



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

Tolerancia térmica en los juveniles tempranos del pulpo rojo
Octopus maya y su efecto sobre el crecimiento.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A :

JANETTE MICHEL BECERRIL

DIRECTORA: M. en C. MARIBEL BADILLO ALEMÁN



CIUDAD UNIVERSITARIA, MÉXICO, D.F., 2008.



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

*Dedicada a mi madre,
lo más valioso que tengo.*

Con todo mi amor.

En memoria de mi querido padre.

El tiempo no podrá curar los grandes dolores del alma,
pero nos ayuda a adormecerlos para poder continuar...

La ciencia no sirve sino para darnos una idea de cuan vasta es nuestra ignorancia.

Félicite de Lamennais

Agradecimientos

Mi especial agradecimiento a los admirables investigadores de la Universidad Nacional Autónoma de México que tuvieron la amabilidad de revisar este escrito: Dr. Carlos Rosas Vázquez y Dr. Francisco Xavier Chiappa Carrara de la Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación, Facultad de Ciencias, Sisal, Yucatán; M. en C. María Estela Pérez Cruz del Acuario de la Facultad de Ciencias, y Biól. Karla Kruesi Cortés del Laboratorio de Ecofisiología, Facultad de Ciencias, por sus valiosas aportaciones y comentarios hacia este documento.

Deseo expresar mi enorme gratitud al Dr. Carlos Rosas Vázquez por haberme invitado a participar en el Proyecto CONACYT- SAGARPA 11720 y por la beca que me fue otorgada, así como por haberme permitido trabajar con tan sorprendentes animales que hicieron de esta tesis una experiencia inolvidable.

Quiero agradecer con especial mención, a mi tutora la M. en C. Maribel Badillo Alemán, por haberme acercado al campo de la Biología Marina y por la oportunidad que me concedió de trabajar bajo su asesoría, pero sobre todo por haber pensado y confiado en mí para la realización de este trabajo. Gracias infinitas por su apoyo y comprensión, y por todo aquello que me ha permitido aprender de ella, que sin duda, va más allá de lo que fui capaz de plasmar en este escrito.

A estas menciones quiero agregar al M. en C. Alfredo Gallardo Torres de la UMDI-Sisal, Yucatán; al Biól. Carlos Durán Ramírez y al Biól. Isael Victoria Salazar de la Facultad de Ciencias, por su apreciable ayuda y generosidad en el procesamiento de los resultados y por su colaboración en la preparación de este documento, y al Técnico Académico Claudia Caamal Monsreal del área de Pulpo de la UMDI-Sisal, Yucatán, por todas las atenciones que tuvo conmigo durante mi estancia.

Finalmente, quiero agradecer a mi querida tutora y a todos mis sinodales por enseñarme a escribir, y a mis cultos profesores de la UNAM, por enseñarme a pensar.

ÍNDICE

Resumen	1
Introducción	2
Objetivo general	13
Objetivos particulares	13
Descripción de la especie	14
Metodología	22
Resultados	31
Discusión	48
Conclusiones	61
Literatura consultada	62

RESUMEN

Se identificaron y describieron las principales respuestas conductuales al estrés térmico en juveniles tempranos del pulpo rojo *Octopus maya* (Voss y Solís, 1966). Las 7 conductas denominadas como estable E, regurgitación R, manto globular MG, tentáculos enroscados TE, erección del manto EM, expulsión de la tinta ET y muerte M, fueron observadas en los 40 organismos de 30 días de edad sometidos al incremento y descenso de temperatura. El límite superior de la zona de tolerancia se encontró entre 27 y 28 °C, el de la zona de resistencia entre 28 y 40 °C y el de la zona letal entre 40 y 42 °C. Por su parte, el límite inferior de la zona de tolerancia se ubicó entre 27 y 25 °C, el de la zona de resistencia entre 26 y 16 °C y el de la zona letal entre 10 y 9 °C.

La Temperatura Crítica Máxima y Temperatura Crítica Mínima se utilizaron como estimadores de la tolerancia térmica y fueron determinadas en organismos juveniles de 0.24 a 0.94 g aclimatados a 27 °C, considerando incrementos o decrementos de temperatura de 1°C por minuto. Los puntos críticos máximos y mínimos se definieron como el promedio de temperatura a la que ocurrió la expulsión de la tinta ET y los tentáculos enroscados TE, respectivamente. La Temperatura Crítica Máxima y la Temperatura Crítica Mínima estimadas fueron de 35.82 °C \pm 0.85 y de 17.74 °C \pm 1.21, respectivamente. No se encontraron efectos significativos ($p > 0.05$) en el crecimiento y supervivencia de los juveniles tempranos utilizados en las pruebas de tolerancia térmica.

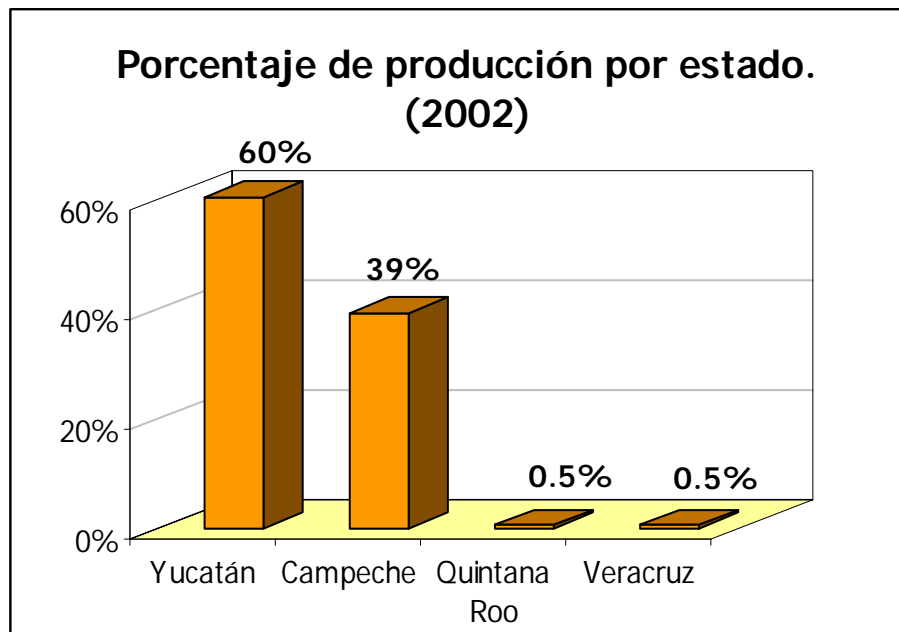
La Temperatura de Muerte Máxima de los organismos fue de 41.41°C \pm 2.02 y la Temperatura de Muerte Mínima fue de 10.18 °C \pm 1.06. Con los valores obtenidos de tolerancia superior se calculó teóricamente la Temperatura Óptima de Crecimiento en 28.96 °C y 24.96 °C, y el *Preferendum* Térmico Final en 29.37 °C y 24.77 °C, a través del modelo propuesto por Jobling para especies acuáticas (1981).

INTRODUCCIÓN

Los moluscos por su diversidad, abundancia, valor nutritivo y posibilidad de cultivo, representan un grupo de gran importancia para la economía de diferentes países del mundo (Iglesias *et al.*, 1999; CONAPESCA-ITESM, 2002). Organismos tales como bivalvos, gasterópodos y cefalópodos son considerados los representantes de mayor demanda comercial dentro de los mercados nacionales e internacionales debido principalmente a la alta calidad y contenido nutricional de su carne (CONAPESCA-ITESM, 2002). En la última década, se ha incrementado el interés por el cultivo de diversas especies de cefalópodos, sobre todo de aquellas que sostienen las principales pesquerías mundiales (Moltschaniwskyj *et al.*, 2007), demostrando que particularmente los pulpos son en su mayoría, organismos de gran potencial para la acuicultura (Iglesias *et al.*, 1999; Jackson, 2004).

La importancia del pulpo como recurso pesquero es ampliamente reconocida en todo el mundo, no por los volúmenes capturados a nivel mundial, que son inferiores a los de otras especies marinas (CONAPESCA-ITESM, 2002), sino por ser un producto culinario altamente apreciado que ha llevado al aumento de su explotación en los últimos veinte años (Jackson, 2004). Esto ha impulsado el desarrollo de diferentes técnicas de cultivo a escala de laboratorio, para conocer a detalle el ciclo de vida, el crecimiento, así como otros aspectos fisiológicos y moleculares de estos organismos (Pascual, 1978). En países como España, Chile y Perú se han realizado diversos experimentos para evaluar la posibilidad de su cultivo a escala comercial (Cortez *et al.*, 1999; Iglesias *et al.*, 1999; Cardoso *et al.*, 2004; Rodríguez *et al.*, 2006). Sin embargo, desde 1977 a la fecha, sólo se ha llevado a cabo el cultivo en laboratorio de algunas especies tales como *Octopus maya* (Van Heukelem, 1977), *O. joubini* (Forsythe y Hanlon, 1980), *O. bimaculoides* (Hanlon y Forsythe, 1985), *O. mimus* (Cortez *et al.*, 1999), *O. vulgaris* (Iglesias *et al.*, 1999), *O. ocellatus* (Segawa y Nomoto, 2002) y *O. tehuelchus* (Klaich *et al.*, 2006).

En México, la pesquería de octópodos se encuentra establecida en las costas del Golfo de México y Mar Caribe (Nepita y Defeo, 2001). Ocupa el doceavo lugar nacional en cuanto a captura y el tercer lugar por su valor comercial, superado sólo por la pesquería del camarón y el atún (INP-SAGARPA, 2005). Se ha reportado que el 90% de la producción nacional se encuentra localizada en los estados de Campeche y Yucatán (Nepita y Defeo, 2001; CONAPESCA-ITESM, 2002; INP-SAGARPA, 2005), basándose en la explotación casi exclusiva de dos especies, el pulpo rojo *Octopus maya* (Voss y Solís, 1966) y el pulpo patón *Octopus vulgaris* (Cuvier, 1797; Nepita y Defeo, 2001).



Fuente: Subdelegación de Pesca del estado de Yucatán, 2002 (CONAPESCA-ITESM, 2002).

Figura.1 Porcentaje de producción de pulpo en los estados del Golfo de México y Mar Caribe correspondiente al año 2002.

El pulpo rojo *O. maya* es una especie endémica de la Península de Yucatán, se distribuye desde Ciudad del Carmen, Campeche hasta Isla Mujeres, Quintana Roo (Solís-Ramírez 1994, 1997 citado en Rosas *et al.*, 2006). Constituye el principal recurso pesquero en términos económicos y el segundo en volúmenes de captura en los estados de Campeche y Yucatán,

representando una de las pesquerías con mayor potencial mundial (Nepita y Defeo, 2001; INP-SAGARPA, 2005). Su captura se desarrolla desde 1949 (Solís y Chávez, 1985), y desde 1996 se han realizado capturas importantes de las cuales cerca del 80% se han exportado a los mercados europeos (Italia y España) y asiáticos (Corea y Japón; INP-SAGARPA, 2005).

La pesquería de *O. maya* en el estado de Yucatán es la principal fuente generadora de ingresos para la costa (Murguía *et al.*, 2007). Hasta la fecha, su regulación se ha basado en dos normas de pesca: la NOM-008-PESC-1993 y NOM-009-PESC-1993, que establecen la captura de tallas mínimas adecuadas y los periodos de veda, respectivamente (INP, 2003). De acuerdo a la Carta Nacional Pesquera (INP-SAGARPA, 2005), este recurso se aprovecha de manera sustentable a través de su pesca responsable en la mayor parte de su zona de distribución, y próximamente se prevé un mejor manejo de la especie con el inicio de su producción acuícola (Murguía *et al.*, 2007).

O. maya reúne características que al igual que las otras especies del género, también lo sitúan como un buen candidato al cultivo comercial: sus huevos son de gran tamaño, presenta un desarrollo embrionario directo, tiene aceleradas tasas de crecimiento y un ciclo de vida corto, baja mortalidad, fácil adaptación a condiciones de laboratorio, se reproduce en cautiverio y además tiene un alto precio en el mercado (Voss y Solís, 1966; Van Heulkelem, 1977, Hanlon y Forsythe, 1985, INP-SAGARPA, 2005). Estas características han sido un incentivo para promover el inicio de su cultivo en el estado de Yucatán, actividad que muestra grandes perspectivas a futuro y que representará una oportunidad para incrementar los cultivos comerciales en el país, aumentar el stock existente y elevar así los niveles de exportación.

El éxito del cultivo de *O. maya* dependerá en gran medida de la obtención de las crías a partir de reproductores mantenidos en cautiverio y de la supervivencia de las crías, así como de las

altas tasas de crecimiento que éstas presenten y finalmente de su reproducción en cautiverio. Se sabe que tanto la supervivencia como el crecimiento en los octópodos y en los organismos en general, están fuertemente influenciados por factores bióticos, tales como las interacciones con parásitos, la depredación y el canibalismo (Leporati *et al.*, 2007); por factores abióticos como el fotoperiodo y la temperatura (Pascual, 1978; Forsythe y Hanlon, 1988; Forsythe *et al.*, 2000; Hatfield, 2000; Aguado *et al.*, 2001, Pörtner, 2002; Forsythe, 2004; Klaich *et al.*, 2006; Melzner *et al.*, 2006); y otros factores tales como la alimentación (Joll, 1977; Pascual, 1978; Villanueva, 1994; Aguado y García, 2002; Klaich *et al.*, 2006; Leporati *et al.*, 2007), el género, la edad y el nivel de madurez (Forsythe y Hanlon, 1988; Hanlon y Wolterding, 1989; Forsythe *et al.*, 2000; Aguado y García, 2002, Klaich *et al.*, 2006; Leporati *et al.*, 2007).

La temperatura es el principal factor ambiental que controla la conducta y la actividad fisiológica de los organismos acuáticos (Jobling, 1981). Provoca efectos tanto en la alimentación, como en el metabolismo, crecimiento, desarrollo y reproducción de las especies (Jörg Urban, 1994). Afecta la actividad locomotora y la orientación de los individuos, el tamaño y la distribución geográfica y batimétrica de las poblaciones, así como la estructura de las comunidades y ecosistemas (Jobling, 1994; Mora y Ospína, 2001, Hernández *et al.*, 2004). Es considerado un agente letal capaz de dañar la integridad fisiológica de un organismo hasta ocasionar su muerte, de esta manera, cualquier cambio drástico o agudo que se registre en este factor puede provocar severos disturbios en las funciones metabólicas de un individuo comprometiendo notablemente su supervivencia dentro de un sistema determinado (Beitinger *et al.*, 2000). En los sistemas de cultivo, la temperatura puede ser controlada mediante dispositivos destinados al calentamiento (termostatos) o enfriamiento (killers) del agua, o realizando recambios de la misma dentro de los tanques de cultivo, teniendo como principal propósito optimizar al máximo el crecimiento de los individuos (Searle *et al.*, 2006).

El crecimiento de las especies cultivadas no sólo depende de la temperatura, sino también de la cantidad de alimento disponible (Joll, 1977; Pascual, 1978; Villanueva, 1994; Aguado y García, 2002; Klaich *et al.*, 2006; Leporati *et al.*, 2007). Cuando los organismos son mantenidos con alimento en exceso, en temperaturas apropiadas y la tasa de crecimiento alcanza su mayor nivel, se dice que los individuos están en su temperatura óptima de crecimiento T_{OpC} (Jobling, 1981). Generalmente la ingesta alimenticia y las tasas metabólicas se incrementan cuando aumenta la temperatura (Leporati *et al.*, 2007), lo cual favorece que un alto porcentaje de la energía ingerida sea canalizada a la producción de biomasa y por ende al crecimiento. Se ha observado que cuando la temperatura provoca un declive en el crecimiento de los individuos ésta se considera como una temperatura extrema (Jobling, 1994).

En situaciones extremas, la mayoría de los organismos acuáticos tienden a adoptar conductas evasivas y a congregarse en temperaturas que les son favorables (Reynolds, 1979). Las condiciones térmicas apropiadas son indispensables para que una especie interactúe al máximo en su hábitat natural o bajo condiciones controladas, por ello, la mayoría de los organismos seleccionan sitios donde se encuentre su temperatura preferida o *preferendum* térmico final **PT** (Reynolds, 1979). El PT es definido como la temperatura a la cual todos los individuos de una especie dada se congregaran finalmente a pesar de su historia térmica previa (Fry, 1947). Los valores obtenidos son especie-específicos y están correlacionados principalmente con la biología y fisiología de cada individuo y con el proceso de aclimatación (Kelsh y Neill, 1990). La preferencia térmica juega un papel muy importante en la explicación de los aspectos relacionados con la presencia de los organismos en los hábitats acuáticos y denota óptimos térmicos de algunos procesos fisiológicos tales como el metabolismo, el trabajo cardíaco, la velocidad de nado, la reproducción, y principalmente el crecimiento, el cual coincide generalmente con el PT (Jobling, 1981). Puede contribuir también a identificar

las superposiciones de competidores y depredadores en los diferentes hábitats termales (Bear *et al.*, 2005).

En años recientes, el PT de algunas especies comerciales se ha calculado empleando el modelo de regresión lineal propuesto por Jobling (1981). Desarrollado para ser aplicado en peces, este modelo utiliza valores críticos y letales para determinar el PT y la T_{OpC} en organismos tales como peces y crustáceos. También ha sido empleado con buenos resultados en estudios con moluscos gasterópodos como *Haliotis middae* (Hetch, 1994), *H. rufescens* (Díaz *et al.*, 2000), *H. fulgens* y *H. corrugata* (Díaz *et al.*, 2006), y *H. iris* (Searle *et al.*, 2006), entre otros. El modelo de Jobling (1981) es considerado un método rápido y eficaz para calcular los valores teóricos de la temperatura preferente y aquellos que puedan promover el crecimiento máximo de los animales bajo cultivo. Se ha mencionado que el uso de éste método podría ser una herramienta valiosa en la investigación de los cambios ontogénéticos basados en la temperatura (McCauley y Huggins, 1979 citado en Jobling, 1981), y en investigaciones sobre la interacción entre la temperatura y el crecimiento (Jobling, 1981).

El estudio de los efectos de la temperatura en los sistemas de cultivo se ha realizado desde hace varias décadas (Lutterschmidt y Hutchison, 1997). Los estudios de preferencia, resistencia y tolerancia a la temperatura representan los más destacados en el ámbito de la biología termal (Mora y Maya, 2006). Estas investigaciones han revelado los requerimientos térmicos de varias especies de interés comercial que se mantienen en cautiverio, contribuyendo al mejoramiento de las prácticas de cultivo, mediante la recomendación de mantener a los organismos en lugares donde la temperatura sea la óptima para su desarrollo, y evitando la exposición a temperaturas críticas que puedan comprometer su supervivencia al llevarlos más allá de sus límites de tolerancia (Badillo, 2003).

La tolerancia térmica se estima a través de dos métodos: el estático y el dinámico (Lutterschmidt y Hutchison, 1997). En el método estático o método de la temperatura letal, los organismos se aclimatan a una temperatura determinada para después ser transferidos abruptamente a otro medio con una temperatura mayor o menor que la de aclimatación, hasta que ocurre la muerte (punto final o crítico) (Lutterschmidt y Hutchison, 1997). En este método la temperatura se mantiene constante monitoreando el tiempo de mortalidad y el porcentaje de supervivencia de los organismos (Becker y Genoway, 1979; Beitinger *et al.*, 2000; Selong *et al.*, 2001). En el método dinámico los individuos son expuestos a temperaturas ascendentes o descendentes de manera constante y gradual en un intervalo de tiempo corto, hasta que se alcanza un punto final o crítico para la vida de los organismos (Becker y Genoway, 1979; Paladino *et al.*, 1980).

De acuerdo con Mora y Maya (2006) el método dinámico proporciona información más confiable y precisa de la tolerancia térmica en especies acuáticas, ya que los resultados obtenidos se pueden comparar fácilmente con las condiciones naturales. Además, el período de aclimatación al sistema, permite la disminución del estrés causado por el manejo de los animales (Badillo, 2003). Por otra parte, los organismos acuáticos raramente están expuestos a cambios abruptos de temperatura, como supone el método estático, debido a la inercia relativa termal del agua (Becker y Genoway, 1979).

El método dinámico está representado por las pruebas de temperatura crítica máxima (**TCM_{ax}**) y temperatura crítica mínima (**TCM_{in}**). La TCM_{ax} fue definida inicialmente por Cowles y Borgert (1944), modificada para incluir variables estadísticas por Lowe y Vance (1955) y finalmente estandarizada con patrones de calentamiento constante sin un retraso de tiempo significativo por Hutchison (1961). La TCM_{ax} es considerada como la media aritmética de los puntos termales a los cuales la actividad locomotora de un animal se vuelve desorganizada (Hutchison, 1961). La forma de estimarla es exponiendo a los organismos a

una elevación de la temperatura del agua a una tasa constante y linear lo suficientemente rápida para permitir a la temperatura corporal seguir a la temperatura ambiental sin un retraso de tiempo significativo (Hutchison, 1961). En esta condición los animales pierden la habilidad para escapar de las condiciones que lo conducirán a la muerte (Hutchison, 1961). Esta misma definición es aplicada para estimar la TCM_{in} (Cox, 1974 citado en Hernández *et al.*, 2004).

La tasa de incremento o descenso de temperatura es un factor crítico en estas pruebas de tolerancia, debido a que las respuestas de estrés en los organismos dependen directamente del tiempo de exposición a temperaturas elevadas o inferiores (Lutterschmidt y Hutchison, 1997; Galbreath *et al.*, 2004). A lo largo de los años, diversas tasas caloríficas han sido utilizadas en la determinación de la tolerancia térmica, encontrando variaciones considerables en los valores de TCM para diferentes especies. En peces, las proporciones caloríficas oscilan en un intervalo de $0.3\text{ }^{\circ}\text{C min}^{-1}$ a $1\text{ }^{\circ}\text{C h}^{-1}$ (Becker y Genoway, 1979; Lutterschmidt y Hutchison, 1997; Simms, 1998; Díaz y Bückle, 1999; Beitinger *et al.*, 2000; Chung, 2001; Chatterje *et al.*, 2004; Das *et al.*, 2004; Ospina y Mora, 2004; Pérez *et al.*, 2004; Das *et al.*, 2005; Ford y Beitinger, 2005; Debnath *et al.*, 2006), en los crustáceos de 0.2 a $1\text{ }^{\circ}\text{C min}^{-1}$ (Díaz *et al.*, 2002; Re *et al.*, 2005; Hopkin *et al.*, 2006), en los equinodermos se utilizan tasas de $1\text{ }^{\circ}\text{C min}^{-1}$ (Hernández *et al.*, 2004) y en los moluscos, particularmente en gasterópodos, se emplean tasas muy lentas de calentamiento de $1\text{ }^{\circ}\text{C}$ cada 30 minutos debido a la función de aislante térmico que las conchas de estos organismos representan (Hecht, 1994; Díaz *et al.*, 2000; Díaz *et al.*, 2006; Searle *et al.*, 2006).

El punto final o crítico juega un papel muy importante en las pruebas de TCM y varía en función de la especie de estudio y del grupo taxonómico al que ésta pertenezca. Su determinación ha presentado algunas dificultades sobre todo por la diversidad de repuestas conductuales que despliegan los organismos ante el estrés térmico y por lo complejo que

resulta establecer conductas definitivas para cada grupo de animales (Lutterschmidt y Hutchison, 1997). El criterio comúnmente empleado para determinar el punto final o crítico de una especie en particular, consiste en seleccionar aquella conducta previa a la muerte en la que el organismo manifieste una desorganización locomotora y nerviosa incapaz de provocar daños irreversibles en su actividad fisiológica y que además le permita recuperarse una vez que es devuelto a la temperatura de aclimatación inicial (Díaz y Buckle, 1999; Beitinger *et al.*, 2000). En peces y crustáceos, se ha utilizado como punto final el inicio de los espasmos (Lutterschmidt y Hutchison, 1997), la pérdida del equilibrio e incluso la temperatura de muerte (Lutterschmidt y Hutchison, 1997; Re *et al.*, 2005; Hopkin *et al.*, 2006). Sin embargo, en muchos estudios de tolerancia, la temperatura de muerte ya no es usada como punto final, debido que no coincide con la definición de la TCM al atentar contra la integridad de los individuos. Por otra parte, en los equinodermos como el erizo el mar, el punto crítico de la TCM es considerado como la respuesta en la cual el organismo cesa sus movimientos, relaja las espículas largas y mueve lentamente las espículas pequeñas (Hernández *et al.*, 2004). En gasterópodos, se considera la conducta en la cual estos moluscos desprenden el pie del sustrato en el que se encontraban adheridos durante la prueba (Díaz *et al.*, 2000; Díaz *et al.*, 2006; Searle *et al.*, 2006).

El valor de la TCM es seguido de la muerte de los organismos si se continúa incrementando o disminuyendo la temperatura del agua, por lo que el tiempo de supervivencia por encima de este valor es nulo (Jobling, 1981). Los términos Temperatura de Muerte (**TL**), Temperatura Letal Incipiente Superior Última (**TLISU**) y la Temperatura Letal Incipiente Inferior Última (**TLIIU**) son considerados por Becker y Genoway (1979) y Jobling (1981) como criterios útiles de la resistencia térmica de los individuos que deben ser incluidos en los estudios de la TCM (Badillo, 2003). La TL representa la muerte de los organismos, mientras que la TLISU y TLIIU representan la temperatura máxima y mínima de aclimatación a la cual, teóricamente

el 50% de una población de organismos puede sobrevivir por tiempo indefinido (Jobling, 1981).

El conocimiento de la tolerancia térmica proporciona un índice fisiológico y ecológico muy importante; ya que cualquier organismo acuático dentro de su hábitat natural puede estar expuesto temporalmente a temperaturas críticas fuera de su límite de tolerancia (Díaz *et al.*, 2006). En el caso de las especies marinas de interés comercial, esta prueba aportan información valiosa acerca del impacto y los efectos del cambio climático y otros fenómenos termales sobre los índices de mortalidad, abundancia y distribución de una especie en particular (Mora y Maya, 2006).

Desde el punto de vista de la acuicultura, los datos obtenidos a partir de los estudios de tolerancia resultan ser muy útiles en la selección de las condiciones apropiadas para el cultivo de organismos de alto potencial económico (Becker y Genoway, 1979; Paladino *et al.*, 1980) y contribuyen al conocimiento de los requerimientos térmicos de las especies en un corto periodo de tiempo (Mora y Maya, 2006). Además, son utilizados como método alternativo para calcular la temperatura de crecimiento óptimo (Jobling, 1981) y ayudan a identificar y a evitar las temperaturas adversas en los sistemas de cultivo cuando se observan los primeros signos de estrés (Paladino *et al.*, 1980). Asimismo, esta información puede contribuir en el incremento de la producción de organismos al evitar altas mortalidades en situaciones de cultivo (Searle *et al.*, 2006).

Los estudios termales que a la fecha se han reportado para el grupo de los moluscos son escasos y la mayoría están enfocados particularmente en las especies de mayor explotación económica de la clase Gasteropoda (Género *Haliotis*) y Bivalvia (Hecht, 1994; Urban, 1994; Díaz *et al.*, 2000; Díaz *et al.*, 2006; Jost y Helmuth, 2006; Searle *et al.*, 2006). Sin embargo, la información para otros moluscos es limitada, especialmente para los cefalópodos que

representan una de las pesquerías más importantes a nivel mundial además de ser un recurso potencial para la acuicultura (Leporati *et al.*, 2007).

A pesar de ser uno de los recursos económicos más importantes en la Península de Yucatán, muchos aspectos de la biología, fisiología, crecimiento, reproducción y conducta de *Octopus maya* son prácticamente desconocidos. Hasta la fecha no se ha reportado ningún estudio de tolerancia a la temperatura para este cefalópodo. Se sabe que los juveniles tempranos mantenidos en cautiverio cesan su alimentación y su crecimiento por debajo de los 20 °C, y a menos de 15 °C ocurre su muerte (Rosas *et al.*, 2006). Sin embargo, al no estar completamente dilucidados los valores críticos de temperatura en las etapas tempranas de desarrollo de *O. maya*, resulta interesante determinar sus límites de tolerancia y resistencia a la temperatura con la finalidad de enriquecer la información existente sobre su biología y establecer los requerimientos térmicos óptimos e indispensables para su cultivo y comercialización.

OBJETIVO GENERAL

Estimar la tolerancia térmica en los juveniles tempranos del pulpo rojo *Octopus maya* y determinar sus efectos en el crecimiento y supervivencia de los organismos, con la finalidad de contribuir al conocimiento de la biología de la especie y establecer la temperatura favorable para su cultivo.

OBJETIVOS PARTICULARES

- a) Identificar y describir las principales respuestas conductuales al estrés térmico en los juveniles tempranos del pulpo rojo *O. maya*.
- b) Determinar el punto final o crítico de la Temperatura Crítica Máxima (TCM_{ax}) y de la Temperatura Crítica Mínima (TCM_{in}) de *O. maya*.
- c) Estimar la Temperatura Crítica Máxima (TCM_{ax}), la Temperatura Crítica Mínima (TCM_{in}), la Temperatura de Muerte Máxima (TL_{max}) y la Temperatura de Muerte Mínima (TL_{min}) en juveniles tempranos de *O. maya*.
- d) Conocer los efectos de la TCM_{ax} y TCM_{in} en el crecimiento y supervivencia de los juveniles tempranos de esta especie.
- e) Calcular la Temperatura Óptima de Crecimiento (T_{opC}) y el *Preferendum* Térmico Final (PT) en los juveniles de *O. maya* a través del modelo propuesto por Jobling (1981).

DESCRIPCIÓN DE LA ESPECIE

El phylum Mollusca tiene una larga historia geológica que data del Precámbrico, entre 400 y 500 millones de años. A la fecha se han descrito más de 100,000 especies vivientes y más de 35,000 especies fósiles, siendo asombrosa la diferenciación morfológica y funcional que presentan sus individuos (Brusca y Brusca, 2003). Sus miembros se caracterizan por la presencia de un cuerpo blando, un pie muscular, una concha calcárea secretada por el manto y un órgano de alimentación denominado rádula (Brusca y Brusca, 2003). Son organismos cosmopolitas que habitan ambientes terrestres y acuáticos de todo el mundo. Se encuentran divididos sistemáticamente en siete clases (Aplacofora, Monoplacofora, Poliplacofora, Gasteropoda, Bivalvia, Scafopoda y Cefalópoda) dependiendo de sus características anatómicas, morfológicas, embriológicas y evolutivas (Barnes, 1987; Brusca y Brusca, 2003).

La clase Cefalópoda (del griego κεφαλή *kefalé*, cabeza y πούς *pūs*, pie) incluye a los moluscos más especializados de todo el phylum, cuenta con alrededor de 786 especies vivas (Cephbase, 2008) y más de 7,500 fósiles (Barnes, 1897). Comprende a los invertebrados marinos conocidos como pulpos (Octopoda), calamares (Teuthoidea), sepias (Sepioidea) y nautilus (Nautiloidea). Se caracterizan por presentar un cuerpo alargado dorsoventralmente y una cabeza provista de gruesos tentáculos o brazos prensiles, homólogos de la región anterior del pie de otros moluscos (Barnes, 1987). Los cefalópodos poseen un sistema nervioso altamente desarrollado, tienen los ojos más perfeccionados de todos los invertebrados y presentan cromatóforos en el integumento (Brusca y Brusca, 2003). Se reproducen una vez en su vida y la mayoría de sus especies vive de uno a dos años (Mangold, 1983 citado en Domínguez *et al.*, 2004; Aguado y García, 2002). Tienen ciclos de vida cortos y su duración está directamente relacionada a la temperatura del agua (Domingues *et al.*, 2002). En su mayoría, son animales depredadores adaptados a una dieta carnívora (Brusca y Brusca, 2003), que juegan un papel determinante en las estructuras tróficas en los océanos, y

son un importante recurso pesquero (Boletzky y Hanlon, 1983 citado en Domínguez *et al.*, 2004),

El orden Octopoda cuenta con alrededor de 44 géneros y 289 especies descritas (Cephbase, 2008). La mayoría de los pulpos bentónicos se sitúan dentro del género *Octopus* (del griego *Ὀκτάπους*, ocho piernas); poseen un cuerpo blando con un cerebro bien desarrollado y ocho brazos provistos con dos hileras de ventosas. Habitan aguas de climas templados y tropicales de todo el mundo. Se les encuentra desde la zona intermareal, viviendo entre las rocas, los arrecifes de coral o los pastos marinos, hasta profundidades de 1500 metros (Barnes, 1987). Su distribución geográfica abarca desde el océano Atlántico Norte, Atlántico Sur, Pacífico, Indopacífico y Mar Mediterráneo (CONAPESCA-ITESM, 2002). En los últimos años han jugado un papel importante en las ciencias biológicas y médicas, donde han sido utilizados como modelos biológicos de investigación (Boletzky y Hanlon, 1983 citado en Domínguez *et al.*, 2004).

El género *Octopus* cuenta con más de 100 especies descritas y muchas de ellas son importantes recursos pesqueros en países como Japón, Uruguay, Argentina, España, Marruecos y Mauritania, que en conjunto capturan aproximadamente el 85% del total mundial de pesca (CONAPESCA-ITESM, 2002). En México, la pesquería del pulpo se encuentra establecida principalmente en las costas del Golfo de México y Mar Caribe; son siete especies de este género las que se capturan; sin embargo los ejemplares más importantes son el "pulpo común" *Octopus vulgaris* Cuvier 1797 y el "pulpo rojo" *Octopus maya* Voss y Solís, 1966 (INP-SAGARPA, 2005).

El pulpo rojo o pulpo mexicano *Octopus maya* es un organismo bentónico endémico de la plataforma continental de la Península de Yucatán (Voss y Solís, 1966; Pérez-Lozada *et al.*, 2002), donde constituye una sola población. Presenta una distribución que va desde los 20

km al Sur de Punta Zacatal, Campeche, por el Norte y Oeste de la Península de Yucatán, hasta Puerto Morelos, Quintana Roo (Zambrano, 1992); recientemente se reporta que su distribución se amplía desde Ciudad del Carmen, Campeche, hasta Isla Mujeres, Quintana Roo (Solís-Ramírez, 1994, 1997 citado en Rosas *et al.*, 2006).



Figura 2. Distribución geográfica actual y área de pesca del pulpo rojo *Octopus maya* en la Península de Yucatán.

El rasgo más distintivo de *O. maya* es la presencia en ambos sexos de manchas oscuras u ocelos debajo de los ojos y en la base del segundo y tercer brazo, haciéndose menos aparente en los adultos (Voss y Solís, 1966). Llegan a medir casi un metro de largo (Rosas *et al.*, 2006).

La hembra presenta un manto que va de 48 mm a 116 mm de largo, y los machos de 77 mm a 119 mm (Voss y Solís, 1966). Poseen un cuello corto y una cabeza pequeña con ojos discretos. Los brazos son largos, corpulentos y reducidos hacia las puntas, poseen ventosas que se encuentran acomodadas en dos hileras las cuales son moderadamente grandes y más cortas en los machos (Voss y Solís, 1966).

El color de la especie es café oscuro, tornándose a café rojizo cuando ésta se estresa; sin embargo, su coloración varía dependiendo del medio circundante ya que tienden a mimetizarse. El manto es café-grisáceo claro con manchas oscuras en la papila contráctil (Voss y Solís, 1966; Zambrano, 1992).



Figura 3. Ejemplar adulto de *Octopus maya* (Rosas *et al.*, 2006).

O. maya es una especie muestra un marcado dimorfismo sexual (Rosas *et al.*, 2006), es un organismo solitario la mayor parte del año y se agrega sólo para aparearse (Zambrano, 1992). Presenta fecundación interna debido a que el macho introduce el hectocolito bajo la cavidad del manto de la hembra y deposita los espermátóforos en la hendidura que ésta tiene entre el tercer y cuarto brazo derecho (Zambrano, 1992).

Según el Diario Oficial de la Federación (1994), la temporada de veda abarca del 16 de diciembre al 31 de julio de cada año en los territorios de Campeche, Yucatán y Quintana Roo. La temporada de desove comienza en el mes de noviembre y termina en la primera mitad de diciembre. El desarrollo embrionario varía de 30 hasta 65 días aproximadamente (Solís, 1967 citado en Rosas *et al.*, 2006), sin embargo, Van Heukelem (1985) indica un desarrollo embrionario de 45 días a temperaturas de 25°C. En el medio natural, la hembra fija los huevecillos a modo de racimos en el techo de una cavidad o cueva al mes del apareamiento (Voss y Solís, 1996). Posteriormente realiza cuidados parentales que consisten en la defensa de los huevos ante la depredación y la limpieza de estos por medio de su sifón o brazos para protegerlos contra la invasión de hongos y bacterias (Zambrano, 1992). Durante la etapa de cuidados parentales la hembra no se alimenta muriendo poco tiempo después de la eclosión de las crías. Los huevos son grandes (17 mm de largo y 4.5 mm de ancho), piriformes, de color blanco lechoso y su número por puesta fluctúa entre 300 y 5000 (Voss y Solís, 1966).

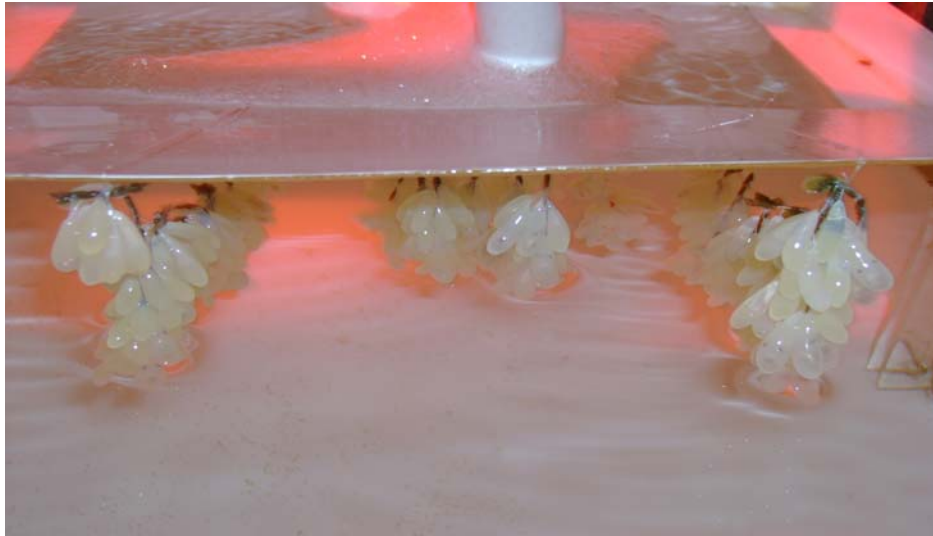


Figura 4. Huevos de *O. maya* mantenidos bajo condiciones controladas.

O. maya no presenta estados larvarios, las crías al eclosionar poseen todas las características anatómicas y conductuales propias de un adulto (INP-SAGARPA, 2005). La mayoría en este estado ya han absorbido el saco vitelino, o lo absorben poco después de haber eclosionado (Voss y Solís, 1966). Al nacer los pequeños pulpos pesan aproximadamente 0.1 g (Hanlon y Forsythe, 1985), nadan con facilidad, presentan cambios de coloración e incluso expulsan tinta cuando son estresados (INP-SAGARPA, 2005). Sus brazos son suficientemente hábiles para reptar y atrapar alimentos y es normal que adopten una vida bentónica prácticamente de inmediato (Solís y Chávez, 1985). El sexo se determina entre los tres y cinco meses de edad (25 a 450 g), que es cuando empiezan a desarrollarse las gónadas (Rosas *et al.*, 2006).

La especie alcanza su madurez aproximadamente a los 257 días después de su nacimiento pesando alrededor de 3262 g (CephBase, 2006). Solís y Chávez (1986) mencionan una longevidad de 18 meses, en tanto que Van Heukelem (1976, 1977) observó una longevidad de un año en condiciones de cautiverio (citados en INP-SAGARPA, 2005).

Es un organismo carnívoro y es considerado un consumidor secundario. Se alimenta básicamente de invertebrados, principalmente crustáceos (cangrejos ermitaños) y algunos caracoles como *Strombus gigas*; sin embargo, se han encontrado escamas de peces en análisis realizados a su contenido estomacal (Solís, 1966).

O. maya al igual que otras especies de pulpos, es un animal de vida nocturna que se oculta durante el día en sus escondrijos (CONAPESCA-ITESM, 2002). Sus madrigueras comúnmente están bordeadas por fragmentos de exoesqueletos de crustáceos y restos de moluscos bivalvos. Se les encuentra también ocupando conchas de gasterópodos, tales como: *Strombus gigas*, *S. costatus*, *Pleuroploca gigantea*, entre otros y diversos objetos sumergidos, tales como envases de hojalata, plástico y neumáticos (Solís y Chávez, 1985). Los pulpos pequeños anidan generalmente, durante el periodo de cría, en conchas vacías de moluscos bivalvos (CONAPESCA-ITESM, 2002).

Varias especies han sido utilizadas como modelos de investigación en las ciencias neurológicas, fisiología, inmunología, bioquímica nutricional, envejecimiento, ontología, etología y biología molecular (Gilbert *et al.*, 1990; Oestman *et al.*, 1997 citado en Domínguez *et al.*, 2004).

Ubicación taxonómica de la especie

<p>Reino Animalia Phylum Mollusca Clase Cephalopoda Cuvier, 1979 Subclase Coleoidea Bather, 1888 Superorden Octopodiformes Young et al., 1998 Orden Octopoda Leach, 1818 Suborden Incirrata Grimpe, 1916 Familia Octopodidae Orbigny, 1840 Subfamilia Octopodinae Grimpe, 1921 Género <i>Octopus</i> Cuvier, 1797 Especie <i>Octopus maya</i> Voss y Solís, 1966</p>

Figura 5. Clasificación taxonómica de *Octopus maya* según CephBase (2001).

MATERIAL Y MÉTODO

1. Obtención y mantenimiento de los organismos experimentales

Los organismos experimentales fueron 205 juveniles tempranos del pulpo rojo *O. maya* de 30 días de edad obtenidos a partir de reproductores aclimatados en el área de maduración de pulpo de la Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación, Facultad de Ciencias, UNAM, Sisal, Yucatán.

Los organismos reproductores fueron capturados frente a la costa de Sisal con un método de pesca local llamado "gareteo de lanchas y alijos" el cual consiste en una embarcación, dos varas de caña, cordeles y cangrejos utilizados como carnada. Los organismos capturados fueron transferidos a un sistema de cultivo de recirculación cerrada (0.5 m³ de volumen total) bajo condiciones constantes de luz-oscuridad (12h-12h), con temperatura de 24 a 28 °C, 32 a 36 ‰, 4.5 mg/L de oxígeno disuelto y niveles de amonio menores a 0.2 mg/L. Durante el periodo que comprende desde las fases de maduración y hasta la etapa de desove, las hembras fueron alimentadas diariamente con una mezcla de jaiba (70 %) y mejillón (30 %) en una proporción del 15% en relación a su peso húmedo. Una vez que ocurrió el desove, los huevos se trasladaron a una incubadora el área de crianza en donde se mantuvieron hasta la eclosión de las crías. Después del nacimiento, las crías se transfirieron a tanques de engorda los cuales se encuentran conectados a un sistema cerrado de recambio de agua (0.5 m³ volumen total) con aireación constante. Las condiciones de temperatura y salinidad se mantuvieron en 27 °C y 34 ‰ respectivamente. Los tanques de engorda estuvieron provistos de conchas de gasterópodos las cuales son utilizadas como refugios por las crías. Los organismos fueron alimentados una vez al día *ad libitum* con pasta de jaiba suministrada en la concha de un bivalvo. Las condiciones antes mencionadas fueron constantes desde el nacimiento hasta los 30 días de edad de los organismos.

2. Aclimatación de los organismos experimentales.

Todos los organismos utilizados en este estudio recibieron el siguiente tratamiento antes de realizar cualquier observación: cada organismo fue pesado en una balanza semianalítica digital (Scout OHAUS SC2020, ± 0.01) y colocado de forma individual en un refugio de pvc debidamente numerado. Posteriormente fueron trasladados a tanques de 56 L de capacidad conectados a un sistema de recirculación con condiciones constantes de temperatura, salinidad y oxígeno disuelto ($27\text{ }^{\circ}\text{C}$, $35.68\text{ }‰$ y 6.70 mg/L respectivamente). Este procedimiento se realizó 24 horas antes de iniciar los experimentos con la finalidad de eliminar el estrés ocasionado a los organismos por la manipulación.



Figura 6. Refugios de pvc colocados dentro de los tanques de aclimatación.

3. Dispositivo experimental para el incremento de temperatura

El sistema utilizado para identificar y describir las respuestas conductuales ante el incremento de temperatura, así como para determinar la TCM_{ax} y la TL_{max} en los juveniles tempranos de *O. maya*, consistió de un acuario de 32 litros de capacidad (25 cm de ancho x 50 cm de largo x 25.5 cm de alto) usado como baño termorregulado. Dentro de este baño se colocó un termorregulador (Lauda $\pm 0.1\text{ }^{\circ}\text{C}$) y dos cámaras experimentales (350 ml de

capacidad c/u) de vidrio con forma cilíndrica. Cada cámara fue provista con un termómetro y una manguera de aireación para asegurar condiciones de mezcla en las cámaras. Las cámaras experimentales contenían agua con las mismas características fisicoquímicas que la de los tanques de aclimatación.

La temperatura se incrementó de 27 °C a una tasa de 1 °C min⁻¹. Esta tasa de incremento se seleccionó de acuerdo a los estudios de tolerancia realizados en peces y otros organismos, ya que permite que la temperatura corporal se equilibre con la temperatura del agua sin un retraso de tiempo significativo (Paladino *et al.*, 1980).

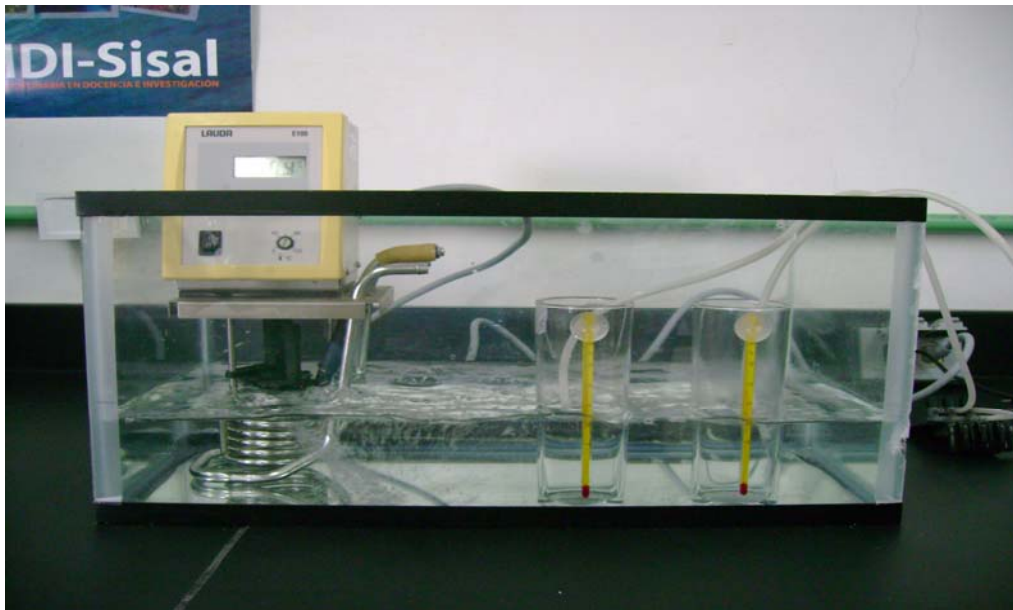


Figura 7. Montaje experimental para generar el incremento de la temperatura. A la izquierda del acuario se observa sumergido el termostador (Lauda $\pm 0.1^{\circ}\text{C}$) y a la derecha las dos cámaras experimentales provistas con termómetros y mangueras de aireación.

4. Dispositivo experimental para el descenso de temperatura

El sistema utilizado para identificar y describir las respuestas conductuales ante el descenso de temperatura, así como para determinar la TCM_{in} y la TL_{min} en los juveniles tempranos de *O. maya*, consistió de un acuario de 4.5 L de capacidad (7 cm de ancho x 28 cm de largo x

23.5cm de alto) utilizado como baño termostático. Este baño se acondicionó como un sistema de recirculación conectándolo a un termostato Isotemp Refrigerated Circulator Model 900 (Fisher Scientific). Dentro del baño se colocaron dos cámaras experimentales (350 ml de capacidad c/u) de vidrio y forma cilíndrica, cada una de las cuales fue provista con un termómetro y una manguera de aireación para evitar la estratificación de la temperatura en la columna de agua durante la experimentación. Las cámaras contenían agua con las mismas condiciones que la de los tanques de aclimatación. Una vez montado el dispositivo se calibró el termostato para lograr la disminución gradual y constante de la temperatura del baño y obtener una tasa de descenso de $1\text{ }^{\circ}\text{C min}^{-1}$ en el agua de cada cámara experimental.



Figura 8. Montaje experimental para generar el descenso de temperatura. A la izquierda de la figura se observa el termostato Isotemp Refrigerated Circulator (Fisher Scientific) y a la derecha se observa el acuario con la bomba de aireación y las dos cámaras experimentales con termómetros y mangueras de aireación.

5. Determinación de conductas al estrés térmico.

Se realizaron observaciones sobre las respuestas conductuales al estrés térmico en dos grupos de 20 individuos cada uno, compuesto por organismos en el estadio juvenil de 30 días de edad.

El primer grupo, compuesto por organismos en un intervalo de peso comprendido entre 0.55 y 0.76 g, fue utilizado para identificar las conductas que presenta *O. maya* ante el incremento de temperatura. El segundo grupo estuvo constituido por organismos en un intervalo de peso de 0.38 a 0.87 g, el cual fue utilizado para identificar las respuestas conductuales al descenso de temperatura. Según el caso, cada organismo fue expuesto a temperaturas ascendentes o descendentes de forma gradual ($\Delta 1\text{ }^{\circ}\text{C min}^{-1}$) a partir de una temperatura de aclimatación de 27 °C. Durante los experimentos se registró en una bitácora los valores de temperatura y se describió la conducta que presentaban los organismos a cada minuto de la prueba, se tomó en cuenta la respiración, los movimientos, la actividad de nado, los signos de estrés y la posición en la columna de agua. Adicionalmente, los pulpos fueron filmados con una videocámara digital Sony Handycam HDV 1080i Mini DV para distinguir y describir con mayor precisión cada una de las conductas.

La temperatura a la cual se registró la muerte de los organismos tanto en el incremento como en el descenso de temperatura fue considerada como Temperatura de Muerte Máxima (TL_{max}) y Temperatura de Muerte Mínima (TL_{min}), respectivamente.

6. Punto final y determinación de la TCM_{ax}

Una vez identificadas las conductas al estrés térmico en los juveniles de *O. maya* se procedió a determinar aquella que representaría el punto final o crítico de la TCM_{ax} . Para tal efecto fueron seleccionadas dos conductas que según el criterio de Becker y Genoway (1979) representen el desorden físico y nervioso más aparente del animal. Las conductas seleccionadas fueron Tentáculos Enroscados (**TE**) y Expulsión de la Tinta (**ET**). Para determinar cual de las dos conductas representará el punto final de la TCM_{ax} se utilizaron 110 organismos de 30 días de edad en un intervalo de peso de 0.24 a 0.88 g, éstos fueron divididos en dos grupos experimentales de 40 individuos y en dos grupos control de 15

individuos, respectivamente. Los dos grupos experimentales fueron sometidos a la prueba de incremento de temperatura hasta que en una los organismos registraron la conducta de tentáculos enroscados (TE) y en la otra, hasta que los organismos registraron la conducta de expulsión de la tinta (ET).

Durante estas pruebas se utilizó el sistema experimental para el incremento de temperatura descrito anteriormente. Se colocó un pulpo por cada cámara experimental utilizando un período previo de aclimatación de 30 minutos antes de iniciar la prueba. Posteriormente, la temperatura fue incrementada gradualmente ($1\text{ }^{\circ}\text{C min}^{-1}$) desde la temperatura de aclimatación de $27\text{ }^{\circ}\text{C}$ hasta observar la conducta seleccionada (TE o ET).

Inmediatamente después de que los individuos enroscaron los tentáculos o expulsaron la tinta se retiraron del sistema experimental y se colocaron en los refugios de pvc dentro de un contenedor con agua a la misma temperatura de aclimatación. Durante las siguientes 96 h se registró la supervivencia y se estimó el crecimiento durante 20 días. Los 15 organismos de los grupos control fueron individualizados en tubos de pvc, registrando su supervivencia y crecimiento del mismo modo que en los organismos experimentales.

El crecimiento fue la respuesta fisiológica utilizada como método para validar cual de las dos conductas (TE y ET) representaría el punto final o crítico de la TCM al ajustarse más a la definición de las pruebas de tolerancia. Los datos de crecimiento de ambas categorías (control y experimentales) fueron registrados en dos momentos: el primero, diez días después de la prueba; y el segundo al vigésimo día. Se utilizó la diferencia en peso como expresión del crecimiento dado que en los octópodos es la medida más sensible y dinámica en comparación a la longitud (Forsythe y Van Heukelem, 1987).

Durante el periodo de crecimiento, los organismos permanecieron bajo un ciclo de luz-oscuridad (12h-12h) y un régimen constante de temperatura ($26.90 \text{ }^{\circ}\text{C} \pm 0.79$). Los parámetros fisicoquímicos del agua fueron monitoreados dos veces por semana. La salinidad se mantuvo en $35.68 \text{ }_{\text{‰}} \pm 0.23$ y el pH en 7.87 ± 0.09 . Las concentraciones de amonio y nitrato estuvieron por debajo de los 6 mg/L, y los niveles de nitrito por debajo de los 0.15 mg/L. Los organismos tanto experimentales como controles fueron alimentados una vez al día (10:00 a.m.) con pulpa de jaiba, proporcionándoles el 30 % de su peso corporal húmedo. La materia fecal y restos de alimento fueron extraídos diariamente mediante el uso de un sifón. El 50 % del agua de los tanques fue recambiada dos veces por semana para minimizar el contenido de amonio y otros productos del metabolismo.

8. Punto final y determinación de la TCM_{in}

Para determinar el punto final o crítico de la TCM_{in} se escogieron dos conductas que representarán el desorden físico y nervioso más aparente, tal como los tentáculos enroscados (TE) y la expulsión de la tinta (ET). La conducta de expulsión de la tinta (ET) se logró evaluar simultáneamente en la prueba para determinar las respuestas conductuales al descenso de la temperatura (con los 20 individuos experimentales antes mencionados). Durante la realización de esta prueba, se observó que al registrar la conducta de la expulsión de la tinta, los organismos perecían inmediatamente después de presentarla, por lo tanto, la prueba no pudo ser continuada, ni repetida con un número mayor de individuos.

Para evaluar la conducta de Tentáculos Enroscados (TE) se utilizó un grupo de 40 individuos experimentales y 15 controles. Los individuos seleccionados al azar se encontraron en un intervalo de peso de 0.24 a 0.94 g y de 30 días de edad. Antes de iniciar las pruebas, cada individuo fue introducido en una cámara experimental contenida en el dispositivo para el

descenso de temperatura descrito anteriormente. Los organismos fueron aclimatados en las cámaras experimentales 30 minutos antes de iniciar la prueba. Posteriormente, fueron sometidos a un descenso de temperatura a una tasa de $1\text{ }^{\circ}\text{C min}^{-1}$ desde la temperatura de aclimatación ($27\text{ }^{\circ}\text{C}$) hasta llegar a la temperatura en la cual enroscaban los tentáculos (TE). Inmediatamente después de presentar éste comportamiento, los pulpos fueron colocados en los refugios de pvc dentro de un contenedor con agua a la misma temperatura de aclimatación.

El registro de supervivencia y crecimiento se efectuó de la misma manera que en el experimento de la TCM_{ax} . Los organismos control y experimentales fueron alimentados y mantenidos en las mismas condiciones que los individuos de la TCM_{ax} .

9. Análisis estadístico.

Los datos de crecimiento (peso) de los juveniles tempranos de *O. maya* recabados durante los 20 días posteriores a las pruebas de incremento y descenso de temperatura, se procesaron con el programa estadístico STATISTICA 7. Se realizó una prueba de F para comparar las varianzas del grupo control y del grupo experimental de cada prueba y detectar así, su homogeneidad o heterogeneidad (Zar, 1999). Posteriormente a los valores obtenidos, se les aplicó una prueba de t de Student ($\alpha= 0.05$) para determinar las posibles diferencias en el crecimiento de los organismos de ambas categorías. Asimismo, se aplicó un análisis de varianza (ANOVA) a los promedios de cada grupo para corroborar el crecimiento de los individuos (aumento de peso).

Finalmente, en base a los resultados obtenidos se determinó la conducta que sería considerada como la TCM de la especie.

10. Temperatura de Crecimiento Óptimo y *Preferendum* Térmico Final.

Para la determinación de la temperatura de crecimiento óptimo y el *preferendum* térmico final se utilizó el modelo propuesto por Jobling (1981), el cuál emplea constantes aplicadas en peces y consiste en las siguientes ecuaciones:

Para calcular la temperatura de crecimiento óptimo:

$$Y = 0.76 X + 13.81$$

Donde:

Y es la temperatura letal (TCM_{ax} o TLISU).

X es la temperatura de crecimiento óptimo.

Para calcular el *preferendum* térmico final:

$$Y = 0.66 X + 16.43$$

Donde:

Y es la temperatura letal (TCM_{ax} o TLISU).

X es la temperatura preferente final.

RESULTADOS

1. Respuestas conductuales al estrés térmico.

Se identificaron siete respuestas conductuales al estrés térmico en los juveniles tempranos del pulpo rojo *Octopus maya*. Las siete conductas fueron identificadas tanto en el aumento como en el descenso de temperatura y se denominaron por orden de aparición como estable **E**, regurgitación **R**, manto globular **MG**, tentáculos enroscados **TE**, erección del manto **EM**, expulsión de la tinta **ET** y muerte **M** (Tablas 1 y 2).

La conducta denominada estable E se observó en los primeros minutos de las pruebas de aumento y descenso de temperatura, en un intervalo de 27 a 28 °C y de 27 a 25 °C, respectivamente. En esta conducta los organismos permanecieron en el fondo de la cámara experimental o adheridos a las paredes de ésta, mostrando un comportamiento de nado tranquilo con cambios constantes de posición. Conforme se incrementaba o disminuía la temperatura, también se aceleraba ó cesaba abruptamente la actividad de los organismos, manifestándose en movimientos de escape cada vez más rápidos o lentos según fuera el caso. Seguido de esto, se registró la conducta llamada regurgitación R, la cuál se caracteriza por una brusca contracción del manto acompañada de la expulsión de restos alimenticios alrededor de los 28 y 31 °C para temperaturas superiores y de 26 a 23.5 °C para temperaturas inferiores.

Posteriormente se apreció un considerable incremento en el volumen del manto identificándose la conducta denominada manto globular MG a una temperatura superior de 31 a 34 °C y a una temperatura inferior de 23 a 18 °C. A partir de esta conducta, se distinguió un notable grado de estrés en los individuos viéndose afectada principalmente la respiración.

La respuesta conductual siguiente fue la de tentáculos enroscados TE, la cual se presentó en un intervalo de temperatura superior de 34 a 35 °C y de 18 a 16 °C en temperaturas inferiores. Dicha conducta se describe como la contorsión o enroscamiento sucesivo de cada uno de los tentáculos desde la punta hasta la base del manto, acompañada de una respiración sumamente agitada. Para el caso de las pruebas de descenso de temperatura, se pudo observar que a partir de esta conducta los organismos entran en una fase de letargo de tal forma que sus movimientos comienzan a ser muy lentos, pausados y no tan evidentes como aquellos que presentan los individuos cuando fueron expuestos al aumento de temperatura.

A continuación, los organismos experimentaron severas alteraciones nerviosas que se vieron reflejadas en la conducta de erección del manto EM, en donde se observa que dicho órgano se tensa y se eleva considerablemente hasta asemejarse a la estructura de un cono. Con esta conducta se presenta la desaparición de cualquier tipo de movimiento en los tentáculos y la visible dificultad para continuar el proceso de la respiración manifestándose entre los 35 a 36 °C para organismos expuestos a temperaturas superiores y entre los 12 a 10 °C para organismos expuestos a temperaturas inferiores.

En seguida, los organismos presentaron el desorden físico y nervioso más aparente, la expulsión de la tinta ET. En la prueba de incremento de temperatura, esta conducta se registro entre los 36 y 40 °C y estuvo coordinada con una brusca contracción del manto para luego caer el organismo sin fuerza al fondo de la cámara. En la prueba de descenso de temperatura, los organismos mostraron una respuesta diferente. Después de registrarse la conducta anterior, los individuos permanecen casi inmóviles en el fondo de la cámara hasta que comienzan a elevar lentamente el manto dejando escapar la tinta de sus sacos a una temperatura de entre 12 y 9 °C. Los organismos no presentaron una contracción brusca del manto como durante el incremento de temperatura, lo que nos hace suponer que este evento

puede considerarse como la diferencia más notable entre el aumento y descenso de temperatura.

Después de la conducta de expulsión de la tinta ET, el manto permaneció permanentemente contraído, los organismos enroscaron ligeramente la punta de los tentáculos y la respiración comenzó a cesar progresivamente. Una vez que los individuos perdieron por completo la capacidad de incorporarse y recuperar sus movimientos de nado, se observó que el cuerpo de los animales se volvía rígido a temperaturas superiores o gelatinoso a temperaturas inferiores, la respiración se detuvo y la muerte M se presentó entre los 40 a 42°C y entre los 10 y 9 °C, respectivamente.

Tabla 1. Descripción de las respuestas conductuales al estrés térmico en los juveniles tempranos de *Octopus maya* durante el incremento de temperatura.

Temperatura		Respuesta	Descripción de la respuesta
ZONA DE TOLERANCIA	27 - 28 °C	Estable	Organismo situado en el fondo de la cámara experimental. Nado normal por la parte superior e inferior de la columna de agua. Cambios constantes de posición. Adhesión a las paredes de la cámara.
ZONA DE RESISTENCIA	28 - 31 °C	Regurgitación	Nado continuo en un mismo lugar. Contracción del manto acompañado de la expulsión de restos alimenticios por la cavidad oral. Movimientos de escape.
	31 - 34 °C	Manto globular	Incremento del volumen del manto. Apariencia globosa. Contracciones rápidas e intensas del manto. Desplazamientos agitados por toda la cámara. Respiración acelerada.
	34 - 35 °C	Tentáculos enroscados	Enroscamiento o contorsión de los tentáculos desde las puntas hasta la base del manto. Cese progresivo del nado y cualquier tipo de desplazamiento. Respiración muy acelerada.
	35 - 36 °C	Erección del manto	Tensión y elevación del manto. Respiración poco evidente.
	36 - 40 °C	Expulsión de la tinta	Expulsión masiva de tinta coordinada con una brusca contracción del manto. Organismo débil cae en el fondo de la cámara. Intentos fallidos por incorporarse.
ZONA LETAL	40 - 42 °C	Muerte	Manto permanentemente contraído. Ligero enroscamiento de la punta de todos los tentáculos. Estructura corporal rígida. Cese de cualquier movimiento y de la respiración.

Tabla 2. Descripción de las respuestas conductuales al estrés térmico en los juveniles tempranos de *Octopus maya* durante el descenso de temperatura.

Temperatura		Respuesta	Descripción de la respuesta
ZONA DE TOLERANCIA	27 - 25 °C	Estable	Organismo situado en el fondo de la cámara experimental. Nado normal por la parte superior e inferior de la columna de agua. Se dirigen hacia la superficie. Cambios constantes de posición. Adhesión a las paredes de la cámara.
ZONA DE RESISTENCIA	26 - 23.5 °C	Regurgitación	Nado continuo en un mismo lugar. Contracción del manto acompañado de la expulsión de restos alimenticios por la cavidad oral. Movimientos lentos y pausados de escape.
	23 - 18 °C	Manto globular	Incremento del volumen del manto. Apariencia globosa. Contracciones muy lentas y prolongadas del manto. Comienza a agitarse la respiración.
	18 - 16 °C	Tentáculos enroscados	Enroscamiento o contorsión de los tentáculos desde las puntas hasta la base del manto. Cese progresivo del nado y cualquier tipo de desplazamiento. Inicia el letargo. Respiración muy agitada.
ZONA DE LETAL	16 - 12 °C	Erección del manto	Tensión y elevación del manto. Cese de cualquier tipo de movimiento. Respiración poco evidente.
	12 - 9 °C	Expulsión de la tinta	Expulsión lenta o derrame del saco de tinta. Organismo débil cae en el fondo de la cámara. Intentos fallidos por incorporarse. Apariencia corporal gelatinosa.
	10 - 9 °C	Muerte	Manto permanentemente contraído. Respiración nula.

Las conductas al estrés térmico identificadas en los juveniles tempranos de *O. maya* ayudaron a predecir las zonas de tolerancia y resistencia de la especie (Figura 9). De acuerdo con los valores obtenidos de temperatura, podemos suponer que su zona de tolerancia superior se encuentra entre los 27 y 28 °C, mientras que su zona de tolerancia inferior se ubica entre los 27 y 25 °C. Estos valores ubican a los juveniles tempranos como organismos poco tolerantes a los cambios de temperatura debido a que el intervalo superior e inferior de la zona de tolerancia es de sólo 2 °C y 3 °C, respectivamente. En relación a su zona de resistencia superior, podemos suponer que ésta se localiza entre los 28 y 40 °C y su zona de resistencia inferior entre los 26 y 16 °C. Tomando en cuenta estos resultados, se puede decir que la especie es muy resistente a las variaciones en la temperatura ya que presenta un amplio intervalo de resistencia superior e inferior a este factor de 13 °C y 11 °C, respectivamente.

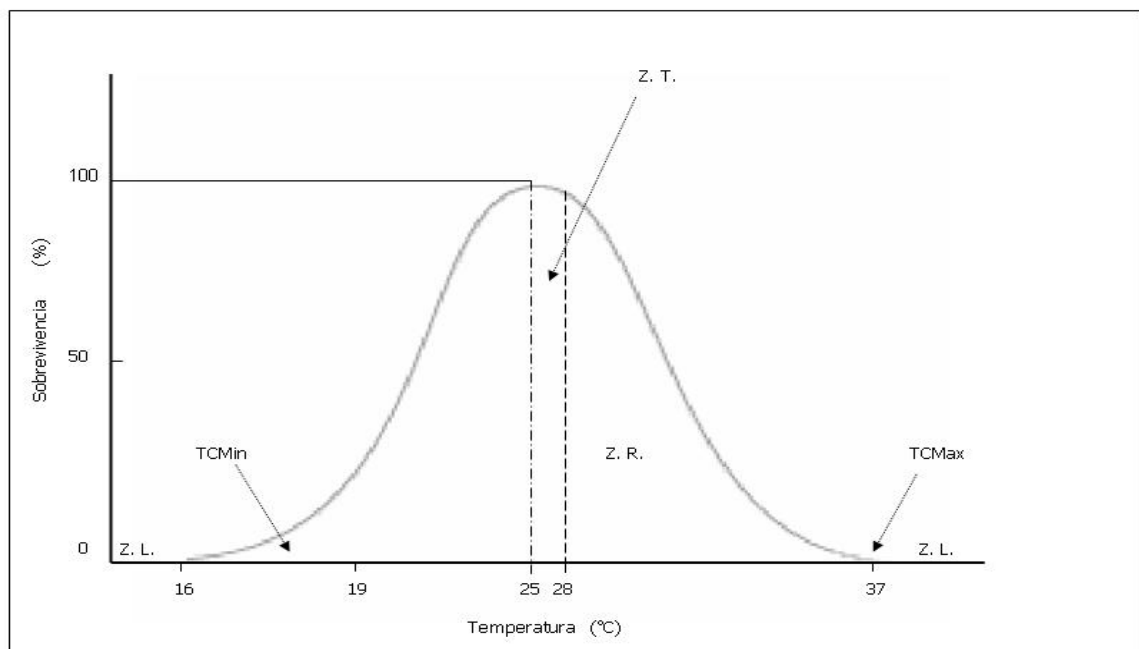


Figura 9. Representación teórica de las respuestas a la temperatura en los juveniles tempranos de *Octopus maya*. La línea punteada del centro de la figura indica el límite de la zona de tolerancia máxima y mínima (Z.T) y a su vez la temperatura óptima de crecimiento de la especie (25°C), estos datos se presentan como valores aproximados de acuerdo a los experimentos realizados y al modelo propuesto por Jobling (1981). La TCMax indica el límite de la zona de resistencia (Z.R) y la Z.L la zona letal.

En las pruebas de aumento de temperatura, la respuesta denominada E se ubicó en la zona de tolerancia, mientras que las respuestas R, MG, TE, EM y ET se ubicaron en la zona de resistencia y la respuesta M se encontró en la zona letal (Tabla 1). En las pruebas de descenso de temperatura, la respuesta denominada E se ubicó en la zona de tolerancia, las respuestas R, MG y TE se ubicaron en la zona de resistencia y las respuestas EM, ET y M se ubicaron en la zona letal (Tabla 2).

Se registró como dato importante para la tolerancia térmica de esta especie la Temperatura Máxima de Muerte (TL_{max}) y la Temperatura Mínima de Muerte (TL_{min}) obteniéndose valores de $41.41^{\circ}C \pm 2.02$ y $10.18^{\circ}C \pm 1.06$ para la TL_{max} y la TL_{min} respectivamente (Figura 19).

2. Punto Final o Crítico de la TCM_{ax} y TCM_{in}

Los datos de supervivencia recabados durante las primeras 96 horas y hasta las 408 horas (21 días) del periodo de crecimiento y los valores obtenidos durante éste lapso, fueron utilizados para determinar el punto final o crítico de la TCM_{ax} y TCM_{in} .

Supervivencia.

Los 40 organismos que fueron sometidos al aumento de temperatura hasta alcanzar la conducta de tentáculos enroscados TE registraron durante las primeras 96 horas una supervivencia de 97.5 % y una mortalidad de 2.5 % (Tabla 3). Por su parte, los 40 individuos llevados hasta la conducta de expulsión de la tinta ET, registraron durante las primeras 96 horas una supervivencia del 82.5 % y una mortalidad del 17.5 % (Tabla 3).

La supervivencia de los 40 individuos sometidos al descenso de temperatura para la conducta de tentáculos enroscados TE fue del 95% durante las primeras 96 horas, mientras que la

supervivencia de los organismos llevados hasta la expulsión de la tinta ET fue nula debido a que no sobrevivieron a la prueba (Tabla 3).

Tabla 3. Porcentaje de mortalidad y supervivencia en las pruebas de incremento y descenso de temperatura.

Prueba	Número de muertos durante las primeras 96 h.	Porcentaje de mortalidad durante las primeras 96 h.	Porcentaje de supervivencia durante las primeras 96 h.	Número de muertos durante las primeras 96 h.	Porcentaje de supervivencia durante las primeras 96 h y hasta 408 h.
Aumento de temperatura.	1	2.5 %	97.5 %	0	100 %
Tentáculos enroscados.					
Aumento de temperatura.	7	17.5 %	82.5 %	0	100 %
Expulsión de tinta.					
Descenso de temperatura.	2	5 %	95 %	1	97.3 %
Tentáculos enroscados.					
Descenso de temperatura.	20	100%	0	0	0
Expulsión de tinta.					

Crecimiento

El crecimiento se estimó durante 20 días en cada uno de los organismos sometidos a las pruebas de incremento (Figura 10 y Figura 11) y descenso de temperatura (Figura 12) y se comparó con el crecimiento registrado de los grupos de individuos considerados como control, los cuales no fueron sometidos a las pruebas antes mencionadas.

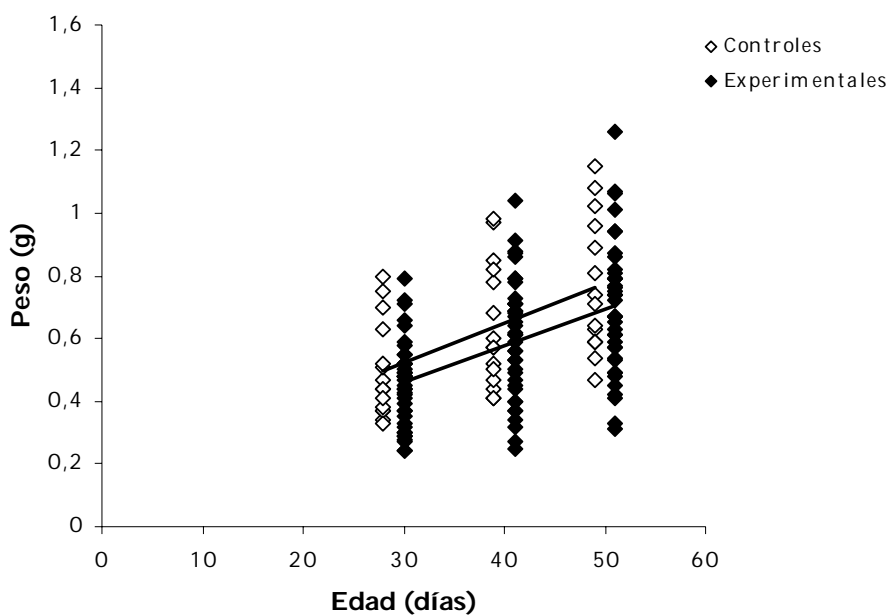


Figura 10. Representación gráfica que muestra la relación entre la edad y el peso (expresado en gramos) en organismos controles ($\diamond Y=0.0125x + 0.147$; $R^2= 0.257$) y experimentales ($\blacklozenge Y=0.0116x + 0.1117$; $R^2= 0.2372$) durante el incremento de temperatura hasta registrar la conducta de tentáculos enroscados. Se aprecia el crecimiento que obtuvieron durante un periodo de 20 días. Se muestra la media y la desviación estándar.

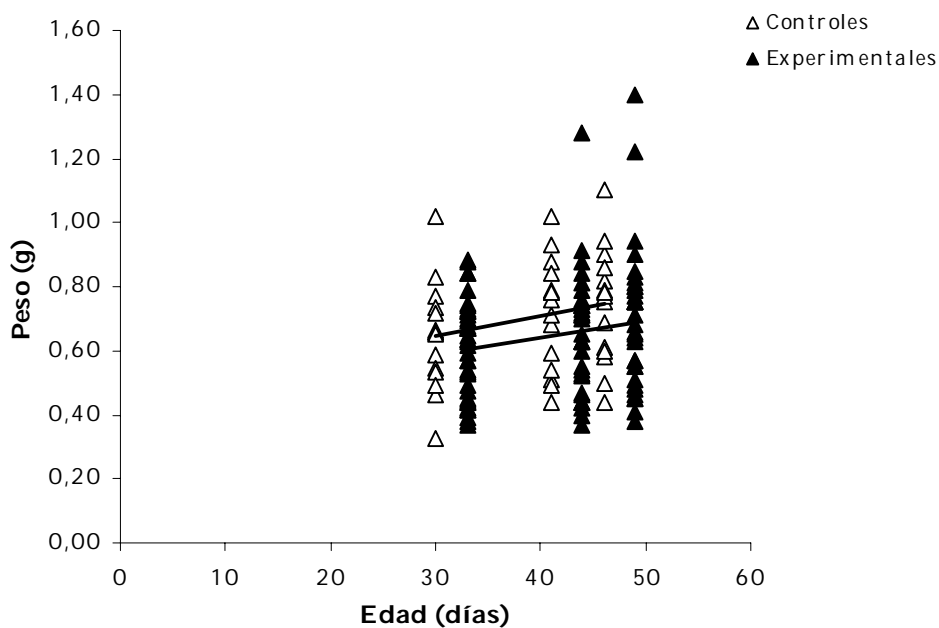


Figura 11. Representación gráfica donde se muestra la relación entre la edad y el peso en organismos controles ($\triangle Y= 0.0063x + 0.4556$; $R^2 = 0.0602$) y experimentales ($\blacktriangle Y= 0.0052x + 0.4316$, $R^2 = 0.0374$) sometidos al incremento de temperatura hasta la conducta de expulsión de la tinta. Se aprecia el crecimiento de los individuos durante 20 días. Se muestra la media y la desviación estándar.

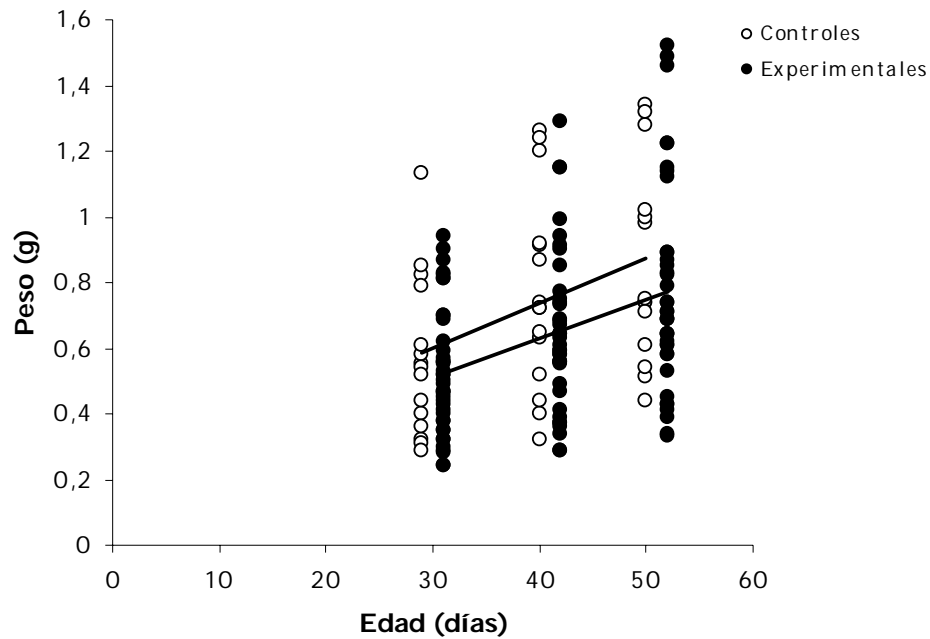


Figura 12. Representación gráfica donde se muestra la relación entre la edad y el peso en organismos controles (○ $Y = 0.0139x + 0.1811$; $R^2 = 0.1578$) y experimentales (● $Y = 0.0118x + 0.1578$; $R^2 = 0.1417$) durante el descenso de temperatura hasta la conducta de tentáculos enroscados. Se observa el crecimiento de los individuos durante 20 días. Se muestra la media y la desviación estándar.

De acuerdo a los resultados obtenidos en la prueba t de Student, no se encontraron diferencias significativas ($p > 0.05$) en los valores de crecimiento entre los organismos control y los organismos experimentales que alcanzaron las conductas de tentáculos enroscados TE (Tabla 4) y expulsión de la tinta ET (Tabla 5) durante el incremento de temperatura. Asimismo, no hubo diferencias significativas en el crecimiento entre el grupo control y experimental durante el descenso de temperatura cuando los organismos fueron llevados hasta la conducta de tentáculos enroscados TE (Tabla 6).

Tabla 4. Prueba de t de Student aplicada al promedio de los pesos de los organismos control y experimental utilizados en la prueba de incremento de temperatura hasta alcanzar la conducta de tentáculos enroscados TE (No significativos).

Edad (días)	x peso (gr)		F	t student
	Control	Experimental		
30	0.50	0.45	1.27	1.39
40	0.64	0.60	1.08	0.69
50	0.79	0.70	1.91	0.86

Tabla 5. Prueba de t de Student aplicada al promedio de los pesos de los organismos control y experimental utilizados en la prueba de incremento de temperatura hasta alcanzar la conducta de expulsión de tinta ET (No significativos).

Edad (días)	x peso (gr)		F	t student
	Control	Experimental		
30	0.64	0.61	1.28	0.96
40	0.72	0.65	1.18	1.50
50	0.74	0.70	1.56	1.02

Tabla 6. Prueba de t de Student aplicada al promedio de los pesos de los organismos control y experimental utilizados en la prueba de descenso de temperatura hasta alcanzar la conducta de tentáculos enroscados TE (No significativos).

Edad (días)	x peso (gr)		F	t student
	Control	Experimental		
30	0.57	0.53	1.54	0.53
40	0.77	0.65	1.53	0.99
50	0.86	0.78	0.93	0.64

Según los resultados obtenidos en el análisis de varianza si se encontraron diferencias significativas ($p < 0.05$) en el crecimiento de los organismos control y experimental sometidos al incremento (Figura 13 y Figura 14) y descenso de temperatura (Figura 17 y Figura 18) hasta la conducta de tentáculos enroscados TE. Estos resultados indican que los individuos de ambas categorías aumentaron de peso en un periodo de 20 días a pesar del estrés térmico al que fueron expuestos.

Para el caso de la prueba de incremento de temperatura hasta alcanzar la conducta de expulsión de la tinta ET, no se encontraron diferencias significativas ($p > 0.05$) en el crecimiento de los organismos control y experimentales (Figura 15 y Figura 16), lo cual indica que el grupo experimental no fue afectado por el estrés térmico, ya que los individuos de ambas categorías no aumentaron de peso en un lapso de 20 días.

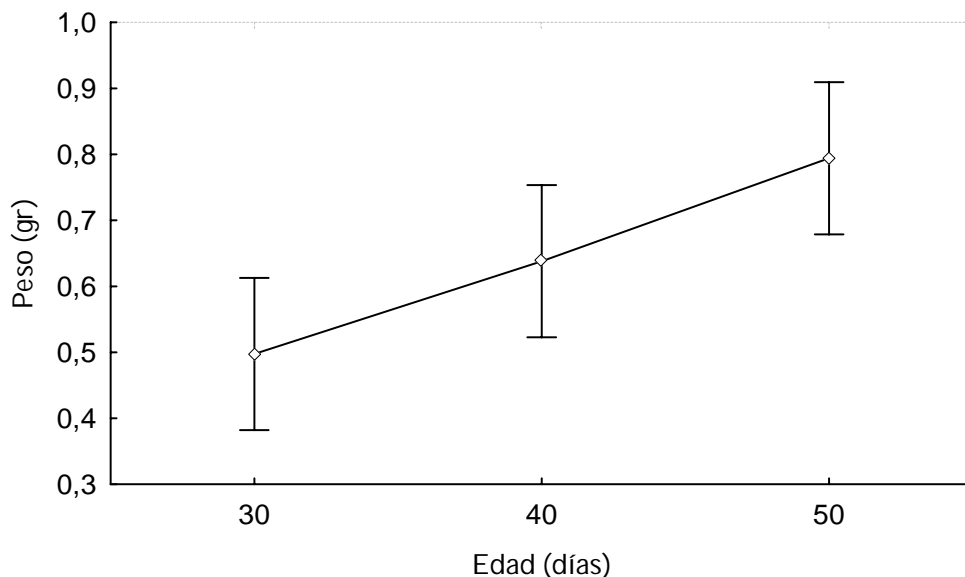


Figura 13. Representación gráfica del análisis de varianza aplicado a los datos de crecimiento del grupo control para la prueba de incremento de temperatura hasta la conducta de tentáculos enroscados. Se observan diferencias significativas en el crecimiento de los individuos de 30 y 50 días de edad. $F = 6.74$, $p = 0.003$.

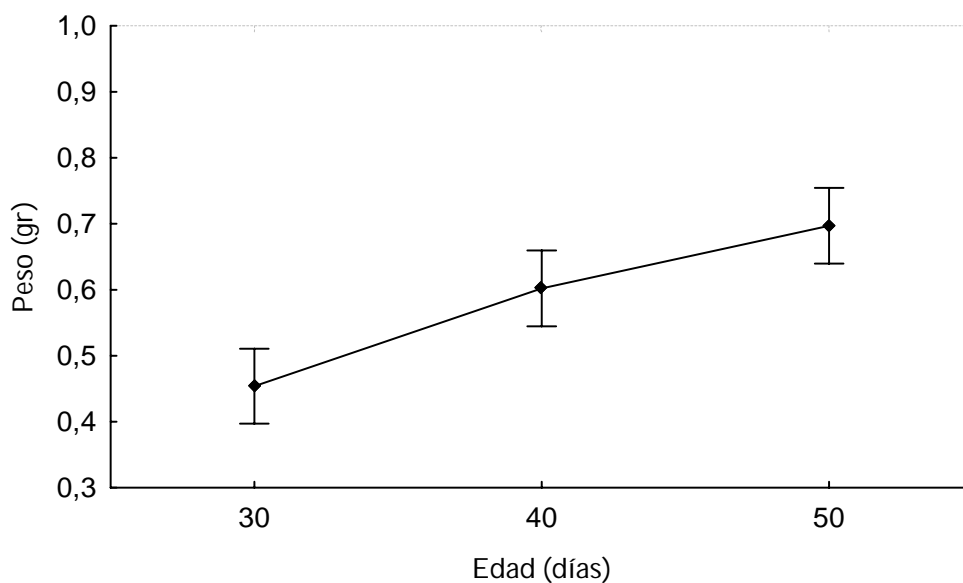


Figura 14. Representación gráfica del análisis de varianza aplicado a los datos de crecimiento del grupo experimental para la prueba de incremento de temperatura hasta la conducta de tentáculos enroscados. Se observan diferencias significativas en el crecimiento de los individuos de 30, 40 y 50 días de edad. $F= 12.11$, $p= 0.000$.

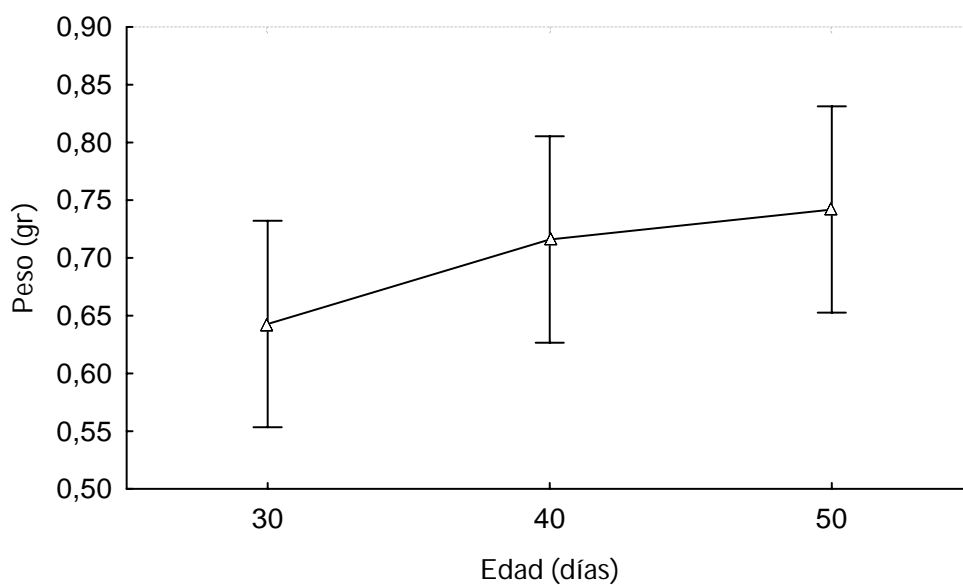


Figura 15. Representación gráfica del análisis de varianza aplicado a los datos de crecimiento del grupo control para la prueba de incremento de temperatura hasta la conducta de expulsión de tinta. No se observaron diferencias significativas en el crecimiento de los individuos de 30, 40 y 50 días de edad. $F= 1.35$, $p= 0.27$.

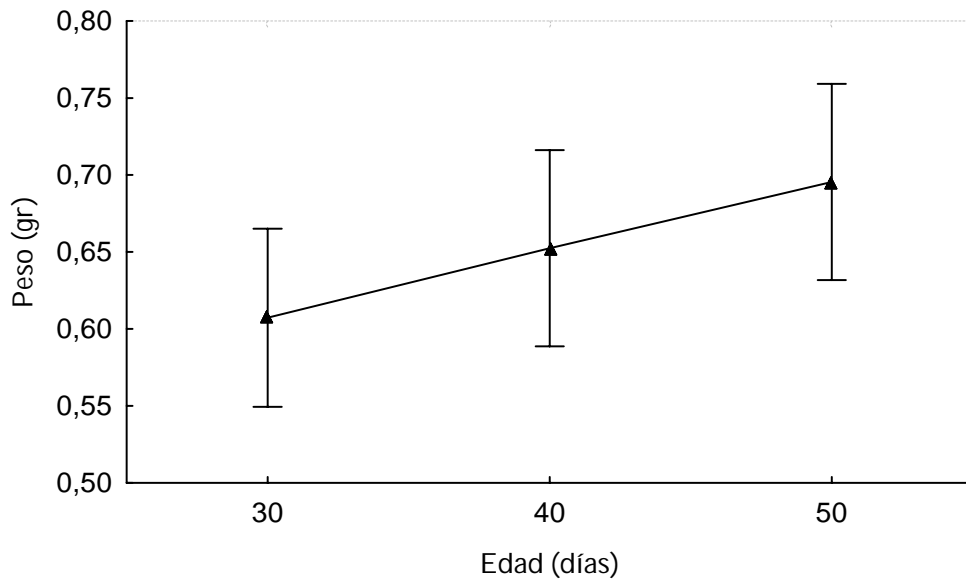


Figura 16. Representación gráfica del análisis de varianza aplicado a los datos de crecimiento del grupo experimental para la prueba de incremento de temperatura hasta la conducta de expulsión de tinta. No se observaron diferencias significativas en el crecimiento de los individuos de 30, 40 y 50 días de edad. $F = 2.07$, $p = 0.13$.

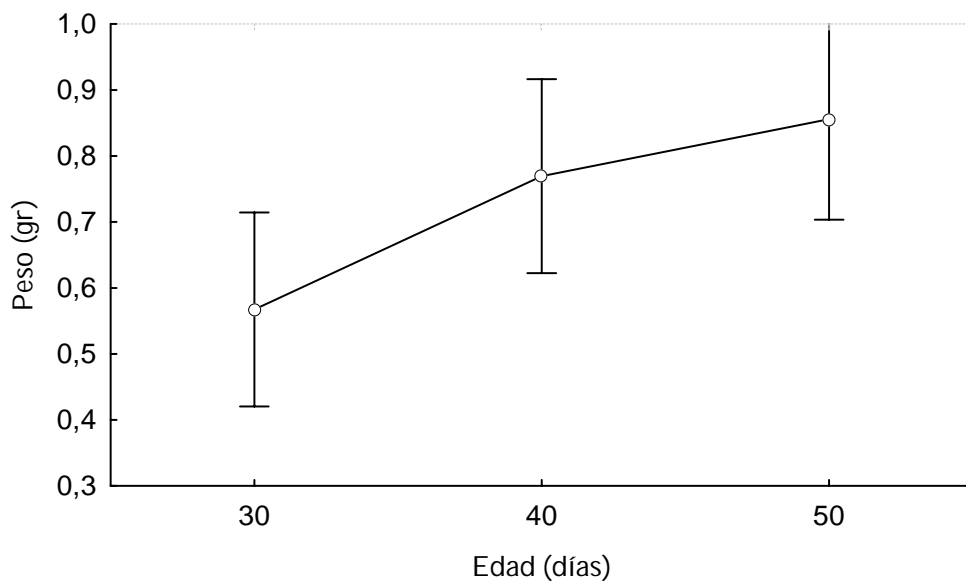


Figura 17. Representación gráfica del análisis de varianza aplicado a los datos de crecimiento del grupo control para la prueba de descenso de temperatura hasta la conducta de tentáculos enroscados. Se observaron diferencias significativas en el crecimiento de los individuos de 30 y 50 días de edad. $F = 4.03$, $p = 0.02$.

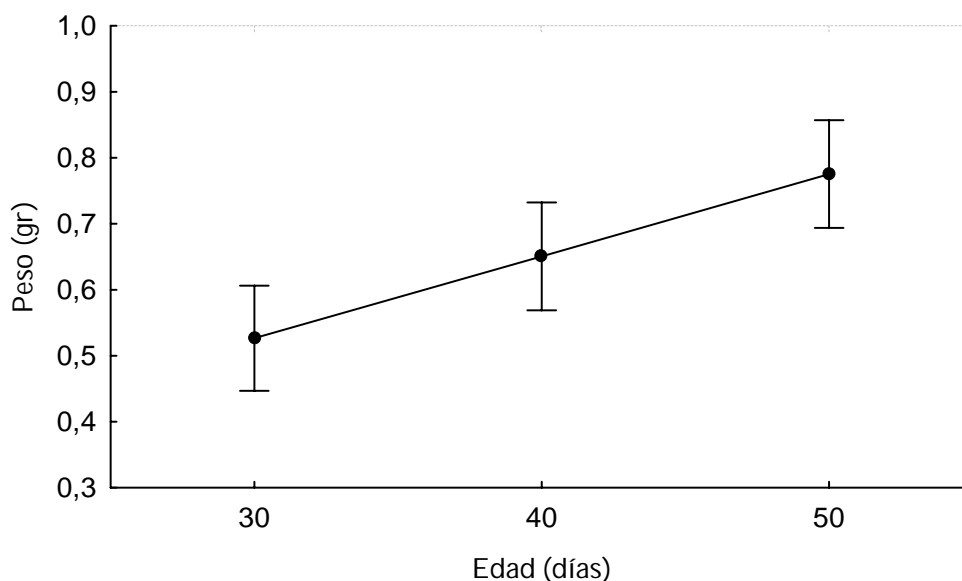


Figura 18. Representación gráfica del análisis de varianza aplicado a los datos de crecimiento del grupo experimental para la prueba de descenso de temperatura hasta la conducta de tentáculos enroscados. Se observaron diferencias significativas en el crecimiento de los individuos de 30 y 50 días de edad. $F = 9.33$, $p = 0.00$.

Determinación de puntos finales o críticos.

De acuerdo a los resultados obtenidos en la supervivencia y crecimiento de los organismos expuestos al aumento de temperatura, se determinó que la conducta de ET fuera considerada como el punto final o crítico de la TCM_{ax} por ser la respuesta subletal de la especie que concuerda con la definición de esta prueba de tolerancia al no afectar sus procesos fisiológicos. Asimismo, la temperatura a la cual los organismos enroscaron los tentáculos TE fue considerada tentativamente como la Temperatura Letal Incipiente Superior Última TLISU en este cefalópodo.

A diferencia de la TCM_{ax} , el punto final de la TCM_{in} fue considerado la conducta de tentáculos enroscados TE, por ser la respuesta subletal que no alteró la fisiología de los organismos, ya que registraron una alta supervivencia y aumentaron significativamente de peso después de ser expuestos al experimento.

Finalmente la TCM_{ax} estimada en los juveniles tempranos del pulpo rojo *O. maya* fue de $35.82^{\circ}C \pm 0.85$ y la TCM_{in} fue de $17.74^{\circ}C \pm 1.21$. La TLISU tentativa fue de $32.78^{\circ}C \pm 1.55$, considerando la conducta de TE (Figura 19).

La siguiente tabla resume los valores de temperatura para las diferentes pruebas:

Tabla 7. Respuestas observadas en los juveniles tempranos de *Octopus maya* durante los experimentos de TLISU, TCM_{ax} Y TCM_{in} . Se muestran valores promedio, desviación estándar y el porcentaje de individuos que presentaron cada conducta hasta registrar el punto crítico de las diferentes pruebas.

Pruebas	Número de organismos	Edad (días)	Intervalo de peso (g)	T (°C) Regurgitación	T (°C) Manto globular	T (°C) Tentáculos enroscados	T (°C) Erección del manto	T (°C) Expulsión de tinta	T (°C) Muerte
TLISU Tentáculos enroscados	40	30	0.24-0.79	29.18 ±1	31.03 ±1.45	32.78 ±1.53			
Porcentaje				72.5 %	100%	100%			
TCMax Expulsión de tinta	40	30	0.37-0.88	29.48 ±1.99	33.33 ±1.37	34.71 ±0.76	35.40 ±0.70	35.82 ±0.84	
Porcentaje				72.5 %	100%	100%	100%	100%	
TCMin Tentáculos enroscados	40	30	0.24-0.94	24.46 ±1.17	21.85 ±1.66	17.74 ±1.20			
Porcentaje				67.5 %	100%	100%			
TLMax	20	30	0.55-0.77	29.16 ±1.20	31.61 ±0.71	34.05 ±1.98	35.05 ±1.20	35.88 ±0.64	41.41 ±0.71
Porcentaje				60%	100%	100%	100%	100%	100%
TLMin	20	33	0.38-0.87	25.37 ±0.68	20.33 ±1.85	16.82 ±0.80	10.85 ±0.94	10.06 ±1.08	10.06 ±1.08
Porcentaje				55%	100%	100%	100%	100%	100%

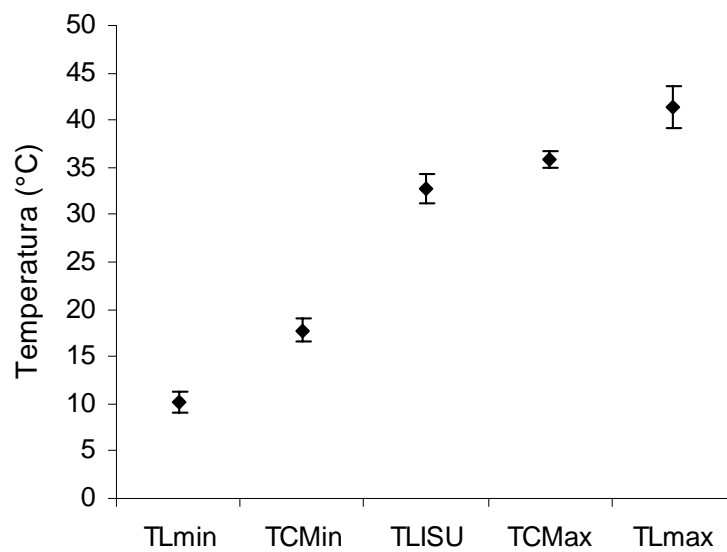


Figura 19. Representación gráfica de las diferentes respuestas al estrés térmico en juveniles tempranos de *O. maya*. Se señala la media y desviación estándar.

3. Temperatura Óptima de Crecimiento y *Preferendum* Térmico Final

Los valores de la TCM_{ax} y de la TLISU fueron sustituidos en las ecuaciones que conforman el modelo de Jobling (1981), de esta manera se obtuvieron teóricamente dos estimados de la Temperatura Óptima de Crecimiento $T_{op}C_{TCM}$ o $T_{op}C_{TLISU}$ y dos estimados de la Temperatura Preferida PT_{TCM} o PT_{TLISU} .

Sustituyendo el valor de la TCM_{ax} en las ecuaciones del modelo se obtuvieron los siguientes resultados:

$$T_{op}C_{TCM} = 28.9 \text{ } ^\circ\text{C}$$

$$PT_{TCM} = 29.37 \text{ } ^\circ\text{C}$$

Finalmente, sustituyendo la TLISU, el modelo arrojó los siguientes valores:

$$T_{op}C_{TLISU} = 24.96 \text{ } ^\circ\text{C}$$

$$PT_{TLISU} = 24.77 \text{ } ^\circ\text{C}$$

DISCUSIÓN

La temperatura es considerada uno de los principales factores ambientales que controlan la supervivencia y en el crecimiento de los ectotermos marinos (Jörg Urban, 1994, Hernández *et al.*, 2004). La mayoría de estos organismos acuáticos tienen un intervalo específico de tolerancia y resistencia a la temperatura, manifestando diversas repuestas de estrés al encontrarse fuera de sus límites termales (Chatterjee *et al.*, 2004). De esta manera, el conocimiento de los intervalos superiores e inferiores que una especie en particular puede soportar, es muy importante en el establecimiento de las condiciones de temperatura ideales para su cultivo (Galbreath *et al.*, 2004).

Las siete conductas de estrés encontradas en los juveniles tempranos del pulpo rojo *Octopus maya* sometidos al aumento y descenso de temperatura, fueron identificadas en ambos casos como estable E, regurgitación R, manto globular MG, tentáculos enroscados TE, erección del manto EM, expulsión de la tinta ET y muerte M. Asimismo, su descripción fue hecha por primera vez para esta especie permitiendo establecer los límites superiores e inferiores de la zona de tolerancia, de la zona de resistencia y de la zona letal de los organismos. Dichas repuestas contribuyeron en la demostración del estrés fisiológico en los animales y de la adaptación de éstos a las variaciones en la temperatura. Esta información es de gran utilidad para definir las condiciones de temperatura que pueden ser críticas para la especie y para lograr el cultivo exitoso de este cefalópodo al evitar exponerlo fuera de sus límites termales de tolerancia y resistencia.

Desde el punto de vista fisiológico, las conductas identificadas en *O. maya* podrían explicarse de acuerdo a la información reportada en otros organismos acuáticos expuestos a temperaturas extremas (Pörtner, 2002; Melzner *et al.*, 2006). En este sentido, Pörtner (2002) propone que las alteraciones en el sistema respiratorio y circulatorio de algunos

ectotermos marinos sometidos a un shock térmico (anélidos, sipunculidos, bivalvos, cefalópodos, crustáceos y peces), se deben a la limitación de la disponibilidad de oxígeno en los tejidos y a la insuficiencia circulatoria. De acuerdo a esta hipótesis, los organismos sometidos a un cambio agudo de temperatura primero experimentan una pérdida en su alcance metabólico seguida por una deficiencia de oxígeno, hasta que cambian de un modo de producción de energía aerobia a un modo de producción de energía anaerobia lo que conduce a un tiempo limitado para la supervivencia. Tomando en cuenta este hecho, podríamos suponer que en los juveniles de *O. maya* expuestos al incremento de temperatura, las conductas de manto globular MG y tentáculos enroscados TE (zona de resistencia), caracterizadas por el aumento en el volumen del manto, las contracciones rápidas e intensas de éste, así como el enroscamiento de cada uno de los tentáculos, corresponden a la fase de respiración aerobia de la especie. Sin embargo, el aumento en el número de ventilaciones del manto durante estas conductas indicaría la inminente limitación energética por la que posiblemente está atravesando el músculo circular aerobio presente en este órgano (Melzner *et al.*, 2006): De esta manera, se cree que el organismo trata de satisfacer el incremento de las demandas de oxígeno de sus diferentes órganos y tejidos a consecuencia del incremento de temperatura.

Las conductas de erección del manto EM y expulsión de la tinta ET (zona de resistencia), caracterizadas por una respiración poco evidente y la notoria debilidad del organismo, podrían encontrarse en la fase de respiración anaerobia en la que participa el músculo radial fibroso del manto involucrado en el proceso de la ventilación (Melzner *et al.*, 2006). En este momento las demandas de oxígeno superarían a la respiración aerobia teniendo el organismo que cambiar a un suministro de energía anaerobia.

Este comportamiento fue reportado en el cefalópodo *Sepia officinalis* sometido a temperaturas críticas. En esta especie se observó que el metabolismo del músculo del manto resulta particularmente afectado al ser expuesto a temperaturas superiores mostrando una variación en el ritmo de sus contracciones y un cambio dramático en el ciclo de la tasa ventilatoria. Los autores demostraron que en tales condiciones existe una limitación de oxígeno dada principalmente por una transición progresiva de un metabolismo de rutina a un modo de producción de energía de tipo anaerobio (Melzner *et al.*, 2006).

Por otra parte, durante el descenso de temperatura las conductas de manto globular MG y tentáculos enroscados TE (zona de resistencia), se caracterizaron por ir acompañadas de ventilaciones lentas y prolongadas del manto que podrían ser asociadas a una disminución del metabolismo. En este caso, la limitación de oxígeno posiblemente estaría dada por la disminución de la tasa ventilatoria lo que conlleva a que los organismos cambien a una fase de respiración anaerobia.

Finalmente, en las conductas ubicadas dentro de la zona letal de la especie (EM, ET y M), se cree que los organismos han perdido por completo toda coordinación locomotora y su integración nerviosa ha sido afectada severamente al encontrarse en un punto irreversible o de no retorno, esto debido a que inmediatamente después de manifestar las respuestas los individuos mueren aún cuando son regresados a su temperatura de aclimatación. En este sentido, Jobling (1981) considera como la zona letal de una especie a aquel intervalo de temperatura en el que independientemente del tiempo de exposición, la muerte del organismo es inminente.

Estudios detallados de las respuestas conductuales y fisiológicas en los cefalópodos ante el estrés térmico, en la actualidad son escasos (Searle *et al.*, 2006). Debido a ello, el comportamiento ante la tolerancia térmica descrito en este estudio para *O. maya*, se puede

considerar como propio de la especie y a la fecha no ha sido descrito en ningún otro octópodo.

La determinación experimental de la tolerancia térmica sigue siendo una práctica común en el campo de la biología termal y se sigue estimando a través de la temperatura crítica máxima TCM_{ax} y la temperatura crítica mínima TCM_{in} (Becker y Genoway, 1979; Paladino *et al.*, 1980; Hernández *et al.*, 2004), las cuales se consideran un indicador de la habilidad de un organismo a aprovechar al máximo un ambiente térmico determinado (Hutchison, 1976 citado en Simms, 1998).

A lo largo de los años, una variedad de conductas han sido seleccionadas como puntos finales o críticos para las pruebas de la TCM en los diferentes grupos de animales. Las conductas consideradas como puntos finales van desde la ausencia de respuestas locomotoras (crustáceos y anfibios; Kivivuori y Lahdes, 1996), parálisis locomotora posterior (reptiles; Lashbrook y Livezey, 1979 citado en Lutterschmidt y Hutchison, 1997), coma (anfibios y moluscos pulmonados; McMahon y Payne 1980 citado en Lutterschmidt y Hutchison, 1997), inicio de los espasmos (peces; Lutterschmidt y Hutchison, 1997; Rajaguru, 2002; Pérez *et al.*, 2003), arqueo de la espalda (salamandras; Burke y Pough, 1976 citado en Lutterschmidt y Hutchison, 1997), ausencia del tono muscular (anfibios; Pough *et al.*, 1977 citado en Lutterschmidt y Hutchison, 1997), cese del movimiento opercular (peces; Chung, 1981 citado en Lutterschmidt y Hutchison, 1997), incapacidad para mover el cuerpo (insectos; Renault *et al.*, 2005), desorientación corporal inicial o total (crustáceos; Re *et al.*, 2005; Hopkin *et al.*, 2005), salivación (quelonios; Hailey y Coulson 1996 citado en Lutterschmidt y Hutchison, 1997), pérdida del equilibrio (peces; Becker y Genoway, 1979; Paladino *et al.*, 1980; Díaz y Bückle, 1999; Ospína y Mora, 2004; Debnath *et al.*, 2006), pérdida de la fijación al sustrato (moluscos; Díaz *et al.*, 2000; Díaz *et al.*, 2006; Searle *et al.*, 2006), relajación de las espículas largas y movimiento lento de las espículas pequeñas (erizos; Hernández *et al.*, 2004) y hasta

la muerte (aves; Lutterschmidt y Hutchison, 1997). Sin embargo, muchas controversias han surgido acerca de la detección de las conductas para seleccionar el punto final más apropiado a la fisiología de cada especie. Lutterschmidt y Hutchison (1997) proponen que el punto crítico debe ser una conducta de desorganización física y nerviosa en respuesta a un estrés térmico que tenga una gran precisión entre los diferentes ectotermos y que a su vez se distinga entre los taxa.

Dado que no existen antecedentes del punto final o crítico de la TCM_{ax} en pulpos, en este estudio se escogieron las conductas de expulsión de la tinta ET y tentáculos enroscados TE para evaluar cuál podría constituir el punto final de esta prueba en juveniles tempranos de *O. maya*. De acuerdo con Hall (1956) y Caldwell (2005), la expulsión de la tinta es una conducta característica de los pulpos y de otros cefalópodos la cual es provocada por una severa alteración nerviosa cuando el organismo se encuentra ante una situación de peligro o estrés. La conducta que precede a la expulsión de la tinta ET es la denominada erección del manto EM, dicha respuesta se presenta muy marcada en los organismos indicando un notable grado de estrés, sin embargo, su expresión se sobrelapa con la conducta de ET. Por lo tanto, se decidió seleccionar una conducta varias décimas de grado por debajo de la ET y que se registrará en el 100% de los individuos, tal como la conducta de tentáculos enroscados TE.

Al evaluar las conductas de TE y ET durante el incremento de temperatura, se observó que en las primeras 96 h después de los experimentos, se tuvo una alta supervivencia para las dos conductas registrando el 97.5 % y 82.5 %, respectivamente. Adicionalmente, las estimaciones de crecimiento indican que no hubo diferencias significativas ($p > 0.05$) entre los grupos control y experimentales en ambas pruebas indicando que tanto la conducta de tentáculos enroscados TE y de expulsión de la tinta ET no provocaron daños irreversibles en la fisiología de los organismos y les permitieron recuperarse una vez que fueron devueltos a su temperatura de aclimatación inicial (27 °C). Sin embargo, Jobling (1984) menciona que la

supervivencia de los organismos por arriba de su TCM es virtualmente de cero, por lo tanto la conducta de TE no pudo ser considerada como el punto final de esta prueba ya que varios grados por arriba se presenta la conducta de ET con una supervivencia del 82.5 %. Debido a lo anterior y a que la ET es considerada una conducta única de los octópodos y el desorden físico y nervioso más notable en los pulpos ante una situación de estrés, se determinó que la conducta de expulsión de la tinta ET actuará como el punto final de la TCM_{ax} en *O. maya*. De esta manera, la ET podría ser considerada el equivalente al inicio de los espasmos propuesto por Lutterschmidt y Hutchison (1997) como punto final de la TCM_{ax} en peces.

Consideramos que los valores de temperatura obtenidos para la respuesta de tentáculos enroscados TE ($32.78^{\circ}\text{C} \pm 1.53$), podrían representar la posible Temperatura Letal Incipiente Superior Ultima (TLISU) de la especie, permitiendo sugerir que el pulpo rojo *O. maya* no puede ser aclimatado por largos periodos de tiempo a temperaturas superiores a 32°C . Sin embargo, es necesario realizar más estudios que contribuyan en la determinación precisa del valor de la TLISU para ese octópodo.

Para el caso de la TCM_{in}, la conducta de expulsión de la tinta ET no pudo ser utilizada para actuar como el punto final de esta prueba de tolerancia ya que durante el descenso de temperatura, los organismos se observaron severamente afectados al entrar en un periodo de letargo que los condujo a la muerte una vez que derramaron el saco de tinta ($10.06^{\circ}\text{C} \pm 1.08$). Evidentemente, esta respuesta no coincide con el criterio de Díaz y Bückle (1999) para actuar como punto crítico de la TCM_{in}, ya que los daños fisiológicos que provocó en los organismos fueron considerados de tipo irreversible al impedir su recuperación y causar su deceso. Debido a que esta conducta atenta notablemente sobre la integridad y supervivencia de los juveniles tempranos de *O. maya*, fue descartada su utilización.

Varios grados centígrados por debajo de la zona letal y dentro de la zona de resistencia, se presentó la conducta de tentáculos enroscados TE a una temperatura promedio de $16.82\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 0.80$. Dentro de una fase de letargo, esta respuesta se caracterizó por ser un comportamiento sobresaliente en los juveniles tempranos de *O. maya*, cuyas particularidades no presentan antecedentes en otro cefalópodo. Los organismos llevados hasta esta respuesta no sufrieron ningún tipo de daño fisiológico y recuperaron su actividad normal una vez que fueron regresados a su temperatura de aclimatación previa. Además, los datos obtenidos de supervivencia y crecimiento revelan que no fueron afectados por la experimentación. Al no causar daños irreversibles y ser una conducta que se distingue entre los taxa, se consideró a la conducta de tentáculos enroscados como punto final de la TCM_{in} .

La muerte debida al estrés térmico es uno de los aspectos más interesantes y difíciles de establecer en los estudios de tolerancia (Galbreath *et al.*, 2004). Generalmente, los organismos expuestos a altas o bajas temperaturas sufren una pérdida de la coordinación locomotora que es seguida por un coma profundo hasta que se alcanza la muerte (Lutterschmidt y Hutchison, 1997). No obstante, durante el coma por calor, los tejidos pueden continuar el proceso de la respiración en niveles casi normales, aun cuando el animal no muestre ninguna señal de actividad física. En este caso, puede considerarse al animal "ecológicamente muerto" antes de presentar su muerte fisiológica. Sin embargo, la inactividad total de los organismos presenta algunos problemas ya que por lo general no se puede detectar visualmente el momento exacto de la muerte (Fanjul *et al.*, 1998).

Evidentemente, el criterio de la muerte es, en cierta medida subjetivo y depende de la especie en estudio. Uno de los requisitos para definir un buen criterio de muerte es que la conducta tiene que ser consistente y reproducible y además debe guardar una relación estrecha con la muerte fisiológica o "ecológica" del animal. Algunos criterios de muerte pueden identificarse

fácilmente en los organismos una vez que se está familiarizado con las respuestas conductuales que indiquen la muerte inminente del individuo.

El patrón de conductas previamente identificado en los juveniles tempranos de *O. maya* contribuyó en el conocimiento de la zona letal y en el establecimiento de un criterio de muerte para nuestra especie de estudio. En este sentido, la muerte M de este cefalópodo fue considerada como aquella conducta en la cual los organismos cesaban por completo cualquier tipo de movimiento hasta que su cuerpo tomaba una apariencia rígida (altas temperaturas) o gelatinosa (bajas temperaturas), y se detenía de manera definitiva el proceso de la respiración (ventilación del manto). Tomando en cuenta que durante el descenso de temperatura los organismos entran en una fase de letargo, fue interesante averiguar que la muerte por frío no se presenta de la misma manera que por calor. El impacto de las temperaturas frías sobre los pequeños octópodos provocó la hipotermia total de los animales perdiendo éstos cualquier tipo de coordinación locomotora al grado de derramar casi de manera involuntaria su saco de tinta y adoptar una textura gelatinosa. Por su parte, las temperaturas altas ocasionaron que los organismos expulsaran masivamente su saco de tinta y que la estructura corporal se volviera rígida.

De acuerdo a los resultados obtenidos, los juveniles tempranos de *O. maya* registraron una temperatura de muerte máxima TL_{max} de $41.41\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 0.71$ y una temperatura de muerte mínima TL_{min} de $10.06\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 1.08$. Dichos valores ubican a la zona letal de la especie en donde los organismos perecen al detenerse por completo la actividad respiratoria y cardiaca.

Según Díaz *et al.*, (2000), la continuidad de muchos procesos fisiológicos en los poiquiloterms acuáticos requiere de una zona termal óptima donde las principales funciones del organismo se mantengan y no cambien sustancialmente. Así, el conocimiento y la amplitud de esta zona termal tendrá importantes implicaciones ecológicas y acuículturales

sobretudo para aquellas especies de interés comercial. En este estudio, la TCM_{ax} y la TLISU, no solo contribuyeron en la determinación de los umbrales superiores de temperatura que el estadio juvenil temprano de *O. maya* puede resistir, sino también fueron utilizados para calcular la temperatura óptima de crecimiento ($T_{op}C_{TCM}$ y $T_{op}C_{TLISU}$) y el *preferendum* térmico final (PT_{TCM} y PT_{TLISU}) de la especie, basándose en el modelo de regresión propuesto por Jobling (1981).

Los resultados obtenidos utilizando el valor de TCM_{ax} en el modelo de Jobling (1981), fueron de 28.9 °C para la $T_{op}C_{TCM}$ y de 29.37 °C para el PT_{TCM} , mismos que consideramos elevados para la especie y con los que seguramente no se obtendrían resultados satisfactorios poniéndolos en práctica en situaciones de cultivo al encontrarse dentro de la zona de resistencia de los organismos. No obstante, los resultados obtenidos al sustituir la TLISU en la ecuación de Jobling (1981) muestran valores de $T_{op}C_{TLISU}$ de 24.96 °C y de PT_{TCM} de 24.77 °C, que coinciden con los reportados para la especie por Hanlon y Forsythe (1985). Estos autores logran obtener la talla más grande (5.7 kg) que se ha reportado para *O. maya* bajo condiciones de cultivo manteniendo a los ejemplares a una temperatura de 25 °C. Asimismo, a esta temperatura consiguen reproducir satisfactoriamente a los organismos en cautiverio y cerrar el ciclo de vida durante 4 generaciones teniendo puestas desde 300 hasta 5000 huevos. Resultados similares han sido obtenidos en condiciones de laboratorio por Caamal (2006) quién reportó la producción de juveniles de *O. maya* colocados en una incubadora y mantenidos entre 24 y 25°C. Adicionalmente, si consideramos que el pulpo rojo es un organismo bentónico que se distribuye en una zona por donde atraviesa la masa de agua del Noratlántico Central (North Atlantic Central Water, NACW) con una temperatura de 4 a 20 °C (Defant, 1961), podemos suponer que los valores obtenidos con la TLISU se acercan más a las condiciones de temperatura naturales del organismo.

Los datos estimados en este estudio aportan información muy valiosa para la biología de la especie, contribuyendo en el conocimiento de las condiciones térmicas necesarias para el desarrollo y crecimiento óptimo de los juveniles tempranos de *O. maya* tanto en condiciones naturales como bajo cultivo. Se sabe que en condiciones óptimas, un organismo puede interactuar al máximo en su ambiente cuando son aclimatados cerca de su *preferendum* térmico final (Jobling, 1981) y que este valor coincide con la temperatura requerida para promover el máximo crecimiento de los organismos. En este trabajo se comprueba esta información al haberse encontrado una diferencia de 0.19 °C entre la $T_{op}C_{TLISU}$ y el PT_{TLISU} de *O. maya*, lo que indica que ambos valores efectivamente se ubican casi en la misma temperatura.

Después de este análisis se concluye que el modelo de Jobling (1981) fue un método útil para estimar de manera rápida y confiable la temperatura óptima de crecimiento y el *preferendum* térmico final de *O. maya* una vez que la $TLISU$ y la TCM_{ax} fueron obtenidos. Tomando en cuenta que en los cefalópodos, la temperatura de cultivo es, junto con el alimento disponible, el principal factor que afecta el crecimiento y el ciclo de vida de las especies (Aguado y García, 2002; Klaich *et al.*, 2006; Leporati *et al.*, 2007), estos datos teóricos sugieren mantener en cultivo a los juveniles tempranos en temperaturas alrededor de 25 °C y no mayores a 32 °C. Sin embargo, se propone ampliar la información aquí contenida mediante la realización de otros estudios en los que se cuantifique los efectos de la temperatura en el crecimiento de los individuos, se estime el *preferendum* térmico final de la especie mediante los métodos agudo o gravitacional, así como se defina con exactitud el valor de la temperatura máxima ($TLISU$) y mínima ($TLIIU$) a la cual pueden ser mantenidos estos organismos con la finalidad de tener un cultivo exitoso de este octópodo.

Finalmente, el interés por el tema de la tolerancia térmica ha cobrado auge en los últimos años principalmente a la luz del calentamiento global. Las predicciones sobre las alteraciones en las comunidades de ectotermos marinos debido al cambio climático han hecho necesario el conocimiento de los límites fisiológicos de los organismos en su hábitat natural. De esta manera, las tendencias en el aumento de la temperatura global han hecho que el sector pesquero se esfuerce en definir los intervalos de tolerancia térmica y sus posibles consecuencias en la salud y distribución de los organismos de importancia comercial (Chatterjee *et al.*, 2004). Este fenómeno global ha alterado el régimen de las temperaturas acuáticas, ocasionando cambios en la distribución geográfica de muchos ectotermos marinos (Pörtner, 2002). Asimismo, se tiene registrado y se espera en los próximos años, un continuo incremento de la temperatura de la superficie terrestre al haber una mayor absorción de la radiación infrarroja (Roca, 2005). Los efectos del cambio climático no solo repercuten en las actividades humanas sino el sistema biótico mundial, implicando riesgos para la agricultura, la ganadería, la pesquería y los ecosistemas nativos. En este sentido, los ecosistemas marinos han resultado particularmente perturbados, viéndose afectados principalmente las tasas de supervivencia y crecimiento, y la edad de reproducción de las especies (Pörtner, 2002).

Por su ubicación geográfica, la Península de Yucatán es particularmente vulnerable a los efectos del cambio climático, principalmente por las tormentas tropicales y huracanes caribeños que la afectan y que son fenómenos sensibles al clima regional y muy probablemente también a su cambio (Roca, 2005). El estudio realizado por Roca (2005) revela datos interesantes sobre las posibles temperaturas medias de la superficie del océano en la Península de Yucatán hasta el año 2100. Utilizando los valores históricos de temperatura media de la superficie del océano a partir del registro de Reynolds (2002), dicho trabajo logra predecir los escenarios de temperatura y precipitación para algunas zonas de la Península. De acuerdo a sus resultados se prevé que en los próximos años la temperatura del

océano alrededor de esta zona aumentará de 1.5 hasta 3.5°C a una profundidad que va desde 0 a 1 km.

Considerando que el pulpo rojo *O. maya* se distribuye a lo largo de la Península de Yucatán, este organismo podría estar expuesto a cambios graduales en la temperatura del agua en los próximos años, sin embargo si esto ocurriera, según el modelo de Roca (2005), no presentaría un peligro potencial para esta especie debido a que la temperatura letal superior (32°C) esta lejos de ser alcanzada por este fenómeno y a que la gradualidad en la que se presentarían los cambios permitirían la aclimatación lenta de los organismos.

El pulpo rojo *O. maya* es un molusco con un alto potencial económico que se sitúa entre las especies marinas de mayor demanda comercial en nuestro país, constituye una de las principales pesquerías del Golfo de México y una de las actuales especies de interés acuicultural en el estado de Yucatán; de aquí la importancia de determinar los límites de tolerancia de los organismos mediante los métodos de la TCM_{ax} y TCM_{in} , los cuales permiten establecer las condiciones máximas y mínimas de temperatura en las cuales esta especie puede sobrevivir. Asimismo, la estimación de su temperatura preferencial y óptima de crecimiento, es de gran importancia ya que de esta manera podemos seleccionar los sitios de cultivo y las condiciones térmicas más apropiadas para ello. Los aspectos relacionados con la tolerancia y resistencia a la temperatura que en este estudio fueron dilucidados, enriquecen la información sobre la biología térmica de la especie y pueden ser de gran utilidad para lograr satisfactoriamente su cultivo alcanzando crecimientos óptimos y evitando altas mortalidades.

La producción de pulpo de mayor talla generada a través de un proceso de engorda, permitirá al sector artesanal lograr mejores precios de venta al entregar individuos vivos en los lugares

de crianza, mientras que el sector empresarial recibiría el beneficio económico de colocar en el mercado un producto de mayor valor comercial. Sin embargo, en este estado de la República, el cultivo comercial del pulpo es aún un negocio de rentabilidad baja y de alto riesgo, debido principalmente a los costos altos y variables (Murguía *et al.*, 2007). Un factor de riesgo para el cultivo de estos organismos es la temperatura de aclimatación y de mantenimiento, la cual deberá estar enfocada a garantizar aceleradas tasas de crecimiento y a evadir altas mortalidades por cambios en este factor. Esto, junto con una adecuada alimentación, contribuirá a la producción continua de organismos lo cual favorecerá en la disminución de los costos y riesgos de esta actividad.

Finalmente, el desarrollo del cultivo de especies endémicas como *O. maya* también presentará ventajas económicas al generar actividades productivas para el mercado interno y externo a mayor escala de lo que es posible con las pesquerías artesanales, por las exigencias de los volúmenes productivos y la calidad de la producción que exigen los mercados externos, y a su vez presenta ventajas conservacionistas ya que el cultivo disminuirá la presión sobre las poblaciones naturales de esta especie.

CONCLUSIONES

a) Se identificaron y describieron 7 respuestas conductuales al estrés térmico en los juveniles tempranos de *O. maya*: estable E, regurgitación R, manto globular MG, tentáculos enroscados TE, erección del manto EM, expulsión de la tinta ET y muerte M.

b) Se determinó como punto final o crítico de la Temperatura Crítica Máxima (TCM_{ax}) la conducta de expulsión de la tinta ET y como punto final de la Temperatura Crítica Mínima (TCM_{in}) la conducta de tentáculos enroscados TE.

c) La TCM_{ax} estimada fue de $35.82\text{ °C} \pm 0.85$, la TCM_{in} fue de $17.74\text{ °C} \pm 1.21$, la temperatura de muerte máxima (TL_{max}) fue de $41.41\text{ °C} \pm 2.02$. y la temperatura de muerte mínima (TL_{min}) en los juveniles tempranos de *O. maya* fue de $10.18\text{ °C} \pm 1.06$.

d) La TCM_{ax} y la TCM_{in} así como la posible temperatura letal (TL_{ISU}) no tuvieron efectos significativos ($p > 0.05$) en el crecimiento y la supervivencia de los juveniles tempranos de esta especie.

e) Se estimó una $T_{opC_{CTM}}$ de 28.96 °C , un PT_{CTM} de 29.37 °C , una $T_{opC_{TLISU}}$ de 24.96 °C y finalmente un PT_{TLISU} de 24.77 °C a través del modelo propuesto por Jobling (1981) para estimar teóricamente la temperatura de crecimiento óptimo y el *preferendum* térmico final de las especies acuáticas.

LITERATURA CONSULTADA

- Addo-Bediako, A., Chown, S and Gaston, K. 2000. Thermal tolerance, climatic variability and latitude. Proc. R. Soc. Lond. B. 267: 739-745.
- Aguado, F. and García, B. 2002. Growth and food intake models in *Octopus vulgaris* Cuvier (1797): influence of body weight, temperature, sex and diet. Aquaculture International. 10:361-377.
- Badillo, M. 2003. Bioenergética y Temperatura Crítica Máxima de *Bathygobius ramosus*, Ginsburg 1947. Tesis de Maestría. Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología. UNAM. 66pp.
- Becker, D.C and Genoway, G.R. 1979. Evaluation of the critical thermal maximum for determining thermal tolerance of freshwater fish. Env. Biol. Fish. 4: 245-256.
- Beitinger, T. L, Bennett, W.A and McCauley, R.W. 2000. Temperature Tolerances of North American Freshwater Fishes Exposed to Dynamic Changes in Temperature. Environmental Biology of Fishes. 58 (3): 237-275.
- Beitinger, T.L and Bennett, W.A. 2000. Quantification of the role of acclimation temperature in temperature tolerance of fishes. Environmental Biology of Fishes. 58: 277-288.
- Caldwell, R.L. 2005. An Observation of Inking Behavior Protecting Adult *Octopus bocki* from Predation by Green Turtle (*Chelonia mydas*) Hatchlings. Pacific Science. 59 (1): 69-72
- Cardoso, F., Villegas, P., and Estrella, C. 2004. Observaciones sobre la biología de *Octopus mimus* (Cephalopoda: Octopoda) en la costa peruana. Rev. Perú Biol. 2: 45-50.
- Chatterje, N., Pal, A., Manush, S., Das, T. and Mukherjee. 2004. Thermal tolerance and oxygen consumption of *Labeo rohita* and *Cyprinus carpio* early fingerlings acclimated to three different temperatures. Journal Thermal of Biology. 29: 265-270.
- Cherry, D.S., Dickson, K.L., Cairns, J., Stauffer, J.R. 1977. Preferred, Avoided, and Lethal Temperatures of Fish During Rising Temperature Conditions. J. Fish. Res. Board Can. 34: 239-246.

- Chung, K.S. 2001. Critical thermal maxima and acclimation rate of the tropical guppy *Poecilia reticulata*. *Hidrobiología*. 462: 253-257.
- CONAPESCA-ITESM. 2002. Características generales, aspectos oceanológicos y geográficos del pulpo. SAGARPA. 175 pp.
- Cortés, G. 2006. Patrones de distribución de la avifauna de la Península de Yucatán. Tesis de Licenciatura (Biólogo). Facultad de Ciencias, UNAM, México. 103 pp.
- Cortéz, T., González, A.F and Guerra, A. 1999. Growth of cultured *Octopus mimus* (Cephalopoda: Octopodidae). *Fisheries Research*. 40: 81-89.
- Das, T., Pal, A.K., Chakraborty, S.K.; Manush, S.M., Chatterjee, N., and Mukherjee, S.C. 2004. Thermal tolerance and oxygen consumption of Indian Major Carps acclimated to four temperatures. *Journal of Thermal Biology*. 29: 154-163.
- Das, T., Pal, A.K., Chakraborty, S.K.; Manush, S.M., Shau, N.P., and Mukherjee, S.C. 2005. Thermal tolerance, growth and oxygen consumption of *Labeo rohita* fry (Hamilton, 1822) acclimated to four temperatures. *Journal of Thermal Biology*. 30: 378-383.
- Debnath, D., Pal, A.K., Sahu, N.P., Baruah, K., Yengkokpam, S., Das, T., and Manush, S.M. 2006. Thermal tolerance and metabolic activity of yellowtail catfish *Pangasius pangasius* (Hamilton) advanced fingerlings with emphasis on their culture potential. *Aquaculture*. 258: 606-610.
- Defant, A. 1961. *Physical Oceanography*. Pergamon Press, Elmsford, N.Y. Vol. I. p. 217.
- DeRusha, R.H., Forsythe, J.W, DiMarco, F.P and Hanlon, R.T. Alternative Diets for Maintaining and Rearing Cephalopods in Captivity. *Laboratory Animal Science*. 39: 306-312.
- Diaz, F. and Buckle, L.F. 1999. Effect of the critical thermal maximum on the preferred temperatures of *Ictalurus punctatus* exposed to constant and fluctuating temperatures. *Journal of Thermal Biology*. 24: 155-160.

- Díaz, F., Re, D., Medina, Z., Re, G., Valdez, G. and Valenzuela, F. 2006. Thermal preference and tolerance of green abalone *Haliotis fulgens* (Philippi, 1845) and pink abalone *Haliotis corrugata* (Gray, 1828). *Aquaculture Research*. 37: 877-884.
- Díaz, F., Río Portilla, M., Sierra, E., Aguilar, M., and Re-Araujo, D. 2000. Preferred temperature and critical thermal maxima of red abalone *Haliotis rufescens*. *Journal of Thermal Biology*. 25: 257-261.
- Díaz, F., Sierra, E., Re, A.D., and Rodríguez, L. 2002. Behavioral thermoregulation and critical thermal limits of *Macrobrachium acanthurus* (Wiegman). *Journal of Thermal Biology*. 27: 423-428.
- Domínguez, P., Gaxiola, G. y Rosas, C. 2004. Alimentación y Nutrición de Moluscos Cefalópodos: Avances Recientes y Perspectivas Futuras. In: Cruz Suárez, L.E., Ricque Marie, D., Nieto López, M.G., Villarreal, D., Scholz, U. Y González, M. 2004. Avances en Nutrición Acuícola VII. Memorias del VII Simposium Internacional de Nutrición Acuícola. 16-19 Noviembre, 2004. Hermosillo, Sonora, México.
- Fanjul, M.L., Hiriart, M. y Fernández de Miguel, F. 1998. *Biología Funcional de los Animales*. Editores Siglo Veintiuno. México, D.F. 571pp.
- Ford, T. and Beitinger, T.L. 2005. Temperature tolerance in the goldfish *Carassius auratus*. *Journal of Thermal Biology*. 30: 147-152.
- Forsythe, J. and Hanlon, R. 1980. A closed marine culture system for rearing *Octopus joubini* and other large egged benthic octopods. *Lab. Anim. Sci.* 14:137-142.
- Forsythe, J. and Hanlon, R. 1988. Effect of temperature on laboratory growth, reproduction and life span of *Octopus bimaculoides*. *Marine Biology*. 98: 369-379.
- Forsythe, J., Walsh, L., Tuk, P. and Lee, P. 2000. Impact of the temperature on juvenile growth and age at first egg-laying of the Pacific reef squid *Sepioteuthis lessoniana* reared in captivity. *Marine Biology*. 138: 103-112.
- Galbreath, P.F., Adams, N., and Martin, T. 2004. Influence of heating rate on measurement of time to thermal maximum in trout. *Aquaculture*. 241: 587- 599.

- Hall, D.N. 1956. Ink ejection by Cephalopoda. *Nature*. 4510: 663.
- Hanlon, R.T. and Forsythe, J.W. 1985. Advances in the laboratory culture of octopuses for biomedical research. *Laboratory Animal Science*. 35: 33-40.
- Hanlon, R.T. and Wolterding, M.R. 1989. Behavior, body patterning, growth and life history of *Octopus briareus* cultured in the laboratory. *Am. Malacol. Bull.* 7(1): 21-45.
- Hatfield, E. 2000. Do some like it hot? Temperature as a possible determinant of variability in the growth of the Patagonian squid, *Loligo gahi* (Cephalopoda: Loliginidae). *Fisheries Research*. 47: 27-40.
- Hecht, T., 1994. Behavioural thermoregulation of the abalone, *Haliotis midae*, and the implications for intensive culture. *Aquaculture* 126, 171-181.
- Hernández, M., Bückle, F., Guisado, C., Barón, B., Estavillo, N. 2004. Critical thermal maximum and osmotic pressure of the red sea urchin *Strongylocentrotus franciscanus* acclimated at different temperatures. *Journal of Thermal Biology*. 29: 231-236.
- Hofmann, N. and Fischer, P. 2002. Temperature Preferences and Critical Thermal Limits of Burbot: Implications for Habitats Selection and Ontogenetic Habitat Shift. *Transactions of the American Fisheries Society*. 131: 1164-1172.
- Hopkin, R.S, Qari, S., Bowler, K., Hyde, D., and Cuculescu, M. 2006. Seasonal thermal tolerance in marine Crustacea. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 331: 74-81.
- Hutchison, V.H. 1961. Critical thermal maxima in salamanders. *Physiol. Zool.* 34: 92: 125.
- Iglesias, J., Sánchez, F., Otero, J. y Moxica, C. 1999. Cultivo del pulpo (*Octopus vulgaris*, Cuvier) : Situación actual, Problemas y Perspectivas. Instituto Español de Oceanografía. Foro Internacional de la Conservación de Productos de la Pesca de Galicia. 311-320 pp.

- INP. 2003. Evaluación de la población de pulpo (*Octopus maya*) en la península de Yucatán, durante la temporada de veda 2002. *Reporte interno del Instituto Nacional de la Pesca*, México. 16 p.
- INP-SAGARPA. 2003. Evaluación de la población de pulpo (*Octopus maya*) en la península de Yucatán 2003. *Reporte interno del Instituto Nacional de la Pesca*, México. 13 p.
- Jackson, G. 2004. Cephalopod growth: historical context and future directions. *Marine and Freshwater Research*. 55: 327-329.
- Jobling, M. 1981. Temperature tolerance and the final preferendum-rapid methods for the assessment of optimum growth temperatures. *Journal of Fish Biology*. 19: 439-455.
- Jobling, M. 1994. *Fish Bioenergetics*. Chapman & Hall. Fish and Fisheries Series 13. 309 pp.
- Joll, L.M. 1977. Growth and food intake of *Octopus tetricus* (Mollusca: Cephalopoda) in aquaria. *Australia Journal of Marine and Freshwater Research*. 28:45-56.
- Jörg Urban, H. 1994. Upper temperature tolerance of ten bivalve species off Peru and Chile related to El Niño. *Marine Ecology Progress Series*. 107: 139-145.
- Jost, J and Helmuth, B. 2006. Thermal tolerance of *Geukensia demissa*: The effect of daily maximum temperatures on growth and mortality. University of South Carolina. 33-45 pp.
- Klaich, M.J., Ré, M., and Pedraza, S. 2006. Effect of temperature, sexual maturity and sex on growth, food intake and gross growth efficiency in the "pulpito" *Octopus tehuelchus* (D'Orbigny, 1834). *Journal of Shellfish Research*. 25: 979-986.
- Kivivuori, L.A y Lahdes, E. 1996. How to measure the thermal death of *Daphnia*? A comparison of different heat tests and effects of heat injury. *Journal of Thermal Biology*. 21:305-311.
- Lanza-Espino, G. 2001. Características fisicoquímicas de los mares de México. Instituto de Geografía, UNAM. 149 pp.
- Leporati, S., Pecl, G., Semmens, J. 2007. Cephalopod hatchling growth: the effects of initial size and seasonal temperatures. *Mar. Biol*. 151: 1375-1383.

- Lutterschmidt, W.I and Hutchison, V.H. 1997. The critical thermal maximum: history and critique. *Can. J. Zool.* 75: 1561-1574.
- Lutterschmidt, W.I. and Hutchison, V.H. 1997. The critical thermal maximum: data to support the onset of spasms as the definitive end point. *Can. J. Zool.* 75: 1553-1560.
- Melzner, F., Bock, C. and Pörtner, H. 2006. Critical temperatures in the cephalopod *Sepia officinalis* investigated using in vivo ^{31}P NMR spectroscopy. *The Journal of Experimental Biology.* 209: 891-906.
- Moltschaniwskyj, N.A., Hall, K., Lipinski, M., Marian, J.E. Nishiguchi, M., Sakai, M., Shulman, D.J., Sinclair, B., Sinn, D.L., Staudinger, M., Van Gelderen, R., Villanueva, R. and Warnke, K. 2007. Ethical and welfare considerations when using cephalopods as experimental animals. *Rev. Fish. Biol. Fisheries.* 17:155-476.
- Mora, C. and Maya, M. 2006. Effect of the rate of temperature increases of the dynamic method on the heat tolerance of fishes. *Journal of Thermal Biology.* 31: 337-341.
- Mora, C. and Ospina, A. F. 2001. Tolerance to high temperatures and potential impact of sea warming of reef fishes of Gorgona Island (tropical eastern Pacific). *Marine Biology.* 139: 765-769.
- Munguía, A., Quintal, M.I y Pereyra, A. 2007. El pulpo en Yucatán. Un recurso natural para el desarrollo regional sustentable de la región costera. 12° Encuentro Nacional de la AMECIDER. 19 pp.
- Ospina, A. and Mora, C. 2004. Effect of body size on reef fish tolerance to extreme low and high temperatures. *Environmental Biology of Fishes* 70: 339–343.
- Paladino, F.V, Spotila, J. R, Schubauer, J. P and Kowalski, K. T. 1980. The critical thermal maximum: A technique used to elucidate physiological stress and adaptation in fishes. *Rev. Can. Biol.* 39: 115-122.
- Pascual, E. 1978. Crecimiento y alimentación de tres generaciones de *Sepia officinalis* en cultivo. *Inv. Pesq.* 42: 421-442.

- Pérez, E., Díaz, F. and Espina, S. 2003. Thermoregulatory behavior and critical thermal limits of the angelfish *Pterophyllum scalare* (Lichtenstein)(Pisces: Cichlidae). *Journal of Thermal Biology*. 28: 531-537.
- Pörtner, H.O. 2002. Climate variations and the physiological basis of temperature dependent biogeography: Systemic to molecular hierarchy of thermal tolerance in animals. *Comparative biochemistry and physiology. Part A. Molecular and Integrative Physiology*. 132 (4): 739-761.
- Rajaguru, S. 2002. Critical thermal maximum of seven estuarine fishes. *Journal of Thermal Biology*. 27: 125-128.
- Rajaguru, S. 2002. Thermal resistance time of estuarine fishes *Etroplus suratensis* and *Therapon jarbua*. *Journal of Thermal Biology*. 27: 121-124.
- Re, A. D., Díaz, F., Sierra, E., Rodríguez, J. and Pérez, E. 2005. Effect of salinity and temperature on thermal tolerance of brown shrimp *Farfantepenaeus aztecus* (Ives) (Crustacea, Penaeidae). *Journal of Thermal Biology*. 30: 618-622.
- Roca, E. 2005. Cambio climático en México: Escenarios de Temperatura y Precipitación para la Península de Yucatán. Tesis de Licenciatura. Física. Facultad de Ciencias, UNAM. 60 pp.
- Rodnick, K., Gamperl, A., Lizars K., Bennett, M., Rausch, R.N y Keeley, E. 2004. Thermal tolerance and metabolic physiology among redband trout populations in south-eastern Oregon. *Journal of Fish Biology*. 64: 310-335.
- Rosas, C., Caamal, C., Cázares, R., Rodríguez, D., Romero, M., and Chay, D. 2006. Manual preeliminar para el cultivo del pulpo *Octopus maya*. Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación, Facultad de Ciencias, UNAM. Sisal, Yucatán. 36 pp.
- Rodríguez, C., Carrasco, J., Arronte, J., and Rodríguez, M. 2006. Common octopus (*Octopus vulgaris* Cuvier, 1797) juvenile ongrowing in floating cages. *Aquaculture*. 254: 293-300.

- Searle, T., Roberts, R., and Lokman, P. 2006. Effect of temperature on growth of juvenile blackfoot abalone, *Haliotis iris* Gmelin. *Aquaculture Research*. 37: 1441-1449.
- Segawa, S. and Nomoto, A. 2002. Laboratory growth, feeding, oxygen consumption and ammonia excretion of *Octopus ocellatus*. *Bulletin of Marine Science*. 71: 801-813.
- Selong, J.H., McMahon, T.E., Zale, A.V., Barrows, F.T., 2001. Effect of temperature on growth and survival of bull trout, with application of an improved method for determining thermal tolerance in fishes. *Trans. Am.Fish. Soc.* 130, 1026– 1037.
- Simms, A. Y. Preferencia y tolerancia térmica de juveniles *Pterophyllum scalare*, Pisces: Cichlidae 1998. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F. 40 pp.
- Solís Ramírez, M y Chávez, E. 1985. Evaluación y Régimen Óptimo de Pesca del Pulpo en la Península de Yucatán, México. *Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología*.
- Urban, H. J. 1994. Upper temperature tolerance of ten bivalve species off Peru and Chile related to El Niño. *Marine Ecology Progress Series*. 107:139-145.
- Van Heukelem, W.F. 1977. Laboratory maintenance, breeding, rearing, and biomedical research potential of the Yucatan octopus (*Octopus maya*). *Laboratory Animal Science*. 27: 852-859.
- Vidal Zepeda R. 2005. Las regiones climáticas de México. Instituto de Geografía, UNAM, México. 213 pp.
- Villanueva, R. 1994. Decapod crab zoeae as food for rearing cephalopod paralarvae. *Aquaculture*. 128: 143-152
- Zar, Jerrold H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Cuarta edición. Prentice Hall. Upper Saddle River, New Jersey. 931 pp.