

UCH-FC
MAG-B
G878
C.1



UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS

**ALOMETRÍA DE EXTREMIDADES DE *EQUUS CABALLUS*
DURANTE LA ONTOGENIA TEMPRANA Y SUS IMPLICANCIAS
EN LA BIOMECÁNICA LOCOMOTORA**

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

Magíster en Ciencias Biológicas



BRUNO GROSSI CÓRDOVA

Director de tesis: Dr. Mauricio Canals

Julio 2008

**FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE**

INFORME DE APROBACIÓN

TESIS DE MAGISTER

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

BRUNO GROSSI CORDOVA

Ha sido aprobada por la Comisión Informante de Tesis como parte de los requisitos para optar al grado de Magíster en Ciencias Biológicas, en el Examen de Defensa de Tesis rendido el día 24 de Abril 2008.

Director de Tesis:

Dr. Mauricio Canals Lambarri

Comisión Informante de Tesis:

Dr. Rodrigo Vásquez

Dr. Claudio Veloso

DEDICATORIA

Dedico esta tesis a mi hijo León Grossi Avalos, pilar y prolongación de mi existencia, quien me inspiró en un futuro lleno de conocimientos innovadores, el cual construiremos a través de la creatividad, perseverancia y honestidad.

Ya que el presente es el futuro de mi infancia, a mi padre le corresponde gran parte de mis éxitos profesionales puesto que fue él quien me enseñó a asombrarme con esto que llamamos "vida".

Pero para terminar, ni el pasado ni el presente serían posible si no fuera por una tremenda red de contención, la cual permite que cada paso se pueda dar con tal seguridad que hace posible gozar cada etapa; gracias mamá.

El futuro... ya lo dedicaré





Bruno Grossi nació en Santiago de Chile el día 26 de Diciembre del año 1977. Ingresó a la carrera de Licenciatura en Ciencias con mención Biología en la Universidad de Chile, obteniendo dicho Grado en el año 2003. Sus intereses en la morfología funcional lo llevaron a incorporarse al laboratorio de Ecofisiología Animal de la Universidad de Chile realizando su Tesis bajo la dirección del Dr. Mauricio Canals y posteriormente realizar una pasantía en la Universidad de Harvard a cargo del Dr. Andrew Biewener. Su Tesis y sus estudios, están relacionados con la biomecánica locomotora de los animales y sus implicancias ecológicas y evolutivas.

AGRADECIMIENTOS:

En primer lugar quisiera agradecer a mi director de Tesis el Dr. Mauricio Canals por su apoyo y confianza que depositó en mí.

Agradezco a Sharon R. Bullimore y a Timothy M. Griffin por los datos enviados, los cuales fueron esenciales para contrastar mis resultados.

Agradezco también a José Iriarte Díaz por sus importantes comentarios, los cuales aportaron significativamente en esta Tesis.

Además Agradezco también al Dr. Andrew A. Biewener, al Dr. Daniel E. Lieberman y a todos sus estudiantes de la *Concorde Field Station* de la Universidad de Harvard por los consejos entregados en todas las etapas de mi tesis.

Un especial agradecimiento a toda mi familia y al apoyo fundamental de mi amigo Camilo Libedinsky.



INDICE DE MATERIAS:



Página

Lista de Tablas.....	v
Lista de Figuras.....	vi
Resumen.....	viii
Abstract.....	x
INTRODUCCIÓN.....	1
Objetivos.....	13
Hipótesis.....	14
Predicciones.....	14
MATERIALES Y METODOS.....	15
Animales.....	15
Medidas morfológicas.....	15
Registro en video y análisis cinemática.....	19
Tratamiento estadístico.....	23
RESULTADOS.....	24
Morfología.....	24
Alometría.....	29

Velocidad de transición caminata-trote.....	32
Velocidad de transición trote-galope.....	36
Similitud dinámica.....	39
DISCUSIÓN.....	42
Morfología.....	42
Velocidad de transición.....	46
Conducta y ecología.....	55
El caballo.....	57
Filogenia y ontogenia.....	59
CONCLUSIÓN.....	62
GLOSARIO.....	63
REFERENCIAS.....	64
ANEXO 1.....	70
ANEXO 2.....	74
ANEXO 3.....	79



LISTA DE TABLAS

	Página
TABLA 1: Resultados de las medidas morfológicas para los caballos de Griffin <i>et al.</i> , (2004), para las hembras adultas de este trabajo y los potrillos.....	25
TABLA 2: Velocidades de transición caminata-trote (V_{C-T}) para cada potrillo, longitud suelo-cadera (LSC) y el número de Froude asociado a estos valores.....	34
TABLA 3: Velocidades de transición trote-galope (V_{T-G}) para cada potrillo, longitud suelo-cadera (LSC) y el número de Froude asociado a estos valores.....	37
TABLA 4: Cálculo de la frecuencia de zancada a través de la longitud de zancada durante la velocidad de transición trote-galope (V_{T-G}) y comparación con lo esperado para su tamaño según Heglund y Taylor (1988).....	38

LISTA DE FIGURAS

	Página
Figura 1: Medidas morfológicas. M_b , masa corporal; LT, longitud del tronco; LE, longitud de la escápula; LH, longitud del húmero; LU, longitud de la úlna.....	18
Figura 2: Cuadro tomado del video digital durante un registro cinemático de la hembra adulta de nombre <i>La Deese</i> y su potrillo.....	20
Figura 3: Diferencia promedio de las diferentes medidas morfológicas entre adultos y juveniles presentada como: a) valor relativo (porcentaje), y b) valor absoluto (metros)....	28
Figura 4: Relación alométrica entre Longitud del tronco (metros) <i>versus</i> la masa. Los círculos negros corresponden a caballos adultos (Griffin <i>et al.</i> , (2004) y las yeguas de este trabajo), mientras que los círculos vacíos corresponden a los potrillos.....	30
Figura 5: Relación alométrica entre la longitud del miembro trasero, LMT (metros) <i>versus</i> la masa. Los círculos negros corresponden a caballos adultos (Griffin <i>et al.</i> , (2004) y las yeguas de este trabajo), mientras que los círculos vacíos corresponden a los potrillos.....	31

Figura 6:	Longitud de paso en función de la velocidad para el potrillo llamado <i>Memorista</i> . Los círculos negros corresponden a los valores de longitud de zancada mientras el potrillo caminaba, los círculos vacíos corresponden a valores mientras el potrillo trotaba.....	33
Figura 7:	Relación alométrica entre la velocidad de transición caminata-trote en función de la masa.....	35
Figura 8:	Relación entre la longitud relativa de zancada (LRZ) y la masa (M) para caballos trotando a diferentes velocidades equivalentes (números de Froude, <i>Fr</i>).....	40
Figura 9:	Relación entre la razón de contacto (RC) y la masa (M) para caballos trotando a diferentes velocidades equivalentes.....	41
Figura 10:	Relación entre la razón de contacto (RC) y la masa (M) para caballos trotando a diferentes velocidades equivalentes.....	61

RESUMEN

Si bien los caballos adultos de diferentes tamaños son isométricos y comparten el mismo patrón locomotor durante velocidades equivalentes (velocidades en que la razón entre fuerza centrípeta y fuerza gravitatoria es la misma, i.e. número de Froude), es decir, se mueven con similitud dinámica, no existen evidencias que esto también ocurra durante su ontogenia, debido a que los caballos juveniles (potrillos) poseerían un crecimiento alométrico en sus extremidades las cuales podrían cambiar algunas variables cinemáticas, alejándose de la similitud dinámica, y así modificar los costos de transporte esperados según su masa. Analicé la morfología, y las velocidades de transición caminata-trote y trote-galope de 9 potrillos de raza Árabe (91–123 kg) y las comparé con caballos adultos de diferentes razas (90-720 kg). Además comparé la longitud relativa de zancada y la razón de contacto de los potrillos con respecto a los adultos durante 3 velocidades equivalentes de trote (número de Froude: 0,5; 0,75 y 1,0) para analizar similitud dinámica. Los resultados indican que los potrillos tienen una alometría negativa en el crecimiento de la longitud de los miembros, la cual se debe en mayor medida al escaso crecimiento de la porción distal de la extremidad durante la ontogenia. También encontré que la velocidad de transición caminata-trote de los potrillos

tiende a ser mayor a lo esperado para su tamaño, y el número de Froude asociado a esta velocidad es similar a la de los caballos adultos. La similitud dinámica durante el trote se conservó entre potrillos y adultos. Durante la velocidad de transición trote-galope, la velocidad absoluta se conservó según lo esperado para su tamaño, y el número de Froude tendió a disminuir. Estos resultados avalan la hipótesis durante la velocidad de transición caminata-trote y el trote, sin embargo, no la avalan para la transición trote-galope. Esto sugiere que el modelo de péndulo invertido utilizado para el estudio de locomoción en tierra serviría exclusivamente durante marchas de baja velocidad, donde son los principios físicos asociados a la longitud de las extremidades y fuerzas gravitatorias las que rigen los patrones de movimientos. Por otro lado, durante velocidades mayores, serían principios fisiológicos asociados a desarrollo de fuerza y gasto de energía los que estarían determinando los patrones cinemáticos del movimiento locomotor. Estos resultados podrían tener relevancia ecológica, ya que los potrillos en condiciones naturales originales habrían tenido menores costos de transporte durante las largas migraciones.

ABSTRACT

Although mature horses of different sizes are isometric and share the same patterns of locomotion during equivalent speeds (velocities when the ratio of centripetal to gravitational forces are equal, i.e., the Froude number), in other words, they move in a dynamically similar fashion, there is no evidence that this occurs during ontogenic growth, because foals would have an allometric growth in its limbs which could modify some kinematic variables, moving away from the dynamic similarity, and thus modifying the values of cost of transport expected to their mass. I analyzed the morphology, and the transition speeds from walking to trotting and from trotting to galloping in 9 foals of Arabian breed (91-123 kg) and I compared with adult horses of different breed (90-720 kg). Furthermore, I compared the relative stride length and the duty factor of the foals in comparison to the adult horses during 3 equivalent trotting speeds (Froude number: 0.5, 0.75, 1.0) to analyze dynamic similarity. Results show that the foals have a negative allometry in limb growth during ontogeny, which is due to a greater extent to the scant growth observed in the distal segments of the forelimb and hindlimb throughout. Also, I found that the walking-trotting transition speed of foals tends to be greater than expected according to body mass, and the Froude number associated to this speed

is similar to the Froude number of adult horses in the same transition velocity. The foals and adult horses during the 3 different trotting speeds show dynamic similarity. The trot-gallop transition speed of foals was similar to that of adults, but the Froude number related to this velocity was less than expected according to the literature. These results support the hypothesis only during the walking-trotting transition speed but not during the trotting-galloping transition speed. This suggests that the inverted-pendulum model to study terrestrial locomotion in quadrupedal and bipedal mammals could only be apply during low velocity gaits, where physics principles associated to the effective length of the limb and gravitational forces govern the movement. On the other hand, during higher velocities, the physiological principles associated to the development of force and the expenditure of energy could be the responsible of the change of gaits. These results might have ecological relevance, because foals under original naturally occurring conditions would had experienced lower costs of transport during long migrations.

INTRODUCCIÓN

El principio de similitud geométrica (PSG) o isometría, define que dos cuerpos de distinto tamaño tendrán la misma forma, si y solo si, uno puede ser idéntico al otro por la multiplicación de todas las dimensiones lineales por un mismo factor k . De esto se desprende que cualquier longitud del cuerpo de mayor talla, será k veces más largo que la misma longitud del cuerpo más pequeño. De la misma manera, cualquier superficie del cuerpo más grande, será k^2 veces más extensa que la del cuerpo más pequeño, y por consiguiente, cualquier volumen del primero, será k^3 más espacioso que el volumen que ocupa el mismo elemento en la forma más pequeña. De lo anterior se concluye que en cuerpos que poseen similitud geométrica (cuerpos isométricos), si la longitud es L , entonces las superficies (S) son proporcionales a L^2 y los volúmenes (V) a L^3 , por lo que $S^{1/2} \propto L$; $V^{1/3} \propto L$ entonces $L \propto V^{1/3}$; $S \propto V^{2/3}$; $V \propto V$ (Thompson, 1917). Estas últimas relaciones de proporcionalidad son comúnmente utilizadas para determinar isometría en diferentes organismos de diferentes tamaños (Biewener, 2003). Cuando los exponentes que relacionan L , S y V son diferentes a los mencionados anteriormente (exponentes alométricos), entonces se puede establecer una desproporción del crecimiento de alguna variable lo

que se denomina "alometría" (diferente medida) para diferenciarla de la isometría (Alexander, 2003, Biewener, 2003). Si el exponente alométrico es menor al que se espera según el PSG, entonces se habla de una alometría negativa, y si el exponente alométrico es mayor al esperado, entonces es una alometría positiva (Biewener, 2003).

Thompson (1917), Haldane (1928) y Huxley (1932) trabajaron ampliamente sobre el tema de la geometría, el tamaño y el crecimiento en la naturaleza, concluyendo que una misma estructura, en un sistema gobernado esencialmente por la fuerza de gravedad, no puede aumentar ilimitadamente de tamaño manteniendo el PSG, lo que estaría dado por restricciones funcionales y por factores de seguridad (relación entre máxima carga tolerable y máxima carga habitual), ya que la isometría conllevaría al colapso estructural por el incremento de la relación volumen/superficie. Esto se debe a que la resistencia de la mayoría de las estructuras se relaciona con la sección transversal de éstas, es decir, con un escalar proporcional a la superficie (i.e., L^2). Sin embargo, la fuerza que promueve el colapso de éstas, se relaciona con la gravedad y con la cantidad de partículas que constituye la estructura, es decir, la fuerza de colapso es proporcional al volumen (i.e., L^3). Con esto se

desprende que en elementos isométricos constituidos por el mismo material, las fuerzas que promueven la fractura crecen con proporción a L^3/L^2 (i.e., L). Según esta conclusión, el PSG no debería existir en un amplio rango de tamaños sin la presencia de alguna modificación compensatoria (Bullimore and Burn, 2004) que permita evitar el aumento del estrés estructural inherente al crecimiento proporcional.

En efecto, McMahon (1973, 1975) demostró que en un amplio rango de tamaños, los animales (principalmente ungulados) y las plantas no mostraban una proporción isométrica en sus estructuras. Para el caso de los animales, los huesos de las extremidades de diferentes especies mostraban que el diámetro (d) de éstos era mayor que el esperado según su longitud, es decir, los huesos se hacían más robustos mientras más largos eran, lo que corresponde a un crecimiento alométrico del hueso, fenómeno al cual McMahon (1973, 1975) denominó "similitud elástica", y como consecuencia, se reduce el incremento de la relación volumen/superficie, lo que evita en algún grado el colapso estructural. Posteriormente, y en forma complementaria, Biewener (1989) determinó que mientras más grande era el organismo, más erecta era la postura de sus miembros y así las fuerzas de tensión músculo-esqueléticas se

orientaban más paralelas a la fuerza de reacción del suelo, lo que reduce la fuerza muscular y por ende el estrés óseo, aumentando así su ventaja mecánica efectiva (vease Anexo 1). Así, tomando en cuenta la similitud elástica y la ventaja mecánica efectiva, se puede explicar por qué el estrés máximo y los factores de seguridad de las estructuras músculo-esqueléticas de un roedor son muy similares a los de un elefante, a pesar de su gran diferencia en masa corporal (10^2 y 10^6 gramos, respectivamente; Biewener, 1990).

El PSG es un concepto asociado a la forma, pero desde él se deduce el comportamiento dinámico de sistemas isométricos, como el descrito por el principio de similitud dinámico (PSD), el cual incluye la variable tiempo y fuerza al modelo estático.

Dos formas en movimiento se consideran con similitud dinámica si mantienen similitud geométrica y además todas las fuerzas y los intervalos de tiempos que operan sobre el sistema son multiplicados por los factores de proporcionalidad φ y τ , respectivamente (Alexander and Jayes, 1983). El PSD nos permite determinar relaciones entre velocidades, frecuencias y períodos de un cuerpo en movimiento, con el tamaño de las estructuras que se mueven a iguales velocidades relativas (i. e., velocidades equivalentes). Los valores asociados a

estos principios son adimensionales (no poseen unidades de medidas), ya que precisamente buscan establecer relaciones que sean independientes del tamaño, para poder comparar sistemas en movimiento de diferente talla pero de la misma forma.

Algunas de estas variables adimensionales que determinan similitud dinámica en diferentes sistemas son el número de Reynolds (empleado en modelos de dinámica de fluidos; e.g. nado y vuelo), el número de Strouhal (empleado en modelos de sistemas vibradores; e.g. alas de insectos) y el número de Froude (empleado en modelos en que la fuerza gravitatoria es esencialmente el componente más relevante al momento de realizar desplazamientos en el sistema; e.g. locomoción terrestre) (Alexander, 2003).

Por ejemplo, el movimiento de dos péndulos de diferente tamaño que oscilan a través del mismo ángulo, presentan similitud dinámica. Esto ya que la razón entre las fuerzas que actúan sobre ambos sistemas es la misma (i.e. fuerza inercial / fuerza gravitatoria). A esta razón de fuerzas para sistemas terrestres se le denomina número de Froude (Fr):

$$Fr = F_{\text{inercial}} / F_{\text{Gravitatoria}} ; Fr = (mv^2/L) / mg ; Fr = v^2/gL$$

Donde "v" es la velocidad absoluta (distancia del centro de masa recorrido en

una unidad de tiempo), "L" es la longitud del oscilador y "g" es aceleración de gravedad (Alexander, 1976).

El modelo físico-matemático que mejor se ajusta a los sistemas locomotores en tierra a bajas velocidades, tanto para animales bípedos como para cuadrúpedos, es el modelo de péndulo invertido (vease Anexo 2). Por esto, si los animales terrestres fueran dinámicamente similares, éstos deberían tener iguales números de Froude. Sin embargo, se debe tener en cuenta que los animales cuadrúpedos utilizan diferentes velocidades de transporte, además de diferentes marchas dependiendo de la velocidad a la que se desplazan. Una marcha se define como un patrón de movimientos durante la locomoción, el que es descrito por varias variables, las cuales cambian discontinuamente en las transiciones a otras marchas (Alexander, 1989).

Por esto último, para poder comparar animales de diferente tamaño y corroborar la presencia del PSD, se utiliza la velocidad en que los animales están realizando movimientos equivalentes, por lo que se suelen ocupar las velocidades de transición entre marchas, es decir, aquella velocidad en que ocurre el cambio de caminar y trotar (Griffin *et al.*, 2004) o bien de trotar a galopar (Heglund *et al.*, 1974).

Según el PSD para locomoción cursorial, calculado a través del valor de número de Froude, se predice que animales de mayor talla que se mueven bajo el mismo patrón de movimientos (i.e. misma marcha) y a iguales velocidades relativas (i.e. a igual número de Froude) que animales más pequeños, tendrán velocidades absolutas mayores y frecuencias de movimientos menores. Esto se cumpliría sólo hasta un cierto tamaño, ya que por el efecto de la ventaja mecánica efectiva, los animales disminuirían su capacidad de aceleración y maniobrabilidad a tamaños mayores (Biewener, 1989).

Existen tres hipótesis que explican los cambios de marcha: (1) Los cambios de marcha reducen el esfuerzo mecánico del sistema músculo-esquelético (Farley and Taylor, 1991, Biewener and Taylor, 1986); (2) Los cambios de marcha reducen los costos energéticos (Hoyt and Taylor, 1981, Alexander 1989); (3) Basándose en el PSD, es posible relacionar el cambio de marcha con la razón de fuerzas inerciales y gravitatorias. Esta última hipótesis intenta unificar los efectos de la gravedad y el tamaño. Sin embargo, aun cuando Alexander y Jayes (1973) determinaron que una gran variedad de mamíferos ungulados cambian de marcha a valores muy similares de número de Froude, apoyando la

tercera hipótesis en este grupo, es decir, que se mueven de manera equivalente, ninguna de estas tres hipótesis es sustentada por pequeños mamíferos (Iriarte-Díaz 2002a).

Con este análisis de determinación del PSD a través del valor de número de Froude, se han estudiado diferentes variables morfológicas (Bullimore and Burn, 2004) y cinemáticas (Heglund and Taylor, 1988) en caballos, especie que gracias a su gran variedad de razas de diferente tamaño (80 Kg - 700 Kg), se han logrado determinar los coeficientes alométricos de dichas variables, estableciéndose la mecánica locomotora de este taxón (Griffin *et al.*, 2004, Bullimore and Burn, 2006).

De la misma manera que sucede en la relación ínterespecífica para ungulados (Alexander y Jayes, 1973), en la relación morfológica entre las diferentes razas de caballos se conserva el PSG y el PSD (Griffin *et al.*, 2004, Bullimore and Burn, 2006). Además al comparar las velocidades preferidas con su costo energético asociado, es posible proponer que los caballos utilizan, preferentemente, velocidades que disminuyen el costo de transporte, esto es, la velocidad que minimiza la energía por unidad de distancia (vease anexo 3).

También se ha establecido un modelo locomotor, en que tanto medidas

energéticas como cinemáticas, se relacionan con la longitud efectiva la extremidad (Pontzer, 2006).

Aun cuando algunos trabajos han analizado el PSD tanto intra como inter-específicamente durante las velocidades de transición y han determinado los coeficientes alométricos de diferentes variables cinemáticas, tales como: la frecuencia de paso, la longitud de zancada (siendo una zancada el ciclo de movimiento entre dos pisadas consecutivas con el mismo pié; Alexander, 1989), la longitud relativa de zancada (longitud de la zancada dividida por la longitud de miembro), la velocidad de transición de marcha, el número de Froude y la razón de contacto (RC, el tiempo de contacto entre el pié y el suelo durante una zancada dividido por el tiempo de zancada), no existen estudios que hayan intentado determinar cómo cambian estas variables cinemáticas durante la ontogenia, tiempo en que es posible observar cambios tanto de tamaño como de forma. En general, los estudios sobre el sistema locomotor durante la ontogenia se han enfocado a determinar cambios a nivel morfológico y no cinemático. Por ejemplo, se ha determinado que la rigidez del tendón (i.e., el modulo elastico) del flexor digital superficial en caballos aumenta durante la ontogenia (Gillis *et al.*, 1995). Por otro lado, se observó que cabras (*Capra*

hircus) muestran una alometría negativa del área de la sección transversal del radio y el segundo momento de área de éste durante la ontogenia, además de una alometría positiva en los niveles de tensión y presión ósea, los que al compararlos con lo esperado para otros vertebrados, los autores definieron a la pieza ósea de individuos juveniles como "sobre-construida" en relación a la del adulto (Main and Biewener 2004). Ambos antecedentes, además de los anteriormente detallados, son relevantes para poder inferir sobre la cinemática locomotora de équidos juveniles, los cuales parecen nacer con piernas proporcionalmente más largas a las que se esperarían en animales adultos de la misma masa. Ya que la longitud de las piernas en relación a la masa sería mayor en un animal juvenil con respecto a la de un animal adulto (i.e. no serían isométricos), entonces se podría pensar que esta longitud aumentaría menos de lo esperado durante el crecimiento, es decir, el exponente alométrico asociado a esta longitud debería ser menor a $1/3$, exponente esperado para un crecimiento isométrico.

Esta alometría negativa de los miembros durante el crecimiento, podría ser sólo el resultado del patrón de desarrollo de este grupo de mamíferos. Sin embargo, alternativamente, este rasgo alométrico, originalmente necesario durante el

desarrollo para generar un animal adulto, podría haber sido objeto de presiones selectivas a favor de un mejor rendimiento locomotor (i.e. menor costo de transporte) en animales juveniles, por lo que un rasgo primitivamente asociado sólo a una condición de desarrollo, podría haber adquirido valor adaptativo.

Este mayor rendimiento locomotor de la forma juvenil con respecto a la forma adulta sería demostrado al comparar las velocidades de transición de la caminata al trote (V_{C-T}) y del trote al galope (V_{T-G}) de caballos en etapas tempranas de la ontogenia con caballos adultos de otra raza pero de su misma masa (e.g. razas miniaturas). La presencia de similitud geométrica y de similitud dinámica entre las diferentes razas de caballos adultos (*Equus caballus*) con un rango de tamaños entre 81 a 720 kilogramos, permitiría dicha comparación.

Si los potrillos tienen los miembros más largos que lo esperado para un adulto de su misma masa, entonces, basándose en el PSD y utilizando como parámetro el número de Froude, se esperaría que las velocidades de transición fueran mayores que las esperadas para un adulto de su mismo peso. Este aumento en las velocidades de transición y posiblemente en las velocidades preferidas (Hoyt y Taylor, 1981), podrían reflejarse en un menor costo de transporte, ya que al tener extremidades más largas utilizarían una menor

cantidad de pasos para recorrer cierta distancia (tomando en cuenta que la longitud relativa de zancada sea la esperada según la longitud del miembro), o bien, recorrería mayor distancia durante un cierto tiempo (tomando en cuenta que la frecuencia de zancada sea la esperada según su masa). Este menor costo de transporte de los potrillos con respecto a animales de su misma masa pero con proporciones isométricas de sus extremidades, podría conferir ventajas locomotoras con consecuencias ecológicas, ya que durante largos viajes en busca de alimento y en migraciones (eventos en que se moviliza gran cantidad de individuos), los animales rezagados son la primera fuente de alimento para los carnívoros, y así, un aumento en el rendimiento locomotor permitiría a los potrillos permanecer con la manada disminuyendo las probabilidades de depredación.

OBJETIVOS

El objetivo general de esta tesis fue determinar si existe alometría negativa en las extremidades de caballos (*Equus caballus*) juveniles durante el crecimiento, y de ser así, determinar como se relaciona ésta con la cinemática locomotora. Los objetivos específicos son determinar si existen cambios en las velocidades de transición, en el número de Froude, en la longitud relativa de zancada y en la razón de contacto en potrillos, en relación a lo esperado para caballos adultos.

HIPOTESIS

La alometría negativa de las extremidades de *Equus caballus* durante la ontogenia conferiría mayores rendimientos locomotores durante las etapas tempranas de la ontogenia.

PREDICCIONES

De esta manera, si la mayor longitud relativa de las extremidades de caballos juveniles confiere una ventaja desde el punto de vista locomotor, entonces se predice que:

- Los animales juveniles realizarán el cambio de marcha a iguales valores de número de Froude que los adultos, lo que se puede interpretar como iguales velocidades relativas al tamaño de la extremidad.
- Los animales juveniles realizarán cambios de marcha a velocidades absolutas mayores que las esperadas según los coeficientes alométricos descritos en la literatura para mamíferos adultos de la misma masa.

Alternativamente, este crecimiento alométrico podría estar sujeto tanto a restricciones del plan de desarrollo particular para este grupo, como asociado a la inercia filogenética de este rasgo.

MATERIALES Y METODOS

Animales

Todos los animales utilizados fueron facilitados por el Haras Santa Mónica (Linderos, Buñ). Para el registro cinemático fueron utilizadas sus dependencias y cada proceso de colección de datos fue aprobado por su equipo veterinario. Se trabajó con 9 hembras (492.4 ± 38.2 kg; promedio \pm D. E), las que fueron utilizadas para análisis morfológico y sus crías para análisis morfológico y cinemático.

Las crías correspondieron a 6 hembras y 3 machos de entre 43 y 54 días de vida (46.3 ± 3.9 días; promedio \pm D. E) y con una masa corporal entre 91 y 123 kg (105.6 ± 12.0 kg; promedio \pm D. E)

Medidas morfológicas

Además de la masa corporal, se determinaron directamente 13 longitudes, a partir de las cuales se calcularon otras 2 variables asociadas a la postura del animal. Los segmentos se midieron según el estudio de Griffin et. al., (2004), a través de palpaciones durante el estado de reposo del animal. La longitud del tronco fue medida como la distancia caudo-cranial entre el aspecto anterior de

la articulación escápulo-humeral y el isquión. La longitud del miembro delantero fue medida de 2 maneras: como la distancia vertical entre (i) el suelo y el hombro (articulación escápulo-humeral) y (ii) el suelo y el borde dorsal de la escápula. La longitud efectiva del miembro delantero se encuentre entre estas dos medidas, debido al movimiento de rotación de la escápula durante la marcha (Griffin *et al.*, 2004). La longitud del miembro trasero fue medida desde el suelo hasta el trocánter mayor del fémur, prominencia ósea que comparte altura con el acetábulo (articulación del fémur con la cadera). Esta última altura fue utilizada para calcular el número de Froude y la longitud relativa de zancada. Para estimar la posición del miembro trasero y delantero de los animales (PMT y PMD, respectivamente) se calculó el cociente entre la altura del miembro mientras el animal se encontraba en estado estacionario y la suma de todos los segmentos óseos que lo componen. Este índice indica la orientación de los segmentos de cada extremidad con respecto al eje entre el suelo y la articulación del miembro. Este índice puede tomarse como una medida de ventaja mecánica efectiva (vease anexo 1).

Los segmentos óseos fueron medidos con huincha para medir, y fueron determinados de la siguiente manera: La escápula se midió desde el borde

dorsal de la escápula hasta la articulación escápulo-humeral (hombro). El húmero se midió desde la articulación del hombro hasta la articulación humero-ulnar (codo). El segmento correspondiente al tercer metacarpo, fue medido desde la articulación anterior hasta la articulación proximal de la primera falange. El último segmento del miembro anterior fue medido desde esta última articulación, hasta el final de la pezuña en el mismo ángulo de las falanges. El fémur fue medido desde el trocanter mayor hasta la rodilla (patela). La tibia se midió desde la rodilla hasta el tobillo. El tercer metatarso y las falanges fueron medidos de la misma manera que el miembro delantero (Figura 1).

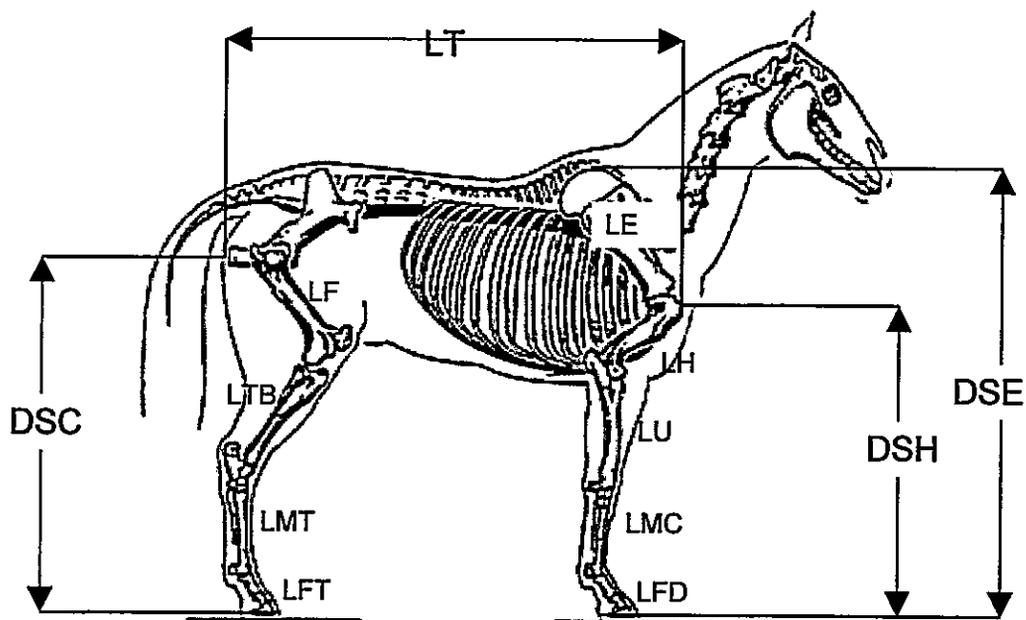


Figura 1. Medidas morfológicas. M_b , masa corporal; LT, longitud del tronco; LE, longitud de la escápula; LH, longitud del húmero; LU, longitud de la úlna; LMC, longitud metacarpos; LFD, longitud falanges delanteras; DSE, distancia suelo-escápula dorsal; DSH, distancia suelo-hombro; LF, longitud del fémur; LTB, longitud de la tibia; LMT, longitud metatarsos; LFT, longitud falanges traseras; DSC, Distancia suelo-cadera. El calculo para determinar la posición del miembro delantero (PMD) es $DSH/(LH+LU+LMC+LFD)$, y para la posición del miembro trasero (PMT) es $DSC/(LF+LTB+LTM+LFT)$.

Registro en video y análisis cinemático

Para este análisis solo se midieron los animales juveniles, ya que los animales adultos poseen velocidades de transición superiores a los límites de velocidad alcanzadas por las técnicas disponibles en este trabajo. Se utilizó una cámara de video digital de 30 cuadros por segundos (SONY, DCR-DVD92 NTSC) a la cual se le acopló un cronómetro que incluía centésimas de segundos. Con esto se aseguró tener al menos al 93% de los registros con un numero mayor a los 15 cuadros por zancada, número de cuadros por ciclo locomotor aconsejado para un análisis cinemático riguroso (Alexander, 2003). La cámara se instaló de manera horizontal a una altura de 1 metro del suelo y a 10 metros medidos en forma perpendicular a la ruta de marcha, la cual correspondía a una superficie regular de pasto. El ancho del cuadro de cámara corresponde a 10 metros de la ruta de marcha. Para los registros cinemáticos, se indujo al potrillo a cruzar por el cuadro de la cámara a diferentes velocidades utilizando a la conducta espontánea de seguimiento de la cría hacia su madre, a la cual se le guiaba a diferentes velocidades arbitrarias a través de riendas (Figura 2).



Figura 2. Cuadro tomado del video digital durante un registro cinemático de la hembra adulta de nombre *La Deese* y su potrillo.

A través de diferentes guías, se logró que los potrillos caminaran, trotaran y galoparan de manera natural e innata a diferentes velocidades dentro de cada marcha.

Para evitar subestimaciones en las velocidades, fueron eliminados del análisis aquellos registros en que el animal se trasladaba de manera no perpendicular al plano de foco con una desviación mayor a 1 metro, ya que desviaciones

mayores producen errores de estimación en la velocidad mayores al 0,5%. Para calcular la velocidad de marcha, primero se midió el tiempo de zancada y posteriormente se calculó la longitud de ésta por medio de medición directa en un monitor pantalla plana (LG, FLATRON 29 pulgadas). Para homogenizar el criterio de el comienzo de zancada (contacto de una extremidad trasera con el suelo) y el final de zancada (cuando la misma extremidad deja de tener contacto con el suelo), se utilizó la extremidad trasera próxima a la cámara. Sólo fueron analizados los registros en que el potrillo logró mantener una velocidad constante. Para esto, fueron calculadas las velocidades de dos zancadas consecutivas, considerando como registros validos solo aquellos en que la diferencia entre ellas no superara el 5%.

Ya que dentro de cada marcha se puede ajustar la frecuencia y la longitud de zancada en función de la velocidad de desplazamiento, a través de una línea recta, el cálculo de velocidades de transición se realizó a través de las intersecciones de las rectas caminata-trote y trote-galope de las regresiones lineales de mínimos cuadrados para cada marcha (Heglund and Taylor, 1988). La longitud relativa de zancada en determinados números de Froude, fue calculada de la siguiente manera: Se calculó la velocidad a la que corresponde

cada valor de número de Froude (0.5, 0.75 y 1.0) para cada potrillo, considerando que cada potrillo tiene una diferente longitud de extremidad trasera). Luego, gracias a la regresión lineal del trote en la relación entre la longitud de zancada y velocidad, se interpoló la longitud de zancada asociada a la velocidad previamente calculada. Posteriormente, este valor fue dividido por la longitud de la extremidad de cada potrillo.

La razón de contacto para cada número de Froude, fue calculada gracias a los valores de velocidad calculados para determinar la longitud relativa de zancada (véase arriba), y por otro lado, se debió realizar una regresión lineal entre la razón de contacto y la velocidad para cada potrillo para poder realizar la interpolación para las tres velocidades calculadas anteriormente. Los valores de razón de contacto obtenidos con una cámara de 30 cuadros por segundos nos entrega información de un tiempo discreto (± 0.03 segundos). Sin embargo, esta falta de resolución debería estar distribuida simétricamente alrededor del valor real.

Tratamiento estadístico

Los datos morfológicos obtenidos de los potrillos y de los adultos se compararon con los resultados morfológicos de Griffin *et al.*, (2004) a través de una prueba de t de Student.

Para comparar V_{C-T} de los potrillos con lo esperado para caballos adultos por la ecuación alométrica de Griffin *et al.*, (2004) se calculó la razón entre el valor observado y el esperado, tomando como hipótesis nula que el valor del promedio de dicha razón (μ) fuese igual a 1 ($H_0 \text{ » } \mu=1$) y posteriormente se realizó un prueba t de Student. De la misma manera fue contrastada la V_{T-G} de los potrillos con la velocidad esperada para vertebrados cursoriales de Heglund y Taylor (1988).

Para comparar la longitud relativa de zancada y la razón de contacto con los resultados de Bullimore and Burn (2006) a determinados números de Froude correspondiente a caballos trotando (0.5, 0.75 y 1.00) fue necesario interpolar los datos de longitud de zancada y de razón de contacto, para posteriormente realizar el análisis anteriormente mencionado.

Se utilizó STATISTICA 6.0 para todo el análisis y las pruebas se realizaron con un $\alpha = 0.05$. Los datos se presentan como promedio \pm desviación estándar.

RESULTADOS

Morfología

Aunque los caballos analizados en este estudio tuvieron un peso algo mayor que los caballos estudiados por Griffin *et al.*, (2004), las diferencias no alcanzaron un nivel de significación ($492,4 \pm 38,2$ kg y $447,3 \pm 28,3$ kg respectivamente. $t_{(10)} = -1,91$, $P = 0,08$).

Tampoco se encontraron diferencias significativas entre la mayoría de las medidas de longitud ni de posición entre los adultos de este trabajo con respecto a los adultos de raza árabe descritos por Griffin *et al.*, (2004) (Tabla 1).

Tabla 1. Resultados de las medidas morfológicas para los caballos de Griffin *et al.*, (2004), para las hembras adultas de este trabajo y los potrillos. Los nombres de cada caballo se presentan en la primera columna. Cada caballo juvenil fue nombrado por el nombre de su madre. Se presenta el valor de p de la prueba de t para la comparación entre adultos (Griffin v/s yeguas) v/s hembras adultas, y hembras adultas v/s potrillos, respectivamente (para nomenclatura, véase Figura1).

	M	LT	LE	LH	LU	LMC	LFD	DSH
Caballos Griffin <i>et al.</i>, (2004)								
GT	429	1,48	0,45	0,34	0,43	0,3	0,17	1,03
Reign	469	1,53	0,51	0,34	0,41	0,3	0,19	1,04
Red	444	1,46	0,515	0,28	0,42	0,26	0,18	1,045
Promedio	447,333	1,49	0,4917	0,32	0,42	0,2867	0,18	1,038
Desviación estándar	20,2073	0,0361	0,0362	0,0346	0,01	0,0231	0,01	0,008
Yeguas Adultas								
Kentucky Woman	440	1,51	0,46	0,36	0,43	0,29	0,17	0,99
Sterling Bandit	467	1,54	0,53	0,38	0,43	0,28	0,17	1,07
Cocalina	438	1,61	0,53	0,33	0,4	0,27	0,15	0,98
La Deese	519	1,57	0,56	0,35	0,41	0,31	0,17	1,02
Gianna	532	1,63	0,61	0,32	0,4	0,26	0,17	0,97
Tequila Sunrise	478	1,6	0,56	0,38	0,42	0,31	0,18	1,07
Memorista	540	1,72	0,58	0,39	0,48	0,29	0,18	1,01
West of the Moon	514	1,52	0,52	0,37	0,41	0,26	0,17	0,98
Eastwick	504	1,5	0,55	0,35	0,43	0,27	0,18	0,95
Promedio	492.444	1,5778	0,5444	0,3589	0,4233	0,2822	0,171	1,004
Desviación estándar	38.243	0,0707	0,0422	0,0237	0,0245	0,0192	0,009	0,042
<i>P</i> (Test t Student, $gl=10$) entre adultos								
	0,08	0,07	0,08	0,05	0,83	0,75	0,19	0,21
Potrillos								
Kentucky Woman	92	0,87	0,34	0,25	0,32	0,27	0,15	0,78
Sterling Bandit	91	0,9	0,33	0,25	0,28	0,22	0,13	0,83
Cocalina	102	0,88	0,34	0,28	0,3	0,26	0,15	0,82
La Deese	117	1,02	0,44	0,3	0,37	0,31	0,17	0,84
Gianna	103	0,85	0,32	0,27	0,28	0,24	0,16	0,84
Tequila Sunrise	120	1,03	0,38	0,24	0,34	0,27	0,16	0,81
Memorista	123	1,03	0,4	0,24	0,37	0,27	0,17	0,82
West of the Moon	107	0,94	0,34	0,28	0,32	0,25	0,14	0,8
Eastwick	96	0,89	0,34	0,23	0,28	0,24	0,11	0,81
Promedio	105,667	0,9344	0,3589	0,26	0,3178	0,2589	0,149	0,817
Desviación estándar	12	0,0733	0,0395	0,0235	0,0363	0,0257	0,02	0,019
<i>P</i> (Test t Student, $gl=16$) entre Yeguas y potrillos								
	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	0,04	0,007	<0,0001

Continuación Tabla 1:

	DSE	LF	LTB	LMT	LFT	DSC	PMD	PMT
Caballos Griffin et al., (2004)								
GT	1,42	0,31	0,45	0,33	0,19	1,215	0,831	0,949
Reign	1,46	0,32	0,53	0,36	0,17	1,235	0,839	0,895
Red	1,49	0,31	0,47	0,34	0,19	1,255	0,917	0,958
Promedio	1,45	0,3133	0,4833	0,3433	0,1833	1,235	0,862	0,934
Desviación estándar	0,03512	0,0058	0,0416	0,0153	0,0115	0,02	0,048	0,034
Yeguas Adultas								
Kentucky Woman	1,39	0,32	0,44	0,33	0,18	1,25	0,792	0,984
Sterling Bandit	1,53	0,36	0,53	0,39	0,17	1,28	0,849	0,883
Cocalina	1,44	0,33	0,46	0,36	0,16	1,29	0,852	0,985
La Deese	1,45	0,33	0,46	0,37	0,18	1,27	0,823	0,948
Gianna	1,45	0,32	0,45	0,43	0,17	1,21	0,843	0,883
Tequila Sunrise	1,52	0,31	0,45	0,44	0,19	1,27	0,829	0,914
Memorista	1,55	0,31	0,48	0,46	0,19	1,27	0,754	0,882
West of the Moon	1,4	0,3	0,5	0,35	0,17	1,22	0,81	0,924
Eastwick	1,45	0,32	0,43	0,4	0,18	1,18	0,772	0,887
Promedio	1,4644	0,32	0,47	0,39	0,18	1,25	0,814	0,921
Desviación estándar	0,0565	0,0171	0,032	0,044	0,01	0,0372	0,035	0,042
<i>P</i> (Test t Student, <i>gl</i> =10) entre Griffin y adultos de esta tesis								
	0,83	0,41	0,48	0,1	0,36	0,56	0,08	0,64
Potrillos								
Kentucky Woman	1,01	0,24	0,33	0,38	0,15	0,9	0,788	0,818
Sterling Bandit	1,05	0,28	0,36	0,32	0,13	0,94	0,943	0,862
Cocalina	1,07	0,28	0,38	0,3	0,14	0,97	0,828	0,882
La Deese	1,1	0,3	0,36	0,36	0,18	0,99	0,73	0,825
Gianna	1,06	0,27	0,37	0,29	0,16	0,95	0,884	0,872
Tequila Sunrise	1,09	0,28	0,41	0,37	0,15	1,01	0,802	0,835
Memorista	1,1	0,27	0,42	0,34	0,15	0,95	0,781	0,805
West of the Moon	1,04	0,32	0,38	0,37	0,15	0,96	0,808	0,787
Eastwick	1,02	0,25	0,33	0,32	0,13	0,88	0,942	0,854
Promedio	1,06	0,2767	0,3711	0,3389	0,1489	0,95	0,834	0,838
Desviación estándar	0,03317	0,024	0,031	0,033	0,0154	0,0406	0,074	0,032
<i>P</i> (Test t Student, <i>gl</i> =16) entre Yeguas y potrillos								
	<0,0001	0,0002	<0,0001	0,01	0,0003	<0,0001	0,47	0,0002

Los potrillos mostraron diferencias significativas tanto en masa como en todas las longitudes morfológicas medidas con respecto a los caballos adultos (Tabla 1). La posición del miembro delantero (PMD) no mostró diferencias con respecto a la forma adulta ($T_{(16)} = -0.74$, $P = 0.47$; Tabla 1). A diferencia de esta última, la posición del miembro trasero (PMT) fue significativamente menos erecta que en los caballos adultos (0.83 ± 0.03 , 0.92 ± 0.04 respectivamente, $T_{(16)} = 4.7$, $P < 0.0002$ para posición trasera).

La masa de los caballos adultos fue alrededor de 3.7 veces la masa de los potrillos. Estableciendo una comparación entre los adultos y juveniles se puede observar que el tronco fue la longitud que presentó un mayor crecimiento, tanto en términos relativos (68,8%) como en longitud absoluta (0,64 m), mientras que las estructuras óseas que mostraron menor crecimiento fueron los segmentos distales (Figura 3, a y b).

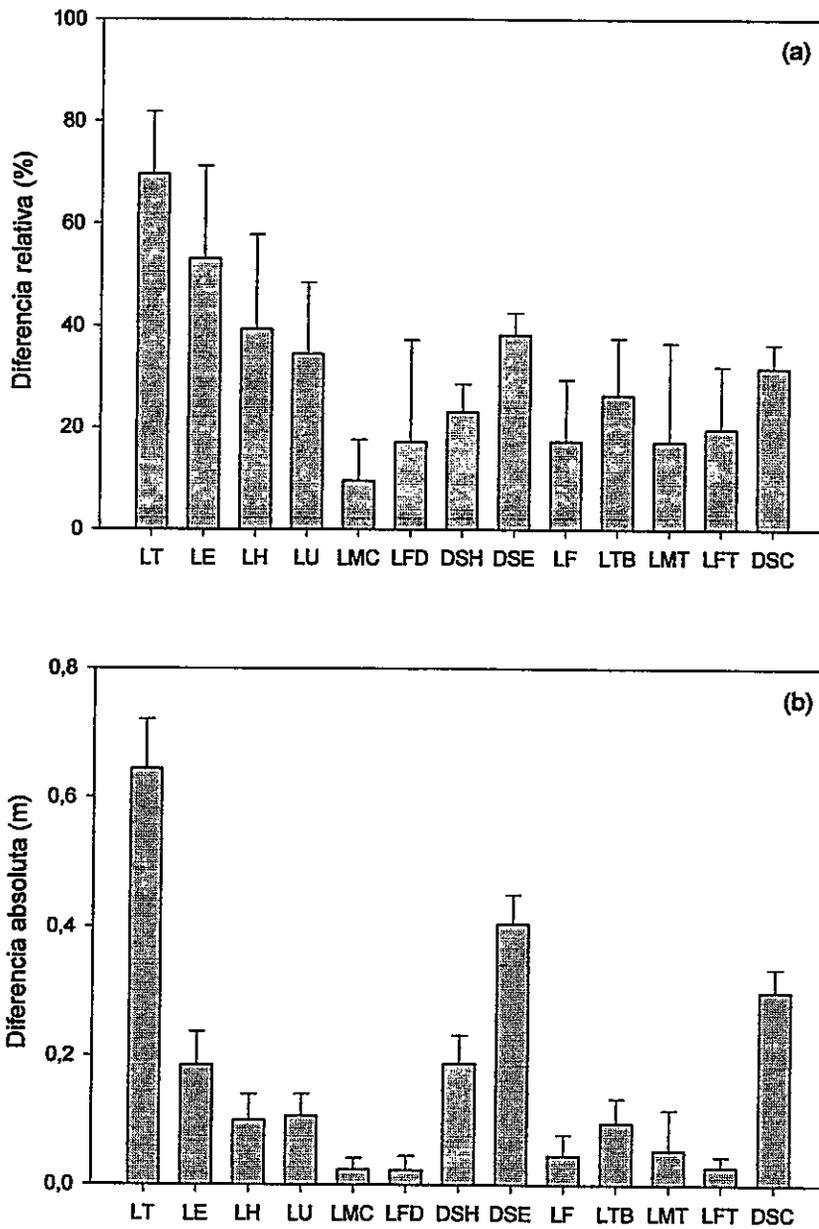


Figura 3. Diferencia de las medidas morfológicas entre la hembra adulta y su potrillo presentada como: a) valor relativo (porcentaje), y b) valor absoluto (metros). Los resultados se expresan como promedio y las barras corresponden a la desviación estándar (para nomenclatura ver Figura 1).

Alometría

El tronco de los potrillos coincide con lo esperado según el PSG (Figura 4), ya que la longitud de éste no difiere de la longitud esperada para caballos adultos de dicha masa ($t_{(8)} = -0,021$, $P > 0,05$). Los datos de los potrillos en conjunto con los datos de caballos adultos, muestran un exponente alométrico de 0,338 ($R^2 = 0,97$).

Por otro lado, las longitudes del miembro trasero y delantero de los potrillos son mayores a lo esperado según los exponentes alométricos para caballos adultos ($t_{(8)} = 2,69$; $P < 0,05$ y $t_{(8)} = 2,47$; $P < 0,05$ respectivamente, Figura 5).

Dichos exponentes que no difieren de 0,33 para caballos adultos (i.e. conservan isometría, Griffin *et al.*, 2004), es modificado a 0,20 si se incluyen en el análisis los datos de longitud de la extremidad delantera de los potrillos y a 0,23 con la extremidad trasera. Incluso, si se calcula el exponente alométrico de la longitud del miembro delantero y del miembro trasero solo con los datos de los potrillos y sus madres, los exponentes son aún menores a los anteriores (0,13; 0,17 respectivamente), lo que sugiere una alometría negativa de la longitud de las extremidades de caballos durante el crecimiento.

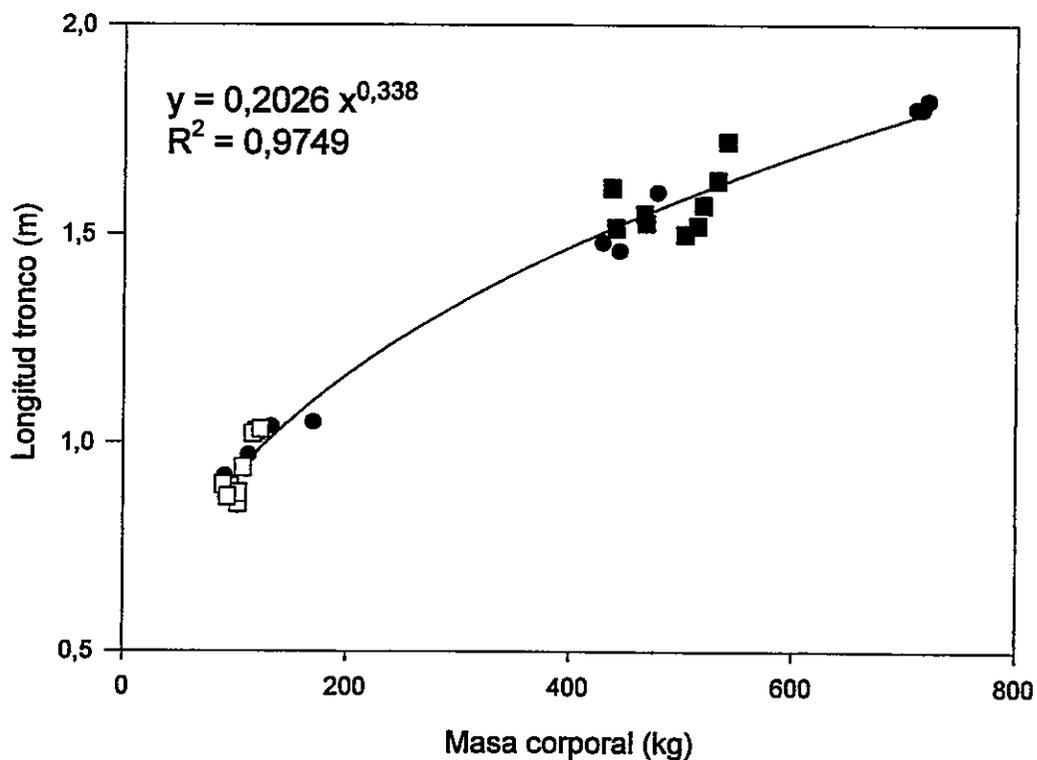


Figura 4. Relación alométrica entre longitud del tronco (m) en función de la masa corporal (kg). Los círculos negros corresponden a caballos adultos descritos por Griffin et al (2004), los cuadrados negros corresponden a las madres de los potrillos, mientras que los cuadrados vacíos corresponden a los potrillos. La ecuación alométrica para todos los datos se presenta en el gráfico, incluido el coeficiente de determinación.

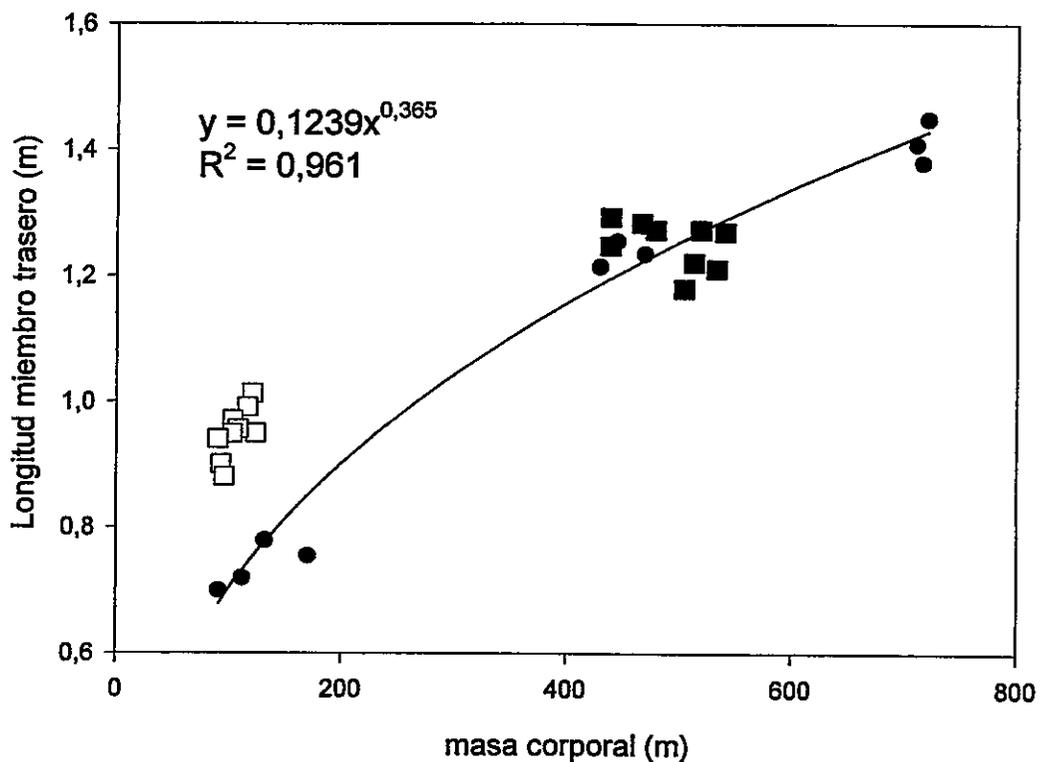


Figura 5. Relación alométrica entre la longitud del miembro trasero (m) en función de la masa corporal (kg). Los círculos negros corresponden a caballos adultos descritos por Griffin *et al* (2004), los cuadrados negros corresponden a las madres de los potrillos, mientras que los cuadrados vacíos corresponden a los potrillos. La ecuación alométrica para los datos asociados a animales adultos (exclusivamente) se presenta en el gráfico, incluido el coeficiente de determinación.

Velocidad de transición caminata-trote

Los potrillos caminaron con un rango de velocidades entre 0.87 y 1.75 m s⁻¹ y trotaron entre 1.86 y 4.21 m s⁻¹. La relación lineal entre longitud de zancada y la velocidad (Figura 6) permitió determinar la velocidad de transición entre la caminata y el trote para los 9 potrillos (2.01 ± 0.42 m s⁻¹, Tabla 2).

El valor promedio de la V_{C-T} de los potrillos no difiere significativamente del valor esperado para caballos adultos de esa masa según la ecuación alométrica previamente descrita por Griffin *et al.*, (2004) el cual corresponde a 1,58 m s⁻¹ ($t_{(8)} = 0,36$; $P > 0,05$; Figura 7). Sin embargo, los valores observados difieren menos comparados con los valores esperados para animales adultos ($t_{(8)} = 0,00017$; $P \gg 0,05$, Figura 7).

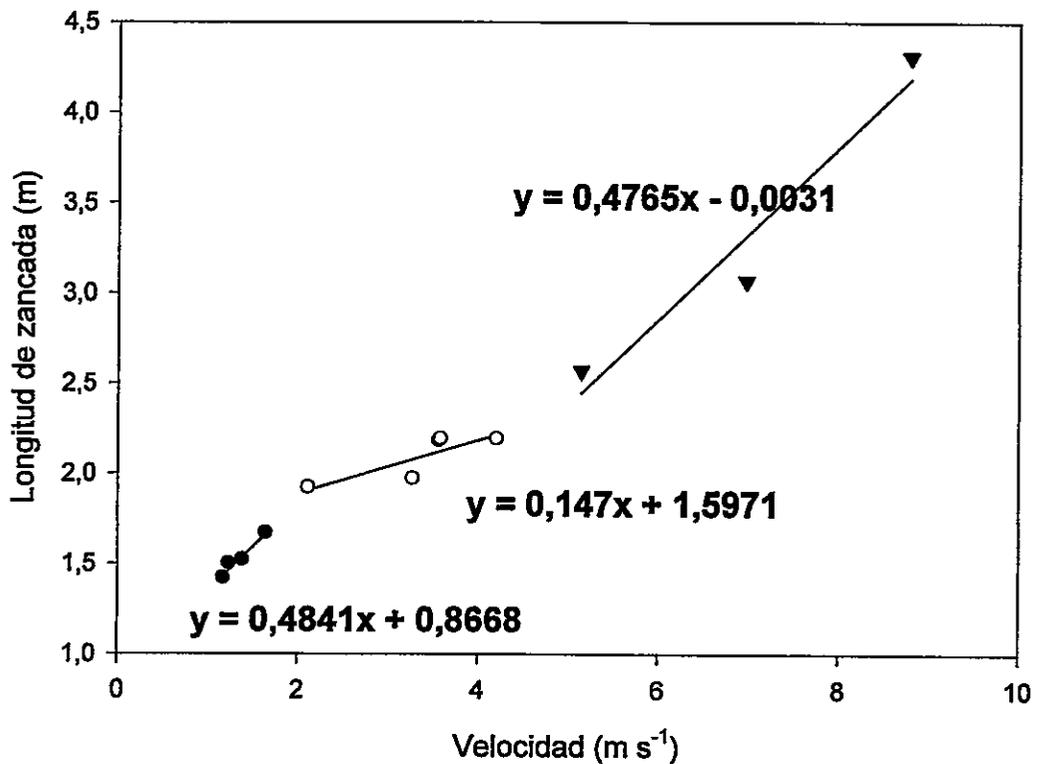


Figura 6. Longitud de paso en función de la velocidad para el potrillo de la hembra llamada *Memorista*. Los círculos negros corresponden a los valores de longitud de zancada mientras el potrillo caminaba, los círculos vacíos corresponden a valores mientras el potrillo trotaba y los triángulos corresponden a valores de galope. Las velocidades de transición se obtienen a través de la intersección de las funciones lineales de cada marcha.

Tabla 2. Velocidades de transición caminata-trote (V_{C-T}) para cada potrillo, longitud suelo-cadera (LSC) y el número de Froude asociado a estos valores.

Potrillo	V_{C-T} (m/s)	LSC (m)	Fr
Kentucky Woman	1,66	0,9	0,31
Sterling Bandit	2,54	0,94	0,7
Cocalina	1,86	0,97	0,36
La Deese	1,64	0,99	0,27
Gianna	1,75	0,95	0,32
Tequila Sunrise	2,16	1,01	0,47
Memorista	2,17	0,95	0,50
West of the Moon	1,57	0,96	0,26
Eastwick	2,76	0,88	0,88
Promedio	2,01	0,95	0,45
D.E.	0,42	0,04	0,21

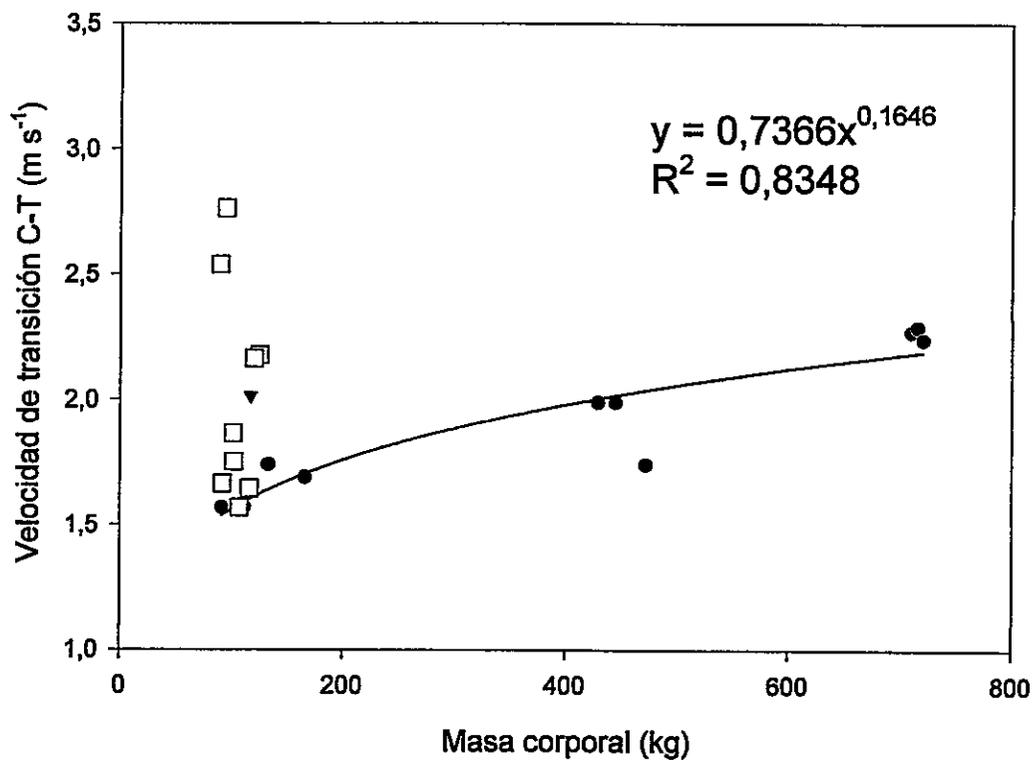


Figura 7. Relación alométrica entre la velocidad de transición caminata-trote ($m s^{-1}$) en función de la masa corporal (kg). Los círculos negros corresponden a caballos adultos (Griffin *et al.*, 2004), mientras que los cuadrados vacíos corresponden a los potrillos. El triángulo corresponde al promedio de los potrillos. La ecuación alométrica para los datos asociados a animales adultos (exclusivamente) se presenta en la figura, incluido el coeficiente de determinación

El número de Froude asociado a esta V_{C-T} para los potrillos promedió $0,45 \pm 0,21$ (Tabla 2), el cual no fue significativamente diferente a los números de Froude observados en adultos de distintas razas caballos los cuales promediaron $0,37 \pm 0,02$ ($t_{(17)} = -1,55$; $P = 0,139$).

Velocidad de transición trote-galope

El rango en que los potrillos galoparon fue entre $3,2$ y $10,7 \text{ m s}^{-1}$, y V_{T-G} fue calculada de la misma manera que V_{C-T} (Figura 6). Este valor fue de $4,05 \pm 0,65 \text{ m s}^{-1}$ (Tabla 3), el cual no difiere significativamente de $4,21 \text{ m s}^{-1}$, valor de V_{T-G} esperado según Heglund y Taylor (1988) para animales de igual masa que los potrillos ($T_{(8)} = 0,11$; $P > 0,05$).

El número de Froude asociado a esta velocidad corresponde a $1,81 \pm 0,61$ (Tabla 3) para animales con una longitud efectiva de miembro de $0,95 \pm 0,04 \text{ m}$. (extremidad trasera). Este valor es menor tanto para lo observado en mamíferos cursoriales, los cuales realizan el cambio del trote al galope en números de Froude entre 2-3 (Alexander and Jayes, 1983) como también para el calculado para caballos adultos de diferente tamaño, los que promediaron $2,75 \pm 0,19$ ($t_{(17)} = 4,75$; $P = 0,0002$).

Tabla 3. Velocidades de transición trote-galope (V_{T-G}) para cada potrillo, longitud suelo-cadera (LSC) y el número de Froude asociado a estos valores. Se presenta el promedio total y la desviación estándar (D.E.)

Potrillo	V_{T-G}(m/s)	LSC (m)	Froude
Kentucky Woman	5,03	0,9	2,87
Sterling Bandit	3,6	0,94	1,41
Cocalina	4,62	0,97	2,25
La Deese	4,09	0,99	1,72
Gianna	3,79	0,95	1,54
Tequila Sunrise	3,06	1,01	0,95
Memorista	4,84	0,95	2,51
West of the Moon	3,82	0,96	1,55
Eastwick	3,59	0,88	1,49
Promedio	4,05	0,95	1,81
D.E.	0,65	0,04	0,61

La frecuencia de zancada durante esta transición de marcha fue levemente menor a la esperada según Heglund y Taylor (1988), aunque no significativamente (observada $1,92 \pm 0,2 \text{ s}^{-1}$, esperada $2,08 \pm 0,03 \text{ s}^{-1}$; $t_{(8)} = -0,28$, $P > 0,05$; Tabla 4).

Tabla 4. Cálculo de la frecuencia de zancada a través de la longitud de zancada durante la velocidad de transición trote-galope (V_{T-G}) y comparación con lo esperado para su tamaño según Heglund y Taylor (1988).

	$V_{T-G}(m/s)$	longitud de zancada		frecuencia	
		T-G	T-G	T-G	esperado
Potrillos					
Kentucky Woman	5,03	2,33	2,15	2,12	
Sterling Bandit	3,6	1,71	2,1	2,13	
Cocalina	4,62	2,53	1,82	2,09	
La Deese	4,09	2,12	1,92	2,05	
Gianna	3,79	1,99	1,9	2,09	
Tequila Sunrise	3,06	2	1,53	2,04	
Memorista	4,84	2,3	2,1	2,04	
West of the Moon	3,82	1,88	2,03	2,08	
Eastwick	3,59	2,05	1,75	2,11	
prom	4,05	2,1	1,92	2,08	
desvest	0,65	0,25	0,20	0,03	

Similitud dinámica

Los valores de la longitud relativa de zancada de los potrillos durante 3 diferentes velocidades de trote correspondiente a los 3 valores distintos de número de Froude descritos por Bullimore y Burn (2006), no fueron significativamente diferentes (longitud relativa de zancada $Fr 0,5 t_{(8)} = 0,23, P > 0,05$; $Fr 0,75 t_{(8)} = 0,46, P > 0,05$; $Fr 1,0 t_{(8)} = 0,65, P > 0,05$; Figura 8).

El mismo resultado se obtuvo al comparar la razón de contacto (RC $Fr 0,5 t_{(8)} = 0,22, P > 0,05$; $Fr 0,75 t_{(8)} = 0,12, P > 0,05$; $Fr 1,0 t_{(8)} = 0,11, P > 0,05$; Figura 9).

Los valores esperados fueron calculados a través de los coeficientes alométricos para la longitud relativa de zancada y la razón de contacto, los cuales no difieren significativamente de cero para todo el rango de tamaños de caballos desde 86 kg hasta 714 kg (Bullimore y Burn, 2006).

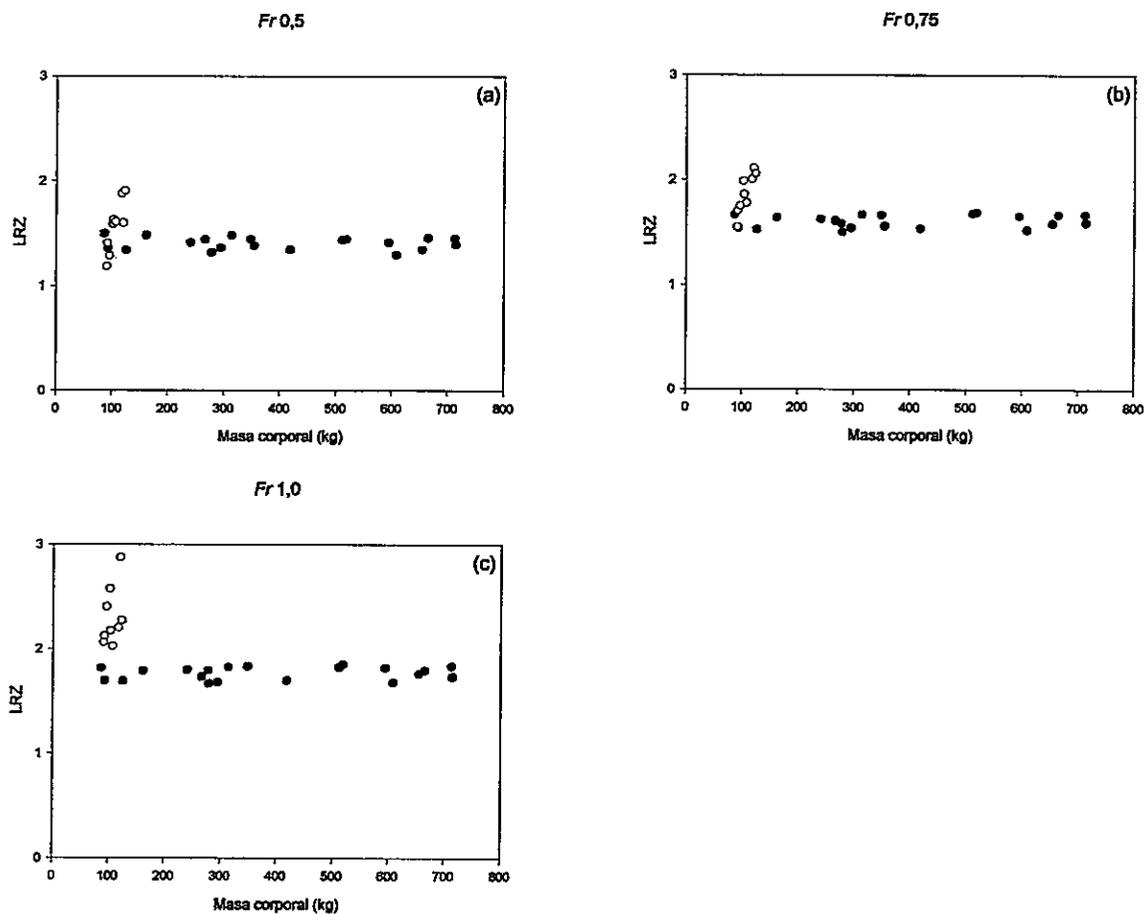


Figura 8. Relación entre la longitud relativa de zancada (m) y la masa corporal (kg) para caballos trotando a diferentes velocidades equivalentes (números de Froude, Fr). Círculos negros corresponden a caballos adultos descritos por Bullimore y Burn (2006) y los círculos vacíos corresponden a los potrillos de este trabajo. Los exponentes alométricos para los caballos adultos durante las tres velocidades equivalentes, no fueron significativamente diferentes de cero.

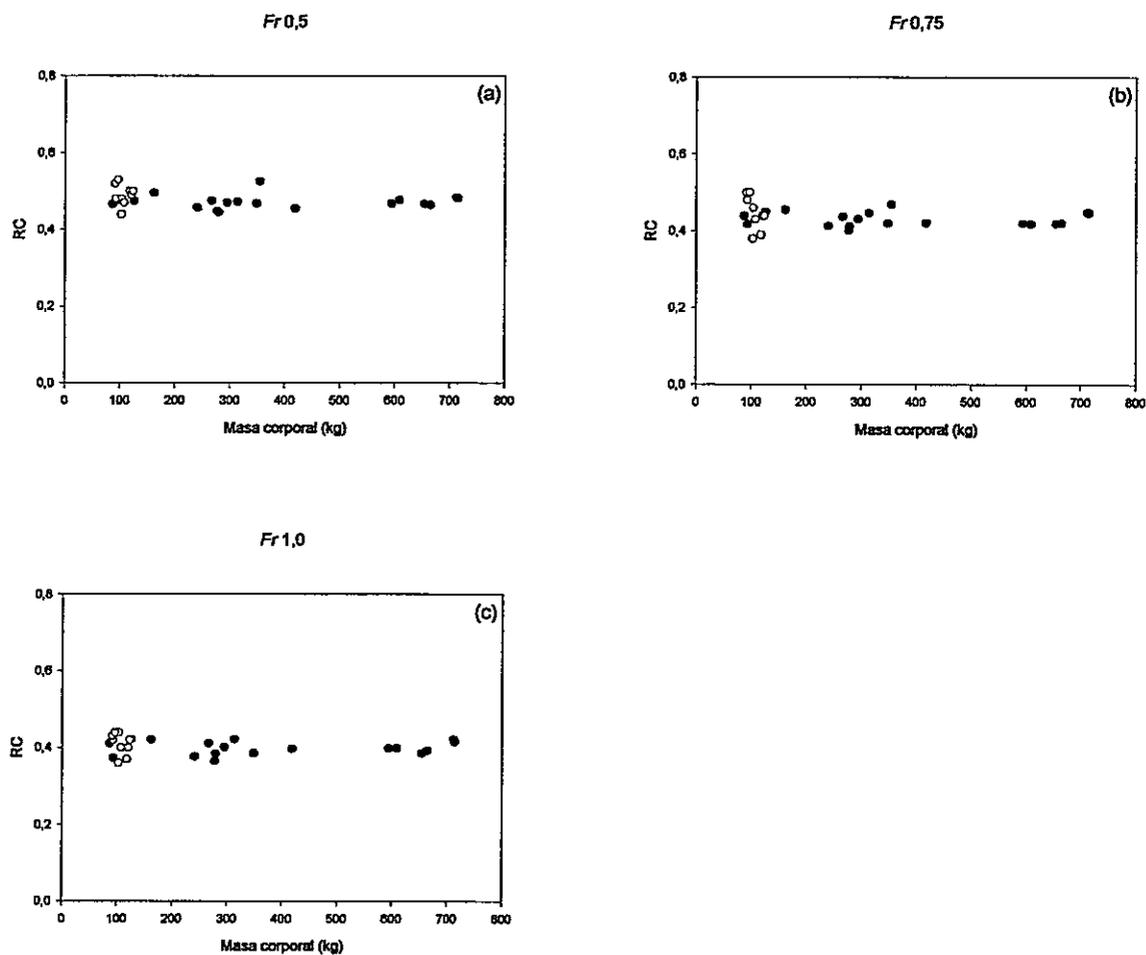


Figura 9. Relación entre la razón de contacto y la masa corporal (kg) para caballos trotando a diferentes velocidades equivalentes (números de Froude, Fr). Círculos negros corresponden a caballos adultos descritos por Bullimore y Burn (2006) y los círculos vacíos corresponden a los potrillos de este trabajo. Los exponentes alométricos para los caballos adultos durante las tres velocidades equivalentes, no fueron significativamente diferentes de cero.

DISCUSIÓN

Morfología

El protocolo de medición de todas las variables morfológicas fue el mismo que el descrito por Griffin *et al.*, (2004) lo que hace comparable nuestros resultados con los de estos autores. Si bien es cierto que no se realizó un seguimiento de estas variables a través de todo el desarrollo, es esperable que los potrillos cuando lleguen al estado adulto tengan características similares a las de sus padres y a los adultos analizados por Griffin *et al.*, (2004) ya que ellos no difieren en morfología de los aquí estudiados.

La similitud en masa corporal como en la anatomía de las extremidades entre los caballos adultos de raza árabe descritos en el trabajo de Griffin *et al* (2004) y las hembras adultas medidas en esta investigación, nos permite incluir a ambos grupos como parte de una única muestra.

Por otro lado, existen diferencias marginalmente significativas en ciertas variables anatómicas tales como masa, longitud de tronco, longitud de escápula, longitud de húmero y la posición del miembro trasero (Tabla 1), esto podría ser explicado por el bajo número de datos en los trabajos de Griffin *et al.*, (2004). Por otro lado, esta variabilidad puede estar asociada al hecho de que

los individuos de esta tesis, aun cuando tienen descendencia árabe, son caballos de carrera de alto rendimiento.

La masa de los potrillos fue similar a la de caballos adultos de razas miniatura (Griffin *et al.*, 2004) y la longitud del tronco también. En este contexto, se puede decir que el coeficiente alométrico de la longitud de tronco es el valor que mejor se ajusta según lo esperado por el principio de similitud geométrica para todo el rango de tamaños en caballos desde 91 hasta 720 kg (Griffin *et al.*, 2004).

Los potrillos nacen con las extremidades desproporcionadamente largas con respecto a la forma adulta, y esta alometría negativa es resultado de algunos pocos segmentos óseos. En los miembros delanteros, los segmentos que menos se diferenciaron con los de los adultos fueron los metacarpos (LMC) y las falanges (LFD) (Figura 3, a y b), mientras que en la extremidad trasera sucedió lo mismo con los metatarsos (LMT) y las falanges (LFT) (Figura 3, a y b). Según esto es claro que son los segmentos distales de las extremidades los que menos crecen en longitud durante la ontogenia (i.e. con el mayor grado de alometría negativa). Prácticamente la mayoría de la musculatura de la extremidad de un caballo adulto está al nivel del tronco, es decir, sobre la articulación del codo y de la rodilla, por lo que son los tendones los encargados

de alcanzar los niveles más distantes y transmitir dichas fuerzas. Esto permite tener miembros largos con centros de masas más proximales, lo cual se traduce en menores esfuerzos al momento de romper la inercia de dicha estructura apendicular. Es interesante el hecho de que son precisamente las estructuras que contienen menos cantidad de musculatura y que colaboran precisamente con la longitud del miembro las que tienen menor aumento absoluto y relativo de longitud (Figura 3).

La posición del miembro delantero de los potrillos fue similar a la de los adultos, por lo que podemos decir que la mayor distancia entre el suelo y el hombro solo se debe a un incremento en las piezas individuales y no a una posición más erecta.

Al igual que la posición del miembro delantero, los segmentos de la posición del miembro trasero fueron individualmente más largos. Sin embargo, a diferencia de la posición del miembro delantero, la posición del miembro trasero se mostró significativamente menos erecta. Esto hace pensar en una extremidad que posee una menor ventaja mecánica efectiva, ya que las fuerzas de reacción de suelo se proyectan en un sentido más perpendicular al eje longitudinal del segmento óseo, por lo que se producen mayores esfuerzos músculo-

esqueléticos (Biewener 1989, 2005). Sin embargo, el grado de ventaja mecánica efectiva no es solo definido por la dirección de las fuerzas de reacción de suelo y la orientación de las estructuras músculo-esqueléticas, sino que también está determinado por la distancia relativa de los brazos de la palanca que actúan en una articulación (véase anexo 1). Por este motivo es que sería interesante determinar la medida de los brazos de tracción en los potrillos, particularmente del hueso calcáneo ya que es una de las principales estructuras óseas en la función de palanca del miembro trasero (véase anexo 1).

Por otro lado, los tendones tienen una gran importancia al almacenar energía elástica durante la locomoción, por lo cual la modificación de las propiedades elásticas del tendón descritas por Bullimore and Burn (2004) también podrían estar involucradas en el cambio de la posición del miembro trasero como una modificación compensatoria para conservar similitud dinámica.

Además, una reducción de 0,9 a 0,83 en el índice de posición del miembro trasero (<10%) indicaría un cambio pequeño en los ángulos de los segmentos de la extremidad, y de poco efecto en la ventaja mecánica efectiva ya que la variación en el índice indica cuanto variaría el brazo de palanca (véase anexo 1). Por ejemplo, si la extremidad estuviese constituida de solo 2 segmentos, el

índice de 0,9 indicaría un ángulo de 128,3 grados entre ambos segmentos y el índice de 0,83 indica un ángulo de 112,2.

Además la ventaja mecánica efectiva es función de la masa corporal (véase anexo 1), y ya que los potrillos tienen una masa menor a la esperada según su longitud de miembros, las fuerzas de palanca no aumentarían demasiado con un cambio de 10% en el índice de posición.

Gillis *et al.*, (1995) observaron que el tendón flexor digital superficial de caballos tiene un módulo elástico menor cuando los animales son juveniles, y que con la edad el tendón se hace más rígido, hecho que no tendría relación con el aumento de masa. Esto también podría tener relación con el desempeño locomotor, ya que tendones flexibles durante la juventud también se han observado en conejos, animales con claras adaptaciones para el salto (Yamamoto *et al.*, 2004).

Velocidad de transición

Pasar de la caminata al trote, y del trote al galope implica un aumento en el gasto energético por unidad de tiempo, al menos en caballos (Taylor *et al.*, 1981). Esto ya que estos cambios están asociados a un aumento tanto en la

longitud de la zancada como en la frecuencia.

Ya que la velocidad en que se traslada un animal puede ser calculada a través del producto de la longitud de la zancada por la frecuencia de zancada, entonces un incremento en la velocidad puede ser producto de un aumento relativo de una de estas dos variables, las cuales además están relacionadas con el aumento del gasto energético versus la velocidad y versus el tamaño del organismo.

Heglund y Taylor (1988) mostraron que aumentar la longitud de la zancada aumenta el gasto energético por unidad de tiempo. Esto explicaría la relación creciente entre gasto energético y velocidad de un organismo, ya que el miembro debe realizar una mayor excursión durante el ciclo locomotor, es decir, mayores trabajos positivos y mayores trabajos negativos (Heglund y Taylor, 1988). Sin embargo, los potrillos mostraron tener longitudes relativas de zancadas iguales a las esperadas en velocidades equivalentes (Figura 8), es decir, el miembro realiza una excursión similar a la de los otros caballos adultos, por lo que no debieran tener un mayor gasto energético por conceptos de longitud, y ya que la longitud de la extremidad es significativamente mayor que la esperada, entonces se puede decir que los potrillos avanzan mayores

distancias por zancada sin mayor gasto energético por unidad de tiempo, al menos por excursión del miembro.

Para que el costo de transporte sea menor en potrillos, se debe comprobar que la frecuencia de zancada de éstos en velocidades equivalentes sea menor, igual o al menos que el aumento en frecuencia no supere la economía que resulta de la mayor longitud absoluta de zancada (véase arriba).

Heglund y Taylor (1988) demostraron que existe un aumento del gasto energético por unidad de tiempo por efecto del incremento en la frecuencia de zancada, y esto se debe a que en una zancada al menos un 30% de la energía es utilizada en la activación muscular asociada al bombeo de calcio hacia el retículo sarcoplasmático, y el otro 70% es utilizado en la contracción y realización de trabajo muscular. Esto explicaría la disminución del costo de transporte mientras más grande el organismo (Heglund *et al.*, 1982, Kram y Taylor 1990), ya que animales más pequeños tienen mayores frecuencias, además de realizar más pasos para recorrer cierta distancia. Esto implica que una mayor cantidad de pasos en un determinado tiempo se traduzca en un mayor gasto energético total por motivos de pérdida de energía sin realizar trabajo. Además Alexander (2003) propone que animales pequeños pierden

capacidad de almacenar energía elástica en tendones y músculos, por motivos directamente relacionados con el tamaño (i.e. peso). Sin embargo, la frecuencia de zancada durante la V_{T-G} no es significativamente diferente a la esperada. Incluso, la longitud de las extremidades de los potrillos es aproximadamente 1,3 veces más larga que la de los caballos adultos de su misma masa, por lo que se puede calcular que si el aumento de velocidad es debido solo a longitud de zancada (i.e. misma frecuencia), la V_{C-T} sería 1,3 veces mayor (tomando en cuenta que la longitud relativa de zancada es independiente de la masa a cierto número de Froude). El promedio de V_{C-T} de los potrillos ($2.01 \pm 0.42 \text{ m s}^{-1}$) con respecto a la de los adultos de su misma masa ($1.64 \pm 0.09 \text{ m s}^{-1}$) fue de 1.23 veces mayor. Por lo que podemos decir que el aumento en velocidades se debe mayormente a la longitud de zancada.

Los datos sugieren que los potrillos tienen un menor costo de transporte por un aumento en la longitud de zancada, ya que recorren mayor distancia en menor tiempo y realizan una menor cantidad de pasos.

Según los antecedentes mencionados arriba, al aumentar la V_{C-T} , los potrillos permanecen en una marcha energéticamente más económica que caballos adultos de su misma masa (ya que el trote, aumenta la frecuencia de zancada).

Si bien es cierto que la diferencia no fue significativa, al observar los datos se puede adjudicar este resultado a que la dispersión de los datos en este estudio es muy amplia (Figura 7). Esto se debe posiblemente a la falta de una cinta de carrera en el diseño experimental, lo cual redujo el control sobre el grado de estabilidad en la velocidad del potrillo.

Sin embargo, el promedio de V_{C-T} de los potrillos coincide con lo esperado para animales adultos de su propia raza (Figura 7), con quienes existe menor diferencia estadística que con los adultos de su mismo peso ($T_{(8)} = 0.00017$, $P \gg 0.05$; $T_{(8)} = 0.36$, $P > 0.05$, respectivamente).

Los valores de razón de contacto tienden a ser muy similares a los descritos por Bullimore and Burn (2006) (Figura 9), además de tener muy baja dispersión en los datos, lo que en conjunto con los resultados de longitud relativa de zancada, permite inferir que al menos durante 3 diferentes velocidades de trote, los potrillos comparten similitud dinámica con el resto de las diferentes razas de caballos informadas en el estudio anterior (86 - 714 kg). Este razonamiento implica que el aumento en la longitud de las extremidades no conlleva un aumento en la energía cinética asociada a mover una pierna más larga. Esto tiene sentido ya que como se mencionó anteriormente, una distribución más

proximal de masa reduciría el costo de mover una extremidad

Como se discutirá posteriormente, tal razonamiento no sería aplicable a otros grupos biológicos como los carnívoros, ya que la musculatura de sus extremidades tiende a ser más distal. El número de Froude asociado al valor de V_{C-T} , no fue significativamente diferente al esperado para animales de la longitud de piernas de caballos juveniles ($0,95 \pm 0,04$ m).

Los resultados anteriores coinciden con parte de las predicciones derivada de la hipótesis propuesta en este estudio, ya que las crías estarían comportándose biomecánicamente según la longitud de sus extremidades, lo cual desde el punto de vista cinemático los acercaría al comportamiento de los adultos de su raza.

Al contrario de lo observado en V_{C-T} la V_{T-G} de los potrillos no fue significativamente diferente a la esperada para animales adultos de su misma masa ($4,05 - 4,21$ m s⁻¹ respectivamente). A diferencia de la V_{C-T} , la V_{T-G} de los potrillos es más similar a lo esperado para animales de su tamaño (100 kg) que lo que se espera para animales adultos de su misma raza (500 kg), la cual corresponde a $5,90$ m s⁻¹.

El número de Froude asociado a este valor de V_{T-G} (Tabla 3), es menor al

esperado para animales de la longitud de piernas de caballos juveniles. Sin embargo, el valor esperado (2,75) fue calculado a través de datos de V_{T-G} y de datos morfológicos de diferentes trabajos (Heglund and Taylor, 1988; Bullimore y Burn, 2006 y Griffin *et al.*, 2004, respectivamente), es decir, no pueden ser considerados como valores concluyentes. Por otro lado, Alexander y Jayes (1983) concluyeron que para muchos ungulados, dicha transición sucedía a valores de número de Froude entre 2-3, rango de valores que incluye al valor esperado calculado.

Los resultados de V_{T-G} fueron diferentes a lo predicho en esta tesis, la cual señalaba un aumento en la V_{T-G} y una conservación del número de Froude (lo sucedido durante la V_{C-T}). Sin embargo, este resultado contradictorio con las predicciones, podría no serlo con respecto a la hipótesis, la cual indica un mayor rendimiento en el sistema locomotor de potrillos con respecto a la forma adulta. Esto se explica ya que la frecuencia de zancada en la V_{T-G} es levemente menor a la esperada según la ecuación alométrica descrita por Heglund y Taylor (1988), es decir, la misma velocidad esperada se alcanza con mayores longitudes de zancadas (aunque no necesariamente una mayor excursión del miembro, Figura 8) pero con menores frecuencias (i.e. menores gastos

energéticos por unidad de tiempo).

Al observar estos resultados globalmente, resulta interesante el hecho que durante la V_{C-T} los potrillos conservan el número de Froude y muestran mayores velocidades que las esperadas según su masa, mientras que durante la V_{T-G} es ésta la que coincide con lo esperado y es el número de Froude el que es menor al esperado.

Si se despeja la variable velocidad en la ecuación del número de Froude, se puede establecer que dicha velocidad (a cierto valor de número de Froude) crece con un exponente alométrico de 0,166 ($M_b^{0,166}$). Si comparamos dicho exponente con los exponentes observados para V_{C-T} y V_{T-G} (0,164 y 0,216, respectivamente) entonces posiblemente la V_{C-T} (al menos en caballos) estaría determinada por principios similares a los que rige la cinemática pendular. Ya que el número de Froude se puede interpretar como el cociente entre la fuerza inercial y la fuerza gravitatoria de un péndulo, en el modelo de péndulo invertido (Alexander, 2003) este valor tiene un límite máximo dado por la fuerza de gravedad (en velocidades mayores el cuerpo pierde contacto con el suelo), por lo que si el modelo pendular es aplicable correctamente durante la V_{C-T} , entonces la única forma de incrementar la velocidad sería a través de un

aumento en la longitud del miembro (véase Anexo 2).

La explicación de la alometría positiva de la V_{T-G} es menos deducible por la teoría, sin embargo, es posible creer que para dichas velocidades existe un mayor grado de participación de la capacidad de almacenaje de energía elástica (tendones) y de la musculatura. Por este motivo es que es posible que la V_{T-G} coincida con lo esperado por la masa del organismo, y si tomamos en cuenta que en todos los mamíferos la masa muscular alcanza entre el 40–45% de la masa total del cuerpo (Schmidt-Nielsen, 1984), entonces es posible que los potrillos también posean este porcentaje de masa muscular y sea éste el motivo de cambio de marcha, es decir, que las restricciones no sean mecánicas sino morfo-fisiológicas.

Por otro lado, diferentes criterios se han propuesto para determinar el cambio de marcha, tomando a ésta como una velocidad equivalente. Sin embargo, existen desviaciones empíricas de estas predicciones teóricas cuando se comparan diferentes especies (Griffin *et al.*, 2004). Por este motivo es que algunos autores han usado un criterio de velocidad equivalente tamaño-dependiente (Iriarte-Díaz, 2002b) e incluso algunos han dejado de lado la idea de un criterio universal que determine el cambio de marcha (Day y Jane, 2007).

Conducta y ecología

Existen estudios en papiones (*Papio cynocephalus*) que relacionan el cambio en la distribución de masa durante la ontogenia, con la conducta de esta especie (Raichlen, 2005b), con la evolución de la locomoción cuadrúpeda en primates (Raichlen, 2005a) y con los costos de transporte (Raichlen, 2006). En conjunto, la conclusión basada en al menos esta especie, es que existen fuertes demandas funcionales asociadas a la ontogenia, debido a su relación con la ecología de los estados tempranos de desarrollo. Por ejemplo, a edades tempranas los papiones muestran distribuciones de masa más distales en las extremidades, lo que estaría relacionado con la capacidad de trasladarse aferrado a sus madres. La posterior redistribución muscular (distribución proximal de la musculatura) asociada a la locomoción en tierra, coincide temporalmente con la independencia locomotora. Por último, estas características de redistribución muscular no fueron observadas en especies de primates con conductas más arbóreas, ya que la capacidad de aferrarse con fuerza de las ramas permanece durante toda la ontogenia (Raichlen, 2005b). Si bien es cierto que según Raichlen (2005b) estos resultados son bastante concluyentes, el taxa en que están desarrollados estos trabajos (primates) es

muy diferentes al taxa en que se realizó esta tesis (ungulados). Sin embargo, las conclusiones respecto a la importancia de las demandas funcionales dependiendo de la etapa de la ontogenia de un organismo, puede ser aplicada también a ungulados.

En la sabana africana, muchos ungulados como los antílopes y las cebras deben recorrer grandes distancias en búsqueda de alimento y agua. Incluso algunas especies como el Ñu (*Connochaetes taurinus*) migran 3.000 kilómetros todos los años (Pennycuick, 1975). Estos movimientos de gran cantidad de individuos son una importante fuente de alimentos para los carnívoros de la región, quienes tienden a cazar animales rezagados. Es posible pensar que ciertas ventajas locomotoras que ayudaran a mantenerse junto a la manada (o al menos junto a la madre) durante largos viajes serían de gran ventaja para animales juveniles (Main and Biewener 2004), quienes por motivos de tamaño, tenderían a trasladarse a menores velocidades absolutas que los adultos.

La mayor longitud de las extremidades de los potrillos con respecto a la forma adulta, descrito en esta tesis, podría ser una de estas ventajas locomotoras, tomando en cuenta que incluso en algunos ungulados juveniles estas extremidades desproporcionadamente largas son aparentemente

desventajosas ya que no les permite pastar estando de pié (como los adultos) y deben "arrodillarse" en los carpos para hacerlo (Pennycuick, 1975).

Un mayor rendimiento locomotor en juveniles sería una ventaja relativa frente a aquellos juveniles que no la posean, teniendo en cuenta también, que una eficiencia en el sistema locomotor puede significar un aumento en energía disponible para el crecimiento y el desarrollo del sistema reproductivo (Alexander, 2003).

Un fenómeno interesante al respecto, es que este carácter alométrico de la longitud de las extremidades no es observado tan claramente en carnívoros, los cuales incluso parecen nacer con piernas más cortas y robustas, lo que podría estar relacionado con la capacidad de capturar y someter a la presa en la etapa adulta.

El caballo

Aun cuando el caballo a sido objeto de selección artificial durante milenios, al momento de tomar esta especie como modelo locomotor, se ha tomado en cuenta que los primeros indicios de domesticación (lo que no incluye necesariamente selección artificial) se remontan al período Eneolítico (4000-

3000 A.C.) (Levin, 1999a), esto nos permite especular que adaptaciones antidepredatorias relevantes, como mecanismos locomotores que aumentan las probabilidades de sobrevivencia del estado juvenil, que existen y se han desarrollado durante al menos 18 millones de años de evolución desde el Hipohippus, no se pueden haber perdido en 4000 años de selección artificial asociada a morfologías funcionales del estado adulto, tomando en cuenta principalmente 4 argumentos: i) la morfología del primer *Equus caballus* domesticado fue la raza Przewalskii (*Equus caballus przewalskii*, Edward, 1993), caballo que vive en estado salvaje y tiene depredadores naturales. Esta raza también comparte el carácter alométrico negativo de los miembros en estado juvenil, por lo que estamos frente a un rasgo que puede ser ventajoso en estado salvaje y que además está presente en las razas domesticadas. ii) la raza mustang es un caballo cimarrón de Norteamérica de origen árabe, que posteriormente volvió a un estado salvaje (Edward, 1993). Esta raza que también posee depredadores naturales, comparte el rasgo alométrico de los miembros en estado juvenil. iii) más de 21 razas diferentes de *Equus caballus*, las cuales varían en masa corporal promedio en estado adulto en aproximadamente un orden de magnitud (desde el Falabella, 85 Kg hasta el

Percherón, 840 Kg) poseen similitud geométrica y dinámica (Griffin *et al.*, 2004, Bullimore and Burn, 2006), por lo que animales seleccionados a partir de sus tamaños, poseen idénticos mecanismos locomotores, y por último, iii) los rasgos del desarrollo temprano son los más compartidos entre los taxa emparentadas (Phillips, 1975).

Filogenia y ontogenia

Day and Jayne (2007) demostraron que dentro de la familia Felidae (en un rango de 3.3-192 kg) no existen diferencias, ni en la longitud relativa de los segmentos del miembro completo, como tampoco en la posición del miembro delantero ni en la posición del miembro trasero durante una marcha locomotora equivalente, aun cuando se consideraron especies ecológicamente muy diversas y especialistas. Este resultado, en conjunto con los de Griffin *et al.* (2004) y Bullimore and Burn (2006), podrían indicar que las restricciones biomecánicas y fisiológicas dentro de un clado no son lo suficientemente relevantes como para conducir a modificaciones en la morfología funcional de cada grupo y que en estos casos los rasgos serían simplesiomórficos. Sin embargo, a partir de esta tesis, es posible sugerir que a un nivel ontogenético,

donde el efecto del tamaño se ha independizado del efecto filogenético, las modificaciones biomecánicas si existieran.

Estos resultados avalan la creación de una línea de investigación con el objetivo de determinar si estas modificaciones suceden a lo largo de todo un clado y si este cambio sigue las mismas trayectorias en todos los taxa (Figura 10), ya que a diferencia de ciertos caracteres expresados en la adultez, los cuales pueden no diferir entre grupos filogenéticamente emparentados, los resultados de esta tesis indican que ciertos caracteres podrían estar cambiando durante la ontogenia e incluso de manera diferencial con respecto las restricciones ecológicas específicas de cada especie.

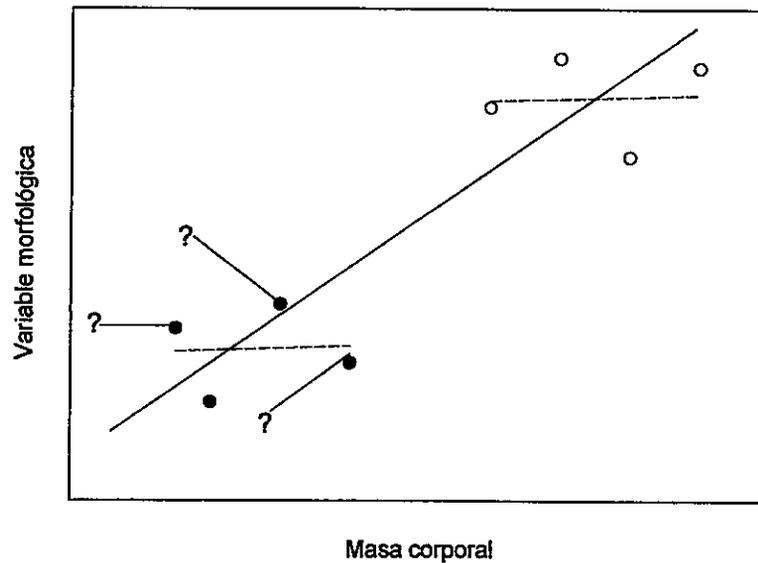


Figura 10. Relación hipotética entre una variable morfológica y la masa corporal de dos clados filogenéticamente distantes (símbolos diferentes; círculos negros y vacíos), la cual podría mostrar cierta correlación (línea continua) aún cuando al comparar clados mas cercanos (símbolos iguales) esta correlación no existe (línea discontinua). El símbolo "?" representa la correlación entre la variable morfológica y la masa durante la ontogenia de una especie, la cual podría entregar información relevante desde el punto de vista biomecánico, ya que ésta independizaría el factor masa de las relaciones filogenéticas.

CONCLUSIÓN

La longitud relativa de las extremidades de un potrillo es claramente mayor a la de un caballo adulto, lo cual estaría asociado al aumento de la velocidad de transición caminata-trote en relación a lo esperado para caballos adultos de su misma masa, ya que dicha velocidad se rige por mecanismos que pueden ser asociados básicamente a la longitud del miembro.

Durante el trote, los potrillos continúan compartiendo similitud dinámica con los adultos de otras razas de caballos. Sin embargo, la velocidad de transición trote-galope no se ve modificada, ya que posiblemente los mecanismos utilizados para trasladarse a velocidades superiores están relacionados a las capacidades de trabajo muscular y de almacenaje de energía elástica.

Potencialmente, estos resultados podrían coincidir con la hipótesis propuesta en este trabajo, ya que durante largos viajes migratorios o de búsqueda de alimento, los miembros largos conferirían menores costos de transporte.

GLOSARIO

Longitud relativa de zancada (LRZ) Cuociente entre la longitud la zancada y la longitud del miembro trasero.

Longitud de zancada (LZ) Distancia entre dos pisadas consecutivas con el mismo miembro trasero.

Número de Froude (Fr) v^2/gL donde v es la velocidad, g es la aceleración de gravedad y L es la longitud del miembro.

Posición miembro delantero (PMD) véase Figura 1.

Posición miembro trasero (PMT) véase Figura 1.

Principio de similitud dinámico (PSD)

Principio de similitud geométrico (PSG)

Razón de contacto (RC) Cuociente entre el tiempo de contacto del pié y el suelo durante una zancada y el tiempo de zancada.

Velocidad de transición entre la caminata y el trote (V_{C-T}) Velocidad estimada a partir de la intersección de las regresiones para la caminata y el trote, en la función que relaciona longitud de zancada y velocidad.

Velocidad de transición entre el trote y el galope (V_{T-G}) Velocidad estimada a partir de la intersección de las regresiones para el trote y el galope, en la función que relaciona longitud de zancada y velocidad.

REFERENCIAS

- Alexander, R. McN.** (1976) Estimates of speeds of dinosaurs. *Nature* 261, 129-130.
- Alexander, R. McN.** (1989) Optimization and gaits in the locomotion of vertebrates. *Physiol. Rev.* 69, 1199-1227.
- Alexander, R. McN.** (2003) Principles of animal locomotion. Princeton University Press, New Jersey, USA.
- Alexander, R. McN. and Jayes, S. A.** (1983) A dynamic similarity hypothesis for the gaits of cuadrupedal mammals. *Journal of Zoology* 201, 135-152.
- Biewener, A. A.** (1989) Scaling body support: limb posture and muscle mechanics. *Science* 245, 45-48.
- Biewener, A. A.** (1990) Biomechanics of mammalian terrestrial locomotion. *Science* 250, 1097-1103.
- Biewener, A.A.** (2003) Animal locomotion. Oxford University Press, New York, USA.
- Biewener, A. A.** (2005) Biomechanical consequences of scaling. *Journal of Experimental Biology* 208, 1665-1676.

- Biewener, A. A. and Taylor, C. R. (1986)** Bone strain: a determinant of gait and speed? *Journal of Experimental Biology* 123, 383-400.
- Bullimore, S. R. and Burn J. F. (2004).** Distorting limb design for dynamically similar locomotion. *Proc. R. Soc. Lond.* 271, 285-289.
- Bullimore, S. R. and Burn J. F. (2006).** Dynamically similar locomotion in horses. *Journal of Experimental Biology* 209, 455-465.
- Day, L. M. and Jayne, B. C. (2007)** Interspecific scaling of morphology and posture of the limbs during the locomotion of cats (Felidae). *Journal of Experimental Biology* 210, 642-645.
- Dickinson, M. H., Farley, C. T., Full, R. J., Koehl, M. A. R., Kram, R., Lehman, S. (2000)** How animals move: an integrative view. *Science* 288, 100-106.
- Edward, E. H. (1993)** Horses. Dorling Kindersley, New York, USA.
- Farley, C. T. and Taylor, C. R. (1991)** A mechanical trigger for the trot-gallop transition in horses. *Science* 253, 306-308.
- Gillis, C., Sharkey, N., Stover, S. M., Pool, R. R., Meagher, D. M. and Willits, N. (1995).** Effect of maturation and aging on material and ultrasonographic

properties of equine superficial digital flexor tendon. *Am. J. Vet. Res.* 56, 1345-1350.

Griffin, T. M., Kram S., Wickler, S. J. and Hoyt D. F. (2004) Biomechanical and energetic determination of the walk-trot transition in horses. *Journal of Experimental Biology* 207, 4215-4223.

Heglund, N. C., Taylor, C. R. and McMahon, T. A. (1974) Scaling stride frequency and gait to animal size: mice to horses. *Science* 186, 1112-1113.

Heglund, N. C. and Taylor, C. R. (1988) Speed, stride frequency and energy cost per stride: how do they change with body size and gait? *Journal of Experimental Biology* 138, 301-318.

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

Huxley, J. S. (1932) Problems of Relative Growth. Dial Press, New York.

Iriarte-Diaz, J. (2002a) ¿Afecta la masa corporal al desempeño locomotor en pequeños mamíferos? Factores que determinan la velocidad de transición entre el trote y el galope en *Octodon degus*. Tesis de Magíster. Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, 44 pp.+ iv.

Iriarte-Diaz, J. (2002b) Differential scaling of locomotion performance in small

and large terrestrial mammals. *Journal of Experimental Biology* 205, 2897-2908.

Iriarte-Diaz, J., Bozinovic, F. and Vasquez, R. A. (2006) What explains the trot-gallop

transition in small mammals? *Journal of Experimental Biology* 209, 4061-4066.

Kram, R. and Taylor, C. R. (1990). Energetics of running: a new perspective.

Nature 346, 265-267.

Levine, M. A. (1999a) Botai and the origins of horse domestication. *J*

Anthropol Arch 18: 29-78.

McMahon, T. A. (1973) Size and shape in biology. *Science* 179, 1201-1204.

McMahon, T. A. (1975) Allometry and biomechanics: limb bones in adult ungulates. *American Naturalist* 109, 547-563.

MacPhee, J. M., Rosen, D. A., Andrews, R. D., Trites, A. W. (2003) Predicting metabolic rate from heart in juvenile Steller sea lions *Eumetopias jubatus*.

Journal of Experimental Biology 206, 1941-1951.

Main, P. R. and Biewener, A. A. (2004) Ontogenetic patterns of limb loading, in vivo bone strain and growth in goat radius. *Journal of Experimental Biology* 207,

2577-2588.

Pennycuik, C. J. (1975) On the running of the gnu (*Connochaetes taurinus*) and other animals. *Journal of Experimental Biology* 63, 775-799.

Phillips, J. B. (1975) Development of Vertebrate Anatomy. Mosby Company, USA.

Pontzer, H. (2007) Predicting the energy cost of terrestrial locomotion: a test of the LiMb model in humans and quadrupeds. *Journal of Experimental Biology* 210, 484-494.

Raichlen, D. A. (2005,a) Effects of limb mass distribution on the ontogeny of quadrupedalism in infant baboons (*Papio cynocephalus*) and implications for the evolution of primate quadrupedalism. *Journal of Human Evolution* 49, 415-431.

Raichlen, D. A. (2005,b) Ontogeny of limb mass distribution in infant baboons (*Papio cynocephalus*). *Journal of Human Evolution* 49, 452-467.

Raichlen, D. A. (2006) effects of limb mass distribution on mechanical power outputs during quadrupedalism. *Journal of Experimental Biology* 209, 633-644.

Schmidt-Nielsen, K. (1984) Scaling. Why is animal size so important? Cambridge University Press, New York, USA.

Schmidt-Nielsen, K. (1990) Animal physiology. Cambridge University Press, New York, USA.

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

Taylor, C. R., Heglund, N. C., and Maloiy, M. O. (1982) Energetics and mechanics of terrestrial locomotion. *Journal of Experimental Biology* 97, 1-21.

Thompson, D`Arci W. (1917) On Growth and Form. Cambridge University Press, Cambridge, USA.

Yamamoto E., Iwanaga W., Yamamoto N., Hayashi K. (2004) Growth-related changes in the mechanical properties of collagen fascicles from rabbit patellar tendons. *Biorheology* 41, 1-11

ANEXO 1

Ventaja Mecánica Efectiva (VME)

El tamaño es uno de los principales factores que afecta la forma y la función del cuerpo (Biewener, 1989). Esto ya que las funciones área-dependientes del organismo aumentan menos rápido que las funciones volumen-dependiente. Una de estas funciones es la habilidad de los músculos de generar fuerza y la de los huesos para resistirlas, las cuales dependen del área de la sección transversal de los tejidos, las que decrecen en proporción con el peso de los animales (Biewener, 1982). Tomando en cuenta que los huesos de los mamíferos mantienen proporciones muy cercanas a las isométricas, es esperable que el máximo estrés (fuerza/área) esquelético aumente con el tamaño, y si es así disminuirían los factores de seguridad (estrés crítico de fractura/máximo estrés locomotor) (Biewener, 1982; 1989). Sin embargo, estudios empíricos han mostrado que el estrés esquelético en mamíferos de diferente tamaño (entre 0,1 y 300 kg) durante actividades análogas (e.g. altas

velocidades y saltos) no es significativamente diferente, manteniendo factores de seguridad (relación entre la fuerza máxima de resistencia de una estructura y la fuerza máxima a la que será sometida en condiciones naturales) entre 2 y 4 (Biewener, 1989). Para explicar esta discrepancia entre lo esperado y lo observado es que Biewener (1989) propuso que los estrés similares en mamíferos se alcanzan gracias a un cambio de postura locomotora tamaño-dependiente, es decir, de posturas locomotoras más agazapadas en mamíferos pequeños, a posturas locomotoras más erguidas en los miembros de los mamíferos de mayor tamaño. Esto no sólo reduce la flexión ósea sino que también disminuye la fuerza del brazo de palanca en la articulación (Biewener, 1989). Esto último permite a los músculos ejercer menos fuerza para sostener el peso del animal. De hecho, mientras más alineado se encuentran los segmentos individuales de una extremidad con la fuerza de reacción del suelo aumenta la "ventaja mecánica efectiva" (VME) del músculo (Figura 1.). La VME es definida como la razón entre el brazo de palanca del músculo extensor r y el

brazo de palanca de la reacción de suelo R (Figura A1). El incremento tamaño-dependiente de VME de los músculos del miembro actúa disminuyendo la fuerza muscular masa-específica, lo que explicaría la similitud entre los máximos estrés esqueléticos y los factores de seguridad (Biewener, 1989; 1990).

Biewener (1989) determinó que en mamíferos la VME no cambia con la velocidad (con excepción del ser humano) y que el incremento de VME con el tamaño esta asociado con un coeficiente alométrico de 0,26, lo que indica que la fuerza muscular que debe ejercer un animal no aumenta en relación a su peso (M_b^1) sino que aumenta mas lento ($M_b^{0.74}$), y la fuerza muscular por unidad de masa disminuye con el tamaño ($M_b^{0.74}/M_b^1 = M_b^{-0.26}$) (Biewener 1989; 1990).

$$VME = \frac{r}{R \sin(\alpha)}$$

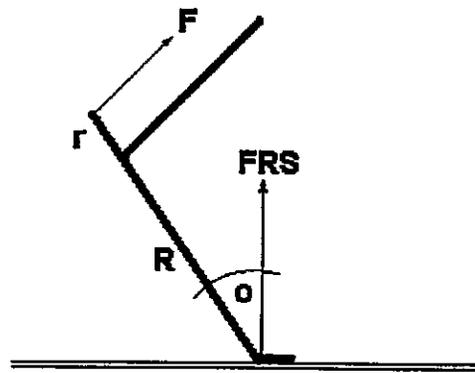


Figura A1. Esquema que ilustra la ventaja mecánica efectiva (VME) definida para la el músculo extensor (F) que actúa sobre la articulación del tobillo. FRS es la fuerza de reacción de suelo (la cual se puede medir a través de una plataforma de fuerza), r es el brazo de palanca del músculo extensor y R es la palanca efectiva. A mayores r/R , al igual que menores ángulos entre R y FRS , menor es la fuerza que debe ejercer F y por lo tanto mayor la VME.

Biewener, A. A. (1982) Bone strength in small mammals and bipedal birds: do safety factors change with body size? *Journal of Experimental Biology* 98, 289-301.

Biewener, A. A. (1989) Scaling body support: limb posture and muscle mechanics. *Science* 245, 45-48.

Biewener, A. A. (1990) Biomechanics of mammalian terrestrial locomotion. *Science* 250, 1097-1103.

ANEXO 2

Similitud Dinámica, Número de Froude y Modelo Pendular

Si todas las dimensiones lineales de un sistema son multiplicados por un factor k , implica que todas las superficies y volúmenes del nuevo sistema están aumentadas en un factor k^2 y k^3 , respectivamente. Por lo tanto, estos sistemas son geoméricamente similares, es decir, isométricos (Alexander, 2003).

Si adicionalmente, todos los períodos de tiempo y todas las fuerzas del primer sistema están multiplicados por un factor ϕ y τ respectivamente, estos sistemas son dinámicamente similares. Ya que la velocidad en el segundo sistema estaría multiplicado por k/τ y las aceleraciones por k/τ^2 , entonces, aplicando de la segunda ley de Newton, la masa del segundo sistema estaría multiplicada por $\phi/(k/\tau^2) = \phi k/(k/\tau)^2$. En otras palabras,

Razón de las masas = Razón de las fuerzas x Razón de las longitudes / Razón de velocidades² (Alexander, 2003).

Dividiendo ambos lados de la ecuación por "Razón de las masas",

$1 = (\text{Razón de las fuerzas} \times \text{Razón de las longitudes}) / (\text{Razón de velocidades}^2 \times \text{Razón de las masas})$

$1 = (\text{Razón de velocidades}^2 \times \text{Razón de las masas}) / (\text{Razón de las fuerzas} \times \text{Razón de las longitudes})$

Si los sistemas mencionados corresponden a dos animales isométricos, entonces ambos animales tienen similitud dinámica si la siguiente condición se satisface,

$$m_1 v_1^2 / F_1 L_1 = m_2 v_2^2 / F_2 L_2$$

en donde m corresponde a la masa, v corresponde a la velocidad, F a la fuerza aplicada y L a cierta longitud del organismo (Alexander, 2003).

En el caso de los sistemas que realizan trabajo mecánico en tierra durante la locomoción (como los animales cursoriales), la fuerza que ejerce la gravedad sobre la masa del organismo es proporcional a mg , donde g es la aceleración de gravedad. Así, $m v^2 / F L = v^2 / g L$, cantidad llamada número de Froude (Alexander, 2003; Griffin *et al.*, 2004).

$$v^2 / g l$$

El número de Froude es también interpretado y deducido como la razón entre la fuerza inercial (mv^2 / l) y la fuerza gravitacional (mg) que actúa sobre un péndulo, y así, dos péndulos isométricos que poseen igual ángulo de excursión, tienen igual número de Froude (Alexander, 2003; Griffin *et al.*, 2004).

Por esto último, es que la similitud dinámica en la locomoción animal en tierra puede ser estudiada a través del número de Froude, ya que durante marchas de baja velocidad la cinética del centro de masa del animal es análoga a un *péndulo invertido* (Figura A2) (Dickinson *et al.*, 2000; Alexander, 2003; Griffin *et al.*, 2004). El modelo de *péndulo invertido* es caracterizado por un ciclo de intercambio entre energía potencial gravitatoria y energía cinética del centro de masa del cuerpo (Figura 1) (Alexander, 2003; Griffin *et al.*, 2004; Cavagna *et al.*, 1977). El modelo es representado por un cuerpo que avanza gracias a una serie de pasos, los cuales tienen un movimiento similar a un péndulo invertido con un radio de longitud igual al tamaño de la pierna y tiene como supuestos

piernas rígidas y sin masa (Alexander, 2003). Según este modelo, la gravedad provee la fuerza centrípeta necesaria para mantener la pierna en contacto con el suelo, y así, para una cierta aceleración de gravedad y longitud del miembro, existe una velocidad crítica la cual no se puede superar.

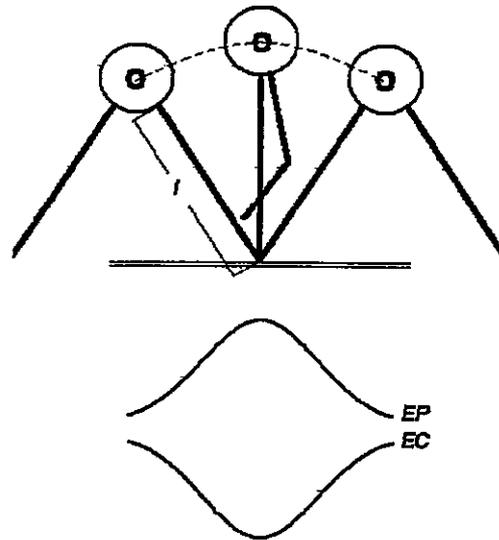


Figura A2. Diagrama del Modelo pendular, donde la cadera y las piernas son análogas a un péndulo invertido. La energía potencial gravitatoria (*EP*) y la energía cinética (*EC*) se encuentran completamente desfasadas.

Alexander, R. McN. (2003) Principles of animal locomotion. Princeton University Press, New Jersey, USA.

Cavagna, G. A., Heglund, N. C. and Taylor, C. R. (1977) Mechanical work in terrestrial locomotion: two basic mechanisms for minimizing energy expenditure. *Am. J. Physiol.* 233: R243-R261.

Dickinson, M. H., Farley, C. T., Full, R. J., Koehl, M. A. R., Kram, R., Lehman, S. (2000) How animals move: an integrative view. *Science* 288, 100-106.

Griffin, T. M., Main, R. P. and Farley, C. T. (2004) Biomechanics of quadrupedal walking: how do four-legged animals achieve inverted pendulum-like movements? *Journal of Experimental Biology* 207, 3545-3558

ANEXO 3

Tasa metabólica y costo de transporte

El metabolismo de un organismo puede ser medido cuantificando la cantidad de oxígeno que ese organismo consume por unidad de tiempo (definido como la tasa de consumo de oxígeno). Ya que la cantidad de energía que un animal en condiciones aeróbicas puede producir con un litro de oxígeno es entre 4.7 y 5.0 kcal, dependiendo de la fuente orgánica de combustión (McNab, 2002), entonces se puede determinar la cantidad de energía que consume el organismo por unidad de tiempo, es decir, la potencia (McNab, 2002).

La potencia del organismo, habitualmente llamada tasa metabólica, está relacionada de manera creciente con la velocidad de los mamíferos (Figura A3).

Por otro lado, la razón entre el valor de la tasa metabólica y la velocidad $((\text{Energía/Tiempo}) / (\text{Distancia/Tiempo}))$ que se puede representar como la pendiente desde el origen a cualquier punto de la función (Figura A3a), corresponde al gasto energético por unidad de distancia del organismo

(Energía/Distancia) el cual es llamado Costo de Transporte (Figura A3b) (Taylor *et al.*, 1981).

Esto implica que existe una velocidad que minimiza la potencia (v_1 , Figura 1a) y otra diferente que minimiza el costo de transporte (v_2 , Figura 1b) (Alexander, 2003).

Taylor y Hoyt (1981), entrenaron caballos a mantener ciertas marchas locomotoras a velocidades más allá de lo natural, y determinaron que las curvas de tasa metabólica versus velocidad para cada marcha correspondían a curvas crecientes que se interceptan e incluso se cruzan. Al observar los costos de transporte, se observan costos mínimos de transporte dentro de cada marcha e incluso estos mínimos eran cuantitativamente muy similares, es decir, un caballo galopando un kilómetro gasta la misma cantidad de energía que caminando un kilómetro, la única diferencia es que la gasta más rápido.

Además se observó que las velocidades preferidas normalmente corresponden a las velocidades asociadas a mínimos costos de transporte.

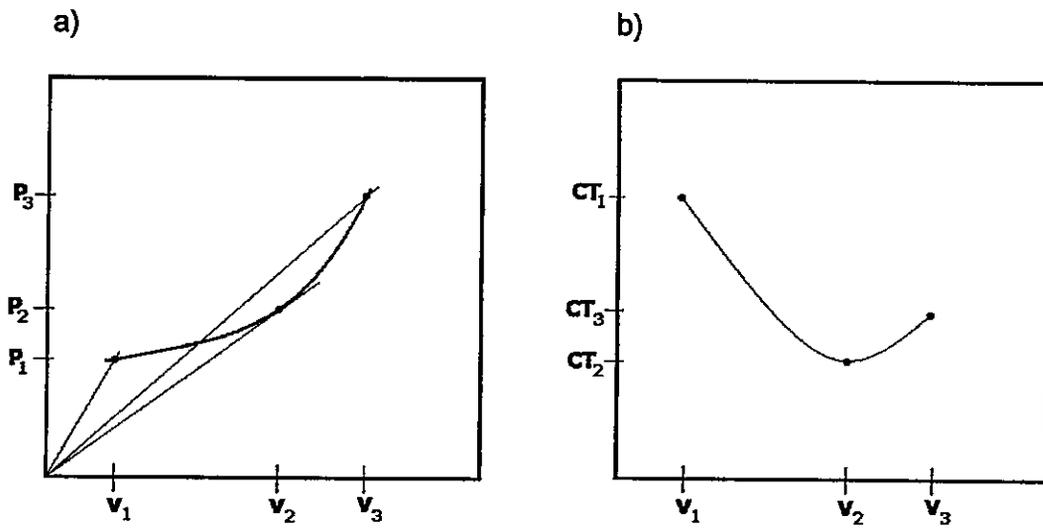


Figura 1. a) Diagrama de tasa metabólica (potencia) *versus* velocidad. En este caso, la tasa metabólica tiene una función potencial creciente con la velocidad. Las pendientes de las tres rectas corresponden a la cantidad de energía que utiliza el organismo durante tres velocidades diferentes, para avanzar una unidad de distancia (costo de transporte). b) Costo de transporte *versus* velocidad asociado a la curva de a) (ver texto).

Alexander, R. McN. (2003) Principles of animal locomotion. Princeton University Press, New Jersey, USA.

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

McNab, B. K. (2002) The physiological ecology of vertebrates. Cornell University Press.