriaceus* obtenidos en este estudio están en promedio muy por debajo de los reportados por Lighton y col. (2001) para otras especies, siendo de $1,78 \pm 0,58$ a 1 mes de aclimatación, y de $1,50 \pm 0,35$ a 4 meses. Estos valores de Q_{10} son menores que los de individuos de Terreno sin aclimatar ($2,16 \pm 0,34$). Esto demuestra que la sensibilidad térmica de *Bothriurus coriaceus* disminuiría progresivamente luego de un tiempo largo de aclimatación. No es posible determinar cuál es la causa de esta disminución, pero podría deberse al estrés general de las condiciones de laboratorio, un posible remplazo de tipo de tejidos, u otros. Adicionalmente a lo anterior, incluso en animales sin aclimatar, *Bothriurus coriaceus* posee valores de Q_{10} menores a lo esperado para el orden Scorpiones, acercándose más a los reportados para artrópodos típicos, que suelen estar en el rango de 2,0-2,5

(Lighton y col., 2001; Nespolo y col., 2003; Lardies y col., 2008). Queda abierta la puerta para investigaciones futuras para intentar identificar la causa de esta diferencia.

Los resultados muestran que no se alcanzan a encontrar diferencias significativas entre grupos para los valores de Q_{10} luego de un mes de aclimatación, mientras que a los cuatro meses se observa un efecto de la temperatura de aclimatación, presentando valores más altos los individuos aclimatados a 15 °C con respecto a los de 30 °C. Esto sugiere que existe un efecto a largo plazo en la sensibilidad térmica de los escorpiones producto de la exposición prolongada a distintas temperaturas.

La sensibilidad térmica de los animales ectotermos influye directamente en múltiples aspectos fisiológicos y conductuales, e incluso en su adecuación biológica (Huey y Kingsolver, 1989). Se ha propuesto que el valor de Q_{10} para la SMR en un individuo, al ser un rasgo que refleja la capacidad de respuesta a cambios en la temperatura ambiente, puede ser considerado como un indicador de desempeño individual (Lardies y col., 2008). Tomando en cuenta esto al momento de analizar los resultados de este trabajo, tiene sentido pensar que los escorpiones verían afectado su desempeño luego de su estancia prolongada en cautiverio, y que entre los distintos grupos, son los animales aclimatados a 30 °C los que se ven más perjudicados, al ser ésta una condición más estresante.

Comentarios finales y proyecciones:

La falta de información sobre la historia natural de *Bothriurus coriaceus* y sobre el orden Escorpiones en general en Chile (Agusto y col., 2006) dificulta la interpretación de los resultados, y el deducir información a partir de otras especies puede llevar a errores.

Por lo mismo, este trabajo llama a seguir indagando en la ecología y fisiología de los escorpiones chilenos. Aspectos como el efecto de la edad, el sexo y el estado reproductivo de estos animales en su metabolismo siguen sin explorarse, y existe evidencia de que algunos de estos factores sí influyen en ciertos aspectos conductuales y fisiológicos en otras especies de escorpiones (Skutelsky, 1996; Nespolo y col., 2003; Carlson y Rowe, 2009), pero no en otros (Gefen, 2010; Kalra y Gefen, 2012; Bibbs y col., 2014), por lo que es importante tenerlo en cuenta en investigaciones futuras.

También sería interesante trabajar en otras temperaturas, considerando todas aquellas a las que están expuestos los animales en su hábitat, e identificar las temperaturas preferidas y óptimas para su desempeño. Se han reportado variaciones en las temperaturas preferidas de distintas poblaciones de una misma especie de escorpión (Webber y Bryson, 2015). Considerando el amplio rango de distribución de *Bothriurus coriaceus* (Mattoni y Acosta, 2006) y los antecedentes sobre diferencias en el metabolismo de esta especie en poblaciones muy cercanas (Zúñiga, 2012), es muy probable que existan variaciones adaptativas en poblaciones sujetas a distintos factores ambientales en un amplio gradiente latitudinal.

Elaborar curvas de rendimiento en las que se mida alguna característica como velocidad de escape, permitiría conocer las temperaturas en que mejor se desempeñan estos animales, ya sea en una o varias poblaciones, y cómo esto afecta a su conducta (Bennet, 1990; Gilchrist, 1996).

CONCLUSIONES

La hipótesis del estudio se cumple parcialmente. Se confirma que *Bothriurus coriaceus* presenta compensación metabólica, sin embargo, ésta no parece ser afectada por la disponibilidad de alimento incluso luego de cuatro meses.

Los escorpiones sometidos a alta temperatura poseen requerimientos energéticos mayores, lo que se asocia a un mayor uso de reservas en los animales sin alimento, pero éstos son capaces de mantener sus valores de SMR a costa de una reducción de masa corporal, demostrando una fuerte tolerancia a la inanición, lo que es apoyado por el alto nivel de sobrevivencia de los individuos tras la duración del experimento.

La sensibilidad térmica de *Bothriurus coriaceus* es menor que la de otros escorpiones, y disminuye aún más producto de la aclimatación y/o el cautiverio. Los individuos aclimatados a una alta temperatura presentan una sensibilidad térmica menor que los aclimatados a baja temperatura.

Finalmente, se destacan las particularidades fisiológicas del orden Scorpiones, en especial sus bajas tasas metabólicas y alta tolerancia a la inanición, y se reafirma a *Bothriurus coriaceus* como un buen modelo de estudio en Chile debido a su fácil captura y mantención, y su abundancia en la Región Metropolitana. Asimismo, la poca información sobre el orden más allá de aspectos taxonómicos, invita a seguir indagando en la ecología de la escorpiofauna chilena.

BIBLIOGRAFÍA

- Agusto, P., Mattoni, C.I., Pizarro-Araya, J., Cepeda-Pizarro, J. y López-Cortés, F. 2006. Comunidades de escorpiones (Arachnida: Scorpiones) del desierto costero transicional de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* **79**: 407-421.
- Bennett, A.F. 1990. Thermal dependence of locomotor capacity. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology* **259(2)**: R253-R258.
- Bibbs, C.S., Bengston, S.E., y Gouge, D.H. 2014. Exploration of refuge preference in the Arizona bark scorpion (Scorpiones: Buthidae). *Environmental Entomology* **43(5)**, 1345-1353.
- Bridges, C.R., le Roux, J.M. y van Aardt, W.J. 1996. Ecophysiological adaptations to dry thermal environments measured in two unrestrained Namibian scorpions, *Parabuthus villosus* (Buthidae) and *Ophisthophthalmus flavescens* (Scorpionidae). *Physiological Zoology* **70(2)**: 244-256.
- Carlson, B.E. y Rowe, M.P. 2009. Temperature and desiccation effects on the antipredator behavior of *Centruroides vittatus* (Scorpiones: Buthidae). *Journal of Arachnology* **37**: 321-330.
- Di Castri, F., y Hajek, E.R. 1976. *Bioclimatología de Chile*. Vicerrectoría Académica de la Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile. 128 pp.
- Ford, M.J. 1977. Metabolic costs of the predation strategy of the spider *Pardosa amentata* (Clerck) (Lycosidae). *Oecologia* **28**: 333-340.
- Gefen, E. 2010. The relative importance of respiratory water loss in scorpions is correlated with species habitat type and activity pattern. *Physiological and Biochemical Zoology* **84(1)**: 68-76.

- Gefen, E. y Ar, A. 2003. Comparative water relations of four species of scorpions in Israel: evidence for phylogenetic differences. *Journal of Experimental Biology* **207**: 1017-1025.
- Gibbs, A.G. 2002. Water balance in desert *Drosophila*: lessons from non-charismatic microfauna. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* **133(3)**: 781-789.
- Gilchrist, G.W. 1996. A quantitative genetic analysis of thermal sensitivity in the locomotor performance curve of *Aphidius ervi*. *Evolution*: 1560-1572.
- Greenstone, M.H. y Bennett, A.F. 1980. Foraging Strategy and Metabolic Rate in Spiders. *Ecology* **61(5)**: 1255-1259.
- Hadley, N.F. 1974. Adaptational biology of desert scorpions. *Journal of Arachnology* **2**: 11-23.
- Halsey, L.G., Matthews, P.G.D., Rezende, E.L., Chauvaud, L. y Robson, A.A. 2015. The interactions between temperature and activity levels in driving metabolic rate: theory, with empirical validation from contrasting ectotherms. *Oecologia* **177**: 1117-1129.
- Hill, R.W. 1980. *Fisiología animal comparada: Un enfoque ambiental*. Editorial Reverté, Barcelona, España. 901 pp.
- Huey, R.B., y Kingsolver, J.G. 1989. Evolution of thermal sensitivity of ectotherm performance. *Trends in Ecology & Evolution* **4(5)**: 131-135.
- Humphreys, W.F. 1978. The thermal biology of *Geolycosa godeffroyi* and other burrow inhabiting Lycosidae (Araneae) in Australia. *Oecologia* **31(3)**: 319-347.
- Jensen, K., Mayntz, D., Wang, T., Simpson, S.J., y Overgaard, J. 2010. Metabolic consequences of feeding and fasting on nutritionally different diets in the wolf spider *Pardosa prativaga*. *Journal of Insect Physiology* **56(9)**: 1095-1100.

- Kalarani, V., Reddy, D.C., Naidu, B.P., y Davies, R.W. 1991. Acclimatory responses in enzymatic activity and metabolite concentrations in the tropical scorpion *Heterometrus fulvipes*. *Journal of Thermal Biology* **16(6)**: 327-332.
- Kalra, B., y Gefen, E. 2012. Scorpions regulate their energy metabolism towards increased carbohydrate oxidation in response to dehydration. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* **162(4)**: 372-377.
- Kearney, M. 2002. Hot rocks and much-too-hot rocks: seasonal patterns of retreat-site selection by a nocturnal ectotherm. *Journal of Thermal Biology* **27(3)**: 205-218.
- King, W.W., y Hadley, N.F. 1979. Water Flux and Metabolic Rates of Free-Roaming Scorpions Using the Doubly Labeled Water Technique. *Physiological Zoology* **52(2)**: 176-189.
- Kingsolver, J.G. & Woods, H.A. 1997. Thermal Sensitivity of Growth and Feeding in *Manduca sexta* Caterpillars. *Physiological Zoology* **70(6)**: 631-638.
- Kovařík, F. 2009. Illustrated Catalog of Scorpions. Part I. Clairon Production, Praga, República Checa. 170 pp
- Lardies, M.A., Naya, D.E., Berrios, P. y Bozinovic, F. 2008. The cost of living slowly: metabolism, Q10 and repeatability in a South American harvestman. *Physiological Entomology*, **33(3)**: 193-199.
- 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. *Journal of Experimental Biology* **204**: 607-613.
- Lourenço, W.R. 2001. The scorpion families and their geographical distribution. *Journal of Venomous Animals and Toxins* **7(1)**: 03-23.
- Mattoni, C.I. y Acosta, L.E. 2006. Systematics and distribution of three *Bothriurus* species (Scorpiones, Bothriuridae) from central and northern Chile. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* **41(3)**: 235-250.

- Naya, D.E., Lardies, M.A. y Bozinovic, F. 2007. The effect of diet quality on physiological and life-history traits in the harvestman *Pachylus paessleri*. *Journal of Insect Physiology* **53**: 132-138.
- Nespolo, R.F., Lardies, M.A. y Bozinovic, F. 2003. Intrapopulation variation in the standard metabolic rate of insects: repeatability, thermal dependence and sensitivity (Q_{10}) of oxygen consumption in a cricket. *Journal of Experimental Biology* **206**: 4309-4315.
- Polis, G.A. 1979. Prey and feeding phenology of the desert sand scorpion *Pamroctonus mesaensis* (Scorpionidae: Vaejovidae). *Journal of Zoology*, **188**: 333-346.
- Polis, G.A. y Yamashita, T. 1991. The ecology and importance of predaceous arthropods in desert communities. En Polis G.A. (ed.), *The Ecology of Desert Communities*. pp 180-222. University of Arizona Press, Tucson, Arizona.
- Riddle, W.A. 1979. Metabolic compensation for temperature change in the scorpion *Paruroctonus utahensis*. *Journal of Thermal Biology* **4(2)**: 125-128.
- Robertson, H.G., Nicolson, S.W. y Louw, G.N. 1982. Osmoregulation and temperature effects on water loss and oxygen consumption in two species of African scorpion. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* **71(4)**: 605-609.
- Rotkopf, R., y Ovadia, O. 2014. Examining growth rate and starvation endurance in pit-building antlions from Mediterranean and desert regions. *Ecological Entomology* **39(1)**: 94-100.
- Skutelsky, O. 1996. Predation risk and state-dependent foraging in scorpions: effects of moonlight on foraging in the scorpion *Buthus occitanus*. *Animal Behaviour* **52(1)**: 49-57.
- Stockmann, R. 2013. Introduction to Scorpion Biology and Ecology. *Toxinology* 1-29.
- Terblanche, J.S., Clusella-Trullas, S. y Chown, S.L. 2010. Phenotypic plasticity of gas exchange pattern and water loss in *Scarabaeus spretus* (Coleoptera: Scarabaeidae): Deconstructing the basis for metabolic rate variation. *Journal of Experimental Biology* **213(17)**: 2940-2949.

- Terblanche, J.S., Janion, C. y Chown, S.L. 2007. Variation in scorpion metabolic rate and rate–temperature relationships: implications for the fundamental equation of the metabolic theory of ecology. *Journal of Evolutionary Biology* **20(4)**: 1602-1612.
- Terblanche, J.S., Klok, C.J., Marais, E., y Chown, S.L. 2004. Metabolic rate in the whip-spider, *Damon annulatipes* (Arachnida: Amblypygi). *Journal of Insect Physiology* **50(7)**: 637-645.
- Van Damme, R., Bauwens, D. y Verheyen, R.F. 1991. The thermal dependence of feeding behaviour, food consumption and gut-passage time in the lizard *Lacerta vivipara* Jacquin. *Functional Ecology* **5**: 507-517.
- Vignes, F., Fedele, M., Pinna, M., Mancinelli, G., y Basset, A. 2012. Variability of *Lekanesphaera monodi* metabolic rates with habitat trophic status. *Acta Oecologica* **41**: 58-64.
- Webber, M.M., & Bryson, R.W. 2015. Geographic variation in the thermal biology of a widespread Sonoran Desert arachnid, *Centruroides sculpturatus* (Arachnida: Scorpiones). *Journal of Arid Environments* **121**: 40-42.
- Woodman, J.D. 2008. Living in a shallow burrow under a rock: Gas exchange and water loss in an Australian scorpion. *Journal of Thermal Biology* **33**: 280-286.
- Zúñiga, M.A. 2012. Tasa metabólica estándar y pérdida de agua evaporativa total de dos poblaciones del escorpión *Bothriurus coriaceus* (Arthropoda: Bothriuridae): Una potencial relación con las precipitaciones. Tesis de Pregrado, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile.