



Análisis cinemático de la locomoción de *Eupalaestrus weijenberghi* (Araneae, Theraphosidae) en diversos planos de inclinación y superficies de apoyo

Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas

Sub-área Zoología, PEDECIBA

Facultad de Ciencias

Universidad de la República

Valentina Silva-Pereyra

Orientador: Dr. Fernando Pérez-Miles

Co-orientador: Dr. Carlo M. Biancardi

Montevideo, 2017

PÁGINA DE APROBACIÓN
FACULTAD DE CIENCIAS

El tribunal docente integrado por los abajo firmantes aprueba la Tesis de maestría por el Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas:

Título: Análisis cinemático de la locomoción de *Eupalaestrus weijenberghi* (Araneae, Theraphosidae) en diversos planos de inclinación y superficies de apoyo

Autor: Lic. Valentina Silva-Pereyra

Orientador: Ph.D. Fernando Pérez-Miles

Co-orientador: Ph.D. Carlo Biancardi

Tribunal:

Ph.D. Gabriel Fábrika
(Presidente del Tribunal)

Ph.D. Anita Aisenberg

Ph.D. Washington Jones

Fecha:

Agradecimientos

A mis orientadores, Fernando y Carlo, quienes se aventuraron conmigo a lo desconocido. Por su profunda y gran disposición, paciencia y dedicación.

A Laura Monte de Oca, Fernando Costa por la recolección de especímenes.

Alejandro Duarte, por ayudarme con la manipulación de las tarántulas durante los experimentos.

A los integrantes de la UIBL: Andrés Rey por ayudarme a solucionar lo insolucionable, a Gustavo Bermúdez por su colaboración en estadística. Y Especialmente a Gabriel Fabrica por facilitar el uso del laboratorio, colaborar en la construcción del escenario para los registros, darme la libertad de realizar este proyecto.

A la gente de la sección Entomología, donde siempre me sentí bienvenida.

Joaquín Brum, quien me inspiró y animó a tomar estos rumbos, por ayudarme con los cálculos y en la redacción de los mismos.

Lucia Nogueira, quien donó cabellos necesarios para los experimentos. Vieja y nueva compañera de camino. Quien soñó conmigo ser bióloga.

A las nuevas y viejas integrantes del hogar que me acompañó estos años. Especialmente a Sofía Cordoba que lo ha recorrido conmigo de principio a fin, acompañando, enseñando, sosteniendo, abrazando entre otras múltiples mágicas cosas.

Tabla de contenidos

Introducción	1
Objetivo.....	9
Objetivos específicos	9
Materiales y métodos	10
Recolección y mantenimiento de los especímenes.....	10
Procedimiento experimental.....	10
Determinación de los centros de masa	12
Procesamiento y análisis de datos	13
Resultados	18
Centros de masa y modelos	18
Caracterización de los patrones de locomoción.....	19
Trabajo mecánico.....	26
Discusión	29
Centros de masa y modelos	29
Patrones de locomoción.....	30
Trabajo mecánico.....	34
Conclusiones.....	41
Referencias bibliográficas.....	42

Resumen

La locomoción es un aspecto central en la vida de los machos de la tarántula *Eupalaestrus weijenberghi* (Thorell, 1894), ya que de ella depende su éxito reproductivo. Posee estructuras en tarsos y metatarso que le permiten adherirse a superficies lisas. Entender la capacidad de desplazamiento de estos animales sobre superficies horizontales e inclinadas requiere de un estudio dinámico sobre la mecánica de la locomoción. Para esto se realizó una reconstrucción 3D de imágenes durante desplazamientos libres de machos adultos en cuatro condiciones experimentales: vidrio y teflón a 0° y 12° de inclinación. Se evaluó el trabajo mecánico necesario para mover el cuerpo que incluye las variaciones de energía del centro de masa respecto al entorno, trabajo externo, y las variaciones de energía de los segmentos corporales respecto al centro de masa, trabajo interno, así como la transferencia de energía a nivel del centro de masa vía pendular. También se analizaron los patrones de apoyo de las extremidades. Se observaron diversos modos de locomoción en todas las condiciones experimentales, caracterizados principalmente por retardos temporales entre los apoyos de las extremidades. La fracción del ciclo de locomoción que cada extremidad está en contacto con la superficie reveló una acción diferente de los pares de patas anteriores y posteriores. En todas las condiciones experimentales el trabajo mecánico se compuso casi totalmente de trabajo externo. Durante desplazamientos horizontales el trabajo externo fue aproximadamente la mitad en magnitud del reportado en otras especies, aumentando con la inclinación. El intercambio de energía vía pendular fue también bajo; este mecanismo no sería relevante en la locomoción de estos animales. El trabajo interno fue independiente del gradiente y mayor en teflón respecto a vidrio; esto puede deberse a la menor adherencia entre la superficie y las estructuras especializadas de las patas.

Palabras claves: Theraphosidae, patrones de locomoción, energética, cinemetría

Introducción

La locomoción es un aspecto central en la vida de los animales que les permite interactuar con el ambiente, en busca de refugio, alimento, pareja y escapar de depredadores (Alexander, 1999). Un grupo muy exitoso, que constituye el segundo linaje más extendido de artrópodos (Spagna & Peattie, 2012), es la clase Arachnida, representantes terrestres del clado Chelicerata. Éste éxito se refleja en la conquista de casi todos los hábitat terrestres (Foelix, 2011). Su evolución constituyó uno de los primeros modos de desplazamiento e independiente de los principales taxones terrestres como los tetrápodos, hexápodos y miriápodos (Spagna & Peattie, 2012).

Las presiones evolutivas actúan conduciendo a movimientos eficientes, rápidos, ajustables y/o estables e influyen en la morfología y fisiología de los animales (Dickinson *et al.*, 2000). Dentro de los arácnidos, las especies pertenecientes al orden Araneae son capaces de desplazarse en un gran rango de superficies en el medio terrestre (Foelix, 2011; Niederegger, 2013). Además, la simplicidad de los sistemas de control hace que los arácnidos constituyan un modelo de particular interés para abordar los aspectos generales de la locomoción (Biancardi *et al.*, 2011). Muchas arañas han dejado la construcción de telas para la captura de presas, por un modo de vida errante (Blackledge, 2009). Este cambio es sostenido por soluciones más económicas que compensen los altos costos energéticos asociados al aumento de la actividad locomotora (Wolff *et al.*, 2013). Se estima que un tercio de la energía metabólica disponible es utilizada para la locomoción (Alexander, 2003), de modo que es imprescindible una buena administración de dicho recurso limitado (Alexander, 1999).

En la locomoción terrestre con patas, las extremidades actúan como el dispositivo mecánico de propulsión para vencer la gravedad y superar los cambios en el sustrato (Saibene & Minetti, 2003). Los músculos esqueléticos son el motor que transforma la energía química en calor y energía mecánica (Cavagna, 2010). Moverse en la tierra tiene dos grandes implicaciones, soportar el peso corporal y una continua reposición de las patas sobre el sustrato. Cada reposición de las patas sobre el suelo implica acelerar y desacelerar las mismas (Saibene & Minetti, 2003), haciendo la locomoción sobre la tierra costosa y poco eficiente.

La eficiencia, entendida como la fracción del gasto metabólico que se transforma en trabajo mecánico efectivo (Saibene & Minetti, 2003), junto a la estabilidad dinámica, conforman los aspectos centrales en la locomoción terrestre (Alexander, 2003). El trabajo mecánico necesario para mover el cuerpo de un animal se considera como la suma del trabajo externo y trabajo interno (Willems *et al.*, 1995). El primero es el trabajo necesario para acelerar y elevar el centro de masa del animal con respecto al entorno. El mismo comprende un trabajo vertical y un trabajo en dirección del movimiento. El trabajo vertical es denominado también trabajo en contra de la gravedad. Actuar en contra de la gravedad conlleva variaciones de energía potencial gravitatoria y de energía cinética en dirección vertical a nivel del centro de masa. El trabajo para acelerar el cuerpo en la dirección del movimiento es llamado trabajo horizontal. El trabajo horizontal comprende variaciones de energía cinética del centro de masa en el plano de progresión, tanto en la dirección de avance como en la dirección antero-lateral. El trabajo interno considera la aceleración de los centros de masa de los segmentos corporales respecto al centro de masa del animal. Está aceleración contiene variaciones de energía cinética de traslación y de rotación para cada uno de los segmentos corporales (Willems *et al.*, 1995).

Para obtener las variaciones de energía mecánica a nivel del centro de masa se utiliza frecuentemente la técnica dinámica directa o la técnica dinámica inversa. La dinámica directa registra la fuerza de reacción de suelo y es considerada la técnica ‘*golden standar*’ debido principalmente que no son necesarias suposiciones sobre el cuerpo en estudio (Willems *et al.*, 1995; Pavei *et al.*, 2017). La dinámica inversa registra el desplazamiento de puntos anatómicos de referencia y es necesario un modelo que represente y simplifique el cuerpo (Pavei *et al.*, 2017). Para evaluar el trabajo interno es necesaria esta técnica; se requieren supuestos sobre las propiedades físicas de los segmentos corporales y sobre la transferencia de energía mecánica entre dichos segmentos (Willems *et al.*, 1995). El trabajo mínimo de un sistema conformado por múltiples segmentos se obtiene asumiendo transferencia de energía entre todos los segmentos, y entre éstos con el centro de masa del cuerpo. Para obtener el máximo trabajo se asume que no ocurre transferencia de energía entre ninguna de las partes del sistema (Willems *et al.*, 1995). Una posibilidad intermedia entre el trabajo máximo y mínimo es asumir transferencia de energía cinética y potencial a nivel del centro de

masa, así como transferencia de energía cinética únicamente entre los segmentos de una misma extremidad (Heglund *et al.*, 1982; Willems *et al.*, 1995).

El trabajo mecánico necesario para mover el cuerpo de los animales ha sido abordado en mamíferos bípedos (Cavagna *et al.*, 1976; Cavagna *et al.*, 1977; Cavagna *et al.*, 1988; McMahon y Cheng, 1990; Minetti & Saibene, 1992; Minetti *et al.*, 1993; Cavagna, 2010) y mamíferos cuadrúpedos (Cavagna *et al.*, 1977; Cavagna *et al.*, 1988; Heglund *et al.*, 1982; Heglund & Taylor, 1988; McMahon y Cheng, 1990; Griffin *et al.*, 2004), en aves (Cavagna *et al.*, 1977; Cavagna *et al.*, 1988; Heglund *et al.*, 1982; Gabladón *et al.*, 2004; Rubenson *et al.*, 2004), en artrópodos hexápodos: cucarachas (Full & Tu, 1990; Full & Tu, 1991; Kram *et al.*, 1997), y en artrópodos octópodos: cangrejo (Blickhan & Full, 1987), opiliones (Sensenig & Shultz, 2006) y tarántulas (Biancardi *et al.*, 2011). La organización corporal en vertebrados implica dos o cuatro extremidades locomotoras. En artrópodos terrestres la tagmatización del cuerpo ha alcanzado el límite máximo de ocho patas locomotoras. Un mayor número de pares presente en miriápodos se caracteriza por la falta de especialización de los segmentos corporales (De la Fuente, 1994). A pesar de las grandes diferencias morfológicas de los animales con segmentación especializada, como el tamaño, forma corporal, tipo de esqueleto, número y orientación de las patas, exhiben gran similitud respecto a los mecanismos de intercambio de energía (Full & Tu, 1990). Estas similitudes han expuesto dos mecanismos básicos que minimizan el gasto energético durante la locomoción y son utilizados para definir el modo de locomoción terrestre (Cavagna *et al.*, 1977).

Uno de estos mecanismos representa el desplazamiento del centro de masa durante la carrera, galope, trote y salto con un sistema compuesto de una masa puntual unida a un resorte sin masa (Cavagna *et al.*, 1977; McMahon & Cheng, 1990). En este mecanismo la distensibilidad del resorte permite el almacenamiento y liberación de la energía elástica para reducir el trabajo muscular. Parte de la energía total del sistema es convertida en energía elástica durante la primera mitad de la fase de contacto a través de la deformación reversible de alguna estructura. En la segunda mitad dicha energía elástica es devuelta al sistema en forma de energía potencial y cinética que oscilan en fase (Cavagna, 2010).

Durante el ciclo de la caminata el recorrido del centro de masa sigue una trayectoria abovedada en el plano sagital. Dicho recorrido es explicado a través del modelo mecánico de péndulo invertido (Cavagna *et al.*, 1976; Cavagna *et al.*, 1977). Este mecanismo permite ahorrar trabajo mecánico intercambiando energía potencial y energía cinética a nivel del centro de masa. Durante la primera mitad de la fase de apoyo ocurre un aumento de la energía potencial del centro de masa mientras que la energía cinética disminuye. En la segunda mitad ocurre lo contrario, la energía potencial disminuye y la cinética aumenta. De este modo las energías fluctúan fuera de fase haciendo que la energía total permanezca casi constante durante un paso (Cavagna *et al.*, 1976).

El intercambio de energía cinética y potencial a nivel del centro de masa se cuantifica a través del parámetro ‘*recovery*’ (Cavagna *et al.*, 1976). En el péndulo ideal, un intercambio completo ocurre cuando las fluctuaciones de las energías involucradas son imagen espejo, es decir, tienen igual magnitud y el tiempo en el cual una alcanza su valor máximo coincide con el tiempo en la cual la otra alcanza su valor mínimo y viceversa (Gottschall & Kram, 2006). Durante la carrera este parámetro toma valores bajos independientemente de la velocidad de avance (Cavagna *et al.*, 1976). Contrariamente, durante la caminata el *recovery* depende de la velocidad de progresión; alcanzado su valor máximo a velocidad intermedia, siendo menor al aumentar y disminuir la velocidad (Cavagna *et al.*, 1976). Esta velocidad intermedia coincide con la velocidad autoseleccionada, es también llamada velocidad óptima dado que en ella ocurre el menor gasto metabólico (Saibene & Minetti, 2003). A pesar de los diferentes tamaños de los animales, la máxima recuperación de energía ocurre a la misma velocidad si es expresada en términos dinámicamente equivalentes.

Para determinar la velocidad dinámicamente equivalente se utiliza la siguiente ecuación:

$$v_1 = v_2 \sqrt{l_1/l_2},$$

siendo v_1 y v_2 las velocidades de avance de dos cuerpo geoméricamente similares, l_1 y l_2 las alturas características de los cuerpos. Comúnmente se utiliza la longitud de la extremidad pero también puede utilizarse la altura del centro de masa. Esta ecuación proviene de la teoría de similitud dinámica, la cual sostiene que dos cuerpos geoméricamente similares también se comportan dinámicamente de forma similar si

se desplazan intercambiando energía potencial y cinética a nivel del centro de masa y a igual número de Froude (Fr), el cual se determina del siguiente modo:

$$Fr = v^2/g.l ,$$

siendo v^2 la velocidad de desplazamiento, g la aceleración de la gravedad y l la medida de longitud característica del organismo (Saibene & Minetti, 2003).

Los mecanismos de intercambio de energía a nivel del centro de masa están fuertemente relacionados con la cinemática del movimiento de las extremidades (Griffin *et al.*, 2004; Biewener, 2006). La variable cinemática más utilizada para discriminar el tipo de locomoción es el '*duty factor*' que se define como la fracción de tiempo del ciclo de locomoción que una extremidad está en contacto con la superficie (Alexander, 1991). Durante el ciclo de caminata siempre hay al menos una pata en contacto con el suelo (Cavagna *et al.*, 1976; Griffin *et al.*, 2004), de modo que la fracción de ciclo en que una extremidad está en contacto es siempre mayor a 0,5. Correr, galopar, trotar y saltar se caracterizan por poseer un período de tiempo durante el cual ninguna pata está en contacto con el suelo durante el ciclo de movimiento (McMahon & Cheng, 1990); de esta manera el duty factor toma valores menores a 0,5.

En algunos animales las variables cinemáticas señalan que los patrones de locomoción no coinciden con la mecánica predicha a través de las fluctuaciones de energía a nivel del centro de masa (Full & Tu, 1990; Farley & Ko, 1997; Ahn *et al.*, 2004; Rubenson *et al.*, 2004; Biancardi *et al.*, 2011). Esto se acentúa en las especies cursoriales que suelen tener complejos patrones de locomoción (Biewener, 2006). Para entender la locomoción son necesarios diversos abordajes. Un análisis de la coordinación del movimiento de las extremidades puede ayudar a comprender los complejos patrones de locomoción de los animales.

La coordinación entre las extremidades durante un tipo de locomoción puede ser analizada mediante el método llamado secuencia de movimiento antero-posterior, desarrollado para vertebrados cuadrúpedos por Abourachid (2003). Este método es capaz de identificar modos de locomoción simétricos y asimétricos. Entre los modos simétricos se encuentran el trote, caminata lateral y diagonal; en éstos los duty factor de los sucesivos pares de patas son similares. Entre los asimétricos se encuentran el galope transversal y galope rotativo; en ellos los duty factor de los sucesivos pares de patas son distintos. Según este método, la locomoción depende de un patrón básico

Tabla 1. Parámetros teóricos utilizados para identificar los modos de locomoción basados en la secuencia antero-posterior. Retardo temporal entre el par de patas anteriores (F_l), entre el par de patas posteriores (H_l) y entre pares ipsolaterales (P_l) para algunos modos de locomoción. (V.D. = velocidad dependiente). (Abourachid, 2003).

Parámetro	Caminata lateral	Caminata diagonal	Trote	Galope transversal	Galope rotatorio	Salto
F_l	50	50	50	<50	<50	0
H_l	50	50	50	<50	<0	0
P_l	>50	<50	50	V.D.	V.D.	V.D.

común que controla la coordinación de los miembros de un par y la coordinación de los pares entre sí. Éstos parámetros (Tabla 1) se consideran suficientes para identificar todos los modos de locomoción (Abourachid, 2003).

Son pocas las investigaciones en arácnidos que han analizado la coordinación de las extremidades (Wilson, 1967; Foelix 2011, Biancardi *et al.*, 2011). Entre estos solo Biancardi *et al.* (2011) estudiaron hembras de *Grammostola anthracina* (C.L. Koch, 1842) (Araneae, Theraphosidae) en dos velocidades de desplazamiento. Los autores observaron que el principal patrón utilizado fue un trote similar al de cuadrúpedos vertebrados, sin fase aérea en ambas velocidades. Los cuatro pares de patas muestran el mismo patrón a velocidades bajas. Sin embargo a velocidades altas los pares I y II se diferencian de los III y IV; siendo los primeros más asimétricos que los segundo. Sugieren que no existe un control neural rígido por parte de los generadores centrales de patrones.

Otros trabajos que abordan aspectos de la locomoción se han enfocado en las articulaciones de las patas, ya que la extensión de las articulaciones fémur-patela y la tibia-metatarso depende de la presión hidráulica de la hemolinfa de la región prosomal de sus sistemas circulatorios (Parry & Brown 1959; Blickhan & Barth, 1985; Kropf, 2013), dado que carecen de músculos extensores en dichas articulaciones (Foelix, 2011). Muchos trabajos se han centrado en las estructuras adhesivas, escópulas y fascículos ungueales, presentes en los metatarsos y tarsos, y asociados a la capacidad de las arañas en trepar superficies lisas y verticales (Spagna & Peattie, 2012; Foelix, 2011; Pérez-Miles *et al.*, 2015). Se han abordado las micro estructuras de las escópulas y fascículos ungueales (Lapinski *et al.*, 2015; Pérez-Miles *et al.*, 2017), así como su función (Spagna & Peattie, 2012; Wolf *et al.*, 2013; Lapinski *et al.*, 2015; Wolff & Gorb, 2015; Pérez-Miles *et al.*, 2015), y sus modos de acción (Niederegger & Gorb, 2006; Wohlfart *et al.*, 2014; Pérez-Miles *et al.*, 2015). Entre las especies del suborden

Mygalomorphae se estima que el 72 % poseen estructuras adhesivas (Wolff *et al.*, 2013). Sin embargo aún es controvertido en qué medida estas estructuras contribuyen a trepar. Son pocos los trabajos que evalúan algún aspecto de la locomoción en inclinación. Principalmente están centrados en la performance a través de registros de la velocidad máxima de carrera (Moya-Laraño *et al.*, 2009; Prenter *et al.*, 2010; Prenter *et al.*, 2012; Grossi *et al.*, 2016). Un estudio dinámico sobre la mecánica de la locomoción que evalúe la capacidad de estos animales para desplazarse en superficies inclinadas permitirá obtener importante información en el contexto de la biomecánica comparada y contribuir a entender aspectos de la biología de estos animales.

Eupalaestrus weijenberghi (Thorell, 1894) es un tarántula mediana a grande y probablemente la especie de Theraphosidae más frecuente de Uruguay. Los juveniles y las hembras adultas viven en cuevas tubulares en el suelo de las praderas de Uruguay (Pérez-Miles *et al.*, 2005). Los machos, luego de la muda de maduración y coincidiendo con la época reproductiva (otoño temprano) abandonan sus cuevas en busca de hembras. En la época reproductiva caminan intensamente tanto durante la noche como durante el día, especialmente cuando esta nublado y húmedo. Viven solo dos meses como adultos; período donde priorizan la búsqueda de las hembras para la cópula y durante el cual es inusual que se alimenten. (Pérez-Miles *et al.*, 2005). De este modo, la locomoción es un aspecto central en la vida de estos animales ya que de ella depende su éxito reproductivo. A diferencia de la mayoría de las especies de arañas, los machos de esta especie son relativamente más grandes que las hembras y cuentan con patas más largas (Pérez-Miles *et al.*, 2005). Como otras Theraphosidae, estas arañas cuentan con fascículos ungueales y escópulas en tarsos y metatarsos, dándoles la posibilidad de adherirse en planos inclinados (Pérez-Miles, 1994). Pérez-Miles *et al.* (2017) realizaron un estudio exhaustivo de estas estructuras en Mygalomorphae sin indicar diferencias estructurales entre los sexos en *E. weijenberghi*. Sin embargo, en un estudio experimental se indicó diferencias sensibles de adherencia entre machos y hembras de esta especie (Pérez-Miles *et al.*, 2015). Los órganos adhesivos podrían entonces, contribuir a mantener una locomoción eficiente en diferentes inclinaciones y superficies. Además, la posibilidad de cambios en el control motor, cuantificable a través del patrón locomotor, podría llevar a cambios compensatorios que afecten la eficacia en los planos inclinados.

En este trabajo se abordan interrogantes asociadas con la mecánica y energética de la locomoción de machos de *E. weijenberghi* a través de la técnica dinámica inversa. Se contemplan planos de inclinación y superficies diferentes que podrían involucrar cambios pasivos en la capacidad de adhesión. Se pretenden aportar elementos que contribuyan a esclarecer por qué las arañas terafósidas que en su mayoría son terrestres, tienen órganos tan potentes para la adherencia.

Objetivo general

Analizar la mecánica y energética durante la locomoción de machos de *Eupalaestrus weijenberghi* a velocidad libremente seleccionada mediante reconstrucción de imágenes en diferentes planos de inclinación y superficies de apoyo.

Objetivos específicos

1. Determinar los centros de masa de los segmentos corporales de *E. weijenberghi*.
2. Implementar un modelo de segmentos rígidos articulados del cuerpo de la araña que permita realizar una reconstrucción 3D de los movimientos.
3. Realizar una reconstrucción 3D del movimiento a 0° y 12° de inclinación cada uno sobre vidrio y teflón.
4. En cada condición experimental estimar:
 - Trabajo interno, trabajo externo y trabajo mecánico total.
 - Intercambio de energía mecánica a nivel del centro de masa.
 - Parámetros para evaluar el patrón de apoyo.

Materiales y métodos

Recolección y mantenimiento de los especímenes

La muestra constó de machos adultos de *Eupalaestrus weijenberghi* (Thorell, 1894) (Araneae, Theraphosidae). La recolección se realizó en Salinas norte, Canelones, Uruguay, en marzo de 2013. Los individuos se mantuvieron en cautiverio en la Sección Entomología, Facultad de Ciencias, Montevideo, bajo condición de humedad y temperatura ambiente. Las arañas fueron colocadas individualmente en recipientes de vidrio de 6,5 cm diámetro y 12 cm de alto sobre sustrato de tierra. Fueron alimentadas con una *Blaptica dubia* (Blattodea, Blaberidae) semanalmente y dispusieron de agua *ad libitum*.

Procedimiento experimental

Se analizó el desplazamiento de las arañas en cuatro condiciones experimentales, combinando dos superficies y dos inclinaciones con respecto a la horizontal: vidrio a 0° (v0), vidrio a 12° (v12), teflón a 0° (t0) y teflón a 12° (t12). Las superficies fueron seleccionadas dado que han sido usadas en múltiples experimentos sobre adhesión (Pérez-Miles *et al.*, 2015); por su parte el teflón se caracteriza por disminuir la adhesión (Foelix, 2011). El plano de inclinación fue seleccionado en

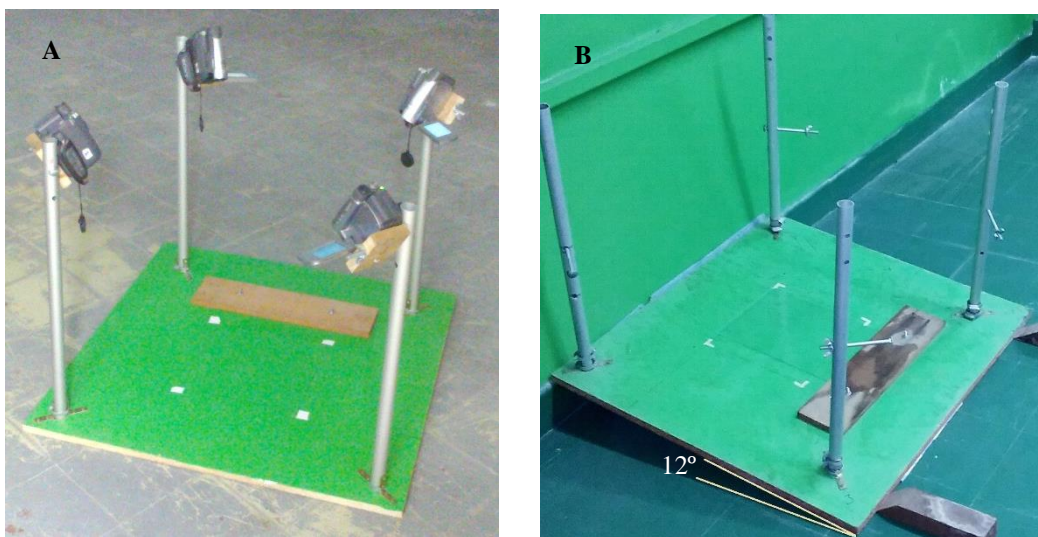


Figura 1. Estructura en la que se colocaron las superficies, en posición horizontal (A) e inclinada a 12° (B). Cuenta con cuatro soportes fijos para cada una de las cámaras de video



Figura 2. Estructura usada para calibrar el volumen de filmación; se indican los 17 puntos espaciales de referencia y el sistema de coordenadas.

observaciones preliminares; se escogió un valor medio del rango posible de desplazamiento en teflón (Pérez-Miles *et al.*, 2015).

Los registros fueron hechos en la Unidad de Biomecánica de Locomoción Humana, Hospital de Clínicas, Facultad de Medicina. Se utilizaron cuatro cámaras de video simultáneas Sony DCR-H28E (frecuencia de adquisición a 25 cuadros/s) análogas de

exploración entrelazada y con iluminación adecuadas. Con el fin preservar la disposición de las cámaras durante las diferentes condiciones experimentales y cumplir con los principios básicos de cinemetría, fue utilizando un dispositivo para colocar las superficies de desplazamiento que cuenta con soportes fijos para cada una de las cámaras de video (Figura 1).

Para generar la pendiente la estructura entera fue inclinada (figura 1B), se verificó el ángulo con una escuadra digital. Para calibrar las imágenes de video se construyó un calibrador (Figura 2), necesario para determinar el volumen de filmación, definir el origen y ejes ortogonales del sistema de coordenadas espaciales. El calibrador consistió en una estructura con bloques desmontables sobre los que se pegaron 17 cuentas de 0,32 cm de radio distribuidas homogéneamente de modo que cubran el volumen de calibración (20



Figura 3. Especimen de *Eupalaestrus weijenberghi*. Las marcas celestes fueron utilizadas como puntos morfológicos de referencia.

cm de ancho, 32 cm de largo y 30 cm de alto). Las coordenadas espaciales de las cuentas fueron tomadas con un calibre. Se definió el eje x para coincidir con la principal dirección de desplazamiento de las tarántulas, el eje y correspondiente a movimientos medio-laterales y el eje z a traslados verticales.

En esta etapa se trabajó con 12 especímenes. Previo a las filmaciones se tomó registro de la masa corporal de cada araña ($n=12$; masa= $5,25\pm 0,63$ g; media \pm s.d.). Fueron pintadas con un marcador no tóxico (Uni Posca) en cada uno de los tarsos, patelas y en la fóvea. Estos puntos más la banda característica de la especie entre las tibias y los metatarsos fueron utilizados como puntos morfológicos de referencia; constituyeron 25 en total (Figura 3). Luego se las dejó reposar 5 minutos con el fin de disminuir el estrés provocado por la manipulación.

Los registros cinemáticos se realizaron durante la época reproductiva cuando los machos caminan intensamente; fueron a velocidad libre y temperatura controlada ($22,3\pm 0,6$ °C). Las tarántulas pasaron por las cuatro condiciones experimentales en diferente orden cada una y con al menos 48 horas de intervalo entre dos experiencias sucesivas. Antes de cada condición experimental se filmó el calibrador. Las imágenes obtenidas durante las filmaciones fueron convertidas a información digital con el programa VirtualDub 1.10.4 (Lee, 2005).

Determinación de los centros de masa

El procedimiento se llevó a cabo en los mismos especímenes que fueron filmados. Las arañas fueron sacrificadas con vapores de tetracloruro de carbono y fijadas en tubos de vidrio con alcohol. Se aislaron los siguientes segmentos corporales derechos: el cefalotórax conjuntamente con el abdomen, con las coxas y con los trocánteres, las patelas conjuntamente con las tibias, los metatarsos y los tarsos. De cada segmento se registró la masa en una balanza analítica Radwag AS 310/C2, la longitud y diámetro con micrómetro ocular Olympus G15x en lupa Olympus SZH. Se tomaron cuatro medidas del ancho del

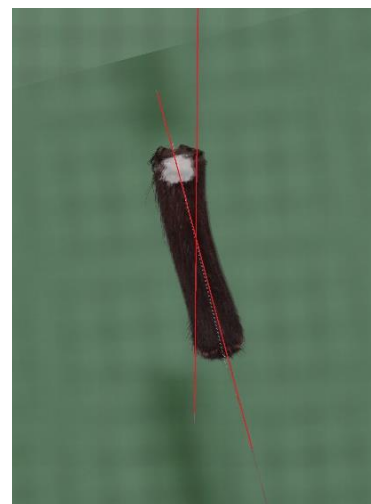


Figura 4. Fotografías superpuestas de un fémur, el centro de masa corresponde al punto donde se cruzan las líneas rojas.

cefalotórax al nivel de inserción de cada par de coxas y la distancia de la inserción de las patas a la fóvea sobre la línea media longitudinal desde el clípeo hasta su unión con el abdomen. Cada segmento, a excepción de los tarsos, fue suspendido de al menos dos puntos para ser fotografiados en equilibrio estático (Alexander, 1985) con cámara Nikon D3200. Para ello se utilizó un pelo humano fino con un nudo en un extremo que fue amarrado a un gancho y el otro extremo fue adherido al segmento con pegamento removible.

La edición de las fotografías fue realizada en el programa ImageJ 1.49v (Rasband, 1997-2016), para calibrar las imágenes fotográficas se usó la longitud de una aguja. Se dibujó una recta extensión del pelo que pasa por el punto de amarre y el centro del segmento. Posteriormente las fotografías de un mismo segmento fueron superpuestas (Figura 4). Se registró la longitud de los segmentos (L_s) y la longitud del extremo proximal al punto en el cual las rectas se cruzan (L_{cm}). Se calculó la posición relativa promedio de los centros de masa de los segmentos corporales (P_{cm}) en relación a la longitud de cada segmento como: $P_{cm} = \frac{L_{cm}}{L_s}$.

Procesamiento y análisis de datos

Se procesaron dos ciclos de paso de cinco especímenes en cada condición

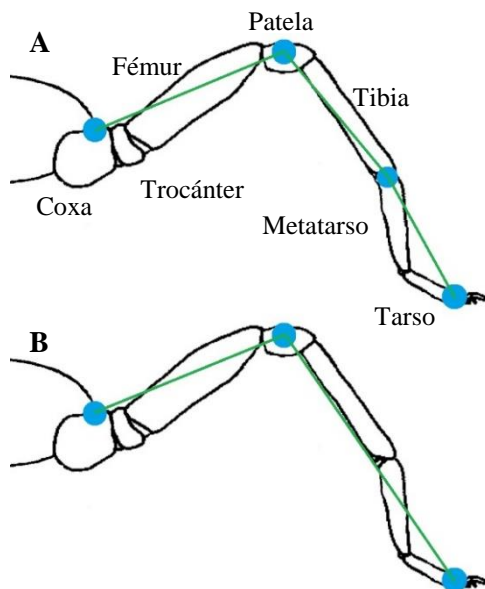


Figura 5. Modelos multi-segmento del cuerpo de las arañas. El modelo V (A) fue usado para evaluar variables en la condición vidrio. El modelo T (B) fue utilizado para evaluar el desplazamiento sobre teflón.

experimental ($n=5$; $5,10 \pm 0,68$ g; $\text{media} \pm \text{s.d.}$). El inicio de un ciclo fue definido con el apoyo de la pata IV derecha o izquierda y el fin con el apoyo de la misma extremidad. Las trayectorias seleccionadas para analizar se caracterizaron por no poseer cambios visibles de velocidad y por ser paralelas al eje de desplazamiento. Los siguientes procesos se realizaron en el programa Dvideow 6.3 (UNICAMP; Figueroa *et al.*, 2003). Se separaron los campos de imágenes, por lo tanto la frecuencia real con la que se trabajó fue 50 cuadros/s. Las imágenes de las cuatro cámaras fueron sincronizadas a través del

registro de sonido en este programa. Las secuencias seleccionadas y del calibrador fueron digitalizadas (identificación de las coordenadas de los marcadores en la pantalla). Luego se realizó el proceso de calibración con el método analítico llamado transformación directa lineal (Allard

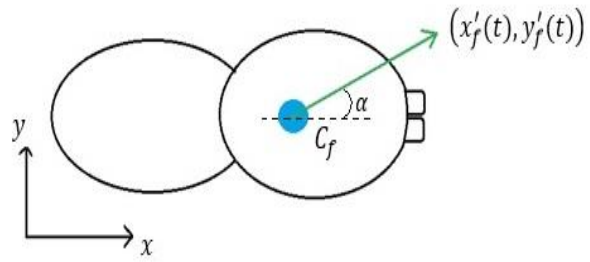


Figura 6. Dirección del movimiento del marcador C_f definido por el ángulo α formado entre vector velocidad $(x'_f(t), y'_f(t))$ respecto al eje x .

et al., 1995), que consiste en una serie de ecuaciones que cuantifican los parámetros de transformación utilizados luego en el proceso de reconstrucción 3D para convertir la información de coordenadas de imagen de cada marcador a coordenadas espaciales cuadro a cuadro de toda la secuencia procesada. La medida de error promedio de calibración fue $0,7 \pm 0,2$ ‰.

El resto del procesamiento se realizó en el programa Matlab R2012a (Mathworks). Las coordenadas espaciales fueron filtradas con un butterworth de orden 3 y frecuencia de corte de 6 Hz (Fábrica, 2006). Se implementaron dos modelos multi-segmento del cuerpo de las arañas. El primero, utilizado para evaluar variables en la condición vidrio (modelo V). Constó de tres segmentos por patas: tarso-metatarso, patela-tibia, fémur; y los tagmas cefalotórax-abdomen conjuntamente con coxas y trocánter (Figura 5.A). El segundo, constó de una simplificación del primero y fue utilizado para evaluar el desplazamiento sobre teflón (modelo T). Se tomaron dos segmentos por pata: tarso-metatarso-tibia-patela y fémur (Figura 5.B). Fueron realizados a partir de los datos de las P_{cm} y de las coordenadas de los marcadores; en ambos modelos fue necesaria la construcción de marcadores virtuales en las inserciones de las coxas sobre el cefalotórax. Para éstos se realizaron los siguientes cálculos: sean $x_f(t)$, $y_f(t)$, $z_f(t)$ las coordenadas espaciales del marcador sobre la fóvea C_f en el tiempo y $x'_f(t)$, $y'_f(t)$ las derivadas de $x_f(t)$ e $y_f(t)$ respectivamente. La dirección de movimiento del marcador fóvea en el plano comprendido por los ejes x e y , se definió con el ángulo α respecto al eje x , formado por el vector velocidad $(x'_f(t), y'_f(t))$ (Figura 6), el cual se calculó como:

$$\alpha(t) = \arctg(y'_f(t)/x'_f(t)).$$

En todo instante t , se supuso que la línea media longitudinal del cefalotórax es paralela al vector $(x'_f(t), y'_f(t))$.

Para i entre 1 y 4, se definió d_i a la distancia entre la fóvea y el par de patas i sobre la línea media longitudinal del cefalotórax y l_i a la distancia entre la coxa ij y la línea media longitudinal en el cefalotórax. j toma el valor 1 para las patas derechas y 2 para las izquierdas. Sea C_{ij} el marcador virtual correspondiente a la pata ij , su vector de coordenadas espaciales es:

$$C_{ij}(t) = (x_f(t) + d_i \cdot \cos \alpha_i(t) + l_i \cdot \cos \beta_{ij}(t), y_f(t) + d_i \cdot \sen \alpha_i(t) + l_i \cdot \sen \beta_{ij}(t), z_f(t));$$

con $\alpha_i = \alpha$, $\beta_{i1} = \alpha_i - \frac{\pi}{2}$ y $\beta_{i2} = \alpha_i + \frac{\pi}{2}$ para $i = 1, 2$;

y $\alpha_i = \alpha + \pi$, $\beta_{i1} = \alpha_i + \frac{\pi}{2}$ y $\beta_{i2} = \alpha_i - \frac{\pi}{2}$ para $i = 3, 4$.

Para k entre 1 y 3, toma el valor 1 para el segmento más distal, 2 para el segmento medio y 3 para el segmento más proximal, sea $C_{p,ijk}(t)$ el vector de coordenadas del marcador proximal del segmento k de la pata ij en cada instante del ciclo, $C_{d,ijk}(t)$ las coordenadas del marcador distal y m_{ik} la masa promedio del segmento k del par de patas i , se definen las coordenadas espaciales del centro de masa de los segmento de cada pata como:

$$cm_{ijk}(t) = (Pm_{ik} \cdot (C_{p,ijk}(t) - C_{d,ijk}(t)) + C_{p,ijk}(t)) \cdot m_{ik}.$$

La masa promedio del cefalotórax-abdomen-coxas-trocánteres es m_f , a partir de esto se calculó el centro de masa de todo el cuerpo en función del tiempo:

$$bCOM(t) = C_f(t) \cdot m_f + \sum cm_{ijk}(t),$$

sus coordenadas espaciales son $X_{bCOM}(t)$, $Y_{bCOM}(t)$, $Z_{bCOM}(t)$ y su vector velocidad es $(X'_{bCOM}, Y'_{bCOM}, Z'_{bCOM})$. Se calculó la velocidad de progresión como la media de X'_{bCOM} .

Los cálculos de trabajo y energía fueron implementaron conforme con Willems *et al.* (1995). Se consideró la energía vertical $E_v(t)$ como la suma de la energía potencial $E_p(t)$ y de la energía cinética vertical $E_{C_z}(t)$:

$$E_p(t) = M \cdot g \cdot Z_{bCOM}(t),$$

$$E_{C_z}(t) = \frac{1}{2} \cdot M \cdot Z'_{bCOM}{}^2(t),$$

siendo g la aceleración de la gravedad y M la masa del espécimen.

La energía horizontal es la suma de la energía cinética horizontal y lateral:

$$E_h(t) = \frac{1}{2} \cdot M \cdot X'_{bCOM}{}^2(t) + \frac{1}{2} \cdot M \cdot Y'_{bCOM}{}^2(t) .$$

A partir de la suma de los incrementos de $E_v(t) + E_h(t)$ se obtuvo el mínimo trabajo externo positivo W_{ext}^+ . El trabajo vertical W_v^+ y el trabajo horizontal W_h^+ se calcularon a partir de la suma de los incrementos de $E_v(t)$ y $E_h(t)$ respectivamente; todos fueron normalizados sobre M y la distancia recorrida. También se cuantificó el recovery, esto es el intercambio de energía mecánica vía pendular a nivel del centro de masa:

$$R = ((W_v^+ + W_h^+ - W_{ext}^+) / (W_v^+ + W_h^+)) \cdot 100 .$$

Para calcular la energía cinética de los segmentos se definieron los ángulos $\theta_{ijk}(t)$, entre $bCOM(t)$ y $cm_{ijk}(t)$ con respecto a cada uno de los ejes ortogonales:

$$\theta_{ijk}(t) = \cos^{-1}((bCOM(t) - cm_{ijk}(t)) \cdot ((bCOM(t) - cm_{ijk}(t))^2 + (bCOM(t+1) - cm_{ijk}(t+1))^2)^{-0.5}) ,$$

sus velocidades angulares son $\theta'_{ijk}(t)$ y sus velocidades lineales:

$$v_{ijk}(t) = \theta'_{ijk}(t) \cdot (bCOM(t) - cm_{ijk}(t)) .$$

Para calcular el radio de giro I_{ijk} , se consideró cada segmento como un cilindro sólido con el punto de giro en su extremo proximal:

$$I_{ijk} = (\frac{1}{4} r_k^2 + \frac{1}{12} L S_{ijk}^2)^{0.5} .$$

Entonces la energía cinética de cada pata es:

$$Ec_{ij}(t) = \sum (\frac{1}{2} m_{ijk} \cdot v_{ijk}^2(t) + \frac{1}{2} m_{ijk} \cdot I_{ijk}^2 \cdot \theta_{ijk}'^2(t)) .$$

El trabajo interno W_{int} , se obtuvo asumiendo transferencia de energía entre los segmentos de cada extremidad, a partir de la suma de los incrementos de las curvas en el tiempo de Ec_{ij} de cada pata. También fue normalizado sobre M y la distancia recorrida. Se calculó trabajo mecánico total como:

$$W_{tot} = W_{int} + W_{ext}^+ .$$

Finalmente se consideraron ciertos parámetros para caracterizar el patrón de locomoción en cada condición experimental. Se definió la altura promedio del centro de masa ($\overline{Z_{bCOM}}$) a partir de la media del vector Z_{bCOM} . La longitud del paso (Lp) de un ciclo de locomoción se calculó como:

$$Lp = (X_{bCOM}^2(t_f) + Y_{bCOM}^2(t_f))^{0.5} - (X_{bCOM}^2(t_i) + Y_{bCOM}^2(t_i))^{0.5} .$$

La longitud de paso relativa se obtuvo dividiendo la longitud de paso sobre $\overline{Z_{bCOM}}$. La velocidad relativa es la media de X'_{bCOM} sobre longitud del cuerpo. La frecuencia de paso (Fp) es el número de ciclos de locomoción sobre el tiempo de los ciclos. El duty factor (DF) es el promedio del tiempo de apoyo de las ocho patas sobre el tiempo total del ciclo. Se observaron las secuencias de apoyo y calcularon las siguientes variables: tiempo de retardo entre el par de patas I (F_l1), entre el par de patas II (H_l1), entre el par III (F_l2), entre el par IV (H_l2), entre las patas ipsilaterales del par de patas I y II (P_l1) y entre las patas ipsilaterales del par de patas III y IV (P_l2); y el DF asociado a cada retardo: DF_{F_l1} , DF_{H_l1} , DF_{F_l2} , DF_{H_l2} , DF_{P_l1} y DF_{P_l2} respectivamente.

El análisis estadístico se realizó en el programa PAST 3.12 (Hammer *et al.*, 2001). Se compararon los resultados de las variables en los modelos V y T implementados en la condición v0 a través del coeficiente de correlación intraclase. Para comparar los resultados de cada variable considerada en las condiciones experimentales, se realizó el test ANOVA de dos vías para medidas pareadas con los ángulos y superficies como factores independientes. Para analizar los patrones de apoyo se realizaron dos análisis de componentes principales con todas las variables temporales. Uno teniendo en cuenta el conjunto de las ocho patas y el otro considerando las tarántulas como dos cuadrúpedos independientes, conformados por los pares de patas I y II y por los pares III y IV.

Resultados

1. Centros de masa y modelos

Los centros de masa de los segmentos de las patas se localizaron próximos a los centros geométricos, a excepción del segmento tibia-patela que se localizó más cercano a su extremo proximal (Tabla 2).

Para confrontar los modelos V y T de segmentos rígidos multi-articulados del cuerpo, se compararon las medias obtenidas para las variables en la condición v0 a través del coeficiente de correlación intraclase. A excepción del W_{int} , todas las variables obtuvieron coeficientes mayores a 0,90 indicando que los modelos son equivalentes. El W_{int} fue levemente sobreestimado por el modelo T en comparación al modelo V. Su coeficiente fue 0,76 (Tabla 3).

Tabla 2. Posición de los centros de masa de los segmentos de las patas relativos a sus longitudes y en referencia a sus extremos proximal (n=12; media \pm desvío estándar).

Segmento	Pata	Centro de masa (%)
Fémur	I	43,8 \pm 15,9
	II	51,3 \pm 15,7
	III	53,6 \pm 8,8
	IV	55,3 \pm 12,7
Metatarso	I	55,2 \pm 16,9
	II	53,4 \pm 12,1
	III	48,2 \pm 17,2
	IV	47,4 \pm 21,9
Patela – tibia	I	39,4 \pm 5,6
	II	29,6 \pm 8,2
	III	33,0 \pm 6,4
	IV	38,7 \pm 16,2

Tabla 3. Comparación de resultados obtenidos (medida \pm desvío estándar, $n=5$) en la condición experimental vidrio sin inclinación para los modelos multi-segmentos V y T del cuerpo de las tarántulas en las variables: longitud de paso (Lp) en cm, longitud de paso relativa, recovery (R) en %, trabajo interno (W_{int}), trabajo externo (W_{ext}^+), trabajo total (W_{tot}), trabajo horizontal (W_{hor}) y trabajo vertical (W_{vert}) en $\text{mJ}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{m}^{-1}$.

Medidas	Modelo V	Modelo T	Coef. de correlación intraclase
Lp	$3,04\pm 0,68$	$2,98\pm 0,61$	0,977
Lp relativa	$2,28\pm 0,56$	$2,35\pm 0,59$	0,990
R	$6,85\pm 3,75$	$6,80\pm 4,21$	0,990
W_{int}	$1,09\pm 0,62$	$1,43\pm 0,77$	0,759
W_{ext}^+	568 ± 98	576 ± 102	0,995
W_{tot}	569 ± 98	578 ± 102	0,995
W_{hor}	$45,0\pm 16,0$	$44,9\pm 17,4$	0,998
W_{vert}	563 ± 97	571 ± 98	0,996

2. Caracterización de los patrones de locomoción

La velocidad media a la que se desplazaron las tarántulas en las cuatro condiciones experimentales fue $2,53\pm 0,68 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ y su masa promedio $5,10\pm 0,68 \text{ g}$. Ninguna de las dos variables tuvieron cambios significativos en las diferentes condiciones experimentales (Tabla 4 y 7). En la Figura 7 se muestra la velocidad en función de la frecuencia y longitud de paso. Las variaciones de velocidad se debieron

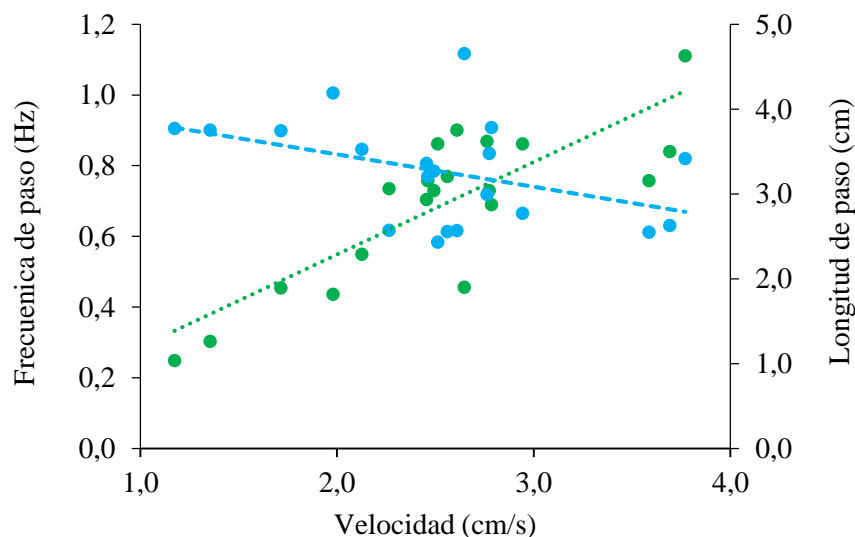


Figura. 7. Frecuencia de paso (círculos verdes) y longitud de paso (círculos celestes) en función de la velocidad de desplazamiento. Las líneas punteadas son las rectas de tendencia.

Tabla 4. Resultados obtenidos en las condiciones experimentales (medida \pm desvío estándar, n=5) de velocidad, velocidad relativa, longitud de paso (Lp), longitud de paso relativa, frecuencia de paso (Fp), duty factor (DF), altura promedio del centro de masa ($\overline{Z_{bCOM}}$) y masa.

Medidas	Vidrio 0°	Teflón 0°	Vidrio 12°	Teflón 12°
Velocidad (cm.s⁻¹)	2,55 \pm 0,90	2,80 \pm 0,62	2,61 \pm 0,59	2,17 \pm 0,63
Vel. relativa (lc.s⁻¹)	1,11 \pm 0,38	1,23 \pm 0,29	1,03 \pm 0,37	0,94 \pm 0,25
Lp (cm)	3,04 \pm 0,68	3,53 \pm 0,69	3,17 \pm 0,68	3,31 \pm 0,51
Lp relativa	2,28 \pm 0,56	2,09 \pm 0,44	2,25 \pm 0,23	2,43 \pm 0,28
Fp (Hz)	0,71 \pm 0,27	0,74 \pm 0,26	0,69 \pm 0,14	0,62 \pm 0,23
DF	0,61 \pm 0,01	0,58 \pm 0,04	0,60 \pm 0,05	0,59 \pm 0,04
$\overline{Z_{bCOM}}$ (cm)	1,34 \pm 0,06	1,70 \pm 0,19	1,41 \pm 0,13	1,34 \pm 0,11
Masa (g)	5,12 \pm 0,85	5,03 \pm 0,72	5,16 \pm 0,56	5,08 \pm 0,78

principalmente a cambios en la frecuencia de paso ($r^2=0,67$; $p=0,00$) y no a cambios en la longitud de paso ($r^2=0,18$; $p=0,21$).

La longitud de paso, longitud de paso relativa y frecuencia de paso no mostraron diferencias significativas entre las condiciones experimentales. En todas ellas el duty factor fue mayor a 0,5 indicando que el modo de locomoción es una caminata. Esta variable tampoco fue diferente entre las condiciones experimentales (Tabla 4 y 7). La $\overline{Z_{bCOM}}$ fue mayor en t0 respecto a v0, pero menor en t12 respecto a v12 (Tabla 4), ésta fue la única variable afectada por la interacción de las condiciones experimentales ($F=28,14$; $p<0,01$).

Se observaron cuatro patrones de apoyos: caminata similar al patrón reportado para saltos (caminata-salto), caminata similar al patrón encontrado en el trote (caminata-trote), caminata diagonal y caminata lateral (Figura 8). En su mayoría los patrones estuvieron claramente definidos, sin embargo también se observaron transiciones entre dos patrones. En la condición v0 se observaron los cuatro tipos de patrones, tres de cinco individuos mostraron un patrón en los pares de patas I y II, y otro patrón en los pares III y IV. En v12 se observó el patrón caminata diagonal, caminata lateral y caminata-trote; ningún individuo mostró dos patrones a la vez. La condición t0 presentó tres tipos de patrones: caminata-trote, caminata diagonal y caminata lateral; en este caso dos de los especímenes se desplazaron con un patrón en los pares de patas I y II y otro en los pares III y IV. En t12 también se observaron los

cuatro tipos de patrones; tres de los cinco especímenes presentaron patrones combinados. La Tabla 5 muestra los patrones en cada condición experimental y la Tabla 6 los valores medios de cada uno de los retardos y los duty factor de cada par de patas.

Tabla 5. Patrones observados (X) en los pares de patas I y II y en los pares III y IV en cada una de las condiciones experimentales: vidrio sin inclinación (v0), vidrio en gradiente positivo (v12), teflón sin inclinación (t0) y teflón en gradiente positivo (t12).

v0	v12	t0	t12	I-II	III-IV
X	X	X	X	Diagonal	Diagonal
X	X			Lateral	Lateral
	X	X		Trote	Trote
X				Trote	Diagonal
X		X	X	Trote	Lateral
		X	X	Diagonal	Trote
X				Salto	Diagonal
			X	Salto	Trote

Tabla 6. Tiempo de retardo del par de patas I (F_{I1}), par de patas II (H_{I1}), par III (F_{I2}) y par IV (H_{I2}); de las ipsilaterales de los pares I y II (P_{I1}) y de los pares III y IV (P_{I2}); y el DT asociado a cada retardo: $DF_{F_{I1}}$, $DF_{H_{I1}}$, $DF_{F_{I2}}$, $DF_{H_{I2}}$, $DF_{P_{I1}}$ y $DF_{P_{I2}}$ (media \pm desvío estándar).

	F_{I1}	H_{I1}	P_{I1}	F_{I2}	H_{I2}	P_{I2}
Diagonal	0,38 \pm 0,13	0,51 \pm 0,19	0,45 \pm 0,16	0,31 \pm 0,15	0,54 \pm 0,14	0,45 \pm 0,07
Lateral	0,40 \pm 0,11	0,72 \pm 0,54	0,72 \pm 0,37	0,38 \pm 0,18	0,55 \pm 0,15	0,57 \pm 0,12
Trote	0,42 \pm 0,15	0,51 \pm 0,09	0,49 \pm 0,14	0,44 \pm 0,09	0,51 \pm 0,04	0,43 \pm 0,08
Salto	0,14 \pm 0,08	0,23 \pm 0,21	0,44 \pm 0,08			
	$DF_{F_{I1}}$	$DF_{H_{I1}}$	$DF_{P_{I1}}$	$DF_{F_{I2}}$	$DF_{H_{I2}}$	$DF_{P_{I2}}$
Diagonal	0,53 \pm 0,06	0,61 \pm 0,09	0,56 \pm 0,08	0,68 \pm 0,08	0,65 \pm 0,07	0,67 \pm 0,06
Lateral	0,49 \pm 0,04	0,58 \pm 0,10	0,52 \pm 0,08	0,66 \pm 0,06	0,71 \pm 0,04	0,69 \pm 0,04
Trote	0,50 \pm 0,02	0,51 \pm 0,04	0,52 \pm 0,04	0,63 \pm 0,07	0,65 \pm 0,04	0,64 \pm 0,04
Salto	0,53 \pm 0,04	0,60 \pm 0,04	0,59 \pm 0,04			

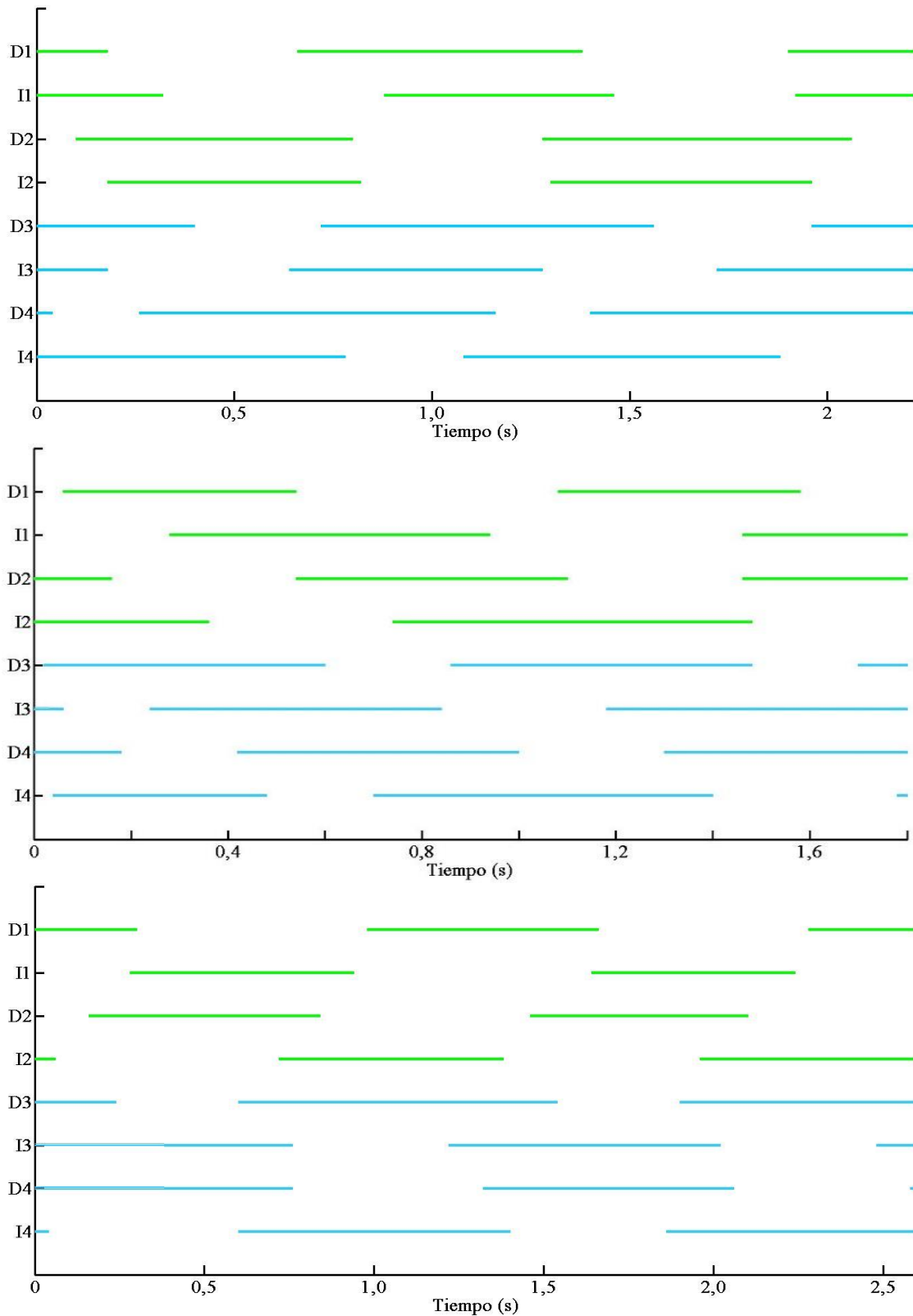


Figura 8. Patrones de apoyo observados durante dos ciclos de locomoción. En la parte superior de la figura se muestra un registro en vidrio sin inclinación, las extremidades de I y II (D1 a I2) muestra una caminata-salto (verde), mientras que las extremidades III y IV (D3 a I4) mostraron una caminata diagonal (celeste). En la parte media de la figura se distingue el patrón caminata lateral en todas las extremidades, registrado en teflón sin inclinación. La parte inferior de la figura muestra el patrón caminata-trote en todos los pares de patas registrado en vidrio inclinado.

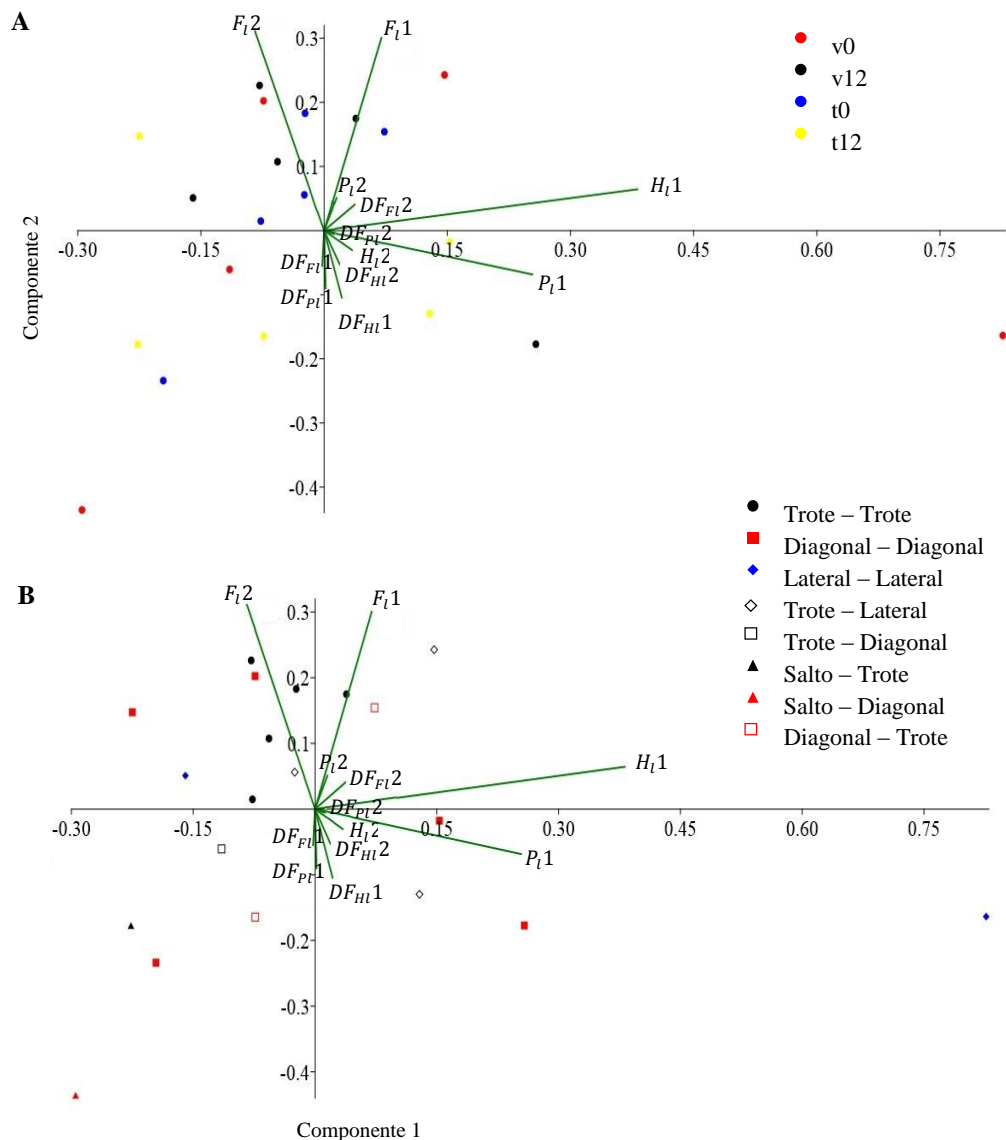


Figura 9. Análisis de componentes principales de las variables temporales: retardo del par de patas I (F_{I1}), del II (H_{I2}), del III (F_{I2}) y del IV (H_{I1}); retardos ipsolaterales entre el par de patas I y II (P_{I1}) y entre III y IV (P_{I2}); y los duty factor del par de patas I ($DF_{F_{I1}}$), del II ($DF_{H_{I1}}$), del III ($DF_{F_{I2}}$) y del IV ($DF_{H_{I2}}$), ipsolaterales de los pares de patas I y II ($DF_{P_{I1}}$), y de III y IV ($DF_{P_{I2}}$). En la figura **A** se muestran las condiciones experimentales y en la **B** los patrones de apoyo.

El estudio de las variables temporales a través del análisis de componentes principales (Figura 9), mostró que el 36,8 % de la varianza lo explica el componente 1, siendo H_{I1} y P_{I1} las variables con mayor peso. Mientras que el componente 2 explicó el 21,8 %, con F_{I1} y F_{I2} como variables principales.

En relación a las condiciones experimentales no se observó que las mismas sean explicadas por las variables temporales propuestas (Figura 9A). No obstante se observó que las variables relacionadas con los retardos de los pares de patas I y II (F_{I1} ,

H_I y P_I) con diferente peso cada una, se direccionan hacia el semieje positivo del componente 1. También se agruparon los DF asociados a estos retardos hacia el semieje negativo del componente 2. Sin embargo no ocurrió de igual modo en las variables relacionadas con los pares de patas posteriores. A pesar de esto, sus retardos poseen una tendencia a tomar valores inferiores en el componente 1 y sus DF asociados a tomar valores mayores respecto al componente 2, en comparación a sus equivalentes de los pares de patas anteriores.

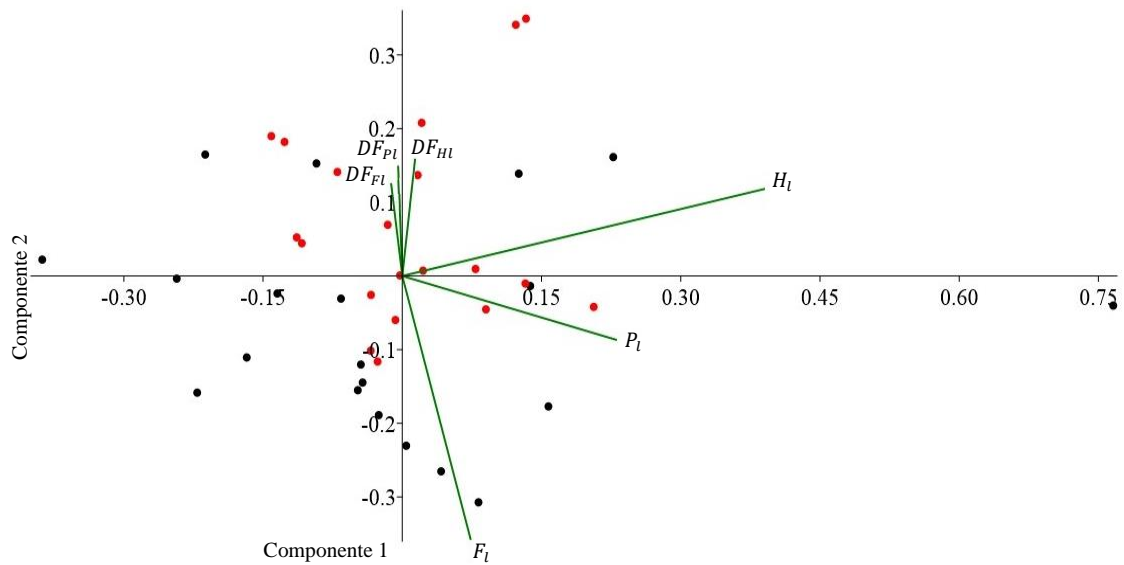


Figura 10. Análisis de componentes principales de las variables temporales: retardo del primer par de patas (F_I), del segundo (H_I); retardo ipsolateral (P_I); y el duty factor del primer par de patas (DF_{FI}), del segundo (DF_{HI}) y ipsolateral (DF_{PI}). Patrones de los pares de patas I y II (círculos negros) y de los pares de patas III y IV (círculos rojos).

Los parámetros temporales explicaron dos tipos de patrones (Figura 9B). Uno de ellos fue el patrón caminata-trote en los cuatro pares de patas, ya que se localizaron hacia el cuadrante negativo del componente 1 y positivo del componente 2. El segundo, fue el patrón caminata-salto en los pares de patas delanteras, dado que se localizan conjuntamente en un único cuadrante.

El análisis de componentes principales, considerando los cuadrúpedos como independientes, mostró que el componente 1 explicó el 35,2 % de la varianza, siendo H_I y P_I las variables con mayor peso. El componente 2 explicó el 25,6 % de la varianza,

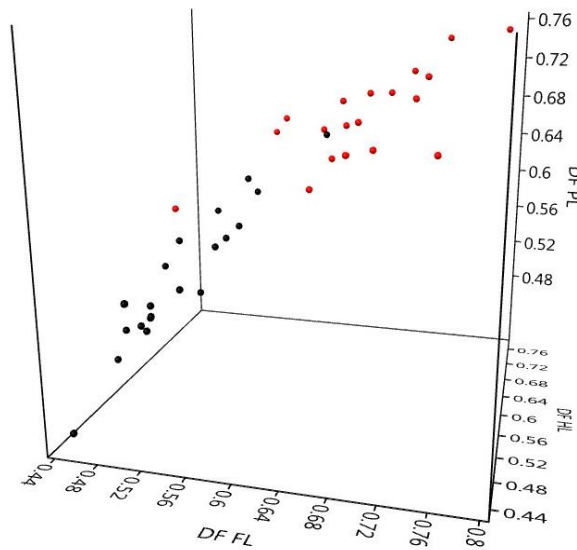


Figura 11. Duty factor del primer par de patas (DF_{Fl}) en función del segundo (DF_{Hl}) y del ipsolateral (DF_{Pl}) correspondientes a los pares de patas I y II (círculos negros) y de los pares de patas III y IV (círculos rojos).

siendo F_l la variable de mayor peso, seguida por DF_{Fl} y DF_{Hl} y DF_{Pl} (Figura 10). Sobre éste componente se observa que el cuadrúpedo anterior toma valores inferiores respecto al posterior (Figura 11). Por este motivo se procedió a realizar un t-test de medidas independientes del puntaje del componente 2 para los cuadrúpedos. El mismo mostró que existen diferencias significativas entre los cuadrúpedo anterior y el posterior ($t=-3,0$; $p<0,01$).

Tabla 7. Resultados del test ANOVA de dos vías: estadístico F (F) y p (valor) $<0,05$ para el trabajo total (W_{tot}), trabajo interno (W_{int}), trabajo externo positivo (W_{ext}^+), trabajo horizontal (W_{hor}), trabajo vertical (W_{vert}), recovery (R), masa, velocidad, velocidad relativa, longitud de paso (Lp), longitud relativa, frecuencia de paso (Fp), duty factor (DF) y altura media del centro de masa ($\overline{Z_{bCOM}}$).

Variable		W_{tot}	W_{int}	W_{ext}^+	W_{hor}	W_{vert}	R	Masa
Ángulo	F	19,20	9,04	19,26	5,64	19,19	5,62	0,25
	P	0,01*	0,04*	0,01*	0,08	0,01*	0,07	0,64
Superficie	F	4,67	33,97	4,65	17,76	4,51	2,04	2,59
	P	0,10	0,00*	0,10	0,01*	0,10	0,23	0,18
		Velocidad	V. relativa	Lp	Lp relativa	Fp	DF	$\overline{Z_{bCOM}}$
Ángulo	F	0,98	2,53	0,46	1,00	1,46	0,08	4,11
	P	0,38	0,19	0,84	0,37	0,29	0,79	0,11
Superficie	F	0,15	0,01	3,16	0,00	0,14	1,72	24,87
	P	0,72	0,91	0,15	0,98	0,73	0,26	0,01*

Tabla 8. Resultados obtenidos en las cuatro condiciones experimentales (medida \pm desvío estándar, $n=5$) para trabajo interno (W_{int}), trabajo externo (W_{ext}^+), trabajo total (W_{tot}), recovery (R), trabajo horizontal (W_{hor}) y trabajo vertical (W_{vert}).

Medidas	Vidrio 0°	Teflón 0°	Vidrio 12°	Teflón 12°
R (%)	6,9 \pm 3,8	10,5 \pm 9,3	2,1 \pm 0,7	1,9 \pm 0,7
W_{int} (mJ.kg ⁻¹ .m ⁻¹)	1,1 \pm 0,6	2,6 \pm 0,8	0,9 \pm 0,3	2,4 \pm 1,9
W_{ext}^+ (mJ.kg ⁻¹ .m ⁻¹)	568 \pm 98	1202 \pm 1038	2135 \pm 128	2578 \pm 721
W_{tot} (mJ.kg ⁻¹ .m ⁻¹)	569 \pm 98	1205 \pm 1038	2136 \pm 129	2578 \pm 721
W_{hor} (mJ.kg ⁻¹ .m ⁻¹)	45 \pm 16	95 \pm 40	43 \pm 9	53 \pm 25
W_{vert} (mJ.kg ⁻¹ .m ⁻¹)	563 \pm 97	1205 \pm 1053	2137 \pm 129	2574 \pm 719

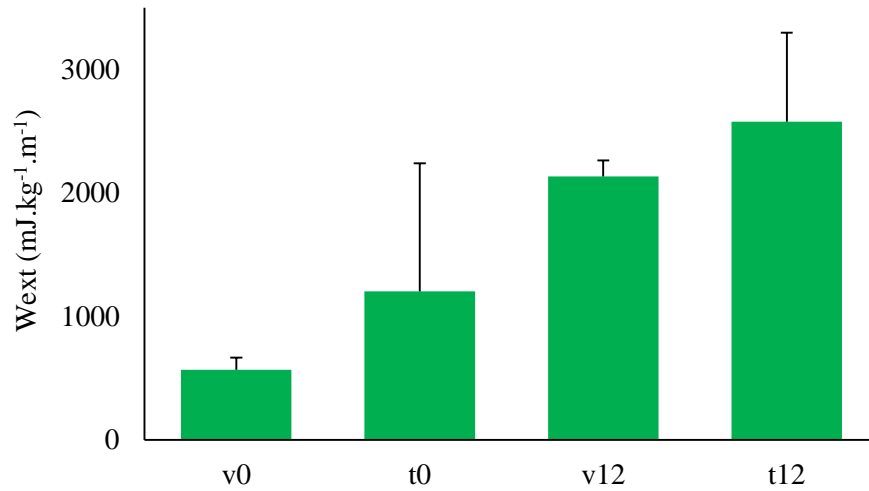


Figura 12. Trabajo externo (verde) en v0, t0 (vidrio y teflón sin inclinación respetivamente), v12 y t12 (vidrio y teflón a 12° de gradiente).

3. Trabajo mecánico

En todas las condiciones experimentales el trabajo total se compuso de una pequeña fracción de W_{int} , más del 99 % fue debido al W_{ext}^+ (Tabla 8). El W_{tot} mostró diferencias significativas respecto al gradiente (Tabla 7), siendo mayor a 12° de inclinación (Tabla 8). Este incremento fue debido al W_{ext}^+ , dado que fue 3,8 veces mayor en v12 que en v0 y 2,1 veces mayor en t12 que en t0 (Figura 12); mientras que el W_{int} tuvo el comportamiento inverso, fue 1,2 veces mayor en v0 que en v12 y 1,1 veces mayor en t0 que en t12. El trabajo en contra de la gravedad, W_{vert} fue el principal responsable de los valores de W_{ext}^+ (Figura 13) y por tanto W_{tot} ; las medias también

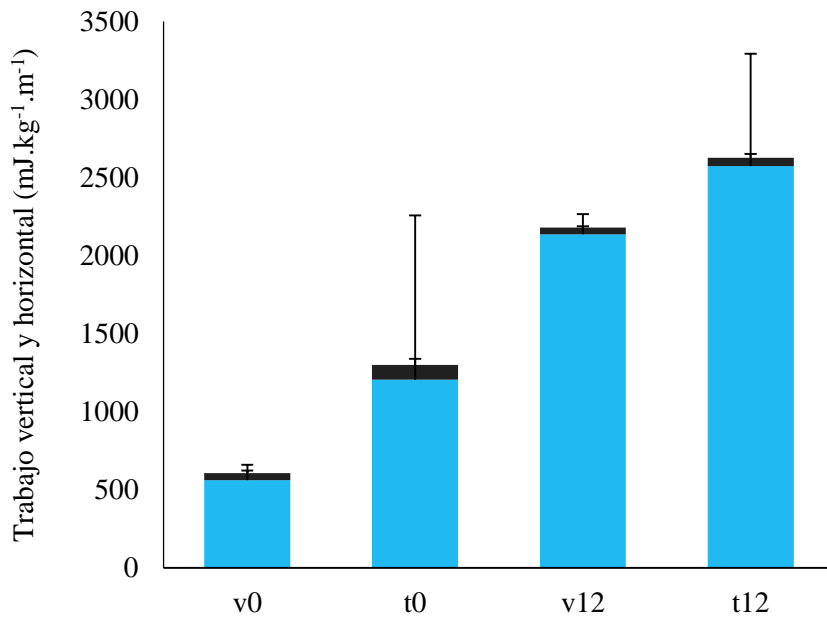


Figura 13. Trabajo vertical (celestre) y trabajo horizontal (negro) en v0 (vidrio sin inclinación), t0 (teflón sin inclinación), v12 (vidrio a 12° de gradiente) y t12 (teflón a 12° de gradiente).

fueron mayores en inclinación (Tabla 7 y 8). Por su parte el W_{hor} no mostró cambios significativos al variar el gradiente (Figura 13). El recovery tomó valores menores en inclinación (Tabla 8), pero los cambios no fueron significativos entre ninguna de las condiciones experimentales (Tabla 7), en promedio el recovery fue 5,3 % (Figura 14).

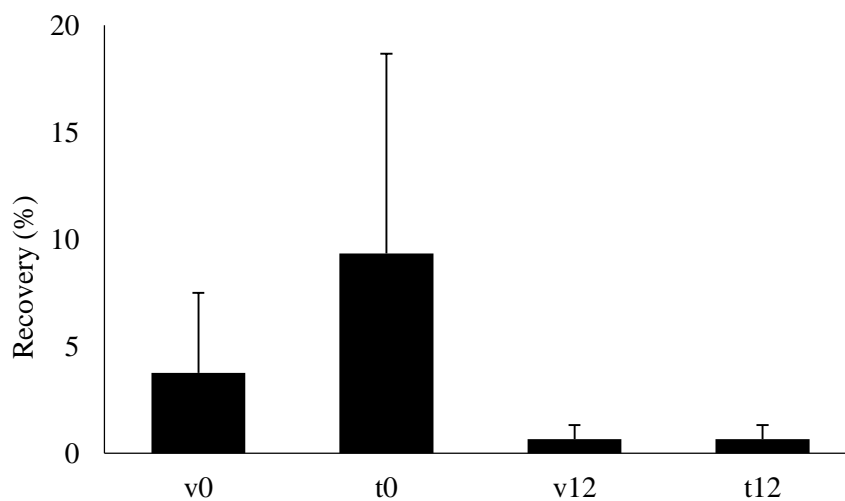


Figura 14. Recovery en v0 (vidrio sin inclinación), t0 (teflón sin inclinación), v12 (vidrio a 12° de gradiente) y t12 (teflón a 12° de gradiente).

En relación a las superficies de apoyo, se encontraron diferencias significativas en el trabajo horizontal y el trabajo interno. El W_{hor} fue mayor en teflón respecto a vidrio, 1,2 veces mayor en inclinación y 2,1 veces en horizontal. De igual modo el W_{int} (Figura 15) fue 2,4 veces mayor en teflón que en vidrio durante desplazamientos sin inclinación y 2,6 veces mayor en gradiente (Tabla 7 y 8).

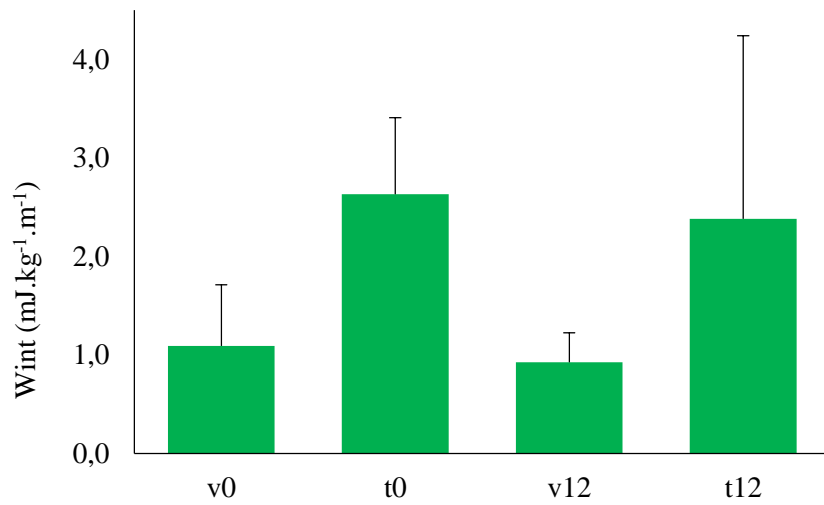


Figura 15. Trabajo interno en vidrio (v0) y teflón (t0) sin inclinación, vidrio (v12) y teflón (t12) a 12° de gradiente.

Discusión

El objetivo de este trabajo fue analizar la locomoción de machos de *Eupalaestrus weijenberghi* en diferentes planos de inclinación y superficies de apoyo. Para ello se determinó la posición de los centros de masa de los segmentos corporales, con el propósito crear modelos de segmentos rígidos articulados del cuerpo de especie. Estos modelos fueron necesarios para el análisis de imágenes utilizadas para estimar el trabajo mecánico y para determinar los patrones locomotores. A continuación se discuten cada uno de los ítems involucrados.

1. Centros de masa y modelos

El cuerpo de un animal se puede modelar como un sistema de segmentos rígidos multi-articulados. Su centro de masa varía al cambiar las posiciones relativas de los segmentos, siendo en cada instante, la suma ponderada de los centros de masa de cada segmento (Zatsiorsky, 2002). En este trabajo, a partir de medidas morfológicas se construyeron dos modelos para el cuerpo de *Eupalaestrus weijenberghi*. Para ellos se determinaron los centros de masa de los segmentos corporales. Los resultados mostraron que los mismos se localizan próximos a los centros geométricos, a excepción del segmento compuesto por la tibia y la patela, probablemente porque la patela es más ancha que la tibia. Ante la falta de tecnología adecuada para obtener información morfológica precisa y considerando que los tejidos biológicos poseen densidades similares, cercanas a 1 g/cm^3 (Alexander, 2006), se podrían realizar abordajes a partir del centro geométrico. Esta simplificación es adecuada para evaluar variables mecánicas que engloban el movimiento del cuerpo como un único sistema. Tales abordajes han sido ampliamente utilizado en animales vertebrados extintos para los cuales se han desarrollado diferentes métodos para determinar el centro de masa de todo el cuerpo (Henderson, 1999). A excepción de la cavidad pulmonar, los órganos siempre se consideran con densidad homogénea (Alexander, 2006).

Al considerar variables que evalúan aspectos de las extremidades del cuerpo resulta determinante la selección del modelo a utilizar. Los modelos corporales revelaron ser equivalentes respecto a las variables estudiadas; de éstas el trabajo interno fue la variable más afectada. Reducir el número de segmentos por pata puede afectar la variación de energía cinética lineal y/o rotacional. Pero dicha simplificación

es necesaria para visualizar los movimientos sin aumentar el número de cámaras y consecuentemente el tiempo de procesamiento de datos (Allard *et al.*, 1995).

Por último se debe considerar que en la presente investigación, debido a limitaciones metodológicas no se utilizó el verdadero centro de masa del cefalotórax y abdomen; en su lugar se consideró la posición de la fóvea, la cual se localiza cercana al centro de masa (Biancardi *et al.*, 2011). Para *Grammostola anthracina* no se encontró diferencia en el trabajo externo usando un único marcador en la fóvea y calculando la posición del centro de masa a partir mediciones morfológicas y dieciséis marcadores virtuales (Biancardi *et al.*, 2011). En humanos recientemente se mostró que modelos corporales de once y catorce segmentos sobreestiman un 13 % el trabajo externo, mientras que la utilización de un solo marcador cercano al centro de masa estático sobreestima un 16 % el trabajo externo en comparación con registros de dinámica directa (Pavei *et al.*, 2017). En la misma investigación se demostró que el trabajo interno no es afectado por las diferentes técnicas de investigación usadas, que implican diferentes cálculos para obtener el centro de masa de todo el cuerpo (Pavei *et al.*, 2017).

Dada la equivalencia de las variables estudiadas en los modelos implementados, la proximidad del centro de masa a la fóvea y la leve sobrestimación de utilizar un único marcador a usar múltiples para la construcción de modelos corporales; consideramos que los modelos utilizados en esta investigación son apropiados para realizar un análisis cinemático riguroso y sin precedentes en los arácnidos.

2. Patrones de locomoción

Existen dos posibilidades para modificar la velocidad de desplazamiento, cambiar la frecuencia y/o la longitud del paso (Cavagna *et al.*, 1988). En *E. weijenberghi* la frecuencia de paso mostró ser la única causante del aumento de la velocidad en el estrecho rango registrado. De igual modo fue hallado en dos tarántulas (Anderson & Prestwich, 1985; Booster *et al.*, 2015), en hembras de la especie *Brachypelma smithi* (F. O. Pickard-Cambridge, 1897) y en machos de *Aphonopelma hentzi* (Girard, 1852). Similarmente se observó en hembras de *G. anthracina* en un rango más extenso y mayor de velocidades; sin embargo en dicha especie la longitud

de paso aumenta linealmente a bajas velocidades (Biancardi *et al.*, 2011). Otros artrópodos hexápodos también usan cambios en la frecuencia de paso como estrategia para cambiar la velocidad (Evans, 1977; Ting *et al.*, 1994), sin embargo las hormigas que en comparación a los anteriores tienen patas más largas, utilizan la longitud de paso como estrategia (Zollikofer, 1994). Respecto a esto, las hembras de *G. anthracina* tienen en términos absolutos las extremidades con mayor longitud que los machos de *E. weijenberghi*. La relación entre la longitud del cefalotórax y la longitud de la pata IV es 0,36 para la primera (Pérez-Miles, 1989) y 0,32 para el segundo. Por tanto en términos relativos, machos *E. weijenberghi* poseen patas levemente más largas, además se desplazan con menor longitud de paso a la misma velocidad relativa (Biancardi, com. pers.). La longitud de las extremidades no parece justificar la selección de la estrategia para modificar la velocidad.

Modificar la frecuencia de paso es la estrategia predilecta utilizada por animales con exoesqueleto para variar la velocidad. La dureza del material que lo compone imposibilita que otras partes del cuerpo participen en aumentar la longitud de paso como sucede en mamíferos, donde la columna vertebral posee un rol relevante (Griffin *et al.*, 2004). Considerando que la frecuencia de paso está relacionada con el trabajo muscular (Heglund & Taylor, 1988) y que las tarántulas utilizan metabolismo aeróbico y anaeróbico aún a velocidades bajas (Shillington & Peterson, 2002), cambiar la frecuencia de paso resulta una estrategia factible para modificar la velocidad de desplazamiento.

La velocidad de movimiento en la mayoría de los animales tiende a ser menor en superficies empinadas, este cambio es debido a la disminución de la frecuencia de paso ya que la longitud de paso no varía (Birn-Jeffery & Higham, 2014). Sin embargo, en la especie en estudio no se observaron cambios en dichas variables, tampoco se observaron modificaciones en el duty factor. Se esperaba que éste aumente debido al mayor tiempo de contacto y el trabajo muscular necesario para ejercer fuerza en contra de la gravedad (Gabaldón *et al.*, 2004; Birn-Jeffery & Higham, 2014). Es posible que los órganos de adhesión (escópulas y fascículos ungueales) actúen de modo que no necesitan cambiar su frecuencia de paso y/o duty factor.

La caracterización del patrón de locomoción a partir de la secuencia antero-posterior reveló que aún a velocidades bajas, *E. weijenberghi* utiliza principalmente

un modo de desplazamiento similar al trote de los vertebrados pero sin fase de vuelo. Esto se ha observado en cangrejos (Full & Tu, 1991) y cucarachas (Ting *et al.*, 1994) corriendo a baja velocidad, así como en tarántulas a diversas velocidades (Biancardi *et al.*, 2011). También se identificó un patrón similar al salto en los pares de patas anteriores, en el cual el retardo temporal tiende a ser breve. Sin embargo la frecuencia de ocurrencia de este patrón resultó sumamente baja. Ambos patrones estuvieron acordes a los valores teóricos de los retardos temporales (Abourachid, 2003). Dada la escasez de los análisis de este tipo, para poder realizar comparaciones se exploraron los patrones de apoyo de *Hololena adnexa* (Chamberlin & Gertsch, 1929) una araneomorfa y de *Hadrurus arizonensis* (Ewing, 1928) un escorpión (Spagna & Peattie, 2012). A pesar de las diferencias biológicas entre estos arácnidos, en ambos casos se observa un doble patrón de caminata-trote (Figura 16A y B). Sin embargo en *G. anthracina*, se observaron diversos tipos de patrones: a baja velocidad se observó la caminata-trote combinado con caminata lateral (Figura 16C), a velocidad intermedia la caminata diagonal (Figura 16D) y a velocidad alta la caminata-trote combinada con caminata diagonal (Figura 16E). No obstante, el análisis de componentes principales en *E. weijenberghi* no evidenció la existencia del patrón de caminata lateral ni diagonal (Figura 9B). Son frecuentes en terafósidas los movimientos rápidos e intermitentes (Shillington & Peterson, 2002; Grossi *et al.*, 2016). Las secuencias aquí seleccionadas fueron recorridos rectos y a velocidad aproximadamente constante, condiciones necesarias para el análisis de la energética. Quizá estos patrones son utilizados en condiciones que no fueron analizadas en nuestros experimentos, por ejemplo a mayores velocidades, o durante cambios de dirección y/o velocidad. Nuestros resultados confirman lo sugerido por Biancardi *et al.* (2011): los patrones de locomoción en las arañas son complejos y podrían no tener un control neural rígido por parte de los generadores centrales de patrones. La plasticidad en los sistemas de control podría permitir un rápido y adecuado ajuste del patrón de locomoción en terrenos irregulares del hábitat.

Los patrones observados estuvieron fuertemente condicionados por los retardos temporales y no por los duty factor; específicamente los retardos correspondientes a los pares de patas I, II y III. No obstante el par I de patas tiene doble función, locomotora y exploradora (Anderson & Prestwich, 1985; Foelix, 2011).

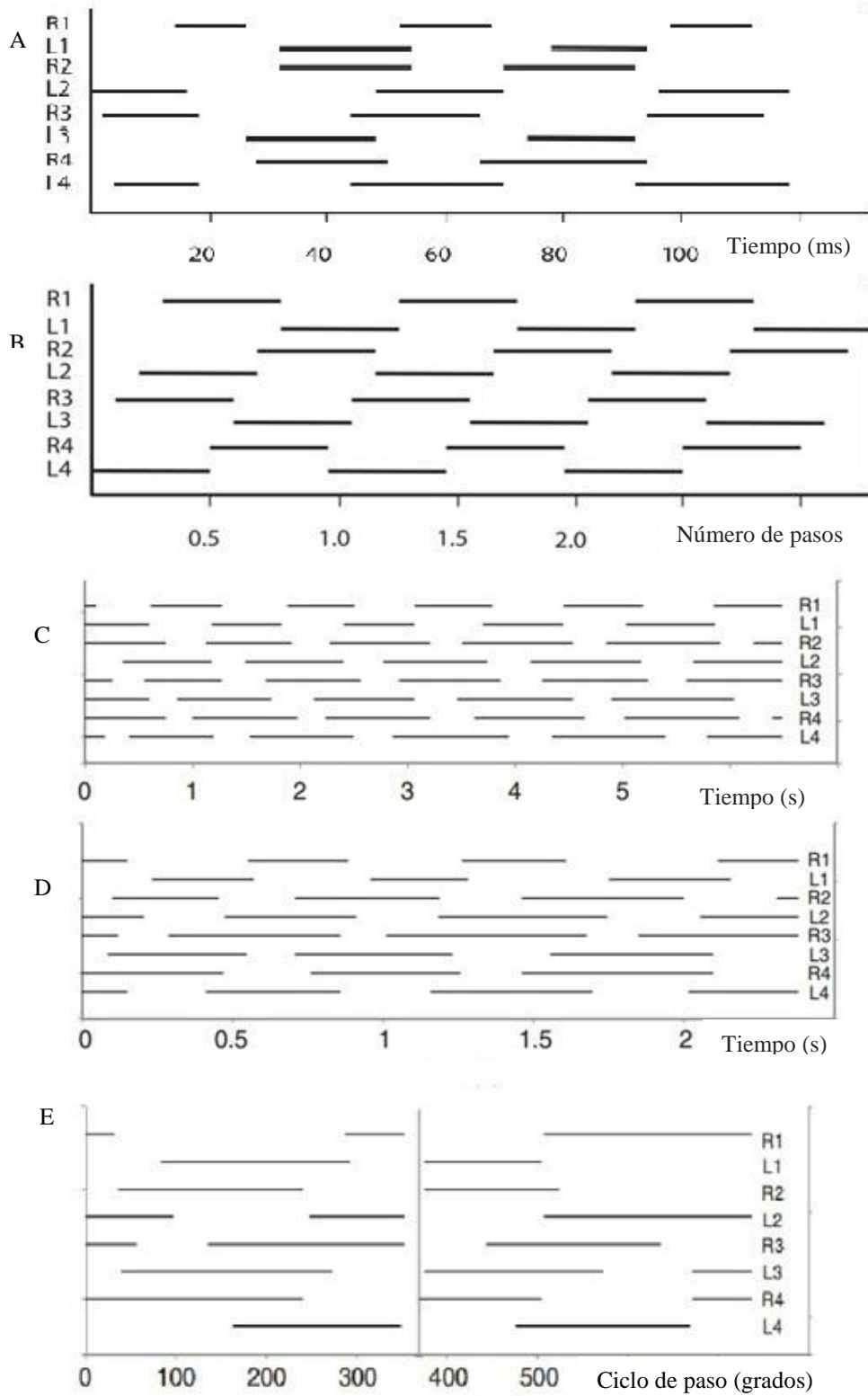


Figura 16. Patrón de locomoción de: (A) *Hololena adnexa* (Araneae, Agelenidae), (B) *Hadrurus arizonensis* (Scorpiones, Iuridae) (modificado de Spagna & Peattie, 2012), y (C-E) de *G. anthracina* a tres velocidades diferentes (Biancardi *et al.*, 2011).

La segunda función implica tener menor tiempo de contacto con la superficie de apoyo. De modo que el patrón utilizado depende del comportamiento que esté realizando la tarántula. El análisis a partir de los duty factor reveló un menor tiempo de apoyo en los dos pares de pates anteriores respecto a los posteriores. Diversos autores han sugerido que los patrones de locomoción de los arácnidos pueden ser interpretados como dos cuadrúpedos sucesivos (Wilson, 1967; Root, 1985; Biancardi *et al.*, 2011). En los cuadrúpedos se distinguen patrones simétricos de patrones asimétricos, según los duty factor de los pares de patas sean similares o distintos respectivamente (Abourachid, 2003). Análogamente podemos señalar que en machos de *E. weijenberghi* los cuadrúpedos actúan de modo asimétrico. Asimismo podemos interpretar al cuadrúpedo posterior como simétrico, mientras que el cuadrúpedo anterior puede tomar las dos posibilidades. Se ha sugerido que en cuadrúpedos mamíferos, debido a posición la cabeza, aproximadamente el 60 % del peso corporal es soportado por las patas delanteras que presentan mayor duty factor (Maes *et al.*, 2008). Aquí probablemente el patrón más restringido en el cuadrúpedo posterior se debe a la importancia que cobran sus pares de patas en sostener el peso del cuerpo. Además, el centro de masa de todo el cuerpo se localiza aproximadamente entre la inserción de la pata III y IV, por detrás de la fóvea (Biancardi *et al.*, 2011). Por su parte los pares anteriores tienen la posibilidad de actuar con más versatilidad para explorar y direccionar el desplazamiento.

La variable clásica para analizar los patrones de locomoción ha sido el duty factor (Farley *et al.*, 1993; Alexander, 2003), la utilización de los retardos temporales es un procedimiento relativamente nuevo (Abourachid, 2003) y aún no muy ampliamente adoptado por los investigadores. El análisis de componentes principales evidencia que ambos abordajes son importantes para comprender la coordinación durante un patrón de locomoción.

3. Trabajo mecánico

En los animales estudiados hasta el momento: cucarachas (Full & Tu, 1990; Full & Tu, 1991; Kram *et al.*, 1997), cangrejos (Blickhan & Full, 1987), mamíferos cuadrúpedos (Heglund *et al.*, 1982) y bípedos (Saibene & Minetti, 2003); se ha observado que el trabajo mecánico es cercano a $1\text{J}\cdot\text{Kg}^{-1}\cdot\text{m}^{-1}$ e independiente de la masa,

forma del cuerpo, número de patas y tipo de esqueleto (Full & Tu, 1990). El resultado hallado para *E. weijenberghi* respecto al trabajo externo corrobora lo encontrado en *G. anthracina*, en ambas especies la magnitud fue aproximadamente la mitad de la reportada en otras especies (Biancardi *et al.*, 2011). Las tarántulas parecen ser la excepción a la regla, Biancardi *et al.* (2011) proponen que esta diferencia podría deberse al sistema hidráulico que utilizan durante la extensión de las articulaciones comprendidas entre el fémur y la patela, y entre la tibia y el metatarso.

Asumiendo que la fracción de costo metabólico que se transforma en trabajo mecánico (eficiencia mecánica) es similar a la de otros animales con la misma masa; la baja magnitud del trabajo externo encontrada podría indicar un bajo el costo de transporte (cociente entre la potencia metabólica y la velocidad de desplazamiento), en comparación al costo medio en animales del mismo tamaño. El trabajo mecánico es el resultado final del gasto metabólico en la locomoción (Saibene & Minetti, 2003). La eficiencia estimada en hembras de *G. anthracina* fue comparable con la de otros animales de igual masa (Biancardi *et al.*, 2011). Sin embargo desconocemos el consumo metabólico real necesario para desplazarse y la eficiencia mecánica de la locomoción en estas especies. Un menor costo de transporte en los machos de *E. weijenberghi* durante sus intensas caminatas podría obedecer a que no reponen energía dado que es inusual que se alimenten (Pérez-Miles *et al.*, 2005). La baja magnitud de trabajo externo que utiliza esta tarántula para desplazarse podría estar favoreciendo grandes recorridos bajo condiciones de inanición.

A pesar de la baja magnitud del trabajo externo durante desplazamientos horizontales, el aumento de éste en inclinación sobre vidrio fue igual a los incrementos encontrados en humanos (Minetti *et al.*, 1993). Éste incremento fue levemente menor en teflón, probablemente debido a que en teflón horizontal el trabajo para avanzar es mayor, producto de una menor adherencia (Pérez-Miles *et al.*, 2015). El aumento del trabajo externo puede explicarse por el trabajo en contra de la gravedad (Minetti *et al.*, 1993; Gottschall & Kram, 2006). En humanos se determinó que durante desplazamientos horizontales el trabajo externo positivo y el negativo son iguales, mientras que en inclinaciones mayores a +15 % el trabajo mecánico es enteramente positivo (Minetti *et al.*, 1993).

Al igual que en otras especies de arácnidos (Sensenig & Shultz, 2006; Biancardi *et al.*, 2011), durante desplazamientos horizontales la suma de las variaciones de energía cinética horizontal y lateral fueron menores que la suma de las variaciones de energía potencial y energía cinética vertical. Esto implica una baja reutilización de energía vía pendular (Gottschall & Kram, 2006), de modo que los músculos y/o el sistema hidráulico deben ejercer el trabajo mecánico. En inclinación esta diferencia entre las energías se acentuó, el trabajo vertical aumentó para vencer la gravedad mientras el trabajo horizontal no cambió. Como consecuencia, el recovery fue menor en gradiente respecto al horizontal pero no significativamente. Se podría suponer que el bajo recovery fue debido a la baja velocidad de desplazamiento. Sin embargo dicha velocidad fue libremente seleccionada, la cual coincide con la velocidad donde ocurre el mínimo gasto metabólico y máximo recovery (Saibene & Minetti, 2003). Es factible que este mecanismo de ahorro de energía mecánica se vea imposibilitado por la forma del cuerpo. En bípedos, mamíferos y aves, el máximo recovery durante desplazamientos horizontales varía entre 60-80 % (Cavagna *et al.*, 1977; Griffin *et al.*, 2004; Saibene & Minetti, 2003) y en mamíferos cuadrúpedos entre 30-65 % (Cavagna *et al.*, 1977; Griffin *et al.*, 2004), mientras que en artrópodos toma valores entre 7-19 % (Full & Tu, 1990; Full & Tu, 1991; Biancardi *et al.*, 2011), rango en el cual se encuentran los valores hallados para *E. weijenberghi*.

El trabajo interno encontrado en *E. weijenberghi* fue menor al reportado para *G. anthracina* en desplazamiento horizontal (Biancardi *et al.*, 2011). Dos factores podrían explicar esta diferencia: la velocidad a la cual se mueven los segmentos corporales y el porcentaje de masa de las patas en relación a la masa corporal. Respecto al primer factor, un mayor movimiento de los segmentos implica mayor frecuencia de paso y por tanto mayor velocidad de desplazamiento. *E. weijenberghi* se desplazó aproximadamente a la mitad de la velocidad de *G. anthracina* hembras acorde también con la menor frecuencia de paso registrada. El trabajo interno aumenta linealmente con la velocidad (Fedak *et al.*, 1982, Minetti, 1998; Biancardi *et al.*, 2011). Sin embargo, teniendo en cuenta que la hembra de *G. anthracina* es de mayor tamaño que los machos *E. weijenberghi* podemos calcular la velocidad equivalente asumiendo similitud geométrica a partir del número de Froude reportado por Biancardi *et al.* (2011). Considerando la longitud característica como la altura promedio del centro de masa,

la velocidad equivalente de *E. weijenberghi* es $5,7 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ próxima a la velocidad a la cual se reportó la magnitud del trabajo interno. Respecto al segundo factor, una mayor proporción de masa en las extremidades debería incrementar el trabajo interno. Sin embargo la masa de las patas de los machos de *E. weijenberghi* corresponde al 25 % de la masa total, mientras que para las hembras *G. anthracina* corresponde al 13 %, por lo que se esperaría que el trabajo interno de *E. weijenberghi* fuera mayor. Ninguno de estos factores parece explicar la gran diferencia en el trabajo interno. De hecho, el trabajo interno en *E. weijenberghi* corresponde al 0,2 % de la energía total, mientras que para *G. anthracina* corresponde al 11 % del trabajo total. De igual modo fue reportado en Opiliones, la masa de las patas corresponde al 22,4 % de la masa total y la energía para moverlas es 9-15 % de la energía total (Sensenig & Shultz, 2006). Por otro lado, el modelo corporal de rígidos articulados utilizado podría explicar las diferencias del trabajo interno. El modelo usado por Biancardi *et al.* (2011) simplifica las extremidades a dos segmentos separados por un marcador virtual y probablemente sobreestima el parámetro, por tanto el trabajo interno de *G. anthracina* sería menor al reportado. Finalmente, si las hembras de *E. weijenberghi* tuvieran un trabajo interno de magnitud similar al encontrado en las hembras de *G. anthracina*; diferencias entre machos y hembras respecto al trabajo interno podría estar asociado a sus distintos modos de vida. En contraste con los machos, las hembras de *E. weijenberghi* se desplazan como máximo un radio de 0,4 m desde la entrada de sus cuevas, principalmente para la captura de presas (Álvarez *et al.*, 2016). Esta baja actividad locomotora, muestra que para las hembras no sería tan necesario ahorrar energía metabólica en la locomoción en comparación con los machos. Es quizá una adaptación de las tarántulas (hembras y machos) utilizar poco trabajo externo y por tanto poco trabajo mecánico en la locomoción. Dada su gran actividad locomotora de los machos adultos en la época reproductiva, la baja magnitud de trabajo interno podría estar indicando un mecanismo extra de ahorro energético.

A diferencia de lo hallado por Minetti *et al.* (1993); Minetti (1998), el trabajo interno disminuyó con el gradiente. La ligera variación concuerda con una leve disminución de la frecuencia de paso tanto en vidrio como en teflón. El trabajo interno es proporcional a la frecuencia de paso tanto en desplazamientos sobre superficies horizontales (Minetti & Saibene, 1992) como en superficies inclinadas positivamente

(Minetti, 1998). Dadas las dificultades metodológicas que tiene obtener el trabajo interno, existen pocas investigaciones donde se evalúe y ninguna de ellas lo aborda animales no bípedos en gradiente.

Durante desplazamientos en teflón *E. weijenberghi* necesitó un mayor aporte de energía cinética para movilizar las extremidades. Dado lo expuesto respecto al trabajo interno, el incremento de la energía utilizada para movilizar las extremidades está relacionado con cambios en la velocidad de traslación o rotación de los segmentos respecto al centro de masa. Incluso considerando que una pequeña fracción es añadida por la sobreestimación del modelo T. También fue mayor el trabajo para avanzar, dado que en esta superficie las tarántulas experimentan una menor fricción estática respecto al vidrio (Pérez-Miles *et al.*, 2015), producto de la menor adherencia entre la superficie y las setas especializadas de sus patas (Foelix, 2011).

En desplazamientos horizontales sobre teflón los cambios fueron acompañados por un incremento en la altura promedio del centro de masa. En geckos se ha sugerido que una postura erguida permite el contacto entre las estructuras adhesivas y el sustrato más fácilmente o por periodos de tiempo más prolongados (Higham *et al.*, 2015). En las tarántulas esta postura podría facilitar el contacto entre los fascículos ungueales y/o uñas con la superficie, ya que son las estructuras que utilizan mayormente en desplazamientos horizontales (Pérez-Miles *et al.*, 2015). Por lo contrario, durante desplazamientos en inclinación sobre teflón el centro de masa se posicionó más cercano a la superficie, aumentando así el área de soporte y por tanto la estabilidad (Ting *et al.*, 1994). Pérez-Miles *et al.* (2015) observó en condiciones de inclinaciones estáticas positivas ya sea en teflón o vidrio, que las patas I y II toman contacto con los fascículos ungueales y las patas IV también con la parte distal de las escópulas. La literatura sugiere que es usual que los animales tomen una postura con las patas más extendidas y/o cambien el modo de empuje de las patas posteriores en superficies empinadas (Birn-Jeffery & Higham, 2014), para ejercer la fuerza adecuada que permita vencer la gravedad (Gabaldón *et al.*, 2004). Nuestros resultados sugieren que ante la disminución de adhesión, *E. weijenberghi* necesita aumentar su estabilidad para trepar. Esta postura supone un aumento en el costo de transporte (Full *et al.*, 1990), pero la adhesión es un mecanismo suficiente para compensar esa energía extra, requerida en contra de la gravedad para escalar. Aunque los mecanismos de unión y

desunión de los sistemas de adhesión conllevan costos (Wolff *et al.*, 2013), es probable que estos sean menores a la fuerza muscular extra que se deber realizar para adoptar una postura más plana.

En Theraphosidae la adhesión es producida por estructuras especializadas (llamadas setas adhesivas) localizadas en los fascículos ungueales y escópulas de los tarsos, el segmento más distal de las patas (Pérez-Miles, 1994). Considerando la morfología de las setas, se propuso que las setas distales producen adhesión cuando las patas ejercen tracción, mientras las setas proximales producen adhesión cuando las patas empujan (Pérez-Miles *et al.*, 2017). De modo que cuando una araña se desplaza subiendo sobre superficies inclinadas positivamente o verticales, las patas anteriores ejercen adhesión de tracción utilizando los fascículos ungueales, mientras que las patas posteriores ejercen adhesión de empuje con las setas adhesivas proximales de las escópulas (Pérez-Miles *et al.*, 2015; Pérez-Miles *et al.*, 2017). En tal sentido, la fase de apoyo de un paso se compone de dos etapas; la primera es la fase de frenado y la segunda de impulso o propulsión (Griffin *et al.*, 2004), es necesaria una explicación dinámica que considere los eventos durante el apoyo. En base a observaciones, se propone un posible mecanismo. En desplazamientos horizontales durante la fase de frenado del apoyo, las patas anteriores que hacen contacto con la parte proximal del tarso (escópulas), ejercer adhesión de empuje; mientras que las patas posteriores ejercen adhesión de tracción con las setas de los fascículos ungueales. En la fase de propulsión, las patas anteriores hacen contacto con los fascículos ungueales ejerciendo adhesión de tracción, mientras que las patas posteriores empujan utilizando las setas localizadas en las escópulas. Durante desplazamientos en planos inclinados positivamente, las patas anteriores deberían maximizar la adhesión de tracción. Probablemente lo logren aumentando el tiempo de contacto con la parte apical del tarso (fascículo ungueal). Mientras tanto, las patas posteriores deberían aumentar el tiempo de contacto de la parte proximal del tarso (escópulas) a modo de maximizar la adhesión de empuje.

Las estructuras adhesivas tienen un gran valor adaptativo para locomoción en los hábitats naturales (Lapinski *et al.*, 2015; Pérez-Miles *et al.*, 2017). De hecho la adhesión de *E. weijenberghi* difiere según se trate de un macho o una hembra, reflejando sus distintos modos de vida (Pérez-Miles *et al.*, 2015). Estas diferencias

fueron explicadas por un mayor desgaste en machos pero también podría deberse a una menor superficie de adherencia; en tal sentido no se ha indicado diferencias estructurales entre sexos (Pérez-Miles *et al.*, 2017). En el presente estudio se muestra por primera vez de modo dinámico, las implicancias que tienen los mecanismos de adherencia durante el desplazamiento en el plano horizontal y en superficies inclinadas.

Conclusiones

Los centros de masa de los segmentos corporales de *E. weijenberghi* se localizan próximos a los centros geométricos. Abordajes a partir del centro geométrico podrían ser una simplificación adecuada para evaluar variables mecánicas del cuerpo como un único sistema en animales semejantes.

Es determinante el modelo corporal usado al evaluar el trabajo interno. Reducir el número de segmentos por pata sobreestima el trabajo mecánico necesario para movilizar las extremidades.

Los retardos temporales y los duty factor son complementarios para tener información suficiente sobre la coordinación de las extremidades. Los patrones de locomoción de los arácnidos pueden ser interpretados como dos cuadrúpedos sucesivos; el anterior direcciona el movimiento y el posterior sostiene la masa corporal.

E. weijenberghi mostró diversidad en los patrones de locomoción. Frecuentemente utiliza la caminata-trote, un modo similar al trote de los vertebrados sin fase de vuelo.

Modificar la frecuencia de paso es la estrategia utilizada para modificar la velocidad de desplazamiento. La dureza del exoesqueleto imposibilita la participación de otras partes del cuerpo en cambiar la longitud de paso.

El mecanismo pendular no es un modo de ahorro energético relevante, principalmente debido a que el trabajo horizontal es menor que el trabajo vertical.

El trabajo externo, responsable de la mayor parte del trabajo mecánico total, es la mitad del reportado en otras especies y depende de la inclinación, debido al trabajo requerido en contra de la gravedad. El trabajo interno fue una pequeña fracción del trabajo total.

En desplazamientos con inclinación y adhesión reducida, el centro de masa se localizó más cercano a la superficie, aumentando el área de soporte y la estabilidad.

Las estructuras de adhesión brindaron estabilidad suficiente durante desplazamientos en inclinación, siendo innecesarios cambios en los modos de acción de las extremidades para realizar mayor trabajo en contra de la gravedad.

Referencias bibliográficas

- Abourachid, A.** (2003). A new way of analysing symmetrical and asymmetrical gaits in quadrupeds. *Comptes Rendus Biologies* **326**, 625–630.
- Ahn, A. N., Furrow, E. and Biewener, A. A.** (2004). Walking and running in the red-legged running frog, *Kassina maculata*. *Journal of Experimental Biology* **207**, 399–410.
- Alexander, R. M.** (1985). Mechanics of posture and gait of some large dinosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society*. **83**, 1–25.
- Alexander, R. M.** (1991). Energy-saving mechanisms in walking and running. *Journal of Experimental Biology* **160**, 55–69.
- Alexander, R. M.** (1999). *Energy for animals*. Oxford: Oxford University Press, Oxford
- Alexander, R. M.** (2003). *Principles of Animal Locomotion*. Princeton University Press, Princeton.
- Alexander, R. M.** (2006). Dinosaur biomechanics. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **273**, 1849–1855.
- Allard, P., Blanchi, J.P., and Aissaoui, R.** (1995). Bases of three-dimensional reconstruction. In *Three-dimensional analysis of human movement* (Allard, P., Stokes, I. A. F., Blanchi, J. P., ed.). Champaign: Human Kinetics 19–40.
- Álvarez, L., Perafán, C., Pérez-miles, F. and Pérez-miles, F.** (2006). At What Time, for What Distance, and for How Long Does the Tarantula *Eupalaestrus weijenberghi* (Araneae , Theraphosidae) Leave its Burrow During the Mating Season ? *Arachnology* **17**, 152–154.
- Anderson, J. F. and Prestwich, K. N.** (1985). The physiology of exercise at and above maximal aerobic capacity in a theraphosid (tarantula) spider, *Brachypelma smithi* (F.O. Pickard-Cambridge). *Journal of Comparative Physiology B* **155**, 529–539.
- Biancardi, C. M., Fabrica, C. G., Polero, P., Loss, J. F. and Minetti, A. E.** (2011). Biomechanics of octopedal locomotion: kinematic and kinetic analysis of the

- spider *Grammostola mollicoma*. *Journal of Experimental Biology* **214**, 3433–42.
- Biewener, A. A.** (2006). Patterns of Mechanical Energy Change in Tetrapod Gait: Pendula, Springs and Work. *Journal of Experimental Biology* **305**, 899–911.
- Birn-Jeffery, A. V. and Higham, T. E.** (2014). The scaling of uphill and downhill locomotion in legged animals. *Integrative and Comparative Biology* **54**, 1159–1172.
- Blackledge, T. A., Scharff, N., Coddington, J. A., Szuts, T., Wenzel, J. W., Hayashi, C. Y. and Agnarsson, I.** (2009). Reconstructing web evolution and spider diversification in the molecular era. *Proceedings of the Natural Academy of Sciences* **106**, 5229–5234.
- Blickhan, R. and Barth, F. G.** (1985). Strains in the exoskeleton of spiders. *Journal of Comparative Physiology A* **157**, 115–147.
- Blickhan, R. and Full, R. J.** (1987). Locomotion energetics of the ghost crab: II. Mechanics of the centre of mass during walking and running. *Journal of Experimental Biology* **130**, 155–174.
- Booster, N. A., Su, F. Y., Adolph, S. C. and Ahn, A. N.** (2015). Effect of temperature on leg kinematics in sprinting tarantulas (*Aphonopelma hentzi*): high speed may limit hydraulic joint actuation. *Journal of Experimental Biology* **218**, 977–82.
- Cavagna, G. A., Thys, H. and Zamboni, A.** (1976). The sources of external work in level walking and running. *The Journal of Physiology* **262**, 639–657.
- Cavagna, G. A., Heglund, N. C. and Taylor, C. R.** (1977). Mechanical work in terrestrial locomotion: Two basic mechanisms for minimizing energy expenditure. *American Journal of Physiology* **233**, R243–R261.
- Cavagna, G. A., Franzetti, P., Heglund, N. C. and Willems, P.** (1988). The determinants of the step frequency in running, trotting and hopping in man and other vertebrates. *The Journal of Physiology* **399**, 81–92.
- Cavagna, G. A.** (2010). Symmetry and Asymmetry in Bouncing Gaits. *Symmetry* **2**, 1270–1321.

- De la Fuente, J.A.** (1994). *Zoología de artrópodos*. Interamericana-McGraw-Hill, Madrid.
- Dickinson, M. H., Farley, C. T., Full, R. J., Koehl, M. A, Kram, R. and Lehman, S.** (2000). How animals move: an integrative view. *Science* **288**, 100–106.
- Evans, M. E. G.** (1977) Locomotion in the Coleoptera Adephaga, especially Carabidae. *Journal of Zoology* **181**, 189-266.
- Fábrica, C. G.** (2006). Aspectos biomecánicos de la locomoción en *Grammostola mollicoma* (Ausserer, 1875). (Araneae, Theraphosidae).
- Farley, C. T., Glasheen, J., and McMahon, T. A.** (1993). Running springs: speed and animal size. *Journal of Experimental Biology* **185**, 71–86.
- Farley, C. T. and Ko, T. C.** (1997). Mechanics of locomotion in lizards. *Journal of Experimental Biology* **200**, 2177–2188.
- Fedak, M. A, Heglund, N. C. and Taylor, C. R.** (1982). Energetics and mechanics of terrestrial locomotion. II. Kinetic energy changes of the limbs and body as a function of speed and body size in birds and mammals. *Journal of Experimental Biology* **97**, 23–40.
- Figuroa, P. J. Leite, N. J. and Barros, R. M.** (2003). A flexible software for tracking of markers used in human motion analysis. *Computer Methods and Programs in Biomedicine* **72**, 155–165.
- Foelix, R.** (2011). *Biology of spiders*. 3rd ed. Oxford: Oxford University Press
- Full, R. J. and Tu, M. S.** (1990). Mechanics of six-legged runners. *Journal of Experimental Biology* **148**, 129–146.
- Full, R. J., Zuccarello, D. A. and Tullis, A.** (1990). Effect of variation in form on the cost of terrestrial locomotion. *Journal of Experimental Biology* **150**, 233–246.
- Full, R. J. and Tu, M. S.** (1991). Mechanics of a Rapid Running Insect : Two-, Four- and Six-Legged Locomotion. *Journal of Experimental Biology* **156**, 215–231.
- Gabaldón, A. M., Nelson, F. E. and Roberts, T. J.** (2004). Mechanical function of two ankle extensors in wild turkeys: shifts from energy production to energy absorption during incline versus decline running. *Journal of Experimental Biology* **207**, 2277–2288.

- Gottschall, J. S. and Kram, R.** (2006). Mechanical energy fluctuations during hill walking: the effects of slope on inverted pendulum exchange. *Journal of Experimental Biology* **209**, 4895–4900.
- 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.
- Grossi, B., Veloso, C., Taucare-Ríos, A. and Canals, M.** (2016). Allometry of locomotor organs and sexual size dimorphism in the mygalomorph spider *Grammostola rosea*. *Journal of Arachnology* **44**, 99–102.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T. and Ryan, P.D.** (2001). Past: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* **4**, 9.
- Heglund, N. C., Fedak, M. A, Taylor, C. R. and Cavagna, G. A.** (1982). Energetics and mechanics of terrestrial locomotion. IV. Total mechanical energy changes as a function of speed and body size in birds and mammals. *Journal of Experimental Biology* **97**, 57–66.
- 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.
- Henderson, D.** (1999). Estimating the Masses and Centers of Mass of Extinct Animals by 3-D Mathematical Slicing. *Paleobiology* **25**, 88–106.
- Higham, T. E., Birn-Jeffery, A. V, Collins, C. E., Hulse, C. D. and Russell, A. P.** (2015). Adaptive simplification and the evolution of gecko locomotion: morphological and biomechanical consequences of losing adhesion. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **112**, 809–14.
- Kram, R., Wong, B. and Full, R. J.** (1997). Three-dimensional kinematics and limb kinetic energy of running cockroaches. *Journal of Experimental Biology* **200**, 1919–1929.
- Kropf, C.** (2013). Hydraulic System of Locomotion. In: *Spider Ecophysiology* (Nentwing, W. ed.). Springer-Verlag Berlin Heidelberg 43-56

- Lapinski, W., Walther, P. and Tschapka, M.** (2015). Morphology reflects microhabitat preferences in an assemblage of neotropical wandering spiders. *Zoomorphology* **134**, 219–236.
- Lee, A.** (2005). VirtualDub 1.10.4 video processing software <http://virtualdub.sourceforge.net>
- Maes, L. D., Herbin, M., Hackert, R., Bels, V. L. and Abourachid, A.** (2008). Steady locomotion in dogs: temporal and associated spatial coordination patterns and the effect of speed. *Journal of Experimental Biology* **211**, 138–149.
- MATLAB** (2012). The Math Works, Inc., Natick, Massachusetts, United States.
- McMahon, T. A. and Cheng, G. C.** (1990). The mechanics of running: how does stiffness couple with speed? *Journal of Biomechanics* **23**, 65–78.
- Minetti, A. E. and Saibene, F.** (1992). Mechanical work rate minimization and freely chosen stride frequency of human walking: A mathematical model. *Journal of Experimental Biology* **170**, 19–34.
- Minetti, A. E., Ardigo, L. P. and Saibene, F.** (1993). Mechanical determinants of gradient walking energetics in man. *The Journal of Physiology* **471**, 725–735.
- Minetti, A. E.** (1998). A model equation for the prediction of mechanical internal work of terrestrial locomotion. *Journal of Biomechanics* **31**, 463–468.
- Moya-Laraño, J., Vinković, D., Allard, C. M. and Foellmer, M. W.** (2009). Optimal climbing speed explains the evolution of extreme sexual size dimorphism in spiders. *Journal of Experimental Biology* **22**, 954–63.
- Niederegger, S. and Gorb, S. N.** (2006). Friction and adhesion in the tarsal and metatarsal scopulae of spiders. *Journal of Comparative Physiology. A. Neuroethology. Sensory Neural and Behavioral Physiology* **192**, 1223–1232.
- Niederegger, S.** (2013). Functional aspects of spider scopulae. In: *Spider Ecophysiology* (Nentwig, W. ed.). Springer-Verlag Berlin Heidelberg 57-66.
- Parry, D. A. and Brown, R. H. J.** (1959). The Hydraulic Mechanism of the Spider Leg. *Journal of Experimental Biology* **36**, 423–433.

- Pavei, G., Seminati, E., Cazzola, D. and Minetti, A. E.** (2017). On the Estimation Accuracy of the 3D Body Center of Mass Trajectory during Human Locomotion: Inverse vs. Forward Dynamics. *Frontiers in Physiology*, **8**, 129.
- Pérez-Miles, F.** (1989). Variación relativa de caracteres somáticos y genitales en *Grammostola mollicoma* (Araneae, Theraphosidae). *Journal of Arachnology* **17**, 263–274
- Pérez-Miles, F.** (1994). Tarsal scopula division in Theraphosinae (Araneae, Theraphosidae): Its systematic significance. *Journal of Arachnology* **22**, 46–53.
- Pérez-Miles, F., Costa, F. G., Toscano-Gadea, C. and Mignone, A.** (2005). Ecology and behaviour of the “road tarantulas” *Eupalaestrus weijenberghi* and *Acanthoscurria suina* (Araneae, Theraphosidae) from Uruguay. *Journal of Natural History* **39**, 483–498.
- Pérez-Miles, F., Perafán, C. and Santamaría, L.** (2015). Tarantulas (Araneae: Theraphosidae) use different adhesive pads complementarily during climbing on smooth surfaces: experimental approach in eight arboreal and burrower species. *Biology Open* 1–6.
- Pérez-Miles, F., Guadanucci, J. P. L., Jurgilas, J. P., Becco, R. and Perafán, C.** (2017). Morphology and evolution of scopula, pseudoscopula and claw tufts in Mygalomorphae (Araneae). *Zoomorphology*. 1-25.
- Prenter, J., Pérez-Staples, D. and Taylor, P. W.** (2010). The effects of morphology and substrate diameter on climbing and locomotor performance in male spiders. *Functional Ecology* **24**, 400–408.
- Prenter, J., Fanson, B. G. and Taylor, P. W.** (2012). Whole-organism performance and repeatability of locomotion on inclines in spiders. *Animal Behaviour* **83**, 1195–1201.
- Rasband, W.S.** (1997-2016). ImageJ, U. S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA.
- Root, T. M.** (1985) Central and peripheral organization of scorpion locomotion. In: *Neurobiology of Arachnids*. (Barth, F. G., ed.) Springer, Berlin, 337-347.

- Rubenson, J., Heliam, D. B., Lloyd, D. G. and Fournier, P. A.** (2004). Gait selection in the ostrich: mechanical and metabolic characteristics of walking and running with and without an aerial phase. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **271**, 1091–1099.
- Saibene, F. and Minetti, A. E.** (2003). Biomechanical and physiological aspects of legged locomotion in humans. *European Journal of Applied Physiology* **88**, 297–316.
- Sensenig, A. T. and Shultz, J. W.** (2006). Mechanical energy oscillations during locomotion in the harvestman *Leiobunum vittatum* (Opiliones). *Journal of Arachnology* **34**, 627–633.
- Shillington, C. and Peterson, C. C.** (2002). Energy metabolism of male and female tarantulas (*Aphonopelma anax*) during locomotion. *Journal of Experimental Biology* **205**, 2909–2914.
- Spagna, J. C. and Peattie, A. M.** (2012). Terrestrial locomotion in arachnids. *Journal of Insect Physiology* **58**, 599–606.
- Ting, L. H., Blickhan, R. and Full, R. J.** (1994). Dynamic and Static Stability in Hexapedal Runners. *Journal of Experimental Biology* **269**, 251–269.
- Willems, P. A., Cavagna, G. A. and Heglund, N. C.** (1995). External, internal and total work in human locomotion. *Journal of Experimental Biology* **198**, 379–393.
- Wilson, D. M.** (1967). Stepping patterns in tarantula spiders. *Journal of Experimental Biology* **47**, 133–151.
- Wohlfart, E., Wolff, J. O., Arzt, E. and Gorb, S. N.** (2014). The whole is more than the sum of all its parts: Collective effect of spider attachment organs. *Journal of Experimental Biology* **217**, 222–224.
- Wolff, J. O., Nentwig, W. and Gorb, S. N.** (2013). The great silk alternative: multiple co-evolution of web loss and sticky hairs in spiders. *PLoS One* **8**, e62682.
- Wolff, J. O. and Gorb, S. N.** (2015). Adhesive foot pads: An adaptation to climbing? An ecological survey in hunting spiders. *Zoology* **118**, 1–7.

Zatsiorsky, V. M. (2002). *Kinematics of human motion*. Champaign, IL: Human Kinetics.

Zollikofer, C. P. E. (1994). Stepping Patterns in Ants. *Journal of Experimental Biology* **192**, 95–106.1