



FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE PREGRADO

**TASA METABÓLICA ESTÁNDAR Y PÉRDIDA DE AGUA EVAPORATIVA TOTAL
DE DOS POBLACIONES DEL ESCORPIÓN *Bothriurus coriaceus* (ARTHROPODA:
BOTHRIURIDAE): UNA POTENCIAL RELACIÓN CON LAS PRECIPITACIONES**

Seminario de Título

Entregado a la

Universidad de Chile

en cumplimiento parcial de los requisitos

para optar al título de

.....

Manuel Alejandro Zúñiga Trier

Junio – 2012

Santiago-Chile

Director del Seminario de Título:

Dr. Claudio Veloso Iriarte

UCH-FC
B: Ambiental
Z 975
c.1

ESCUELA DE PREGRADO – FACULTAD DE CIENCIAS – UNIVERSIDAD DE CHILE



INFORME DE APROBACIÓN SEMINARIO DE TÍTULO

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. Manuel Alejandro Zúñiga Trier

**“TASA METABOLICA ESTANDAR Y PERDIDA DE AGUA EVAPORATIVA
TOTAL DE DOS POBLACIONES DEL ESCORPION *Bothriurus coriaceus*
(ARTHROPODA: BOTHRIURIDAE): UNA POTENCIAL RELACIÓN CON
LAS PRECIPITACIONES”**

Ha sido aprobado por la Comisión de Evaluación, en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al Título de Biólogo Ambiental

Dr. Claudio P. Veloso Irirarte
Director Seminario de Título

Comisión de Evaluación

Dr. Pablo Sabat Kirkwood
Presidente Comisión

Evaluador(a)



Santiago, 27 de julio de 2012.



DEDICATORIA

Para mi mami.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a todas las personas que no temen que yo los defraude, porque saben que no lo haré.



ÍNDICE DE CONTENIDOS

INTRODUCCIÓN	1
MATERIALES Y MÉTODOS	5
<i>Especie de estudio</i>	5
<i>Sitios de muestreo</i>	5
<i>Determinación de la tasa metabólica estándar y pérdida de agua evaporativa total</i>	7
<i>Disponibilidad de presas</i>	10
<i>Contenido hídrico y reservas energéticas</i>	10
<i>Análisis estadísticos</i>	11
RESULTADOS	13
<i>Tasa metabólica estándar</i>	13
<i>Pérdida de agua evaporativa total</i>	15
<i>Disponibilidad de presas</i>	17
<i>Contenido hídrico y reservas energéticas</i>	18
DISCUSIÓN	21
<i>Tasa metabólica estándar y pérdida de agua evaporativa total</i>	21
<i>Disponibilidad de presas</i>	25
<i>Contenido hídrico y reservas energéticas</i>	27
CONCLUSIONES	31
BIBLIOGRAFÍA	33

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Descripción de la abundancia de depredadores y presas en refugios de las localidades de estudio	18
--	-----------

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación de los sitios de estudio	6
Figura 2. Tasa metabólica estándar (SMR en μW) en función de la masa corporal (m_b) medidas para escorpiones de dos localidades de Chile Central	14
Figura 3. Pérdida de agua total (TEWL en mg h^{-1}) en función de la masa corporal (m_b) para escorpiones de dos localidades de Chile Central	16
Figura 4. Contenido neto y relativo de lípidos y agua corporales para dos poblaciones de escorpiones de Chile central	20
Figura 5. Tasa metabólica estándar (SMR en μW) en función de la masa corporal (m_b) para diferentes grupos de artrópodos terrestres a 25°C	22
Figura 6. Tasa metabólica estándar (en μW) y pérdida de agua total (en mg h^{-1}) en función de la temperatura ambiental, para dos especies de escorpiones	24
Figura 7. Tasa metabólica estándar (SMR en μW) en función de la masa corporal (m_b) para distintas especies de escorpiones	26
Figura 8. Lípidos corporales (en mg) en función de la masa seca (en mg) para distintos grupos de artrópodos	28

RESUMEN

Aunque la disponibilidad de agua ambiental es considerada un factor limitante para la presencia de artrópodos, el orden Escorpiones se encuentra ampliamente distribuido y destaca por sus adaptaciones a ambientes secos. Se ha sugerido que descartando efectos filogenéticos, la tasa metabólica estándar (SMR) y la pérdida de agua total (TEWL), es menor en escorpiones que habitan sitios más xéricos. En Chile el escorpión *Bothriurus coriaceus* tiene una amplia distribución altitudinal y latitudinal, utilizando ambientes con marcados gradientes de precipitación. En este contexto, se estudiaron la SMR y la TEWL a 25 °C de dos poblaciones ubicadas en localidades diferenciadas por cerca de 100 mm de precipitación promedio anual. Se estimaron la disponibilidad de presas y el contenido de lípidos y agua corporal de los animales para cada sitio. Los resultados muestran una dependencia de la SMR y la TEWL con la masa corporal (m_b) y diferencias significativas entre sitios para ambas variables, utilizando a la m_b como covariable. Los mayores valores de SMR y TEWL, se encontraron en individuos del sitio de mayor pluviosidad. En el mismo sitio, hubo una mayor abundancia de presas, pero el contenido de lípidos fue mayor en el sitio menos lluvioso. No hubo diferencias en el contenido de agua. En base a la bibliografía, se verifica que la SMR y TEWL de las poblaciones tienden a ser más bajas en un gradiente pluviométrico decreciente.

Palabras clave: *Escorpiones, diferencias intraespecíficas, gradiente de precipitaciones, balance energético, balance hídrico*

ABSTRACT

Despite water availability being a variable limiting arthropod presence, the order Scorpiones is widely distributed geographically and is characterized by adaptation to dry environments. It has been suggested that regardless of filogenetic effects, standard metabolic rate (SMR) and total evaporative water loss (TEWL) are lower in scorpions inhabiting more xeric environments. In Chile the species *Bothriurus coriaceus* has a wide altitudinal and latitudinal distribution, inhabiting environments with sharp precipitation gradients. In this context SMR and TEWL at 25 °C were assessed in two populations located in sites with a difference of around 100 mm of annual precipitation. Prey availability and lipid and water body content of scorpions were estimated for each site. Results show a dependence of SMR and TEWL on body mass (m_b) and significant differences between sites for both variables, when using m_b as covariable. Highest SMR and TEWL values were found for the scorpions from the wettest site. At this same site, the highest prey availability was found. On the other hand, higher lipid content values were found at the driest site and water body content did not differ significantly between populations. On the basis of bibliography, the tendency of populations to have lower SMR and TEWL values in a decreasing precipitation gradient was verified.

Key words: *Scorpions, intraspecific differences, precipitation gradient, energetic balance, water balance*

INTRODUCCIÓN

Las características del ambiente determinan en gran medida la distribución de los animales. En particular y en conjunto con la temperatura, la disponibilidad de agua ha sido catalogada como una de las variables abióticas más determinantes de la distribución de los artrópodos (Chown & Nicholson, 2004). Aún así, el orden Escorpiones es un grupo de amplia distribución tanto altitudinal como latitudinal, alcanzando altas densidades poblacionales en hábitats que van desde bosques tropicales, hasta desiertos extremos (Polis, 1990). Para este orden, se han documentado una serie de adaptaciones estructurales, fisiológicas y conductuales, que explicarían esta capacidad de tolerar y sobrevivir en una amplia variedad de ambientes (Hadley, 1974; Polis, 1990).

Entre las características fisiológicas del orden, se ha propuesto que los escorpiones tienen un metabolismo y pérdida de agua corporal bajas con respecto a otros artrópodos (Lighton y col, 2001; Hadley, 1970). Desde una aproximación evolutiva y a nivel de familia, las diferencias fisiológicas relacionadas con el manejo de presupuesto hídrico y energético, parecen ser explicadas por el linaje y en la historia natural de cada una, más que en adaptaciones locales (Geffen & Ar 2003). No obstante, Woodman (2008), propone que especies de escorpiones emparentadas y con historias naturales similares, provenientes de ambientes con distinta disponibilidad de agua, presentarían tanto tasas metabólicas como tasas de pérdida de agua distintas cuando son medidos bajo las

mismas condiciones ambientales, siendo más bajas las de aquellos animales asociados a ambientes más xéricos.

Actualmente, tres familias conforman la escorpiofauna chilena, de las cuales Bothriuridae es la más importante con un 92% de las especies conocidas en el territorio nacional (Agusto y col, 2006). El género *Bothriurus* (Peters, 1861) es, dentro de esta familia, uno de los más representados, cuyas ocho especies se distribuyen en un amplio rango altitudinal y latitudinal (Agusto y col, 2006; Mattoni & Acosta 2006; Mattoni, 2007). En particular, *B. coriaceus* habita en varios puntos de la Región Metropolitana (Mattoni & Acosta 2006), donde las precipitaciones van desde 261,6 mm anuales en Pudahuel hasta los 347,2 mm en Tobalaba (precipitaciones obtenidas de: www.meteochile.gob.cl). Estas diferencias hacen de la especie en cuestión, un buen objeto de estudio para probar lo sugerido por Woodman (2008), a un nivel intraespecífico.

El modelo alométrico, formulado por Huxley y Teisier hace más de siete décadas (Gayon, 2000), ha sido ampliamente utilizado para comparar y analizar las SMR entre ectotermos de diferentes especies y evidenciar la existencia de adaptaciones fisiológicas (e.g. Lighton y col, 2001; Glazier, 2009; Kawamoto y col, 2011). En este contexto y dado el amplio gradiente de tamaño intraespecífico que es posible encontrar en escorpiones, la alometría ontogenética, que estudia el incremento relativo de una variable con la masa corporal durante el desarrollo e un individuo (Gayon, 2000), podría ser una buena herramienta para evaluar el patrón observado por Woodman (2008).

Es necesario tener en consideración que otras variables, tanto ambientales como fisiológicas, influyen en la tasa metabólica y la pérdida de agua. La oferta ambiental de alimento, por ejemplo, promueve estrategias de ahorro energético en depredadores tipo “sit and wait” cuando es impredecible, lo que redundaría en animales de metabolismo más deprimido y menores tasas de pérdida de agua en ambientes con productividad limitada (Greenstone & Bennett, 1980). Al mismo tiempo, el presupuesto energético interno con el que cuentan los organismos – principalmente reservas lipídicas en artrópodos (Lease & Wolf, 2011) –, regula la energía que estos pueden invertir en realizar sus funciones, entre ellas, sostener su metabolismo (Nisbet y col. 2011). Sin embargo, existe una relación inversa entre el porcentaje de lípidos corporales y el de agua corporal (Colloff, 2009), por lo que animales que destinan mayor parte de su cuerpo a reservas energéticas, cuentan con un menor presupuesto de agua corporal y viceversa.

En este trabajo, se comparan tres aspectos relevantes desde el punto de vista de la energética y balance de agua para escorpiones del valle central, provenientes de dos sitios con regímenes pluviométricos contrastantes. En primer lugar, la SMR y TEWL a 25 °C; en segundo lugar, la disponibilidad de alimento y abundancia de escorpiones en refugios, y, en tercer lugar, la condición fisiológica de los escorpiones en cuanto a contenido de agua y lípidos corporales.

Se plantea como hipótesis, que, tal como ha sugerido Woodman (2008) a un nivel interespecífico y por lo anteriormente planteado, intraespecíficamente, individuos de *B.*

coriaceus provenientes de ambientes más xéricos deberían presentar una SMR y una TEWL más bajas que aquellos provenientes de ambientes más húmedos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Especie de estudio

Todos los análisis se hicieron en escorpiones de la especie *Bothriurus coriaceus* Pocock, 1893 (Bothriuridae), colectados en dos sitios de muestreo con regímenes pluviométricos contrastantes. Todos los individuos fueron capturados durante el día desde sus refugios (rocas, escombros o excremento de ganado bovino), bajo los cuales estos animales permanecen durante los períodos de luz.

Hasta la fecha, no se dispone de información acerca de estudios sobre SMR y TEWL de escorpiónidos en Chile y no se cuenta con antecedentes sobre su tolerancia a las condiciones de laboratorio, salvo la experiencia de un breve estudio preliminar previo al presente, realizado en el laboratorio de Ecofisiología Animal de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile. En este estudio, se determinó que los animales responden bien cuando son mantenidos a 20 °C con ciclos diarios de 12:12 L:O, humedad relativa del 70% y alimento (*Tenebrio molitor*: adultos y larvas) y agua *ad libitum*.

Sitios de muestreo

Los sitios de muestreo corresponden a dos puntos de la Región Metropolitana de Chile separados por 46,7 Km de distancia (ver figura 1).

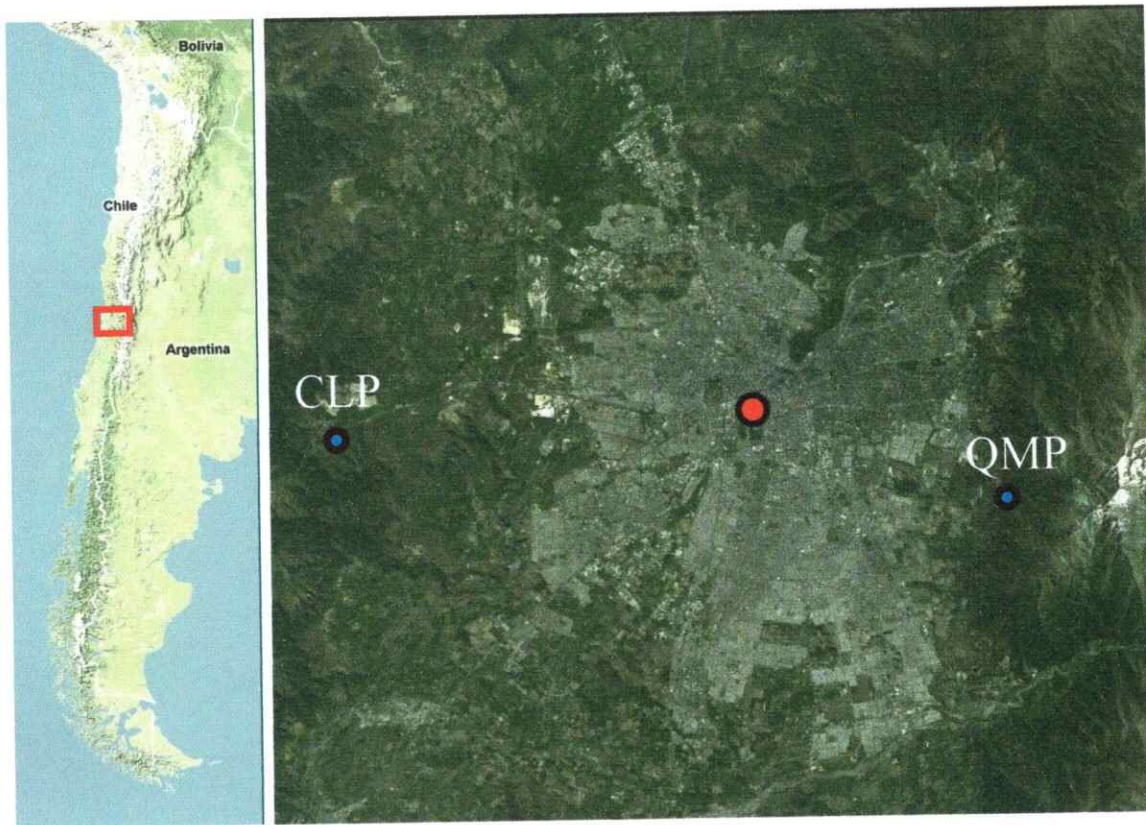


Figura 1. Ubicación de los sitios de estudio. En azul, CLP: Cuesta Lo Prado, QMP: Quebrada de Macul, Peñalolén; en rojo: Región Metropolitana (Santiago, Chile). Los puntos de estudio están separados por una distancia de 46,7 Km.

El primer sitio, Cuesta Lo Prado (CLP) (33°28'S, 70°56'W), ubicado en la vertiente oriental de la Cordillera de la Costa, a una altitud entre los 600 y los 700 m s.n.m., corresponde a varias quebradas y planicies pequeñas a orilla de camino, con alta intervención antrópica, cuya vegetación arbórea se encuentra dominada por vegetación esclerófila (bosque y matorral), con un precipitación promedio anual de 261,6 mm (Estación meteorológica Pudahuel, www.meteochile.gob.cl). El segundo sitio, se ubica al otro extremo de Santiago y corresponde a una ladera de baja pendiente en las faldas de la precordillera andina de la comuna de Peñalolén a la entrada de la Quebrada de Macul (QMP) (33°50'S, 70°51'W), a una altitud entre los 900 y los 930 m s.n.m. Al igual que el primer sitio, éste también se encuentra altamente intervenido y actualmente es habitado por una densa población del dermáptero introducido *Forficula auricularia*. La vegetación dominante se diferencia del primer sitio por presentar una mayor densidad, lo que se corresponde con un promedio de precipitaciones anual de 346,2 mm (Estación meteorológica Tobalaba, www.meteochile.gob.cl).

Determinación de la tasa metabólica estándar y pérdida de agua evaporativa total

Se colectaron y trasladaron al laboratorio de Ecofisiología Animal un total de 57 especímenes de *Bothriurus coriaceus* de los sectores de CLP (27 individuos) y QMP (30 individuos), durante la primavera del año 2011, procurando abarcar el mayor gradiente de tamaños posible.

En el laboratorio, los animales fueron pesados mediante balanza digital marca Precisa, modelo XP 205SM-DR, con una precisión de 0,005 g y mantenidos en ayuno por 48 horas en compartimientos individuales a 20 °C, con ciclos diarios de 12:12 L:O y a una humedad del 70%. Cumplido este plazo, se comenzaron las mediciones de producción de CO₂ y pérdida de agua total.

Los animales fueron alimentados solo después haber pasado por la medición con el fin de asegurar que se encontraran postabsortivos. Una vez registrados los datos de producción de CO₂ y pérdida de agua total, se les mantuvo con alimento (*Tenebrio molitor*: adultos y larvas) y agua *ad libitum* a 20 °C.

Los datos de SMR se tomaron como producción de CO₂ (V_{CO_2} en mL CO₂ h⁻¹), mediante un analizador de CO₂ de flujo continuo marca SableSystem, modelo FOXBOX, mientras que la pérdida de agua total, fue estimada a través de un higrómetro de punto de rocío marca SableSystem, modelo RH-300, como presión parcial de vapor de agua (en KPa). Los datos de ambas variables, fueron almacenados en un ordenador y trabajados a través del programa de análisis y adquisición de datos EXPEDATA.

Las mediciones se prolongaron por alrededor de dos horas en condiciones de luminosidad y a una temperatura ambiente de 25 °C, empleando una cámara metabólica de vidrio con un volumen aproximado de 22 mL y trabajando a un flujo de $50,7 \pm 1,7$ mL min⁻¹.

Para asegurar que la medición fuera realizada en reposo, se utilizó un sensor infrarrojo de movimiento marca SableSystem modelo AD-1, cuyos registros fueron colectados en conjunto con los datos de producción de CO₂ y agua. Las mediciones de actividad fueron complementadas con observación directa. Cada escorpión fue pesado antes de cada medición. El total de las mediciones se logró en un tiempo de dos semanas como máximo para cada población muestreada.

La transformación de producción de CO₂ (V_{CO_2} en mL h⁻¹) a potencia (SMR en μ W), se llevó a cabo mediante las expresiones utilizadas por Lighton et y col. (2001) y bajo los mismos supuestos (catabolismo aeróbico de lípidos, RQ=0,73); mientras que la transformación de presión parcial de vapor de agua (en KPa) a agua evaporativa total (TEWL en mg h⁻¹) se llevó a cabo según el procedimiento de Lighton y col. (2004).

Finalmente, los resultados fueron graficados y ajustados a los modelos alométricos:

$$SMR = a m_b^b$$

y

$$TEWL = a m_b^b,$$

donde SMR corresponde a tasa metabólica estándar, TEWL a pérdida de agua total, m_b a masa corporal, a a una constante de proporcionalidad y b al exponente alométrico.

Disponibilidad de presas

Para evaluar si otras variables podrían estar implicadas en el metabolismo, se realizó un conteo de presas en terreno para cada localidad bajo 20 rocas, escombros y/o excremento de ganado en que se hallase uno o más escorpiones. Se consideraron como tales, todos los ítems (tanto restos, como vivos) que formaran parte de la dieta del escorpión. Se determinó el área de cada refugio mediante análisis computacional de fotografías digitales obtenidas con una cámara Canon modelo Power Shot S21S, para luego obtener una medida de densidad de presas por refugio para cada sitio (ítems cm⁻²).

Contenido hídrico y reservas energéticas

Catorce de los escorpiones hallados bajo los 20 refugios muestreados para el conteo de presas en cada localidad, se trasladaron al laboratorio y se pesaron. Al día siguiente del traslado, se sacrificaron por asfixia con CO₂ para luego ser deshidratados en una estufa marca THICHENG, modelo ZFD-A5040, a 60 °C en contenedores de aluminio individuales.

El contenido inicial de agua corporal se determinó como la diferencia entre el peso completo y el peso seco de cada individuo, y se expresó tanto en gramos como en porcentaje de la masa inicial.

Luego de ser completamente deshidratados, los individuos fueron triturados en un molinillo eléctrico marca Moulinex modelo Super Junior "S". El polvillo obtenido de cada uno fue dividido en dos submuestras de masa similar, las cuales fueron pesadas y empaquetadas en papel desecante. En seguida, se les extrajeron los lípidos vía sistema Soxhlet, utilizando éter de petróleo como solvente, durante dos periodos de tres horas. La diferencia entre el peso seco y el peso desengrasado se calculó para cada submuestra, obteniendo así, la masa de lípidos de cada una en gramos. Luego se determinó el porcentaje que dicha diferencia representaba del peso seco de cada submuestra. El contenido inicial de lípidos se expresó como la suma de la masa en gramos y como el promedio de los porcentajes de las dos submuestras del mismo individuo.

Análisis estadísticos

Se evaluó el efecto de la m_b y el ajuste al modelo alométrico para la SMR y la TEWL, mediante un análisis de regresión lineal simple, después de linealizar los datos por logaritmo. Las comparaciones entre sitios se llevaron a cabo utilizando análisis de covarianza (ANCOVA), incorporando a la m_b como covariable, cuando cumplieron con los supuestos de normalidad, homocedasticidad y paralelismo, y mediante análisis de residuos cuando no los cumplieron.

Para el resto de las comparaciones se utilizó la prueba de t de Student o la prueba no paramétrica de U de Mann-Whitney, según correspondiera, tomando la raíz del arcoseno de la proporción, en el caso de los datos expresados en porcentaje. Para evaluar la

normalidad y homocedasticidad de los datos, se emplearon las pruebas de W de Shapiro-Wilk y Levene para homogeneidad de las varianzas, respectivamente. Todos los resultados se presentan como el promedio seguido de la desviación estándar ($\bar{x} \pm DS$) a menos que se indique lo contrario. Se consideró un valor crítico de significancia de $\alpha=0,05$.

RESULTADOS

Tasa metabólica estándar

Las m_b de las muestras se distribuyeron normalmente (CLP: $W=0,952$, $P=0,236$; QMP: $W=0,969$, $P=0,546$) en torno a promedios significativamente distintos ($t_{(53)}=3,474$, $P=0,001$), con valores de $0,35 \pm 0,16$ g en CLP y de $0,56 \pm 0,26$ g en QMP.

Hubo correlación estadística significativa entre la SMR y la m_b de las muestras de ambas localidades (CLP: $r^2=0,491$, $F_{(1,25)}=24,127$, $P<0,0001$; QMP: $r^2=0,166$, $F_{(1,28)}=5,573$, $P=0,025$), ajustándose a las ecuaciones alométricas (ver Figura 2):

$$\text{(CLP) SMR} = 659,38 m_b^{0,97}$$

y

$$\text{(QMP) SMR} = 463,08 m_b^{0,30}.$$

La SMR promedio fue de $243,4 \pm 140,0$ μ W para CLP y de $399,0 \pm 161,7$ μ W para QMP. Los logaritmos de ambas poblaciones se distribuyeron normalmente (CLP: $W=0,959$, $P=0,355$; QMP: $W=0,936$, $P=0,086$) y tuvieron varianzas homogéneas ($F_{(1,53)}=2,323$, $P=0,133$), sin embargo, no tuvieron pendientes homogéneas ($F_{(1,51)}=7,618$, $P=0,008$). El análisis de los residuos (CLP: $-0,071 \pm 0,206$ μ W; QMP: $0,069 \pm 0,198$ μ W), arrojó diferencias significativas entre sitios ($t_{(1,53)}=2,564$; $P=0,013$).

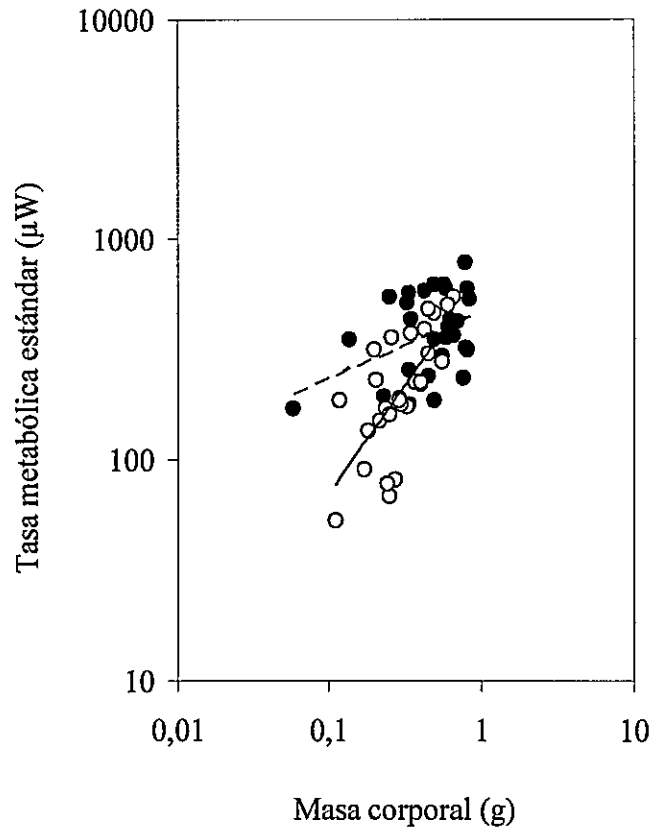


Figura 2. Tasa metabólica estándar (SMR en μW) en función de la masa corporal (m_b) medidas para escorpiones de dos localidades de Chile Central. (\circ) Resultado obtenido de 27 individuos provenientes de CLP, datos ajustados a la ecuación $\text{SMR} = 659,38 m_b^{0,97}$, $r^2=0,491$, $F_{(1,25)}=24,127$, $P<0,0001$ (línea continua). (\bullet) Resultado obtenido de 30 individuos provenientes de QMP, datos ajustados a la ecuación $\text{SMR} = 463,08 m_b^{0,30}$, $r^2=0,166$, $F_{(1,28)}=5,573$, $P=0,025$ (línea discontinua).

Pérdida de agua evaporativa total

Se encontró una correlación positiva y significativa de la TEWL con la m_b para las muestras de ambas poblaciones (CLP: $r^2=0,466$, $F_{(1,24)}=20,929$, $P<0,0005$; QMP: $r^2=0,567$, $F_{(1,26)}=34,044$, $P<0,0001$) (ver Figura 3).

Las ecuaciones alométricas resultantes fueron:

$$\text{(CLP) TEWL} = 0,728 m_b^{0,82}$$

y

$$\text{(QMP) TEWL} = 0,836 m_b^{0,68}.$$

La TEWL promedio fue de $0,35 \pm 0,24 \text{ mg h}^{-1}$ para CLP y de $0,54 \pm 0,23 \text{ mg h}^{-1}$ para QMP. Los logaritmos de ambas poblaciones, también se distribuyeron de forma normal (CLP: $W=0,983$, $P=0,929$; QMP: $W=0,943$, $P=0,144$), cumplieron con el supuesto de homocedasticidad ($F_{(1,52)}=2,615$, $P=0,112$) y tuvieron pendientes homogéneas ($F_{(1,50)}=0,424$, $P=0,528$). Al incorporar la m_b como covariable, se encontraron diferencias significativas entre los dos sitios (ANCOVA: $F_{(1,51)}=6,35$; $P=0,015$).

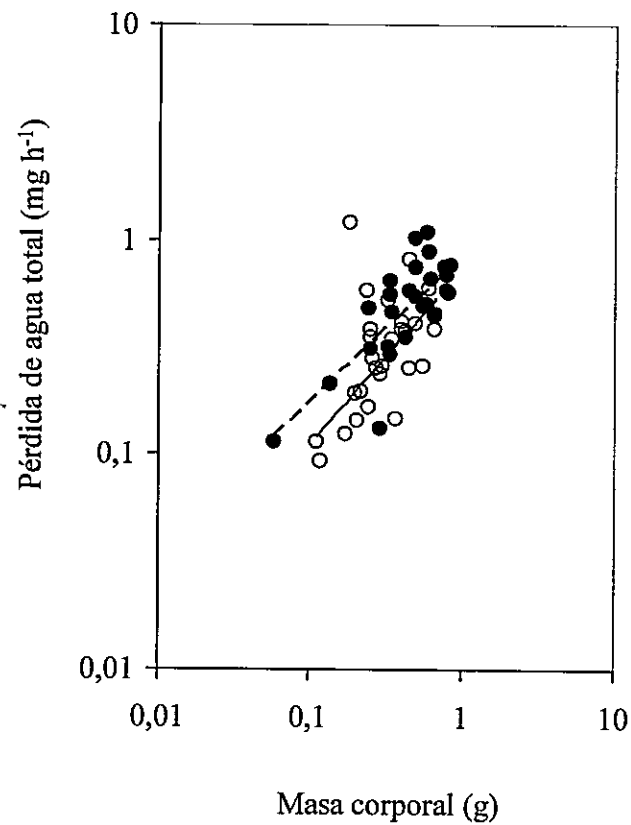


Figura 3. Pérdida de agua total (TEWL en mg h^{-1}) en función de la masa corporal (m_b) para escorpiones de dos localidades de Chile Central. (\circ) Resultado obtenido de 27 individuos provenientes de CLP, 26 datos ajustados a la ecuación $\text{TEWL} = 0,728 m_b^{0,82}$, $r^2=0,466$, $F_{(1,24)}=20,929$, $P<0,0005$ (línea continua). (\bullet) Resultado obtenido de 28 individuos de QMP, ajustados a la ecuación la ecuación $\text{TEWL} = 0,836 m_b^{0,68}$, $r^2=0,567$, $F_{(1,26)}=34,044$, $P<0,0001$ (línea discontinua).

Disponibilidad de presas

En CLP los 20 refugios con uno o más escorpiones se encontraron en un tiempo de muestreo de aproximadamente cuatro horas. En ellos se alcanzó un total de 134 ítems alimenticios, con un máximo de 21 y un mínimo de 0 ítems por roca.

Contrastantemente, en QMP, los 20 refugios con uno o más escorpiones, se obtuvieron en un tiempo aproximado de dos horas y media. Se colectaron un total de 514 ítems alimenticios, con un máximo de 136 y un mínimo de 1 ítems por roca. Las mayores abundancias de presas se dieron en presencia del dermáptero introducido *Forficula auricularia* insecto que encontró en el 100% de los refugios.

Ni los ítems alimenticios por refugio (CLP: $W=0,816$, $P=0,002$; QMP: $W=0,636$, $P<0,0001$), ni la densidad de presas (CLP: $W=0,851$, $P=0,006$; QMP: $W=0,450$, $P<0,0001$) se distribuyeron de forma normal. La abundancia de alimento fue distinta entre sitios, tanto en ítems alimenticios por refugio ($U=65,5$, $P<0,0005$), como en densidad ($U=119,0$, $P=0,028$). El número de escorpiones por roca, tampoco siguió una distribución normal (CLP: $W=0,351$, $P<0,0001$; QMP: $W=0,578$, $P<0,0001$) y no fue significativamente distinto entre sitios ($U=168$; $P=0,387$), resultando una razón promedio presa:depredador de 7:1 en CLP *en función de la* 28:1 en QMP (ver Tabla 1).

Tabla 1. Descripción de la abundancia de depredadores y presas en refugios de las localidades de estudio. Letras distintas indican existencia de diferencias significativas entre los valores de cada variable, letras iguales indican ausencia de diferencia estadística.

Localidad	Depredadores		Presas
	<i>Escorpiones por roca</i>	<i>ítems por roca</i>	<i>ítems cm⁻²</i>
CLP	1,1 ± 0,3 ^a	6,7 ± 6,0 ^a	0,016 ± 0,015 ^a
QMP	1,4 ± 0,7 ^a	27,7 ± 30,0 ^b	0,051 ± 0,096 ^b

Contenido hídrico y reservas energéticas

La m_b de los 14 escorpiones colectados en cada sitio, para el análisis del contenido hídrico y lipídico, se distribuyó de forma normal en ambas muestras (CLP: $W=0,956$, $P=0,696$; QMP: $W=0,972$, $P=0,906$) y resultó significativamente distinta entre sitios de estudio ($t_{(25)}=5,112$, $P<0,0001$), con un promedio de $0,51 \pm 0,10$ g en CLP y un promedio de $0,80 \pm 0,19$ g en QMP.

Los datos para contenido de lípidos corporales (en g) se distribuyeron normalmente en ambas muestras (CLP: $W=0,945$, $P=0,529$; QMP: $W=0,955$, $P=0,636$). Las mismas propiedades se encontraron para el contenido de agua corporal (en g) (CLP: $W=0,884$, $P=0,081$; QMP: $W=0,970$, $P=0,873$). Se encontraron diferencias significativas entre sitios para ambas variables (lípidos: $t_{(26)}=2,835$, $P=0,009$; agua: $t_{(25)}=5,056$, $P<0,0001$) (ver Figura 4).

La masa relativa de lípidos corporales con respecto al peso seco (en %), también se distribuyó de forma normal en ambas muestras (CLP: $W=0,902$, $P=0,141$; QMP: $W=0,950$, $P=0,722$). Lo mismo ocurrió para la masa relativa de agua con respecto al peso completo (en %) (CLP: $W=0,941$, $P=0,475$; QMP: $W=0,893$, $P=0,090$). Al igual que para el contenido neto, se encontraron diferencias significativas entre poblaciones para el contenido relativo de lípidos, pero no para el contenido relativo de agua (lípidos: $t_{(26)}=2,428$, $P=0,022$; agua: $t_{(25)}=0,241$, $P=0,811$) (ver Figura 4).

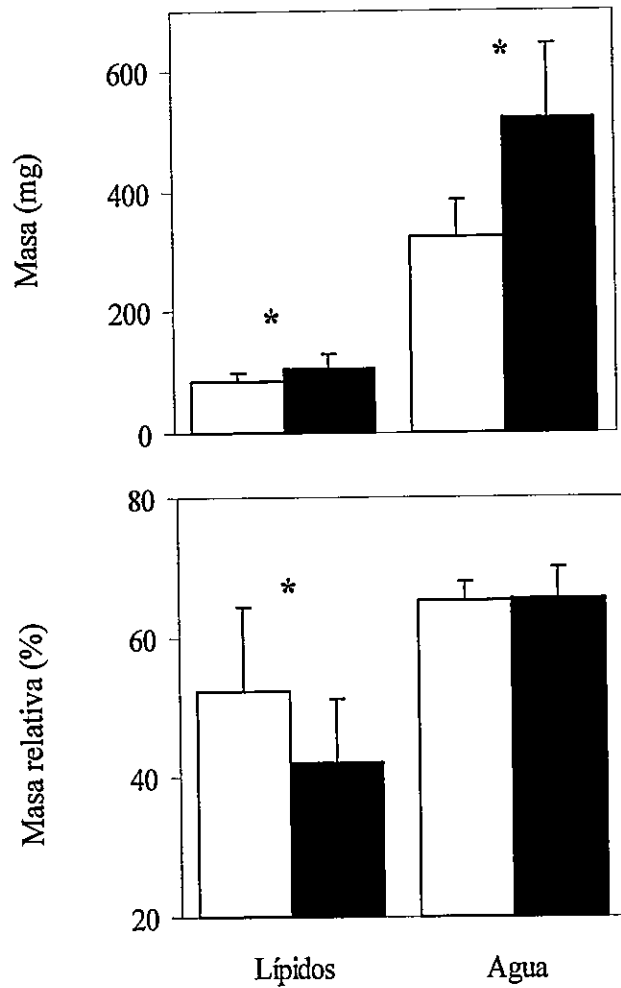


Figura 4. Contenido neto y relativo de lípidos y agua corporales para dos poblaciones de escorpiones de Chile central. (■) CLP; (□) QMP. Los lípidos corporales, se expresan como el porcentaje del peso seco; el agua corporal, como el porcentaje del peso completo. Las barras de error representan la desviación estándar de cada muestra. (*) Diferencias significativas entre sitios ($P < 0,025$).

DISCUSIÓN

Se confirma la especie de escorpiones *Bothriurus coriaceus* como un buen modelo para el estudio de características fisiológicas, gracias a la excelente respuesta a las condiciones de laboratorio y de ensayo, además de sus bajos costos de mantenimiento, fácil captura y altas abundancias.

Tasa metabólica estándar y pérdida de agua evaporativa total

Al igual que lo encontrado por Lighton y col. (2001), las tasas metabólicas promedio de los escorpiones de las dos poblaciones estudiadas en este trabajo se encuentran entre los valores estimados por Lighton y Fielden (1995) (para hormigas, arañas y escarabajos) y los valores presentados en Lighton y Duncan (1995) (para garrapatas y ácaros) (ver Figura 5).

Las mayores SMR y TEWL promedio, se determinaron para los animales provenientes del sitio con mayor precipitación media anual (QMP), tal como se esperaba según lo sugerido por Woodman (2008).

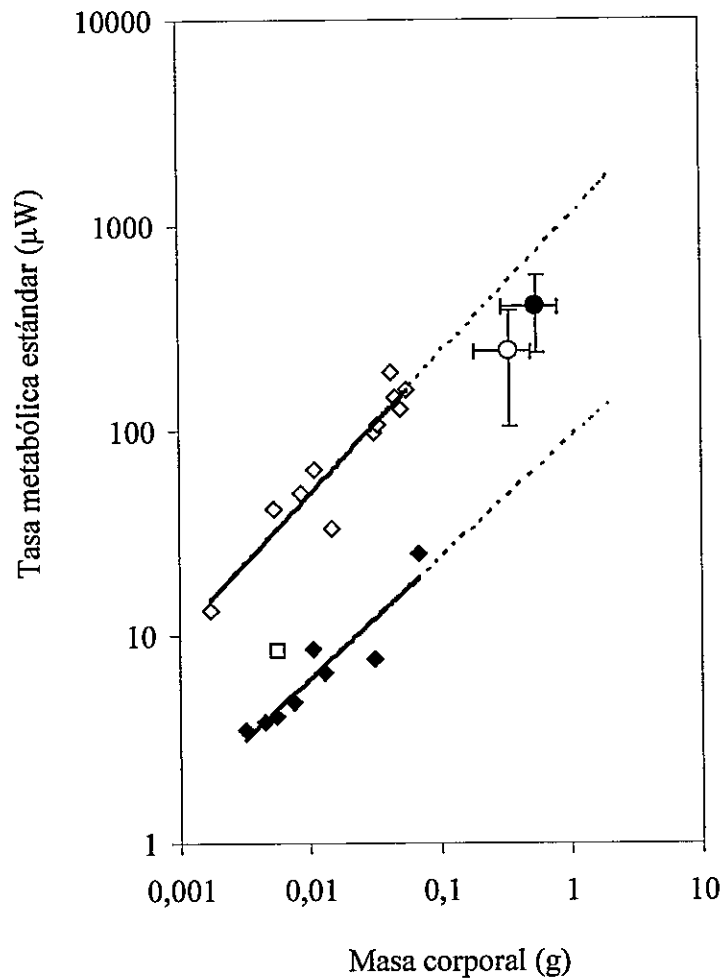


Figura 5. Tasa metabólica estándar (SMR en μW) en función de la masa corporal (m_b) para diferentes grupos de artrópodos terrestres a 25°C. (\diamond) Hormigas, arañas y escarabajos de Lighton y Fielden (1995); (\blacklozenge) garrapatas y ácaros de Lighton & Duncan (1995), (\square) pseudoescorpión *Garypus californicus* de Lighton & Joos 2002; (\circ) CLP y (\bullet) QMP del presente estudio. Representadas en barras perpendiculares las desviaciones estándar.

En su trabajo, Woodman (2008) midió tanto la SMR como la TEWL de adultos del escorpión *Urodacus manicatus* a 10, 20 y 30 °C, un escorpión adaptado a ambientes mésicos. Para su sitio de estudio (Black Mountain, Canberra, Australia), el autor reporta un promedio de alrededor de 750 mm anuales de precipitación, lo que supera en 187% (CLP) y 140% (QMP) las precipitaciones de los sitios de estudio del presente trabajo. A pesar de esta gran diferencia, en los individuos adultos de este trabajo (20% de los individuos con mayor m_b), solo la TEWL es más baja que el valor esperado por la tendencia de las estimaciones de Woodman (2008), difiriendo con este valor en alrededor de un 72 % (CLP) y un 62 % (QMP) (ver Figura 6). Esto apoya solo parcialmente la hipótesis de este trabajo y sugiere que en un gradiente de alta humedad ambiental, los animales tienen una menor necesidad de conservar agua y presentan mayores TEWL, mientras que la SMR no aumenta más allá de un determinado nivel en un gradiente ascendente de precipitaciones.

Por otro lado, Lighton y col. (2001) midieron y compararon la SMR de una serie de especies de escorpiones del desierto de Mojave, en San Bernardino, California, EEUU, para el cual Harris & Leitner (2004) informan un promedio anual de precipitaciones de 163 mm entre 1949 a 1999. Este promedio se encuentra un 38% (CLP) y un 48% (QMP) por debajo de las precipitaciones reportadas para los sitios de estudiados en este trabajo. Un análisis de residuos, revela diferencias significativas entre las SMR de los distintos sitios (ANOVA: $F_{(2,75)} = 25,818$, $P < 0,0001$) y un análisis *a posteriori* indica que las SMR de CLP y QMP se diferencian significativamente de la estimada para los escorpiones del

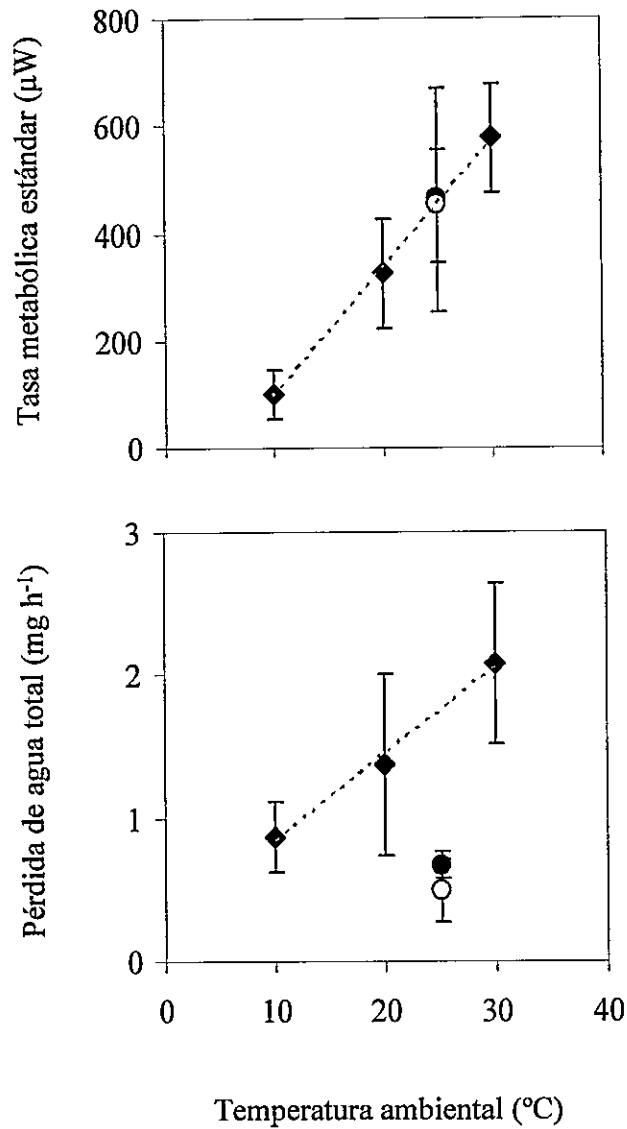


Figura 6. Tasa metabólica estándar (en μW) y pérdida de agua total (en mg h^{-1}) en función de la temperatura ambiental, para dos especies de escorpiones. (♦) *Urodacus manicatus* de Black Mountain, Australia (Woodman, 2008), (○) *B. coriaceus* CLP, (●) *B. coriaceus* de QMP. Las barras representan la desviación estándar de las muestras.

desierto de Mojave (Tukey: CLP-Lighton y col, 2001, $P < 0,0001$; QMP-Lighton y col, 2001, $P < 0,0001$) (ver figura 7). Esto, junto con los resultados de este trabajo, apoya la hipótesis de que en un ambiente de baja humedad, la SMR tiende a deprimirse.

Disponibilidad de presas

La mayor oferta ambiental de alimento, se da en QMP por la presencia del dermáptero *Forficula auricularia*. Esta especie introducida, original de Europa, tiene en la actualidad una distribución cosmopolita por su habilidad para colonizar ambientes húmedos y cálidos (Pavón-Gonzalo y col. 2011). Esta capacidad queda en evidencia al determinar que sin contabilizar este ítem, la abundancia de ítems por refugio disminuye tres veces en QMP y no se diferencia significativamente de CLP ($U=173,5$, $P=0,473$). Lo mismo ocurre para la densidad de presas por refugio ($U=156,5$, $P=0,239$).

Debido a que la baja o impredecible oferta ambiental de alimento puede llevar el comportamiento de los depredadores hacia estrategias de ahorro energético (Greenstone & Bennett, 1980), es posible que la diferencia entre las SMR de los sitios esté dada por la diferencia en la disponibilidad de presas, caso en el cual, habría una influencia indirecta de las precipitaciones, a través de la modulación de la productividad de los hábitats.

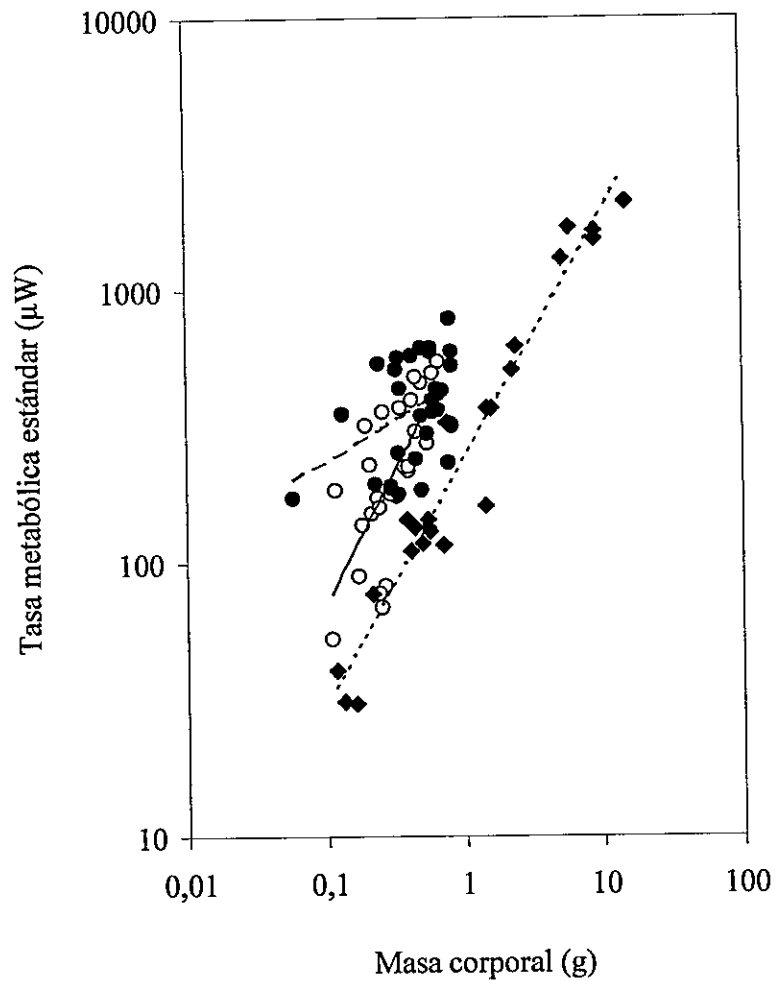


Figura 7. Tasa metabólica estándar (SMR en μW) en función de la masa corporal (m_b) para distintas especies de escorpiones. (\circ) *B. coriaceus* de CLP (línea continua), (\bullet) *B. coriaceus* de QMP (línea discontinua), (\blacklozenge) escorpiones del desierto de Mojave (línea punteada) (Lighton y col. 2001).

Por otro lado, también es posible que la disponibilidad de alimento esté afectando a los escorpiones a un nivel poblacional en lugar de estar teniendo un efecto individual, reflejado en la abundancia de los mismos. La ausencia de diferencias significativas en el número de escorpiones por roca podría deberse a factores como territorialidad o canibalismo, sin embargo, considerando el esfuerzo de muestreo que se requirió en cada localidad para lograr tamaños muestrales similares (dos horas y media en comparación a cuatro horas), se percibe una mayor abundancia de escorpiones en QMP. El efecto también podría estarse reflejando en las diferencias de distribución de tamaños en las distintas poblaciones y las masas que los individuos pueden llegar a alcanzar.

Contenido hídrico y reservas energéticas

Lease y Wolf (2011) estimaron el contenido de lípidos de una serie de ordenes de artrópodos, incluyendo a Escorpiones, utilizando el mismo protocolo de extracción de lípidos que el de este trabajo, pero prolongando por al menos seis días el proceso de solubilización de lípidos en éter de petróleo. A pesar de que el tiempo de extracción en el presente estudio fue mucho menor, los valores resultantes de masa absoluta de lípidos se ubican dentro de los más altos entre los artrópodos (ver figura 8).

Lease y Wolf (2011) estimaron que los lípidos representan un $13,82 \pm 1,08$ % del peso seco en escorpiones, lo que no coincide con los valores obtenidos (CLP: $52,3 \pm$

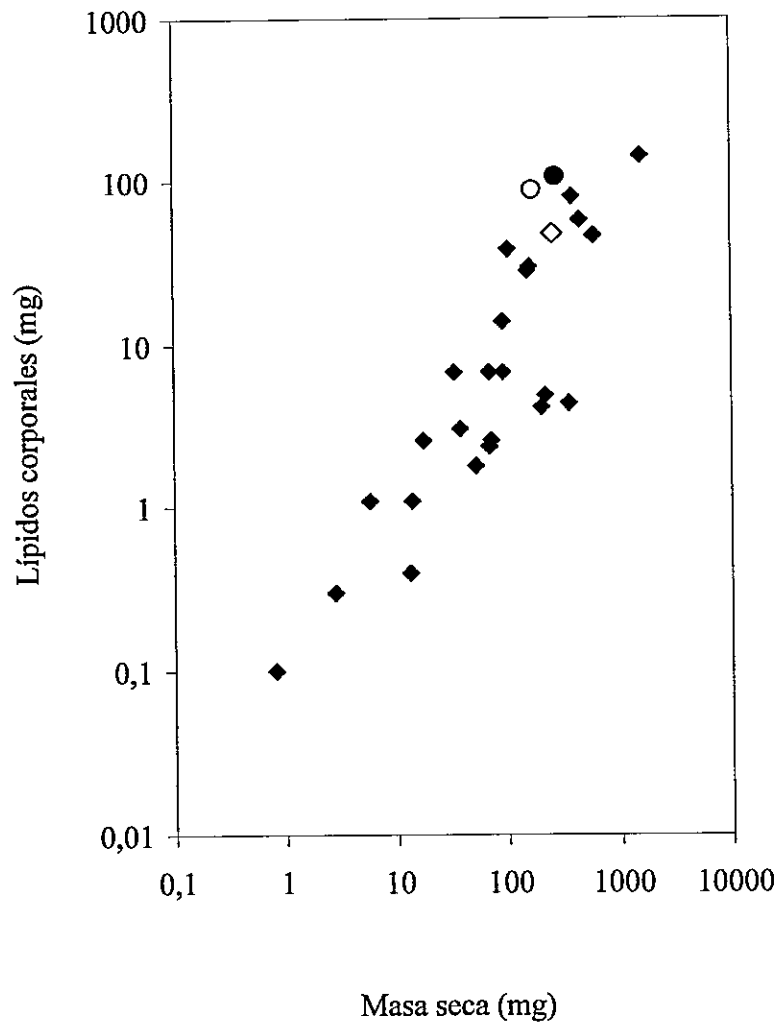


Figura 8. Lípidos corporales (en mg) en función de la masa seca (en mg) para distintos grupos de artrópodos. (○) *B. coriaceus* de CLP, (●) *B. coriaceus* de QMP, (◇) otros escorpiones (Lease & Wolf, 2011), (◆) otros artrópodos terrestres (Lease & Wolf, 2011).

12,15%; QMP: $42,1 \pm 9,04$ %). En comparación con lo obtenido por estos autores, los escorpiones de este estudio son los que destinan la mayor porción del peso seco a reservas lipídicas de los artrópodos.

Lease y Wolf (2011) no informan desde qué tipo de ambiente provienen los escorpiones de su estudio, sin embargo, los antecedentes (Greenstone & Bennett, 1980; Hadley, 1974) sugieren que provendrían de un sitio menos restringido por alimento y tal vez por agua, aunque no se puede descartar que las diferencias estén dadas por un fenómeno estacional (Bao & Robinson, 2008), como la acumulación de reservas para la reproducción durante el período de alta productividad.

Por su parte, el contenido de agua en artrópodos tiene según Colloff (2009), una aparente independencia con la aridez relativa del hábitat y es muy propio de cada grupo taxonómico. La inexistencia de diferencias significativas para esta variable entre los sitios de estudio (65,2% en CLP, 65,5% en QMP) se corresponde con lo anteriormente mencionado. En su trabajo, Colloff (2009) incluye los resultados de Hadley (1994) para artrópodos, para el cual reporta un promedio de $68,8 \pm 8,8$ % de agua corporal, y para escorpiones, para los cuales reporta un 67% de agua corporal. Ambos valores relativos corresponden con lo encontrado en el presente trabajo (CLP: 65,2%, QMP: 65,5%).

Colloff (2009) menciona además, que existe una relación inversa entre el contenido de agua y el contenido de lípidos corporales, lo que influye directamente en la proporción de la masa corporal que los organismos pueden destinar a los dos recursos.

Sin embargo, dicha relación no es apreciable en este trabajo, pues la proporción de lípidos corporales es la única que difiere entre poblaciones y el contenido de agua no es significativamente distinto, por lo tanto, no se distingue un compromiso. Por otro lado, debido a que la mayor proporción de lípidos se dio en la población de escorpiones de menores tasas metabólicas (CLP), se descarta que el estado fisiológico esté potenciando el metabolismo y sugiere que más bien sería una consecuencia de la estrategia de ahorro energético que estos estarían adoptando bajo las condiciones de disponibilidad de alimento a la que están sometidos. Este hecho permitiría proponer, en este caso, a la disponibilidad de agua y/o la disponibilidad de alimento como las principales variables predictoras de la SMR y la TEWL de las poblaciones.

CONCLUSIONES

El trabajo presentado en este escrito, verifica y apoya la idea de que existe un patrón en la magnitud de la tasa metabólica y pérdida de agua evaporativa total en escorpiones, dictado por las condiciones ambientales; particularmente por la disponibilidad de agua. Dicho patrón relacionaría los valores de ambas variables con las precipitaciones medias anuales de los sitios que los escorpiones habitan como lo sugirió Woodman (2008) y, por lo tanto, existiría una tendencia en el orden Scorpiones de presentar menores tasas de pérdida de agua y tasa metabólica estándar, cuando los individuos proceden de ambientes más xéricos, en ausencia de efectos filogenéticos.

Al incorporar la bibliografía, pareciera ser que el patrón mencionado no sería similar en ambas variables. Según una apreciación inicial, obviando efectos filogenéticos y de condición fisiológica, en ambientes secos los escorpiones tenderían a conservar agua reduciendo su TEWL y deprimirían su SMR por el abastecimiento impredecible o bajo de alimento; en ambientes intermedios, la necesidad de conservar agua y energía se reduciría y la TEWL y la SMR tenderían a aumentar, y en ambientes muy húmedos, solamente la TEWL seguiría aumentando.

Sin embargo, debido a que las precipitaciones traen consigo profundas diferencias ambientales, este trabajo no tiene el alcance para discernir si el patrón descrito se debe a

un efecto directo de la disponibilidad de agua sobre los animales, contexto en el cual los bajos valores estarían relacionados a una adaptación fisiológica para el ahorro de agua, o bien, a un efecto indirecto dado por la productividad del hábitat, caso en el cual, la adaptación se daría en el contexto del ahorro de energía en condiciones de disponibilidad de alimento baja o impredecible. Para ello se requeriría de un diseño experimental más controlado, que permita evaluar por separado y en combinación la contribución de cada variable a la variabilidad en la fisiología de *B. coriaceus*.

Finalmente, es preciso mencionar que el éxito en la manipulación experimental de la especie trabajada, las condiciones ambientales bajo las que puede encontrarse y los resultados obtenidos, invitan a afinar las metodologías para así profundizar y seguir trabajando en la búsqueda de las respuestas a las interrogantes que deja el presente estudio.

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.
- Bao, N. y Robinson, W.H. 2008. Metabolic reserves en *Periplaneta americana* (Dictyoptera: Blattidae). *Proceedings of the Sixth International Conference on Urban Pest*, pp: 145-151.
- Chown, S.L. y Nicholson, S.W. 2004. *Insect Physiological Ecology. Mechanisms and Patterns*. 243 pp. Oxford University Press, England.
- Colloff, M.J. 2009. *Dust Mites*. 600 pp. CSIRO Publishing, Collingwood, Australia.
- Dirección Meteorológica de Chile. [en línea] <http://www.meteochile.gob.cl/> [visitado] Noviembre de 2011.
- Gayon, J. 2000. History of the concept of allometry. *American Zoologist*, **40**: 748-758.
- Geffen, E. y Ar, A. 2003. Comparative water relations of four species of scorpions in Israel: evidence for phylogenetic differences. *The Journal of Experimental Biology*, **207**: 1017-1025.
- Glazier, D.S. 2009. Ontogenetic body mass scaling of resting metabolic rate covaries with species-specific metabolic level and body size in spiders and snakes. *Comparative Biochemistry and Physiology*, **153(A)**: 403-407.
- Greenstone, M.H. y Bennett, A.F. 1980. Foraging strategies and metabolic rate in spiders. *Ecology*, **61(5)**: 1255-1259.
- Hadley, F.H. 1970. Water relations of the desert scorpion, *Hadrurus arizonensis*. *The Journal of Experimental Biology*, **53**: 547-558.
- Hadley, N.F. 1974. Adaptational biology of desert scorpions. *J. Arachnol*, **2**: 11-23.
- Harris, J.H. y Leitner, P. 2004. Home-range size and use of space by adult Mohave ground squirrels, *Spermophilus mohavensis*. *Journal of Mammalogy*, **85(3)**: 000-000.

- Kawamoto, T.H., Machado, F.de A., Kaneto, G.E. y Japyassú, H.F. 2011. Resting metabolic rate of two orbweb spiders: A first approach to evolutionary success of cribellate spiders. *Journal Insect Physiology*, **57**: 427–432.
- Lease, H.M. y Wolf, B.O. 2011. Lipid content of terrestrial arthropods in relation to body size, phylogeny, ontogeny and sex. *Physiological Entomology*, **36**: 29–38.
- Lighton, J.R.B. y Duncan, F.D. 1995. Standard and exercise metabolism and the dynamics of gas exchange in the giant red velvet mite, *Dinothrombium magnificum*. *Journal Insect Physiology*, **41**: 877–884.
- Lighton, J.R.B. y Fielden, L.J. 1995. Mass scaling of standard metabolism in ticks: A valid case of low metabolic rates in sit-and-wait strategists. *Physiological Zoology*, **68**: 43–62.
- 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. *The Journal of Experimental Biology*, **204**: 607–613.
- Lighton, J.R.B., Schilman, P.E. y Holway, D.A. 2004. The hyperoxic switch: assessing respiratory water loss rates in tracheate arthropods with continuous gas exchange. *The Journal of Experimental Biology*, **207**: 4463–4471.
- Mattoni, C.I. 2007. The genus *Bothriurus* (Scorpiones, Bothriuridae) in Patagonia. *Insect Systematics & Evolution*, **37**: 361–384.
- 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.
- Nisbet, R.M., Jusup, M., Klanjscek, T. y Pecquerie, L. 2011. Integrating dynamic energy budget (DEB) theory with traditional bioenergetic models. *The Journal of Experimental Biology*, **215**: 892–902.
- Pavón-Gozalo, P., Milá, B., Aleixandre, P., Calderón, J.A., Zaldívar-Riverón, A. y col. 2011. Invasion of two widely separated areas of Mexico by *Forficula auricularia* (Dermaptera: Forficulidae). *Florida Entomologist*, **94(4)**: 1088–1090.
- Polis, G.A. 1990. *The Biology of Scorpions*. 587 pp. Stanford University Press, California, USA.
- 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.