



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

**ADAPTACIONES FISIOLÓGICAS DE *Octopus maya* A UN INCREMENTO
GRADUAL DE LA TEMPERATURA: TERMOPREFERENCIA, VENTANA TÉRMICA Y
CONSUMO DE OXÍGENO.**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS
(Biología Marina)

PRESENTA:

ERIKA ESCALANTE GARNELO

TUTOR PRINCIPALES:

Dr. Carlos Rosas Vázquez – UMDI SISAL, UNAM

COMITÉ TUTOR:

Dra. Maite Mascaró Miquelajauregui – UMDI SISAL, UNAM

Dra. Cristina Pascual Jiménez – UMDI SISAL, UNAM

Dra. Ana Denisse Re Araujo – CICESE

Dr. Fernando Díaz Herrera – CICESE

Sisal, Yucatán, Septiembre, 2019



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.



ADAPTACIONES FISIOLÓGICAS DE *Octopus maya* A UN INCREMENTO GRADUAL DE LA TEMPERATURA: TERMOPREFERENCIA, VENTANA TÉRMICA Y CONSUMO DE OXÍGENO.

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS
(Biología Marina)

PRESENTA:

ERIKA ESCALANTE GARNELO

TUTOR PRINCIPALES:

Dr. Carlos Rosas Vázquez – UMDI SISAL, UNAM

COMITÉ TUTOR:

Dra. Maite Mascaró Miquelajauregui – UMDI SISAL, UNAM

Dra. Cristina Pascual Jiménez – UMDI SISAL, UNAM

Dra. Ana Denisse Re Araujo – CICESE

Dr. Fernando Díaz Herrera – CICESE

Unidad Académica Sisal, 2019

AGRADECIMIENTOS

Agradecer a la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) que por muchos años me refugió, ayudo a crecer y me enseñó tanto de la vida.

Al Posgrado de Ciencias del Mar y Limnología (PCMyL-UNAM) por la oportunidad y las facilidades para poder continuar mi formación académica. Y por el apoyo para asistir al XVI Congreso Latinoamericano de Ciencias del Mar COLACMAR y XVI Seminario Nacional de Ciencia y Tecnología del Mar SENALMAR en Santa Marta, Colombia. A todo el personal por el apoyo brindado, resolver todas las dudas y los trámites para culminar mi trabajo.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por otorgarme la beca que durante dos años hizo posible la realización de la maestría.

El apoyo del proyecto PAPIIT-UNAM IN2 19116 que bajo la responsabilidad del Dr. Carlos Rosas Vázquez, me dieron el apoyo para finalizar esta tesis.

Mi infinito agradecimiento al Dr. Carlos Rosas Vázquez, por aceptarme dentro de su grupo de trabajo, darme la oportunidad y confianza, por explicarme las dudas en más de una ocasión, toda la pasión y conocimiento que me transmitió sobre los pulpos y la vida, por sus consejos, apoyo, infinita paciencia y por nunca dejar de creer en mí. Doc lo logramos!!!!

A mi comité tutorial, la Dra. Ana Dennisse Re, la Dra. Maite Mascaró, la Dra. Cristina Pascual y el Dr. Fernando Díaz. Gracias a cada uno de ustedes por su paciencia, por comparirme parte de sus amplios conocimientos para llevar a cabo este trabajo. Sobre todo la confianza y la amistad brindada por parte de cada uno de ustedes, muchas muchas gracias.

A la M. en C. Claudia Caamal por todo su apoyo desde el montaje de los experimentos y uso de todo. Mil gracias también por ser una gran persona, escucharme en todo momento y su amistad brindada.

A mi primera familia sisaleña doña Silvia, don Antoni, Adre y Adriano por abrir su enorme corazón y dejarme entrar, por hacerme sentir en casa y por estar siempre conmigo. Muchas gracias los quiero muchísimo.

A toda mi segunda familia sisaleña por estar conmigo y cuidarme en todo momento los Puc Tzuc. Lo quiero mucho.

A mis amigos, por todos los momentos que hemos pasado juntos y pasaremos Lili, Adri, Pau, Xani, Karen, Magui, Nelly, Pedrito, Estefy, Anaid, Dani, Yaz, Artur, Goyo, Jes, Tona, Charly, Xochitl, Albaro, Martín, Giulia, Gemma por esos ánimos, enseñarme tanto, porras y actitud positiva que dan a mi vida.

DEDICATORIA

Con especial cariño dedicada a mi hermosa madre Elizabeth Garnelo, mi hermana Yadira y mi guapo sobrino Ángel, por todo tu apoyo, cariño y se el pilar que hace seguir en todo momento. Los quiero mucho.

A Leopoldo Puc Tzuc por ser mi pareja, mi apoyo, creer en todo momento. Por estos hermosos recuerdos que estamos construyendo. Por estar a mi lado en las buenas y malas. Compartir alegrías y enojos. No dejarme caer, apoyar mis locuras y quererme con todo. Por todo esto y mucho más te amo mi cabecita...

INDICE

1	RESUMEN	- 11 -
2	INTRODUCCIÓN	- 13 -
2.1	Generalidades de <i>O. maya</i>	- 15 -
2.2	Plataforma de la Península de Yucatán (PY).....	- 17 -
2.3	Tolerancia térmica	- 19 -
2.4	Balance energético	- 23 -
3	PREGUNTA.....	- 26 -
4	HIPÓTESIS.....	- 26 -
5	OBJETIVO GENERAL.....	- 26 -
5.1	Objetivos particulares.....	- 26 -
6	MATERIAL Y MÉTODOS	- 27 -
6.1	Origen de los juveniles de <i>O. maya</i>	- 27 -
6.1.1	Primer experimento	- 28 -
6.1.2	Segundo experimento	- 28 -
6.2	Tolerancia térmica	- 30 -
6.3	Ventana térmica	- 32 -
6.4	Intervalo de tolerancia térmica	- 32 -
6.5	Crecimiento y sobrevivencia	- 32 -
6.6	Consumo de oxígeno (MO_2 ; $mg\ O_2\ g\ pv^{-1}\ h^{-1}$).....	- 33 -
6.7	El Q_{10}	- 34 -
6.8	Balance energético parcial	- 35 -
6.8.1	Producción (P).....	- 35 -
6.8.2	Tasa respiratoria (R)	- 35 -
6.9	Análisis Estadísticos	- 36 -
7	RESULTADOS	- 38 -

7.1	Tolerancia térmica	- 38 -
7.2	Ventana térmica	- 40 -
7.3	Intervalo de tolerancia térmica (ITT)	- 40 -
7.4	Primer experimento	- 41 -
7.4.1	Crecimiento y supervivencia	- 41 -
7.4.2	Consumo de oxígeno (MO_2 ; $mg\ O_2\ g\ pv^{-1}\ h^{-1}$)	- 43 -
7.4.3	Q_{10}	- 44 -
7.4.4	Balance energético parcial	- 45 -
7.5	Segundo experimento	- 47 -
7.5.1	Crecimiento y supervivencia	- 47 -
7.5.2	Consumo de oxígeno (MO_2 ; $mg\ O_2\ g\ pv^{-1}\ h^{-1}$)	- 49 -
7.5.3	El Q_{10}	- 51 -
7.5.4	Balance energético parcial	- 52 -
7.5.5	Asimilación (As)	- 53 -
8	DISCUSIÓN	55
9	CONCLUSIONES	69
10	BIBLIOGRAFÍA	71

ÍNDICE DE FIGURAS

Fig. 1. Muestra el gradiente de temperatura vertical a lo largo de la consta de la plataforma de la PY. Mostrando en un cuadro la zona de surgencia de verano, en la región de Cabo Catoche, Quintana Roo, con una isoterma de 23°C (Tomada de Enriquez et al., 2013).	- 18 -
Fig. 2. Diseños experimentales aplicados para evaluar los efectos de la exposición a temperatura constante vs incrementos gradual de temperatura. A) Diseño experimental 1 pulpos sometidos a temperatura constante (18, 25 y 30°C) e incremento gradual de 25°C hasta 30°C. B) Diseño experimental 2 pulpos sometidos a incremento gradual de temperatura de 18 hasta 32°C. Las flechas en azul indican a los animales del grupo A que fueron muestreados después de los 5 días de exposición al cambio de temperatura (R_{rut} , R_{ICA} y TCE) mientras que las flechas en color rosa el consumo de oxígeno (R_{rut}) durante la elevación de temperatura al grado siguiente. Las estrellas de color rojo indican los momentos de muestreo en los animales del grupo B se midieron los efectos de una exposición por 5 d a 18°C y posteriormente los efectos acumulados durante la exposición al incremento gradual de temperatura cuando alcanzaron los 28°C en la tolerancia térmica.....	- 29 -
Fig. 3. Tubo de PVC de 4 m de largo y 20 cm de diámetro que se utilizó para determinar los U_{cmin} en los pulpos juveniles de <i>O. maya</i> aclimatados a temperaturas constantes y expuestos a un incremento gradual de ésta (R_1 y R_2).	- 31 -
Fig. 4. Cámaras respirométricas utilizadas para medir la tasa metabólica de los pulpos juveniles de <i>O. maya</i> aclimatados a temperaturas constantes y graduales.	- 34 -
Fig. 5. Umbrales críticos máximos (U_{cmax}) con cirulos rellenos y mínimos (U_{cmin}) en círculos sin relleno, de juveniles de <i>O. maya</i> expuestos a temperaturas constantes e incremento gradual (rampas 1 y 2). Diferentes letras indican diferencias significativas ($p < 0.05$) entre experimentos. Promedio \pm DS en °C. -	39 -
Fig. 6. Ventana térmica de juveniles de <i>O. maya</i> aclimatados a temperatura constante (18, 25 y 30°C) durante 59 días. Límites de la ventana dados como $U_{cmax} + DS$ y $U_{cmin} - DS$. Área total calculada 272.5°C.	- 40 -
Fig. 7. Intervalo de tolerancia (ITT) para los juveniles de <i>O. maya</i> expuestos a temperatura constante y dos cambios graduales (R_1 y R_2). * Medido a 30°C (R_1) y medido a 18 y 28°C (R_2).	- 41 -
Fig. 8. Tasa de crecimiento específico (TCE) en % día-1, para los juveniles de <i>O. maya</i> expuestos a temperaturas constantes (18, 25 y 30°C) y rampa 1 (medido a 30°C).	- 42 -
Fig. 9. Porcentaje de sobrevivencia para los juveniles de <i>O. maya</i> expuestos a temperaturas constantes (18, 25 y 30°C) y un incremento gradual en rampa 1 (25 a 30°C).	- 42 -
Fig. 10. Consumo de oxígeno ($mg O_2 h^{-1} gpv^{-1}$) de juveniles de <i>O. maya</i> expuestos a tres temperaturas constantes (18, 25 y 30°C) y una exposición de aumento gradual (R_1). Se determinó el consumo de oxígeno de rutina (R_{rut}) e incremento de calor aparente (R_{ICA}). Rombos valores promedios.....	- 44 -
Fig. 11. Valores de Q_{10} para los juveniles de <i>O. maya</i> expuestos a temperaturas constantes (18, 25 y 30°C) y un incremento gradual en R_1 (medido a 30°C).....	- 44 -

- Fig. 12. Consumo de oxígeno, expresado como porcentaje del consumo de oxígeno total (R_{total}) en juveniles de *O. maya* expuestos a dos temperaturas constantes (18 y 25°C) y a un aumento gradual de la temperatura (R1; medido a 30°C). % R_{rut} : puntos claros; % de incremento de calor aparente (R_{ICA}): puntos oscuros..... - 45 -
- Fig. 13. Asimilación (A_s ; $J g ps^{-1} día^{-1}$) en juveniles de *O. maya* expuestos a tres temperaturas constantes (18, 25 y 30°C) y un aumento gradual (R1; medido a 30°C). Energía invertida en el consumo de oxígeno total (R_{total} : puntos); energía destinada a la producción (P: líneas inclinadas). - 46 -
- Fig. 14. Variaciones del peso vivo de juveniles de *O. maya* registrado durante la exposición a la R2 (A). La línea continua indica la variación promedio de todos los animales. Nótese que los datos corresponden a los mismos individuos medidos en diferentes momentos del experimento. (B) Modelo GAM que indica la probabilidad del comportamiento del cambio de peso de los pulpos durante la exposición a un incremento gradual de temperatura a razón de 1°C/5 d..... - 47 -
- Fig. 15. Tasa de crecimiento específico (TCE) en % $día^{-1}$, para los juveniles de *O. maya* expuestos a incremento de temperatura de 8 a 32°C. Valores dados como medianas + cuartiles. - 48 -
- Fig. 16. Supervivencia (%) de los juveniles de *O. maya* expuestos a un incremento gradual de temperatura desde 18°C hasta 32°C (R2). Entre paréntesis, los días transcurridos durante el experimento. - 49 -
- Fig. 17. (A) Consumo de oxígeno de rutina (R_{rut}) (líneas diagonales) e incremento de calor aparente (R_{ICA})(cruces) en mg de $O_2 g pv^{-1} h^{-1}$ de juveniles de *O. maya* expuestos a un cambio gradual (R2; 18 a 32°C). Valores dados como promedio \pm DS. (B) Modelo GAM que indica la probabilidad del comportamiento del consumo de O_2 de los pulpos durante la exposición a un incremento gradual de temperatura a razón de 1°C/5 d. - 50 -
- Fig. 18. Consumo de oxígeno de rutina (R_{rut}) en $mg O_2 pulpo^{-1} h^{-1}$ antes (5 días en la temperatura de aclimatación; líneas horizontales punteadas) y después (horas después de que la temperatura fue elevada 1°C; líneas diagonales) en juveniles de *O. maya* expuestos a un incremento gradual (R2). Valores dados como promedio \pm DS. * Diferencias significativas ($P<0.05$). - 51 -
- Fig. 19. Valores de Q_{10} para los juveniles de *O. maya* expuestos a un incremento gradual de la temperatura de 18 a 32°C. Se muestran los valores de compensación (puntos) y los valores mayores a 2 (tabiques) mostrado entre las dos líneas y mayores a 3 de no compensación (sombreados con puntos) por arriba de la segunda línea..... - 52 -
- Fig. 20. Porcentaje de consumo de oxígeno total (R_{total}) en juveniles de *O. maya* aclimatados a un cambio gradual de temperatura (R2). Se determinó el % de consumo de oxígeno de rutina (R_{rut}) (puntos claros) e incremento de calor aparente (R_{ICA}) (puntos oscuros)..... - 52 -
- Fig. 21. Asimilación (A_s) en $J g ps^{-1} día^{-1}$ en juveniles de *O. maya* aclimatados a un cambio gradual de 1°C/5 días (R2). Se determinó como la energía gastada en el consumo de oxígeno total (R_{total})(puntos) y la energía destinada a la producción (P) (líneas horizontales). - 53 -
- Fig. 22. Intervalos de tolerancia térmica (ITT) de diferentes especies de crustáceos, peces y moluscos que fueron expuestos a variaciones de temperatura. Estos organismos se localizan en zonas tropicales (fondo

claro) y templadas (fondo oscuro), que habitan áreas estuarinas e intermareales. Crustáceos H.c, Hemigrapsus crenulatus (Cumillaf et al., 2016); M.r Adulto, *Macrobrachium rosenbergii* (Manush et al., 2004); M.r Pos Larva y M.r Juvenil, *M.rosenbergii* (Díaz Herrera et al., 1998); M.a, *Macrobrachium acanthurus* (Díaz et al., 2002); L.v poslarva y L.v Juvenil, *Litopenaeus vannamei* (Kumlu et al., 2010); P.p Adulto, *Portunus pelagicus* (Qari and Aljarari, 2014); L.d, *Libinia dubia* (Noyola et al.,2015); C. si, *Callinectes similus* (Noyola et al.,2015); C.sa, *Callinectes sapidus* (García-Rueda 2017); peces O.c, *Ocyurus chrysurus* (Noyola et al.,2015); C.u, *Centropomus undecimalis* (Noyola et al., 2015); D.l Juvenil, *Dicentrarchus labrax* (Dülger et al., 2012); P.p, larva, *Pangasius pangasius*.(Debnath et al., 2006); moluscos O.m* juvenil, *Octopus maya* (Presente estudio); O.m** juvenil ,*O.maya* (Noyola et al., 2013a); O.m***juvenil, *O.maya* (García-Rueda, 2017); M.c b, *Melongena corona bispinosa* (Noyola et al.,2015); S.p, *Strombus pugilis* (Noyola et al.,2015). 61

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Tolerancia térmica ($U_{c_{max}}$ y $U_{c_{min}}$) de juveniles <i>O. maya</i> expuestos a temperaturas constantes e incremento gradual (rampas 1 y 2). Promedio \pm DS en $^{\circ}C$	39
Tabla 2. Crecimiento de los juveniles de <i>O. maya</i> . Muestra los pesos iniciales, finales en gramo peso vivo (g pv), sobrevivencia (%) y TCE (% día ⁻¹) del primer experimento. Diferentes letras indican diferencias significativas ($p < 0.05$) entre experimentos. Valores dados como promedio + DS. *Medido en 30 $^{\circ}C$.-	43
Tabla 3. Balance energético parcial en juveniles de <i>O. maya</i> aclimatados a tres temperaturas constantes (18, 25 y 30 $^{\circ}C$) y un cambio gradual (R1). Se determinó como la energía (J g ps ⁻¹ día ⁻¹) del consumo de oxígeno total (R_{total}) y la energía destinada a la producción (P). Se evaluó el porcentaje de la asimilación (As) destinada R_{total} y P. Valores dados como promedio \pm DS.....	46
Tabla 4. Balance energético parcial en juveniles de <i>O. maya</i> aclimatados a un cambio gradual de 1 $^{\circ}C$ cada 5 días (R2). Se determinó como la energía (J g ps ⁻¹ día ⁻¹) del consumo de oxígeno total (R_{total}) y la energía destinada a la producción (P). Se evaluó el porcentaje de la asimilación (As) destinada R_{total} y P. Valores dados como promedio \pm DS.	54
Tabla 5. Tolerancia térmica de diversas especies de crustáceos, moluscos y peces aclimatados a diferentes temperaturas. Valores promedio + DS.....	58

1 RESUMEN

En México *Octopus maya* o pulpo rojo es una especie de gran importancia para la producción pesquera. Gracias a esta especie actualmente nuestro País ocupa el tercer lugar mundial con alrededor de 30 mil Ton anuales. La temperatura es un factor ambiental clave que afecta la fisiología, el comportamiento y la ecología de la gran mayoría de los organismos acuáticos incluidos los pulpos. En la plataforma costera adyacente a la Península de Yucatán se presenta una surgencia estacional de verano que funciona como un mecanismo de regulación de la temperatura en las zonas en que habita *O. maya* y los organismos que interactúan con esta especie. El presente estudio fue dirigido a conocer los ajustes fisiológicos, energéticos y conductuales que los juveniles de *O. maya* deben de desplegar después de un cambio gradual de temperatura. Para hacer esto se evaluó la tolerancia térmica, el crecimiento, la sobrevivencia, el consumo de oxígeno y el balance energético parcial de juveniles de pulpo expuestos a 18, 25 y 30°C constante y a incrementos graduales de temperatura de 1°C cada 5 días, de 25 a 30°C (Rampa 1) y de 18 a 32°C (Rampa 2). El crecimiento y sobrevivencia fue afectado tanto por la temperatura a la cual fueron expuestos y por el tiempo de exposición. Los animales expuestos a un incremento gradual de 25 a 30°C (R1) mostraron metabolismos de rutina e ICA similares a los obtenidos en animales mantenidos en 25°C, lo cual mostro que los juveniles de *O. maya* tienen mecanismos de ahorro de energía que podrían favorecer el crecimiento. Los pulpos que fueron expuestos a un incremento de 18 a 32°C mostraron un aumento en la producción de biomasa conforme aumentó la temperatura. Se observó que la temperatura donde las respuestas fisiológicas óptimas se localiza en el intervalo de 22 a 26°C. Al exceder la temperatura a 27°C el consumo de oxígeno, el crecimiento y la sobrevivencia fueron alterados indicando que temperaturas mayores de este umbral son perjudiciales para esta especie de pulpo.

Abstract

In Mexico *Octopus maya* is the most important species for fisheries, maintaining the third place at global level. Temperature is one of the most important environmental factors because of it depends the biochemical reactions that at the end affects the physiology of the aquatic organisms. In the Yucatan Peninsula (YP) there is an upwelling that exert a control over the thermal condition of the benthic communities where the octopus live. Thanks to this upwelling, the thermal regime that octopus population is experience is between 22 to 26°C over the year, suggesting that this octopus species could be adapted to a relatively narrow thermal range. To evaluate the thermal plasticity of *O. maya* the present study was dedicated to evaluate the physiological adjustments of the juveniles when exposed to constant (18, 25, 30°C) and variable thermal regimes (25 to 30°C, Ramp 1; and 18 to 32°C, Ramp 2). Results showed that growth rate and survival were affected by thermal regimes; animals exposed at Ramp 1 maintained their metabolic rate independently of the increments of temperature showing that these mechanisms could be used to save energy, favouring the growth rate. In other hand, growth rate of juveniles exposed to Ramp 2 increased according to temperature showing that there is an umbral around 27°C. Temperatures higher than 27°C provoked a reduction on growth rate and survival suggesting that this species is well adapted to live in relatively low temperatures. In this sense the present study demonstrated that the optimal thermal regime for this species is located between 22 and 26°C, thanks to the compensatory mechanisms that have this octopus species to save energy.

2 INTRODUCCIÓN

En el medio acuático los organismos viven en condiciones permanentemente cambiantes, tanto en el tiempo como en el espacio, viéndose influenciados por cambios bruscos en factores físicos, químicos y biológicos (Botello et al., 2010). Dentro de estos factores se destacan las corrientes, la salinidad, la concentración de oxígeno, la temperatura, las interacciones intra e interespecíficas, entre otros.

En la actualidad una de las preocupaciones dentro del cambio climático es el aumento de la temperatura ya que en tan solo 132 años se muestra un promedio global de aumento de 0.89°C. Para los océanos un mayor calentamiento se muestra cerca de la superficie (0-700m), absorbiendo más del 60 % del calor. Se prevé un aumento a corto plazo en las temperaturas medias estacionales y anuales, donde será mayor para los trópicos y subtropicales del hemisferio norte. Para los primeros 100m de profunda será de 0.6 hasta 2°C. (IPCC, 2013). Esto modificará áreas de distribución, actividades estacionales, migraciones, disponibilidad de alimento, rendimiento de los organismos (crecimiento, reproducción) abundancia e interacción con otras especies (Pörtner et al., 2008; IPCC, 2013).

Todo esto presenta grandes desafíos para los organismos ya que la temperatura es un factor ambiental clave que afecta la fisiología, el comportamiento y la ecología de todos los organismos, particularmente de los ectotermos (Sokolova, 2013). Para ellos la temperatura corporal depende de forma importante de la temperatura del agua, siendo un factor que afecta prácticamente todos sus niveles de organización biológica, desde la velocidad de difusión molecular, las reacciones bioquímicas, como también la permeabilidad de las membranas, la degradación y síntesis de las estructuras, la función celular, los tejidos y los órganos (Guderley and St-Pierre, 2002). Así mismo, gobierna la tasa metabólica, lo que repercute de manera directa en el

crecimiento, la sobrevivencia, el rendimiento, la alimentación (Jobling, 1994; Cumillaf et al., 2016), el desarrollo, la distribución (Prosser, 1991) y el ciclo de vida (Forsythe et al., 2001).

No obstante, los ectotermos acuáticos, a lo largo del proceso evolutivo, han desarrollado mecanismos que les permiten soportar en mayor o menor medida los cambios de temperatura, utilizando características morfológicas, conductuales, fisiológicas y bioquímicas que en su conjunto forman parte de la batería adaptativa que les ha permitido permanecer en un ambiente en particular (Pörtner, 2006). Estos ajustes proporcionan a los organismos una plasticidad fisiológica, lo que es particularmente importante en ectotermos que experimentan regularmente amplias fluctuaciones de temperatura (Buckley et al., 2001).

Dentro de estos organismos ectotermos se encuentra el pulpo *Octopus maya*. Siendo la temperatura es un factor importante que explica e influyen de manera considerable sobre su distribución, desarrollo, crecimiento, reproducción, calidad de la progenie, el tiempo del desove y la conversión del alimento (Rosas et al., 2006; Tello et al., 2011; Noyola et al., 2013a, 2013b; Gamboa-Álvarez et al., 2015; Juárez et al., 2015, 2016; Caamal-Monsreal et al., 2016; Sanchez-García et al., 2017).

Como se ha demostrado en los diferentes estudios realizados esta especie de pulpo es sensible a temperaturas. Sin embargo, muestra una mayor vulnerabilidad cuando está es mayores de 27°C, a lo largo de su ciclo de vida. Durante la etapa embrionaria se ha observado que embriones mantenidos en 18, 22, 26 y 30°C, mostraron un óptimo desarrollo entre 22 y 26°C indicando que más allá de esta temperatura la condición fisiológica de los embriones se ve alterada influyendo directamente en la vida de los embriones (Caamal-Monsreal et al., 2016). Estos resultados fueron corroborados posteriormente al exponer a los embriones a un incremento de la temperatura de 1°C cada 5 días de 24 a 30°C (rampa). Se observó que por arriba de 27°C la tasa metabólica y los mecanismos de defensa antioxidante se ven afectadas en tal magnitud que impiden el desarrollo adecuado de los organismos (Sanchez-García et al., 2017).

En los juveniles se ha observado que el mayor crecimiento puede ser obtenido en los animales mantenidos entre 18 y 22°C, y que los animales prefieren una temperatura de 23.4°C. En ese

estudio se reportó también una ventana térmica con una tolerancia térmica de 210°C y un óptimo desempeño en el rango de 22 y 26°C (Noyola et al., 2013a, 2013b).

También, se ha evaluado el desempeño de los juveniles de *O. maya* provenientes de hembras con diferente historia térmica. En ese estudio las hembras fueron expuestas a una disminución gradual de la temperatura de 31 a 24°C de 1°C cada 5 días, mientras que otro grupo fue mantenido en 24°C constante (Juárez et al., 2015). Los resultados mostraron que las hembras estresadas por alta temperatura desovan la mitad de los huevos producidos por las hembras control (24°C) y que los embriones provenientes de las hembras estresadas eran de un tamaño menor al registrado en los embriones de las hembras control. También se observó que los juveniles provenientes de las hembras estresadas crecieron menos que los juveniles de hembras control y que posiblemente esa menor tasa de crecimiento esté relacionada con la tasa metabólica; los juveniles procedentes de hembras estresadas presentaron una tasa metabólica del doble de los juveniles procedentes de hembras control, lo que sugirió que factores epigenéticos podrían estar teniendo algún papel en la característica morfológica y fisiológica de embriones y juveniles de *O. maya* expuestos a un estrés por temperatura (Juárez et al., 2016).

Considerando lo anterior y ante el escenario del cambio climático, existen elementos para pensar que variaciones en la temperatura del agua que ingresa a la plataforma adyacente a la Península de Yucatán (PY), donde se distribuye *O. maya*, podrían provocar cambios en las poblaciones pesqueras modificando su rango de distribución, el hábitat, las rutas de migración, las actividades estacionales, la alimentación, la reproducción, la abundancia, así como también la interacción con otras especies (IPCC) y su ciclo de vida (Pörtner and Peck, 2010); modificando los sitios tradicionales de pesca y la disponibilidad de organismos, aspectos que son considerados claves en la economía de la Península de Yucatán (PY) (Salas et al., 2006, 2009; Cabrera et al., 2012; Gamboa-Álvarez et al., 2015; Noyola et al., 2015).

2.1 Generalidades de *O. maya*

O. maya o pulpo rojo es una especie endémica que se distribuye en aguas someras de la zona costera de la Península de Yucatán desde Ciudad del Carmen, Campeche, hasta Isla Mujeres,

Quintana Roo. Desde que eclosionan son de hábitos holobentónicos (Rosas et al., 2014), prefieren profundidades de 15 brazas (27.4 m), fondos duros y rocosos (Botello et al., 2010). Suelen ocupar conchas vacías de gasterópodos, algunas cuevas existentes o vivir entre rocas coralinas distribuidas en manchones. Entre los caracteres que más distinguen a esta especie, está la presencia de una mancha u ocelo oscuro y redondo bajo cada ojo, en adultos los ocelos presentan una porción central más clara, por lo que también se conoce como “pulpo cuatro ojos” (Solís-Ramírez et al., 1997).

Para desplazarse o defenderse de sus depredadores utilizan sus ocho brazos y por contracción del manto pueden lanzar agua a propulsión a través del sifón dándole la posibilidad de impulsarse rápidamente o lanzar una nube de tinta que confunde a su posible depredador y así escapar; también pueden cambiar rápidamente la textura, color de piel y posición, confundiéndose con el fondo marino (Martínez-Martínez, 2012).

Su reproducción depende de la zona de distribución a lo largo de la Península de Yucatán, en la zona central y oriental se lleva a cabo durante todo el año, con un máximo en los meses más fríos, mientras que en la zona occidental es restringida a los meses más fríos (Angeles-Gonzalez et al., 2017). Es una especie semélpara, las hembras realizan un único desove anual, de aprox. 1 500 a 2 000 huevos, los cuales tienen un tamaño aprox. de 17 mm de longitud y 4.5mm de ancho, son colocados en racimos pegados a las paredes de la oquedad donde se encuentre. La hembras se dedica exclusivamente al cuidado de los huevecillos, no se alimenta ni sale de su cueva, los limpia y protege con ayuda de sus brazos y sifón, durante cerca de dos meses o el tiempo que dura el desarrollo embrionario dependiendo de la temperatura (Van Heukelem, 1983; Caamal-Monsreal et al., 2016; Sanchez-García et al., 2017). Las hembras mueren después de la eclosión de los neonatos. Las crías tienen desarrollo directo, ya que poseen muchas de las características anatómicas y conductuales propias de un adulto. (Solís-Ramírez, 1967; Botello et al., 2010).

O. maya tiene un rápido crecimiento (Solís-Ramírez y Chávez, 1986), y su fuente principal de energía son las proteínas (Rosas et al., 2007). Es una especie carnívora con una alimentación compuesta principalmente de crustáceos (cangrejos), moluscos (almejas y caracoles), peces pequeños y en condiciones de alimento escaso o por desventaja competitiva pueden ser

caníbales; esto es mucho más acentuado en los juveniles que en los adultos. Son depredadores activos, aunque también se les puede considerar como oportunistas, a su vez es depredado por grandes peces como meros y pargos siendo importantes para su dieta (Botello et al., 2010).

Dentro de los recursos pesqueros, junto con el pulpo patón *Octopus vulgaris*, el pulpo rojo *O. maya* es uno de los recursos pesqueros más importantes para los estados de Yucatán, Campeche y Quintana Roo, representando el 98% de la producción pesquera a nivel nacional de pulpo y el cuarto por su valor, se ubica en el séptimo lugar de los productos que se exportan a Italia, España, Japón y Estados Unidos donde posee una gran demanda y alto costo. Para la PY es una gran fuente de empleo para más de 15 000 pescadores y miles de personas de los distintos sectores productivos. El pulpo rojo es la principal especie con mayor valor comercial representando el 80% de la captura total de esos tres estados y además es de alta demanda en el mercado europeo por su calidad, tamaño y por la textura de su carne (Botello et al., 2010; SAGARPA, 2015, 2016). De igual forma, *Octopus maya* es objeto de muchos análisis taxonómicos; debido a la gran plasticidad fenotípica que presenta, lo que sí es evidente es la existencia de una población limitada a la Península de Yucatán (Juárez et al., 2012).

2.2 Plataforma de la Península de Yucatán (PY)

La Península de Yucatán se localiza entre el Mar Caribe y el Golfo de México, dos ecosistemas comunicados a través del Canal de Yucatán, por donde pasa la corriente de chorro conocida como la Corriente de Yucatán (CY). Esta corriente, además del viento, modula la hidrodinámica y la temperatura sobre la plataforma de la Península de Yucatán (PY), llevando distintas masas de agua desde el Mar Caribe, con temperaturas más frías, entre 16 y 20°C, de una profundidad de 150 a 200 m, y ricas en nutrientes sobre la zona oriental de la Plataforma de la PY (Fig.1) (Merino, 1997; Salmerón and Aguirre, 2003; Enriquez et al., 2013). Esta masa de agua ingresa por Cabo Catoche durante la primavera y el verano, es más intensa y ocupa la capa inferior de la Plataforma de la PY ayudando a disminuir la temperatura, ya que está incrementa por el flujo de humedad y el aire cálido de la atmosfera (Zavala-Hidalgo et al., 2006; Enriquez et al., 2010). La CY funciona

como un mecanismo de regulación de la temperatura en las zonas en que habita *O. maya* y los organismos que interactúan con esta especie (Enriquez et al., 2010, 2013; Noyola et al., 2015).

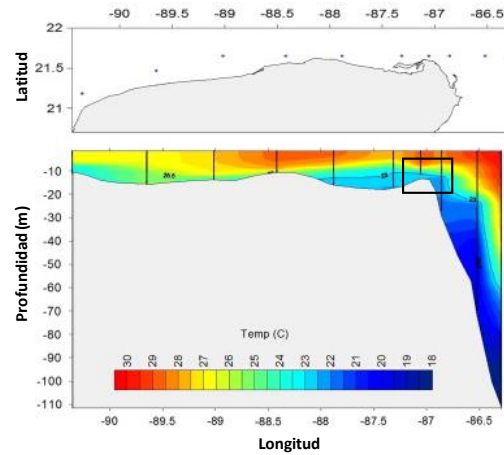


Fig. 1. Muestra el gradiente de temperatura vertical a lo largo de la consta de la plataforma de la PY. Mostrando en un cuadro la zona de surgencia de verano, en la región de Cabo Catoche, Quintana Roo, con una isoterma de 23°C (Tomada de Enriquez et al., 2013).

La PY puede ser dividida en dos zonas: la zona oriental, frente al estado de Yucatán, donde la temperatura es controlada por la surgencia estacional y la zona occidental, frente al estado de Campeche que no recibe la influencia de la surgencia. La temperatura del agua superficial en la zona oriental se encuentra entre 23 y 27.5°C, mientras que en la zona occidental puede alcanzar los 30°C. Las aguas más calientes (> 26°C) dominan la región costera del norte de la PY y aguas más frías fuera de la costa y la parte oriental (Enriquez et al., 2013). Sin embargo, durante el otoño e invierno los frentes fríos atmosféricos mezclan la columna de agua sobre la plataforma (Zavala-Hidalgo et al., 2006), lo que ayuda a disminuir la temperatura en la zona occidental de la PY.

Las condiciones climáticas en la región son definidas por tres estaciones climáticas a lo largo de un ciclo anual: secas de marzo a mayo; lluvias de junio a octubre y de tormentas y frentes fríos provenientes del noreste de Estados Unidos en otoño e invierno (Nortes), de noviembre a febrero, los cuales son vientos fuertes, secos y fríos que mezclan el agua y sustraen calor a la superficie. Adicionalmente, una temporada de huracanes que ocurre aproximadamente entre junio y noviembre. Esta variabilidad climática ocasiona que las características físico-químicas del agua marina experimenten cambios asociados a la estacionalidad ambiental (Monreal-Gómez et al., 2004; Pech-Pool et al., 2010; Zavala-Hidalgo et al., 2014; Angeles-Gonzalez et al., 2017).

2.3 Tolerancia térmica

Los estudios de los límites de tolerancia térmica son de importancia ya que proporcionan información detallada sobre las condiciones reflejando las adaptaciones de los organismos resultado de su historia evolutiva. Los ecólogos tienen interés en los límites térmicos ya que la distribución y abundancia de las especies requiere información sobre la capacidad fisiológica y de los mecanismos subyacentes (Terblanche et al., 2011). El estudio de la tolerancia térmica en *O. maya* nos ayuda a comprender mejor el efecto de la temperatura a lo largo de su ciclo de vida. Así como la sensibilidad de esta especie a cambios de temperatura que se ven reflejados en su distribución, crecimiento, sobrevivencia y su desempeño (Noyola et al., 2013b, 2013a; Gamboa-Álvarez et al., 2015; Juárez et al., 2015, 2016; Caamal-Monsreal et al., 2016; Sanchez-García et al., 2017).

La tolerancia térmica es el intervalo de temperaturas dentro del cual un individuo crece y se reproduce, adaptando los mecanismos fisiológicos para asegurar el uso eficiente de la energía. Este intervalo de temperaturas está representado como un polígono térmico o ventana térmica, el cual es un área, reportado en °C, que permite conocer los límites de tolerancia y resistencia de los organismos, también, como han evolucionado para colonizar ambientes específicos y cómo toleraría cambios en el ambiente que se encuentran (Cumillaf et al., 2016). Todo eso basado en respuestas de comportamiento ante la exposición a altas y bajas temperaturas, y considerando distintas temperaturas de aclimatación previas (Reynolds y Casterlin, 1979). El polígono térmico se construye a partir de conocer los límites de tolerancia superiores e inferiores están dados por los umbrales críticos máximos y mínimos (UC), estos son los que determinan tanto los límites de la zona de resistencia o zona pejus y el rango en el cual pasan de la zona pejus a letal o pesimus (Reynolds and Casterlin, 1979; Pörtner, 2006; Sokolova et al., 2012).

La temperatura crítica aguda (TC), determinada a partir de un incremento o disminución rápido de la temperatura usualmente de $1^{\circ}\text{C min}^{-1}$ (Reynolds y Casterlin, 1979; Lutterschmidt y Hutchison, 1997; Angilletta et al., 2002; Terblanche et al., 2011) corresponde con el umbral crítico (UC) o temperatura crítica, las cuales es una transición a un modo de metabolismo anaeróbico, por lo tanto, separan al Pejus de la condición pésima que los organismos experimentan en

condiciones extremas, el cual determina el paso de una condición con estrés moderado a otra con estrés severo (Portner, 2010; Sokolova et al., 2012). Debido a que en temperaturas superiores o inferior al umbral crítico (UC) el tiempo de permanencia es crítico y la sobrevivencia limitada (Rezende et al., 2014) ese otro intervalo se puede definir como zona letal.

Así, para poder establecer cuándo un organismo está realmente aclimatado, además de utilizar a la tolerancia térmica como indicador (Claussen, 1980), será también indispensable establecer los ajustes a diferentes niveles de la organización biológica que los organismos despliegan hasta alcanzar un estado fisiológico similar al que se encontraban antes de un cambio de temperatura.

En años recientes ha sido propuesta una nueva forma de categorizar el estado fisiológico de los organismos acuáticos en máxima aclimatación (Pörtner, 2010). Estas categorías fueron propuestas con el fin de establecer la forma en que la temperatura podría estar modulando el desempeño de los ectotermos utilizando como eje principal el hecho de que la aclimatación está dada por la capacidad de éstos de llevar suficiente oxígeno a las mitocondrias, el cual servirá para la obtención de la energía necesaria para responder a las demandas de energía a nivel celular, de tejidos y finalmente de todo el animal.

Una explicación o teoría acerca de la tolerancia térmica se da por un desajuste entre la oferta y la demanda de oxígeno a nivel de mitocondria, la cual está relacionada con la eficiencia con la que el sistema respiratorio y circulatorio pueden transportar el oxígeno a las mitocondrias para la producción de ATP y poder suplir las demandas metabólicas, que en conjunto determinan los límites de la tolerancia dado un incremento o disminución de la temperatura a partir de una temperatura óptima para cada especie. Este concepto fue definido por Pörtner (2010) como "Oxygen and capacity limitation of thermal tolerance" (OCLTT) al considerar que la tolerancia térmica es limitada por la capacidad aeróbica de los organismos.

Esta capacidad aeróbica se refleja en el alcance aeróbico también conocido como campo del metabolismo aeróbico (CAM) siendo otro indicador del desempeño biológico de los organismos. El CAM es la capacidad de suministrar oxígeno más allá de una necesidad básica viéndose reflejado en un exceso de energía que es utilizado para la producción de tejido y producción de

gametos. (Sokolova et al., 2012). El CAM es calculado como la diferencia entre la tasa metabólica de mínima o rutina (TMR) y la tasa metabólica máxima (TMM) (Clark et al., 2013; Farell, 2006). En TMR se considera la demanda de energía implicada en el mantenimiento celular de los organismos, además de las funciones básicas de los organismos como la ventilación, circulación y excreción. La TMM es esencial para llevar a cabo procesos mayores como el movimiento, el crecimiento y la reproducción (Sokolova et al., 2012). Así, un valor máximo de CAM representa las condiciones en las que los organismos pueden llevar al máximo todas sus funciones mientras que a medida que éste disminuye esas funciones se reducirán afectando la actividad muscular, el comportamiento, el crecimiento, la reproducción, entre otros. Todo esto converge para formar tres categorías las cuales cuentan con mecanismos conductuales, fisiológicos y moleculares que indican el estado general de los organismos.

Rango óptimo (RO), zona de preferencia térmica (ZPT) o aclimatación en capacidad funcional (ACF).

Para este rango Reynolds y Casterlin (1979) los establecieron como una termorregulación conductual, llamándoles zona de preferencia térmica, siendo la temperatura donde organismos móviles tienden a congregarse o pasar la mayor parte de su tiempo, influenciados por los ajustes fisiológico que se llevaron a cabo durante la aclimatación termal. En este rango el suministro de ATP a través del metabolismo aeróbico es lo suficientemente alto como para cubrir la energía demandada para mantenimiento, actividad, crecimiento, reproducción/ desarrollo. Donde, el alcance aeróbico es alto y la estrategia metabólica implica compensaciones normales en la asignación de energía (Sokolova et al., 2012). En esta zona la disponibilidad de energía es máxima para llevar a cabo todas las funciones fisiológicas, la que se expresa en el máximo campo de actividad metabólica (CAM), máximo crecimiento, mayor eficiencia energética, funciones mitocondriales máximas: citrato sintetasa, indicadores de estrés oxidativo: glutatión peroxidasa, catalasa, colinesterasas y metabolismo anaerobio en niveles bajos, etc. (Pörtner, 2002).

Zona pejus (RPEJ) o zona de resistencia (ZR) o aclimatación en protección (AP)

En esta zona, definida como de resistencia para Reynolds and Casterlin (1979) cuyos límites los forman la temperatura crítica (CT) o UC. En esta zona de pejus la temperatura suele provocar

alteraciones fisiológicas provocando que los costos energéticos asociados al mantenimiento aumentan, esto debido al incremento de las demandas adicionales de energía que los organismos requieren para poner en marcha los mecanismos de protección celular (Portner and Knust, 2007; Portner, 2010), los cuales se activan ante la reducción del CAM, sin embargo aún es positivo, o la desviación de la energía para el mantenimiento (Sokolova et al., 2012). A temperatura dentro de la zona de pejus nos indican los límites de una óptima oxigenación de la hemolinfa y por lo tanto un mal suministro de oxígeno a todo el organismo. Los que se expresan como mecanismos de protección celular, así como también una reducción en la tasa de crecimiento, disminución de la eficiencia energética, factores inducibles por la hipoxia HIF-1; elevados niveles de Lactato y Lactato deshidrogenasa, etc. (Pörtner, 2002).

Zona Pesimus (ZPES) o zona letal (ZL) o aclimatación en reparación (AR).

Esta zona fue llamada como zona letal por Reynolds and Casterlin (1979). En esta zona el ATP producido solo se destina a mantenimiento se presenta un deterioro progresivo del metabolismo aeróbico, entonces el metabolismo cambia a anaerobiosis parcial para suministrar energía y permitir la supervivencia a corto plazo del organismo (Sokolova et al., 2012) En condición pésima los mecanismos de reparación son puestos en marcha y la energía es canalizada esencialmente a mantener vivo al organismo al menos por un tiempo reducido (Angilletta et al., 2002). Los que se expresan como mecanismos de reparación celular, mostrando un crecimiento nulo, proteínas de shock térmico HSP70 activadas, indicadores de estrés oxidativo: glutatión peroxidasa, catalasa, colinesterasas altos, depresión metabólica, metabolismo anaerobio elevado . (Pörtner, 2002).

Las definiciones clásicas de aclimatación establecen que un organismo está completamente aclimatado cuando sus funciones fisiológicas y conductuales se encuentran expresadas de tal forma que le permiten tener un desempeño óptimo en el ecosistema en el que habitan (Prosser, 1991). En este contexto, la aclimatación dependerá de múltiples factores como: la edad, la

temperatura previa, la alimentación, el estado general de salud, la densidad de animales, la salinidad, el oxígeno disuelto, del estadio de desarrollo, ya que cada etapa del ciclo de vida tendrá diferentes mecanismos relativos a esa etapa en particular. En las fases juveniles el crecimiento podría ser una la respuesta más importante, mientras que en los adultos la reproducción y sus consecuencias en la progenie el mejor indicador de la aclimatación.

Aunque la definición de aclimatación ha sido previamente establecida por Fry (1947) como en mantener a los organismos a una cierta temperatura constante, durante un periodo de tiempo suficiente como para “romper” cualquier historial térmico anterior. Existen pocos estudios en los que se haya establecido la forma en que los organismos realizan los ajustes fisiológicos, energéticos y conductuales después de un cambio de temperatura. En general se asume que un periodo de 1 a 3 semanas es suficientemente largo para permitir que los ectotermos acuáticos se ajusten a una nueva temperatura (Clark et al., 2013), la gran diversidad de animales acuáticos, cada uno con sus propiedades biológicas específicas, características anatómicas particulares e historias evolutivas hacen que los periodos de re-ajuste a un cambio de temperatura sea también un aspecto que debería pasar por las particularidades de cada especie. En la mayoría de los trabajos que se han publicado sobre la biología térmica de organismos ectotermos marinos, la aclimatación, se ha hecho en organismos mantenidos en temperaturas que se mantienen constantes.

2.4 Balance energético

El crecimiento es una cualidad de los organismos que garantiza la permanencia de las especies y por ende es fundamental. Por esa razón debería de existir una correspondencia entre crecimiento máximo, Campo de Actividad metabólico (CAM) máximo y preferencia de temperatura, pues de acuerdo con Pörtner (2010) en donde CAM es máximo los organismos tienen disponible la mayor cantidad d energía para ser utilizada en el crecimiento. En tales condiciones, el uso y aprovechamiento de la energía ingerida será muy eficiente permitiendo a los animales aprovechar los nutrientes y su energía para construir biomasa. Sin embargo, la tasa de ingestión, la eficiencia de conversión del alimento y por consiguiente su crecimiento de los organismos se puede ver afectada cuando la temperatura se encuentra fuera del optimo (Peng et al., 2014).

La medición del consumo de oxígeno (VO₂) en los organismos acuáticos es un método para evaluar las respuestas del efecto y la extensión del estrés fisiológico, que ciertas combinaciones de factores ambientales, como la temperatura, la salinidad, la intensidad luminosa y la concentración de oxígeno disuelto, les imponen a los individuos.

Una forma de evaluar esto es utilizando los modelos energéticos, el cual permite evaluar la eficiencia metabólica de la especie y la transformación de la energía, así como analizar el balance entre el gasto y la ganancia de la energía contenida en los componentes del alimento y la capacidad para utilizarlos como combustible, sustancias de reserva y formación de tejido o gametos (Lucas, 1993). La distribución de la energía para el metabolismo y crecimiento en los organismos se puede describir, termodinámicamente mediante la ecuación general del balance de energía propuesta por Grodzinski et al. (1975):

$$I = P + R + N + H$$

Donde (I) es la energía ingerida a través del alimento consumido. (P) es la fracción de la energía que corresponde al campo de crecimiento en los organismos juveniles o producción de gametos en los adultos. (R) es la porción de la energía que se canaliza en los procesos de respiración y la locomoción entre otros. (H) es la porción de energía ingerida que se pierde como heces y (N) es la parte de la energía asimilada, que se excreta como productos nitrogenados.

Utilizando la ecuación es posible obtener información de los diferentes procesos involucrados en el flujo de energía de los organismos tanto desde una perspectiva integral como únicamente a través de la evaluación de algunos de sus elementos, según sea el caso. La cantidad de energía absorbida del alimento puede ser calculada como $Ab = I - H$ y la cantidad de energía asimilada como: $A = P + R$, donde $A = I - (H + N) = Ab + N$.

Para los cefalópodos aún son pocos los trabajos realizados utilizando modelos bioenergéticos. Dentro de esos trabajos se muestran las adaptaciones fisiológicas (Wells y Clarke, 1996), evaluación de alimentos para la acuicultura y efecto de la temperatura (André et al., 2009) en *O. maya* (Van Heukelem, W.F., 1976; Aguila et al., 2007; Rosas et al., 2007; Noyola et al., 2013a, 2013b), *Octopus vulgaris* (Katsanevakis et al., 2005; Petza et al., 2006), *Pareledone charcoti* (Daly

y Peck, 2000), *Enteroctopus megalocyathus* (Farías et al., 2009), *Octopus ocellatus* (Segawa y Nomoto, 2002) y *Loligo opalescens* (Vidal et al., 2002).

Estudios recientes llevados a cabo en hembras adultas y embriones de *O. maya* han demostrado que los cambios paulatinos de la temperatura permiten conocer los ajustes fisiológicos y de comportamiento que los organismos son capaces de manifestar (Juárez et al., 2015). Por lo cual en este trabajo nos permitirá conocer los ajustes fisiológicos, energéticos y conductuales que juveniles de *O. maya* despliegan después de someterse a diferentes cambios paulatinos de temperatura. Así, además de que los cambios paulatinos de temperatura se acercan más a la forma en que los organismos enfrentan las alteraciones de la temperatura en el medio natural (Peng et al., 2014) .

3 PREGUNTA

¿Cuáles son los ajustes fisiológicos, energéticos y conductuales que los juveniles de *O. maya* deben de desplegar después de un cambio gradual de temperatura que simula las posibles alteraciones producidas por un escenario en donde la temperatura se incrementa hasta alcanzar el máximo tolerable en una escala de días?

4 HIPÓTESIS

La temperatura mayor a 27 °C provoca alteraciones de la tolerancia térmica asociados a los gastos de energía. Ante un cambio gradual de la temperatura los juveniles tempranos de *O. maya* modificaran los mecanismos de uso de la energía metabólica en tanto ese incremento no rebase el umbral de los 27°C.

5 OBJETIVO GENERAL

Conocer la forma en que un incremento gradual de la temperatura altera el comportamiento termorregulador y los mecanismos de compensación energética de juveniles tempranos de *O. maya*.

5.1 Objetivos particulares

- Conocer los efectos del incremento gradual de la temperatura sobre el comportamiento termorregulador medido a través de la tolerancia térmica y la amplitud de la ventana térmica en juveniles tempranos de *O. maya*.
- Conocer los efectos del incremento gradual de la temperatura sobre el crecimiento, sobrevivencia y balance energético de juveniles tempranos de *O. maya*.

6 MATERIAL Y MÉTODOS

6.1 Origen de los juveniles de *O. maya*

En ambos experimentos se utilizaron un total de doscientos cuarenta juveniles de *O. maya* provenientes de embriones incubados artificialmente y provenientes de hembras silvestres. Las hembras (5 para cada experimento) fueron capturadas en la plataforma continental adyacente (durante los meses de octubre y enero) al puerto de Sisal, Yucatán. Las hembras fueron acondicionadas durante 10 días a las condiciones de laboratorio en presencia de machos, con el fin de garantizar la fecundación. Una vez cumplido ese lapso, las hembras fueron llevadas a la unidad de desove en donde permanecieron aisladas, y en obscuridad hasta el desove. Durante ese periodo los animales fueron alimentados con una pasta semi-húmeda especialmente diseñada para esta especie, la cual se ha probado que tiene los nutrientes adecuados para un mayor crecimiento comparado con solo alimentar con jaiba (Tercero et al., 2015; Caamal-Monsreal et al., 2016). Como refugio para el desove se utilizó una caja de fibra de vidrio con tapa removible la cual permite la obtención fácil de los huevos y su incubación artificial (Rosas et al., 2014).

Las hembras fueron mantenidas durante todo el periodo de maduración final en $24 \pm 1^\circ\text{C}$, oxígeno mayor de 5 mg/L y pH mayor de 8. Los huevos desovados fueron incubados en un sistema artificial mantenido en $24 \pm 1^\circ\text{C}$, sistema de recirculación de agua de mar y aireación constante. La iluminación en el área de incubación se mantuvo con un fotoperiodo de 12:12 luz-obscuridad y una intensidad de 30 lux cm^{-2} . En esas condiciones los embriones se mantuvieron por entre 40 y 50 días hasta la eclosión completa de los desoves. Los juveniles provenientes de la incubadora con diez días de edad fueron individualizados en cajas de 500 ml, las cuales contaban con dos ventanas cubiertas de malla de 5mm en donde se les ofreció un caracol vacío de la especie *Melongena corona bispinosa* como refugio. Esas cajas fueron colocadas en un sistema de recirculación con agua de mar filtrada y con aireación constante. En el sistema, 50% del contenido de agua total de los tanques fue recambiada diariamente con el fin de minimizar el contenido de amonio y otros productos del metabolismo de los pulpos y de la acción bacteriana proveniente de la descomposición del alimento no consumido y las heces (nitritos, nitratos y pH). Los

parámetros fisicoquímicos del agua se monitorearon una vez por semana utilizando un kit para la determinación de los niveles de amonio, nitrito y nitrato (La Motte, Salt Water Aquaculture AQ-4), mientras que la cantidad de oxígeno disuelto, salinidad y temperatura se monitorearon diariamente utilizando un equipo multiparámetro YSI Pro 20.

Antes y durante los experimentos todos los pulpos fueron alimentados dos veces al día (*ad libitum*) con una pasta (mezcla de jaiba, calamar, vitaminas y minerales) especialmente formulada para la alimentación de juveniles de *O. maya* (Martínez et al., 2014). Con el fin de mantener la calidad del agua en las cajas, la materia fecal y los restos de alimento se retiraron dos veces por semana mediante el uso de un sifón.

6.1.1 Primer experimento

Para el primer experimento se utilizaron 120 juveniles de *O. maya* con un peso inicial de 0.27 ± 0.08 g. Los animales fueron separados en cuatro grupos de 30 juveniles cada uno y aclimatados por 59 d a cada una de las siguientes condiciones: 18°C, 25°C y 30°C constantes, y a una Rampa (R1) donde los pulpos fueron sometidos a un incremento gradual de temperatura desde 25°C a 30°C a una tasa de 1°C cada 5 días (Fig 2A). Para el control de la temperatura en condiciones constantes se utilizaron un termorregulador de flujo continuo (Prime chiller Model 268) y para la rampa un calentador sumergible de titanio de 1800 watts acoplado a un sensor con control de temperatura.

6.1.2 Segundo experimento

Con la finalidad de medir como es afectada la tasa metabólica en los pulpos cuando es elevada la temperatura 1°C/5 d se llevó a cabo un segundo experimento en el cual se utilizaron 120 juveniles con un peso inicial de 0.18 ± 0.08 g. Estos animales fueron también individualizados y expuestos al incremento de temperatura, iniciando en 18°C hasta alcanzar los 32°C (R2). La temperatura se mantuvo en el sistema con dos Prime chiller Model 268 y un calentador sumergible de titanio de 1800 W.

En este experimento los juveniles fueron separados en dos grupos: el grupo A con 30 pulpos y el grupo B con 90 pulpos. Del grupo A cada cinco días se tomaron al azar y se les midió el consumo de oxígeno de rutina, ICA y TCE. Los animales del grupo B fueron utilizados para conocer los efectos de la temperatura de exposición en la tolerancia térmica. Estas mediciones se realizaron después de estar a 18°C por 5 días y 5 días después de haber alcanzado los 28°C (Fig.2B).

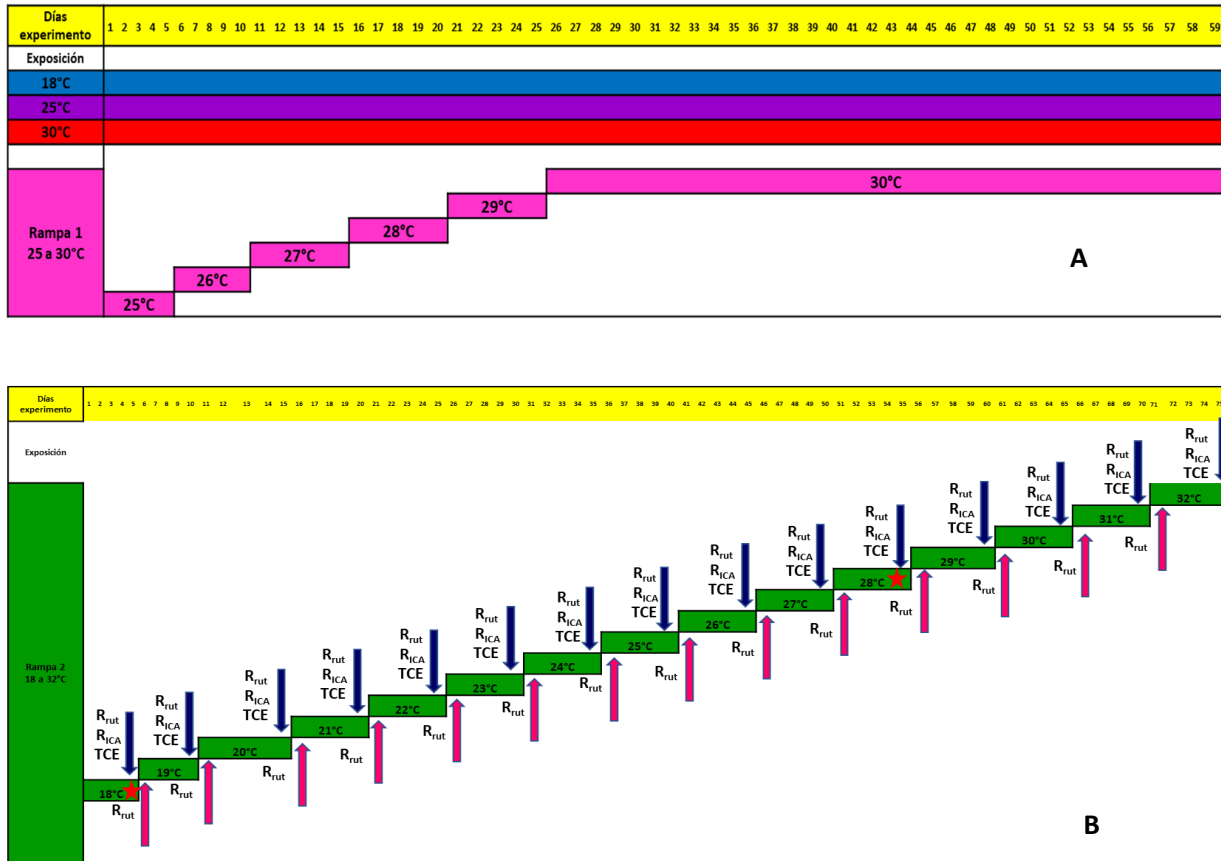


Fig. 2. Diseños experimentales aplicados para evaluar los efectos de la exposición a temperatura constante vs incrementos gradual de temperatura. A) Diseño experimental 1 pulpos sometidos a temperatura constante (18, 25 y 30°C) e incremento gradual de 25°C hasta 30°C. B) Diseño experimental 2 pulpos sometidos a incremento gradual de temperatura de 18 hasta 32°C. Las flechas en azul indican a los animales del grupo A que fueron muestreados después de los 5 días de exposición al cambio de temperatura (R_{rut} , R_{ICA} y TCE) mientras que las flechas en color rosa el consumo de oxígeno (R_{rut}) durante la elevación de temperatura al grado siguiente. Las estrellas de color rojo indican los momentos de muestreo en los animales del grupo B se midieron los efectos de una exposición por 5 d a 18°C y posteriormente los efectos acumulados durante la exposición al incremento gradual de temperatura cuando alcanzaron los 28°C en la tolerancia térmica.

6.2 Tolerancia térmica

La tolerancia térmica fue determinada a partir de la medición de los umbrales críticos mínimos ($U_{C_{min}}$) y máximos ($U_{C_{max}}$) obtenidos de los juveniles de *O. maya* procedentes de ambos experimentos. Esta medición se basó en el principio de que el umbral crítico de los organismos ectotermos puede ser establecido a partir de conocer la temperatura en la que se presenta un desacoplamiento entre el sistema nervioso y muscular (Hutchinson 1957; Lutterschmidt and Hutchison 1997). Este método se basa en el hecho de que cuando los organismos son expuestos a un aumento rápido de la temperatura, lo que se espera es que expresen un límite, el cual será el resultado de la historia térmica previa (aclimatación) y no de mecanismos que hayan podido poner en marcha durante ese incremento (Eme y Bennett, 2009; Terblanche et al., 2011). Estudios previos han demostrado que los valores de U_c son específicos y reflejan fielmente el potencial adaptativo de las especies a la temperatura. En *O. maya* el criterio para conocer los umbrales críticos máximos y mínimos fueron previamente establecidos. El $U_{C_{max}}$ fue determinado como el momento en que los animales arrojan tinta y el $U_{C_{min}}$ cuando enrollan los brazos (Noyola et al. 2013a, b) Para la determinación de $U_{C_{max}}$, los pulpos fueron colocados individualmente en cajas similares a los utilizados para su mantenimiento en las condiciones de exposición a la temperatura. Las cajas fueron sumergidas en un acuario con 25 L de agua de mar a la temperatura a la cual fueron aclimatados. Dentro del acuario se colocó un calentador de 1000 W sujeto a una piedra de aireación y una bomba de agua, con el fin de evitar la formación de celdas de convección y propiciar la difusión del calor de forma homogénea. Los pulpos en las cajas se mantuvieron durante 20 minutos dentro del acuario para eliminar el efecto de la posible manipulación infringida durante el traslado. Después de 20 minutos, la temperatura fue elevada a una tasa de 1°C cada minuto, hasta que los pulpos expulsaban tinta. La temperatura en el interior de la caja fue registrada cada minuto con un termómetro digital modelo DPP400W.

Para la determinación de $U_{c_{min}}$, los animales fueron igualmente expuestos a una reducción de la temperatura de $1^{\circ}\text{C}/\text{min}$. Para hacer eso se utilizó un tubo de PVC de 4 m de largo y 20 cm de diámetro lleno de agua de mar, subdividido en 20 cámaras virtuales, al cual se acopló un enfriador (PolyScience FT25) en uno de sus extremos (Fig. 3). El agua a lo largo del tubo fue aereada con una manguera de microperforada con el fin de evitar la estratificación de la temperatura en la columna de agua. Con el fin de propiciar la formación de un gradiente, en el otro extremo del tubo se colocó un calentador de titanio (Moeller) de 1200 watts. Esto permitió establecer un gradiente con intervalos de variación de 1°C cada 17 cm, aproximadamente (Fig. 3). Cada pulpo se colocó en una caja con dos ventanas de malla de 5 mm, las cuales permitieron un flujo de agua constante al momento que la caja fue desplazada manualmente a lo largo del gradiente. La caja se introdujo en el gradiente a la temperatura de aclimatación de cada pulpo en donde se verificó la temperatura con un termómetro digital infrarrojo (Cooper DPP400W $\pm 1^{\circ}\text{C}$). Una vez hecho esto, la caja se desplazó a una tasa de 1°C por minuto hasta notar que los organismos enroscaron los brazos. Para los pulpos aclimatados en el primer experimento a 18°C el gradiente se calibró de 8°C a 19°C , para los de 25°C de 10°C a 26°C , y para los expuestos a 30°C y Rampa 1 se utilizó un intervalo de 15°C a 31°C . En el segundo experimento el intervalo utilizado para pulpos aclimatados a 18°C (grupo B) fue de 8°C a 19°C y para los que llegaron a 28°C de 13°C a 29°C .



Fig. 3. Tubo de PVC de 4 m de largo y 20 cm de diámetro que se utilizó para determinar los $U_{c_{min}}$ en los pulpos juveniles de *O. maya* aclimatados a temperaturas constantes y expuestos a un incremento gradual de ésta (R1 y R2).

6.3 Ventana térmica

La ventana térmica fue construida con los datos obtenidos de tolerancia térmica ($U_{C_{max}}$ y $U_{C_{min}}$) \pm DS, de los juveniles mantenidos a temperaturas constantes del experimento 1.

6.4 Intervalo de tolerancia térmica

El intervalo de tolerancia térmica (ITT) se calculó como (Noyola et al., 2016):

$$ITT = (U_{C_{max}} + D.S. U_{C_{max}}) - (U_{C_{min}} - D.S. U_{C_{min}})$$

Donde $U_{C_{max}}$ es el Umbral crítico máximo y D.S. $U_{C_{max}}$ es la desviación estándar de la $U_{C_{max}}$ y $U_{C_{min}}$ es Umbral crítico mínimo y D.S. $U_{C_{min}}$ es la desviación estándar de la $U_{C_{min}}$.

6.5 Crecimiento y sobrevivencia

El crecimiento en los juveniles de pulpo *O. maya* para el primer experimento se determinó como resultado del incremento de la biomasa ocurrido durante la aclimatación a las diferentes condiciones experimentales (59 d). En el segundo experimento el crecimiento fue medido cada semana en el grupo A, justamente después de haber medido el consumo de oxígeno. Los cambios en la biomasa de los pulpos fueron registrados en una balanza Ohaus (\pm 0.01g; ARA5210).

El crecimiento fue determinado como la tasa de crecimiento específico (TCE, % día⁻¹) como:

$$TCE, \% \text{ día}^{-1} = (\ln(W_f) - \ln(W_i) / t) * 100$$

Donde:

$\ln(W_f)$ es el logaritmo natural del peso final, $\ln(W_i)$ es el logaritmo natural del peso inicial, y t es la cantidad de tiempo (días) transcurridos.

La sobrevivencia fue determinada en ambos experimentos al finalizar el mes y medio de la aclimatación (Exp. 1), y cada semana (Exp. 2).

6.6 Consumo de oxígeno (MO_2 ; $\text{mg O}_2 \text{ g pv}^{-1} \text{ h}^{-1}$)

El efecto de la temperatura sobre la tasa respiratoria fue medido como consumo de oxígeno de rutina (R_{rut}) e incremento de calor aparente (R_{ICA}) y expresado en $\text{mg de O}_2 \text{ g pv}^{-1} \text{ h}^{-1}$. Para el primer experimento la R_{rut} se midió al final del experimento (45d) mientras que en el segundo experimento la tasa respiratoria fue medida a los pulpos del grupo A antes y después de haberlos sometidos a un cambio de temperatura de 1°C . Para hacer esto, se tomaron 8 pulpos cada cinco días después de haber sido sometidos al cambio temperatura de 1°C , y se les midió el consumo de oxígeno; posteriormente (6 pm) a esos mismos juveniles se les elevó la temperatura 1°C y se siguió la medición del consumo de oxígeno durante 16 horas.

Para medir el consumo de oxígeno de rutina (R_{rut}) los pulpos permanecieron en ayuno por cuatro horas. Después de ese tiempo los animales fueron colocados dentro de cámaras respirométricas en donde permanecieron por 2 h antes de realizar cualquier medición y hasta alcanzar la estabilidad en la tasa respiratoria. Una vez cumplido ese tiempo se realizaron las mediciones del consumo de oxígeno de rutina (R_{rut}). Estas mediciones se realizaron en cámaras de 100 ml conectadas a un sistema de flujo continuo. La diferencia en los valores de oxígeno en el agua a la entrada y salida de las cámaras fue determinada utilizando un sistema de sensores ópticos Oxy-10 mini set (Presens Germany) el cual permitió el registro de la tasa metabólica en todas las cámaras cada minuto. Como control se utilizó una cámara sin organismo la cual sirvió para para corregir el consumo de oxígeno debido a la presencia de microorganismos dentro del sistema (Fig. 4). El sistema fue calibrado para cada temperatura a la que los pulpos fueron aclimatados utilizando agua de mar al 100% de saturación de oxígeno (DO) y 0%. Para hacer esto se utilizó agua de mar aireada por 15 min (saturación) y una solución al 1% meta bi-sulfito de sodio.

El consumo de oxígeno pre y post alimentario fue obtenido como la diferencia entre la concentración de oxígeno a la entrada y a la salida de cada cámara, multiplicada por el flujo de agua y dividido entre el peso húmedo del pulpo ($\text{mg de O}_2 \text{ g pv}^{-1} \text{ h}^{-1}$):

$$\text{VO}_2 = (([\text{O}_2 \text{ entrada, mg L}^{-1}] - [\text{O}_2 \text{ salida, mg L}^{-1}]) \times \text{Flujo (L h}^{-1})) / \text{vivo (g pv)}$$

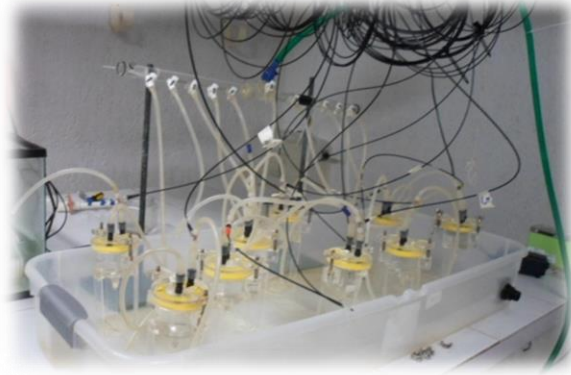


Fig. 4. Cámaras respirométricas utilizadas para medir la tasa metabólica de los pulpos juveniles de *O. maya* aclimatados a temperaturas constantes y graduales.

Después de medir la R_{rut} , se procedió a medir los efectos del alimento en la tasa metabólica de los pulpos (R_{ICA}). Para hacer eso, los pulpos fueron alimentados en las cámaras respirométricas con una ración de 0.5g de alimento/animal, equivalente a la ración diaria proporcionada durante todo el experimento. El R_{ICA} se calculó como la diferencia entre el máximo consumo de oxígeno (R_{max}), registrado después de haber alimentado a los organismos, y el consumo de oxígeno antes de ser alimentados (R_{rut}), ambos en mg de O_2 g pv^{-1} h^{-1}

$$R_{ICA} = (VO_2 R_{max} - VO_2 R_{rut})$$

6.7 El Q_{10}

El Q_{10} es una medida de los efectos de la temperatura sobre el metabolismo, concretamente sobre el consumo de oxígeno. Esta medida se basa en los incrementos que la temperatura produce en las reacciones bioquímicas involucradas en la respiración. Aunque en un principio fue establecida para incrementos de $10^{\circ}C$, el Q_{10} puede ser también calculado a partir de diferencias mayores de $5^{\circ}C$ (Lucas and Watson, 1996). Así, los valores de Q_{10} obtenidos de la tasa de consumos de oxígeno de rutina (R_{rut}) para ambos experimentos fueron calculados utilizando la ecuación de Van't Hoff:

$$Q_{10} = (VO_{2(t2)} / VO_{2(t1)})^{10/(t2-t1)}$$

Donde $VO_{2(t_1)}$ y $VO_{2(t_2)}$ es la tasa de consumo de oxígeno a la temperatura t_1 y t_2 . Se utilizó el criterio de Schmidt-Nielsen (1975) quien estableció 3 escalas posibles para los valores de Q_{10} : de 0 a 1, lo cual indica que hay una sobrecompensación metabólica y que el consumo de O_2 no se modifica de manera significativa al aumentar la temperatura; de 1 a 2, que indica que existen mecanismos de compensación fisiológica que permiten al organismo regular la tasa metabólica dentro de un factor de ± 2 y valores de Q_{10} de 3 o mayor que indican que no hay control sobre la actividad enzimática que participa en el metabolismo.

6.8 Balance energético parcial

Para este trabajo solo se evaluaron la energía canalizada para producción (P) y la tasa metabólica (R), con el fin de calcular la energía canalizada a la asimilación del alimento ingerido: $AS = P + R$. Estos resultados fueron expresados como joules/g pv/h.

6.8.1 Producción (P)

La producción (P) es la formación de tejido corporal total en un intervalo de tiempo y puede ser medida en términos de peso húmedo, peso seco, contenido de nitrógeno o contenido de energía. La energía destinada a la producción (P) fue estimada como:

$$\text{Biomasa (joules ps día}^{-1}\text{)} = (W_f - W_i / t) \times E_t$$

Donde W_f es el peso final, W_i el peso inicial, t es el tiempo (días) y E_t es la energía contenida en los tejidos de *O. maya* (10,100 J g ps^{-1}) (Rosas *et al.*, 2007). Se consideró un contenido de agua del 80% de la biomasa para expresar los datos en peso seco de organismo (Martinez *et al.* 2014). Para la conversión de los resultados de crecimiento en unidades de energía producida se utilizó el coeficiente calórico de 10.1 Kj/g de pulpo (Noyola *et al.* 2013b).

6.8.2 Tasa respiratoria (R)

La tasa respiratoria (R) fue medida como consumo de oxígeno y representa la energía necesaria tanto para el catabolismo como el anabolismo. En ambos experimentos la energía destinada a R_{total} , fue calculada como la suma de la energía utilizada en el metabolismo de rutina (R_{rut}) y la

invertida en las transformaciones mecánicas y bioquímicas del alimento ingerido (R_{ICA}). Para la medición del R_{ICA} se consideró el tiempo (h) necesario para alcanzar el pico máximo de consumo oxígeno después de la alimentación y que los pulpos fueron alimentados dos veces al día durante el experimento:

$$R_{ICA} = [(VO_2 R_{max} - VO_2 R_{rut}) * 2 \text{ (tiempo, h)}]$$

La R se convirtió a unidades de energía utilizando el coeficiente oxalórico de 13.6 J mg de O_2^{-1} consumido (Lucas y Watson, 1996).

6.9 Análisis Estadísticos

Para el análisis de los datos sobre la tolerancia térmica (UC_{max} y UC_{min}), realizó un análisis de varianza (ANOVA), con el fin de identificar la posible existencia de diferencias significativas entre los tratamientos (18°C, 25°C, 30°C constante, 18°C (R2), 28°C (R2) y 30°C (R1)). Posteriormente se utilizó una prueba de Tukey para comparar las diferencias entre cada tratamiento específico.

Análisis del crecimiento y consumo de oxígeno

Primer experimento

- Respecto a TCE (% día⁻¹) se realizó un análisis de ANOVA y posteriormente una Prueba de Tukey ($p < 0.05$).
- Para el consumo de oxígeno se realizó un análisis de varianza (ANOVA) y se tomó como co-variable al peso de los pulpos.

Segundo Experimento

- Los efectos del cambio de temperatura en el peso vivo (g pv) en relación al cambio gradual de la temperatura (5 días) desde 18°C hasta 32°C, se realizó un Modelo General Adictivo (GAM) (no paramétrico). El crecimiento en g pv para una temperatura dada es determinado con el valor estimado de la intersección que es 1.38 y la suma del valor del eje de las ordenadas.

- Para el análisis del consumo de oxígeno se realizó se analizó mediante un modelo GAM (no paramétrico). El consumo de oxígeno para una temperatura dada es determinado con el valor estimado de la intersección que es 0.72 y la suma del valor del eje de las ordenadas.
- Se realizó una prueba de t de Student pareada para comparar el consumo de oxígeno en los pulpos aclimatados por cinco días y después de que se eleva la temperatura 1°C.

Las pruebas se realizaron con ayuda del software estadístico R 3.1.0. (R Core Team, 2014). En todos los casos, se verificó que se cumplieran los supuestos de normalidad, homogeneidad de las varianzas e independencia estadística, mediante la inspección visual de los residuales (Zuur et al., 2007).

7 RESULTADOS

7.1 Tolerancia térmica

Los resultados de la tolerancia térmica obtenidos en los experimentos 1 y 2 fueron analizados de manera conjunta con el fin de mostrar un panorama, lo más completo posible de la forma en que la temperatura modula la ventana térmica de los juveniles de *O. maya* ya sea cuando son mantenidos en condiciones constantes o cuando son expuestos a un incremento gradual de la temperatura. Como se puede apreciar, los umbrales térmicos mínimos formaron dos grupos: uno de los animales aclimatados a 18, 25°C constantes y Rampa (Exp. 2, 18°C) (Intervalo de 11.9 a 12.1°C) y otro por los pulpos expuestos a la rampa 2 (28°C), rampa 1 (30°C) y 30°C constante (Intervalo de 16.8 a 19°C) (Fig. 5; Tabla 1; $P < 0.05$).

Los umbrales máximos también mostraron un aumento con la temperatura de exposición, formando cuatro grupos, con los valores más bajos en los pulpos aclimatados a 18°C constantes ($31.1 \pm 0.75^\circ\text{C}$) y los más altos en los pulpos aclimatados a 30°C constantes ($39 \pm 0.70^\circ\text{C}$) (Fig. 5; Tabla 1; $P < 0.05$). Valores intermedios fueron observados en los pulpos expuestos a 18°C (Rampa 2) y 25°C constante (32.9 a 33.6°C ; $P > 0.05$) y los expuestos a 28 y 30°C en las rampas 2 y 1, respectivamente (36.2 a 37.2°C ; $P > 0.05$) (Fig. 5; Tabla 1).

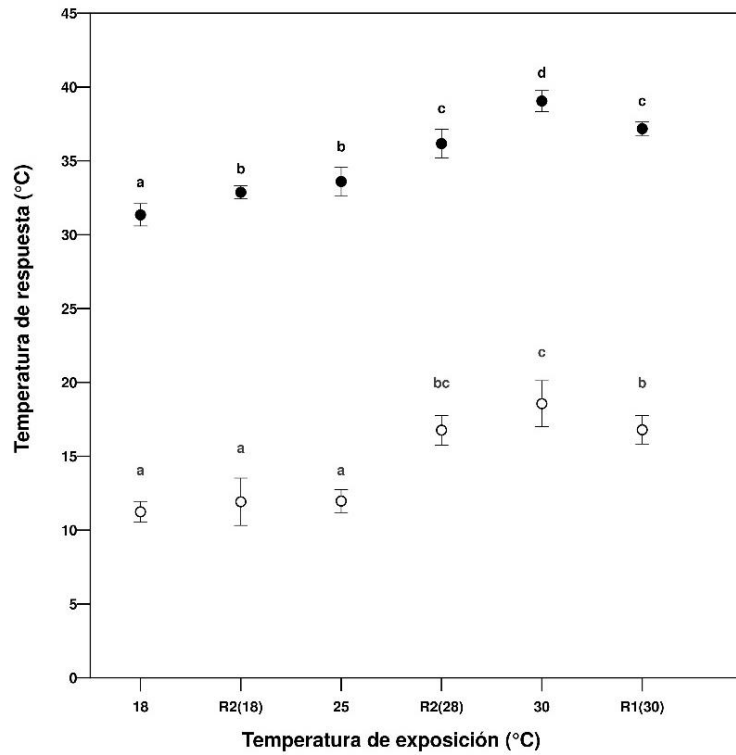


Fig. 5. Umbrales críticos máximos (Ucmax) con círculos rellenos y mínimos (Ucmin) en círculos sin relleno, de juveniles de *O. maya* expuestos a temperaturas constantes e incremento gradual (rampas 1 y 2). Diferentes letras indican diferencias significativas ($p < 0.05$) entre experimentos. Promedio \pm DS en $^{\circ}\text{C}$.

Tabla 1. Tolerancia térmica (Ucmax y Ucmin) de juveniles *O. maya* expuestos a temperaturas constantes e incremento gradual (rampas 1 y 2). Promedio \pm DS en $^{\circ}\text{C}$.

Respuesta al estrés	Temperatura de exposición					
	18°C Constante	Rampa 2 Medido a 18°C	25°C Constante	Rampa 2 Medido a 28°C	30°C Constante	Rampa 1 Medido a 30°C
Ucmax Expulsión de tinta	31.3 \pm 0.75	32.9 \pm 0.45	33.6 \pm 0.95	36.2 \pm 0.97	39.0 \pm 0.70	37.2 \pm 0.45
n	7	10	4	6	4	4
Ucmin Enroscar brazos	11.2 \pm 0.71	11.9 \pm 1.60	12.1 \pm 0.67	16.8 \pm 1.01	19.0 \pm 0.90	16.8 \pm 0.95
n	8	10	3	6	15	9

7.2 Ventana térmica

La ventana térmica fue construida teniendo en consideración solo los datos de los pulpos mantenidos a temperatura constante por 59 días del experimento 1. El área de la ventana fue calculada considerando los umbrales críticos (máximo y mínimo) \pm DS (Tabla 1; Fig. 6). Como resultado de ese cálculo se pudo obtener un área total de 272.5°C^2 , de la cual $U_{c_{\max}}$ correspondió con el 10.8%, mientras que al $U_{c_{\min}}$ al 6% (Fig. 2).

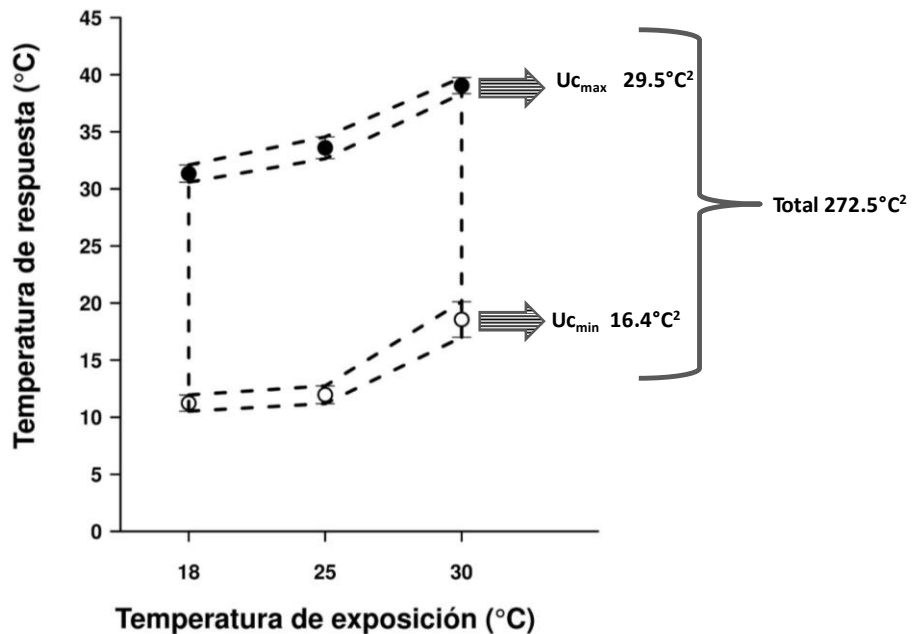


Fig. 6. Ventana térmica de juveniles de *O. maya* aclimatados a temperatura constante (18, 25 y 30°C) durante 59 días. Límites de la ventana dados como $U_{c_{\max}} + \text{DS}$ y $U_{c_{\min}} - \text{DS}$. Área total calculada 272.5°C^2 .

7.3 Intervalo de tolerancia térmica (ITT)

El intervalo de tolerancia térmica (ITT) calculado para los pulpos mantenidos en todas las condiciones experimentales mostró valores entre 21.6 y 23.1°C , con los valores menores registrados en los animales mantenidos en rampa 2 (28°C) y los más altos en los pulpos medidos a 25°C constante (Fig. 7).

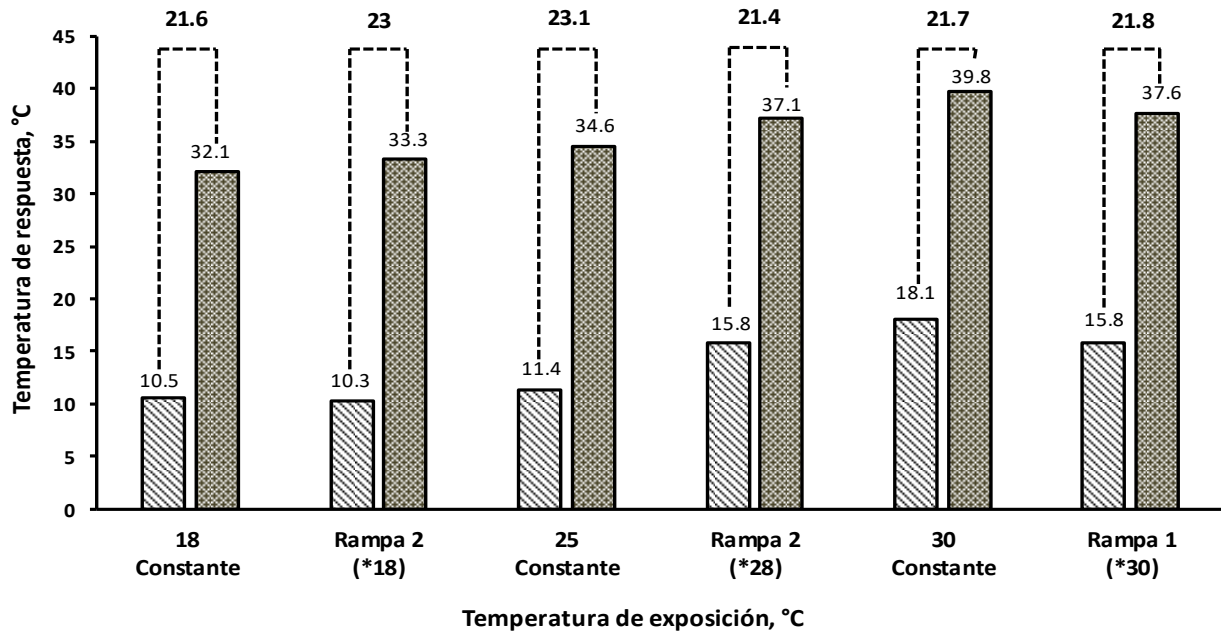


Fig. 7. Intervalo de tolerancia (ITT) para los juveniles de *O. maya* expuestos a temperatura constante y dos cambios graduales (R1 y R2). * Medido a 30°C (R1) y medido a 18 y 28°C (R2).

7.4 Primer experimento

7.4.1 Crecimiento y sobrevivencia

El ANOVA aplicado a los resultados mostró que la temperatura de exposición afectó significativamente el crecimiento de los pulpos, registrándose los valores menores en los pulpos mantenidos a 18°C (1.06% d⁻¹) y los mayores en los aclimatados a 30°C constantes (2.23% d⁻¹) (P < 0.001; Fig. 8). Valores intermedios (1.70% d⁻¹) fueron registrados en los pulpos mantenidos en 25°C constantes y en los que experimentaron un incremento gradual de la temperatura y llegaron a los 30°C (Rampa) (Fig. 6; Tabla 2).

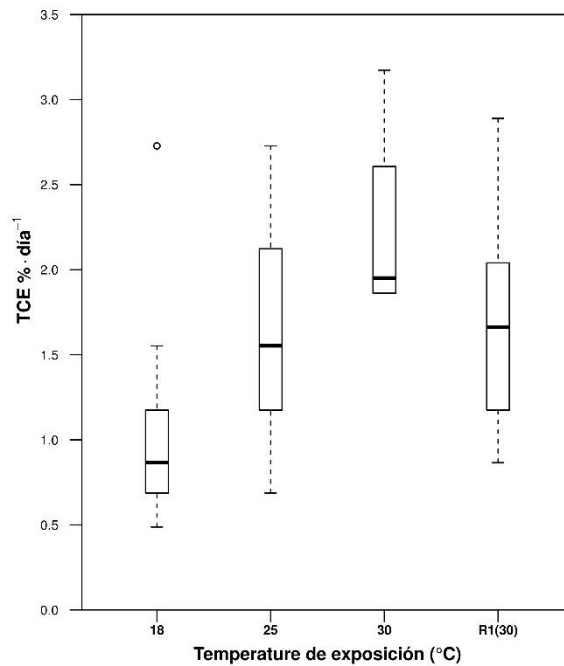


Fig. 8. Tasa de crecimiento específico (TCE) en % día⁻¹, para los juveniles de *O. maya* expuestos a temperaturas constantes (18, 25 y 30°C) y rampa 1 (medido a 30°C).

La sobrevivencia fue afectada por la temperatura de aclimatación. Los animales mantenidos a 30°C (constante) tuvieron la menor sobrevivencia con un valor de 13% al final de los 45 d de exposición (Tabla 2). Las mayores sobrevivencias fueron registradas en los pulpos mantenidos en 18 y R1 con valores de 43 y 50%, respectivamente. Un valor intermedio de sobrevivencia de 30% fue registrado en los pulpos mantenidos en 25°C constante por 45 d (Fig. 9; Tabla 2).

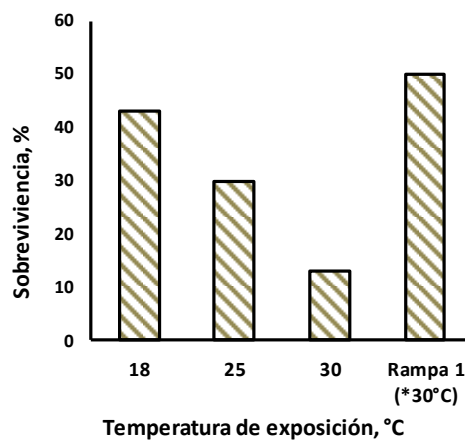


Fig. 9. Porcentaje de sobrevivencia para los juveniles de *O. maya* expuestos a temperaturas constantes (18, 25 y 30°C) y un incremento gradual en rampa 1 (25 a 30°C).

Tabla 2. Crecimiento de los juveniles de *O. maya*. Muestra los pesos iniciales, finales en gramo peso vivo (g pv), sobrevivencia (%) y TCE (% día⁻¹) del primer experimento. Diferentes letras indican diferencias significativas (p < 0.05) entre experimentos. Valores dados como promedio + DS. *Medido en 30°C.

		Temperatura de exposición			
		18°C	25°C	30°C	Rampa 1 (*30°C)
Peso inicial	g pv	0.22 ± 0.06	0.25 ± 0.06	0.29 ± 0.09	0.32 ± 0.08
	n	30	30	30	30
Peso final	g pv	0.38 ± 0.11	0.59 ± 0.27	0.77 ± 0.41	0.99 ± 0.44
	n	13	9	4	15
TCE	% día⁻¹	1.06 ± 0.06 ^a	1.59 ± 0.67 ^{ab}	2.23 ± 0.63 ^b	1.70 ± 0.65 ^b
Sobrevivencia	%	43	30	13	50

7.4.2 Consumo de oxígeno (MO₂; mg O₂ g pv⁻¹ h⁻¹)

El ANOVA mostró que la temperatura de exposición no afectó significativamente (p>0.05) el MO₂, tanto de R_{rut} e R_{ica}. Sin embargo, esto se deber a que hay una heterogeneidad en las varianzas (Fig.10) impidiendo que se visualice el efecto de la exposición a las diferentes temperaturas. Siendo el MO₂ de R_{rut} y R_{ICA} más bajo para los pulpos en expuestos a un cambio gradual (R1; 1.87± 1.10 y 0.43 ± 0.17, respectivamente) y el R_{rut} más elevado fue a 18°C (4.03 ± 1.67) (Fig. 10). Así mismo se observó que los valores para R_{rut} fueron similares en los pulpos a 30°C y R1 (2.03 ± 00.65 y 1.87± 1.10, respectivamente). Igualmente se notó que el R_{ICA} entre 18°C y R1 fueron similares, mientras que un valor más elevado en el R_{ICA} a 25°C fue observado (4.52 ± 4.21) (Fig.10).

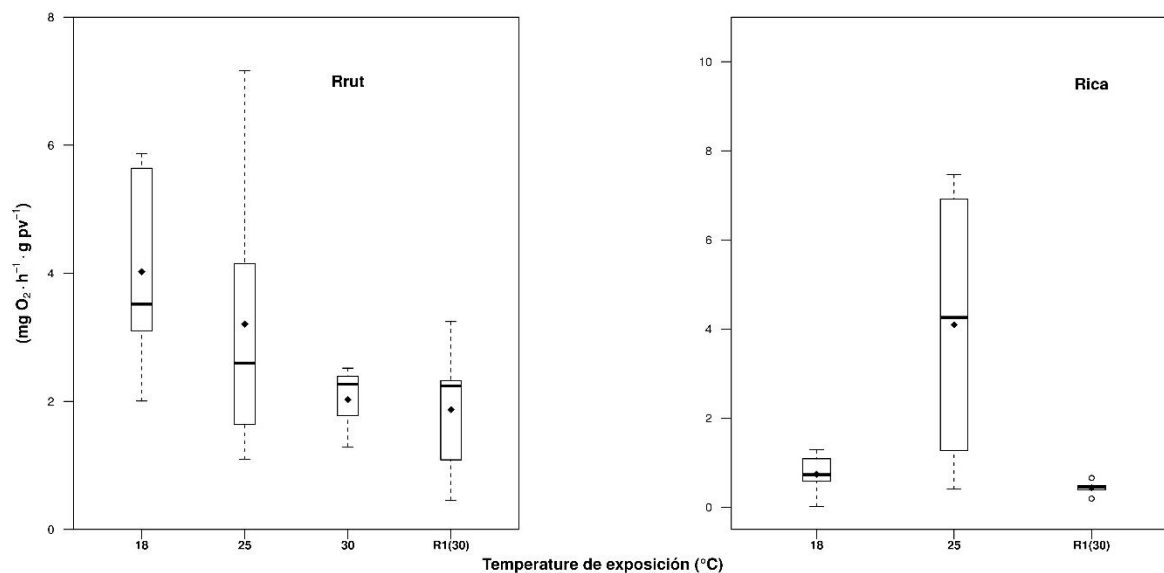


Fig. 10. Consumo de oxígeno ($\text{mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ gpv}^{-1}$) de juveniles de *O. maya* expuestos a tres temperaturas constantes (18, 25 y 30°C) y una exposición de aumento gradual (R1). Se determinó el consumo de oxígeno de rutina (R_{rut}) e incremento de calor aparente (R_{ICA}). Rombos valores promedios.

7.4.3 Q_{10}

Los valores más bajos de Q_{10} fueron calculados para las tasas respiratorias de los pulpos medidos en los intervalos de 18-25°C, 18-30°C y 18 y R1 mostrando valores de Q_{10} = entre 1 y 2. Valores Q_{10} mayores de 2 fueron obtenidos en las tasas respiratorias medidas en los intervalos de 25-30°C y 25-R1 con 2.5 y 3, respectivamente (Fig.11).

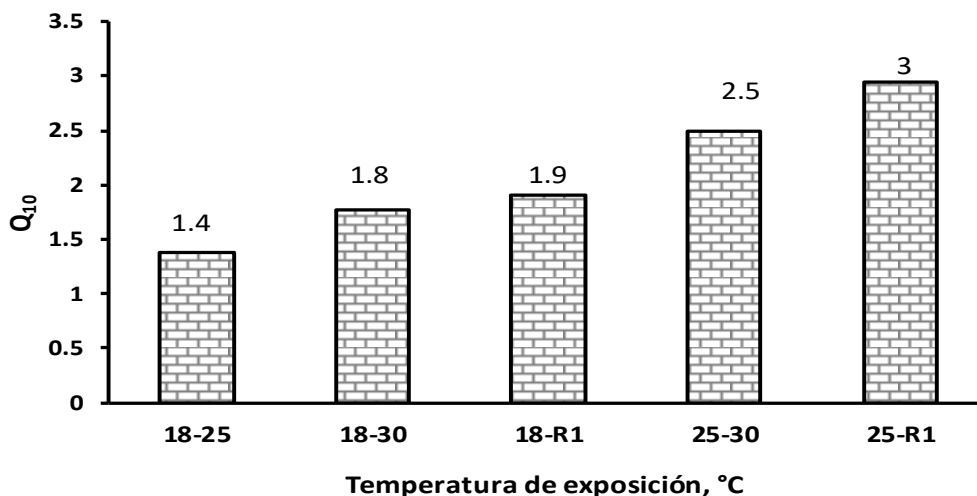


Fig. 11. Valores de Q_{10} para los juveniles de *O. maya* expuestos a temperaturas constantes (18, 25 y 30°C) y un incremento gradual en R1 (medido a 30°C).

7.4.4 Balance energético parcial

7.4.4.1 Tasa metabólica (R)

En general se observó que de R_{total} , los pulpos destinaron el mayor porcentaje de la energía a R_{rut} (Fig.12). Los valores mayores de R_{rut} fueron obtenidos en los pulpos mantenidos en 18°C (99%) y los menores en los pulpos mantenidos en 25°C constantes (63.7%). Un valor intermedio fue observado en los pulpos expuestos a R1 (medido a 30°C;93%) (Fig. 12).

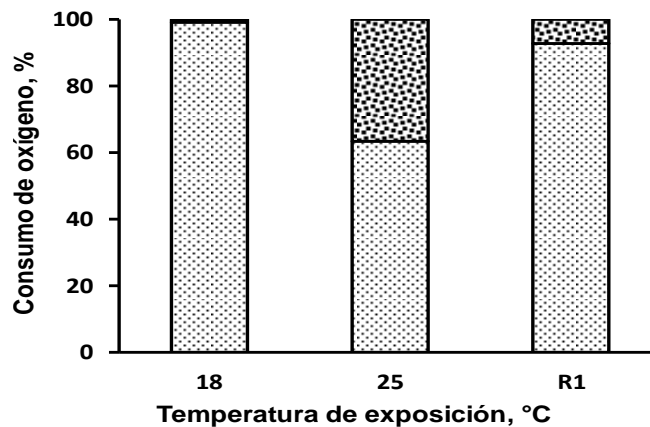


Fig. 12. Consumo de oxígeno, expresado como porcentaje del consumo de oxígeno total (R_{total}) en juveniles de *O. maya* expuestos a dos temperaturas constantes (18 y 25°C) y a un aumento gradual de la temperatura (R1; medido a 30°C). % R_{rut} : puntos claros; % de incremento de calor aparente (R_{ICA}): puntos oscuros.

7.4.4.2 Asimilación (As)

Del total de la energía asimilada, el valor mayor fue obtenido en los pulpos mantenidos a 30°C y el menor a 18°C (Fig. 13; Tabla 3). En los pulpos mantenidos en 18°C la mayor cantidad de energía asimilada fue invertida en la R_{total} mientras que la menor cantidad de energía invertida en el metabolismo se obtuvo en los animales mantenidos en 30°C y R1 (20.7 y 24.8%, respectivamente). Los pulpos mantenidos en 25°C invirtieron prácticamente el 50% en R_{total} y P (Fig. 13; Tabla 3).

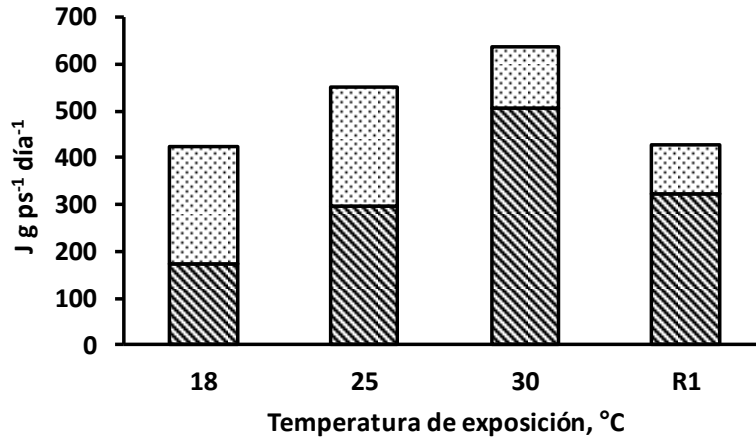


Fig. 13. Asimilación (As; J g ps⁻¹ día⁻¹) en juveniles de *O. maya* expuestos a tres temperaturas constantes (18, 25 y 30°C) y un aumento gradual (R1; medido a 30°C). Energía invertida en el consumo de oxígeno total (R_{total}: puntos); energía destinada a la producción (P: líneas inclinadas).

Tabla 3. Balance energético parcial en juveniles de *O. maya* aclimatados a tres temperaturas constantes (18, 25 y 30°C) y un cambio gradual (R1). Se determinó como la energía (J g ps⁻¹ día⁻¹) del consumo de oxígeno total (R_{total}) y la energía destinada a la producción (P). Se evaluó el porcentaje de la asimilación (As) destinada R_{total} y P. Valores dados como promedio ± DS.

		Temperatura de exposición			
		18°C	25°C	30°C	Rampa (medido a 30°C)
Metabolismo respiratorio (R)					
R _{rutina}	J g ps ⁻¹ día ⁻¹	249.6 ± 103.8	157.4 ± 120.4	132.3 ± 42.5	101.3 ± 59.6
R _{ICA}	J g ps ⁻¹ día ⁻¹	2.41 ± 1.6	96.9 ± 105.9	-	4.83 ± 1.9
R _{total}	J g ps ⁻¹ día ⁻¹	252.1 ± 104.7	254.3 ± 113	132.3 ± 42.5	106.1 ± 59.5
Producción (P) J g ps⁻¹ día⁻¹		173.4 ± 167.0	298.5 ± 190.9	506.43 ± 291.31	321.7 ± 188.1
As = R + P	J g ps ⁻¹ día ⁻¹	425.4	552.8	638.7	427.8
R _{total} / As	%	59.2	46	20.7	24.8
P / As	%	40.8	54	79.3	75.2

7.5 Segundo experimento

7.5.1 Crecimiento y sobrevivencia

El crecimiento en gramos de peso vivo (g pv) medido en los mismos individuos en diferentes momentos del experimento (Fig. 14A), mostró que, al aumentar la temperatura, aumenta el peso siguiendo una curva exponencial (Fig. 14B). Como se puede observar la dispersión de los valores del peso de los animales incrementó después que los pulpos alcanzaron los 27°C (Fig. 14A y B).

La tasa de crecimiento de los pulpos en este experimento se redujo siguiendo una curva tipo exponencial negativa con los valores mayores en los organismos expuestos a 18°C y los menores en los pulpos expuestos a 32°C. Una notable reducción de la tasa de crecimiento fue registrada en los pulpos al ser expuestos a 28°C, para después volver a aumentar y mantenerse de 29 a 31°C (Fig. 15).

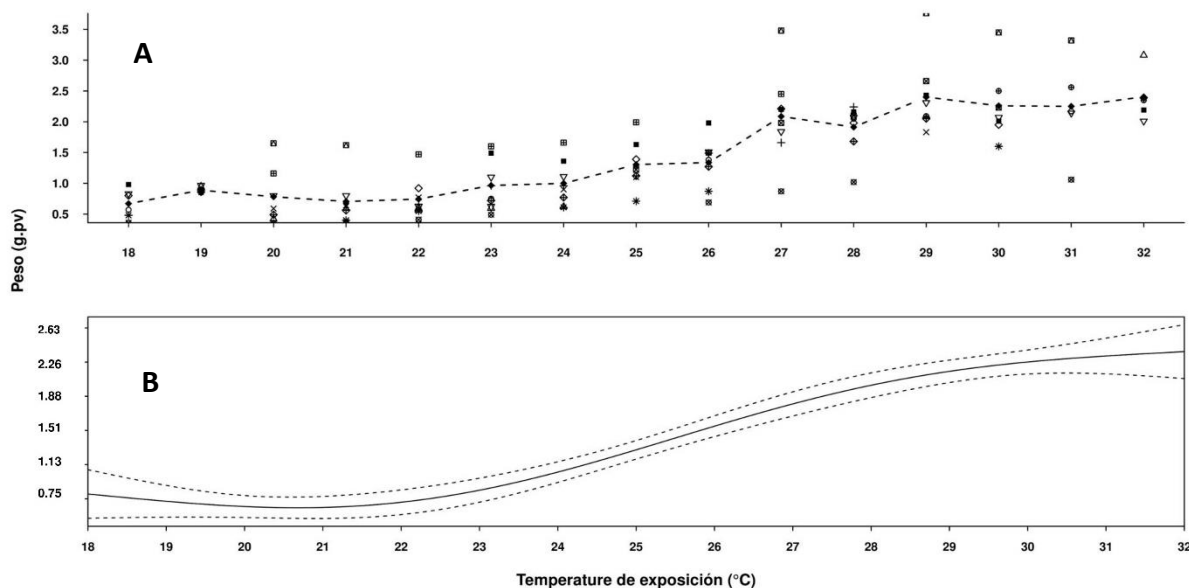


Fig. 14. Variaciones del peso vivo de juveniles de *O. maya* registrado durante la exposición a la R2 (A). La línea continua indica la variación promedio de todos los animales. Nótese que los datos corresponden a los mismos individuos medidos en diferentes momentos del experimento. (B) Modelo GAM que indica la probabilidad del comportamiento del cambio de peso de los pulpos durante la exposición a un incremento gradual de temperatura a razón de 1°C/5 d.

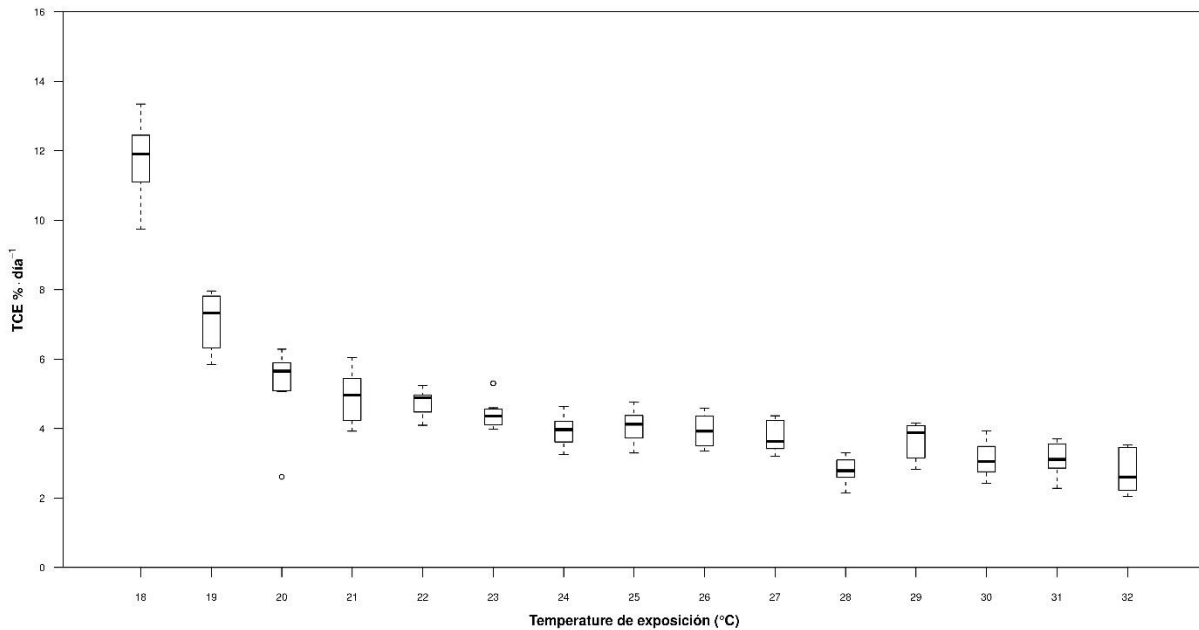


Fig. 15. Tasa de crecimiento específico (TCE) en % día⁻¹, para los juveniles de *O. maya* expuestos a incremento de temperatura de 8 a 32°C. Valores dados como medianas \pm cuartiles.

La sobrevivencia fue afectada por el cambio gradual de la temperatura de 1°C/5d (Fig. 16). Se observó que la sobrevivencia se redujo con el incremento de la temperatura (Fig. 16). Se pudo notar que los cambios no fueron graduales sino mostrando cuatro escalones bien marcados; el primero entre 18 a 21°C del 90 al 80%, el segundo de 22 a 27°C del 55 al 50%, el tercero de 28 a 31°C con 30 al 20% y el cuarto donde solo 5 pulpos llegaron a los 32°C (8%).

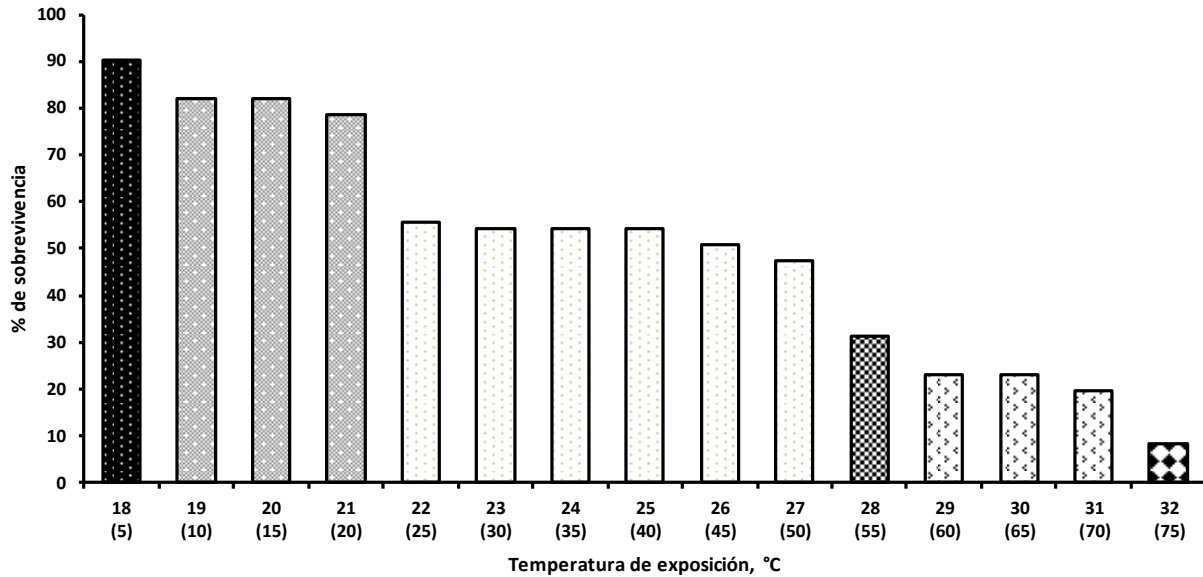


Fig. 16. Sobrevivencia (%) de los juveniles de *O. maya* expuestos a un incremento gradual de temperatura desde 18°C hasta 32°C (R2). Entre paréntesis, los días transcurridos durante el experimento.

7.5.2 Consumo de oxígeno (MO_2 ; $mg\ O_2\ g\ pv^{-1}\ h^{-1}$)

Las variaciones del consumo de oxígeno de los animales expuestos a la Rampa 2 mostró sus mayores valores en los animales expuestos a las más bajas temperaturas (Fig. 17A). Así mismo se observó que la proporción del R_{ICA} en los pulpos medidos a 18°C fue 83% del R_{rut} , mientras que en el resto de las temperaturas los pulpos mostraron proporciones de R_{ICA} entre 22 al 57% de R_{rut} . Es interesante hacer notar que altas proporciones de R_{ICA} de R_{rut} también fueron observados en animales medidos en 21°C (73%), 28°C (63%) y 29°C (82%) (Fig. 17A). Para el análisis del MO_2 se calculó un modelo que permite visualizar el comportamiento R_{rut} de los pulpos a lo largo de todas las temperaturas a las que fueron expuestos (Fig. 17B). De acuerdo con ese modelo el mayor valor de MO_2 se obtuvo en las bajas temperaturas (18 a 22°C) y desciende conforme la temperatura aumenta, mostrando un ligero incremento para 31 y 32°C (Fig. 17B).

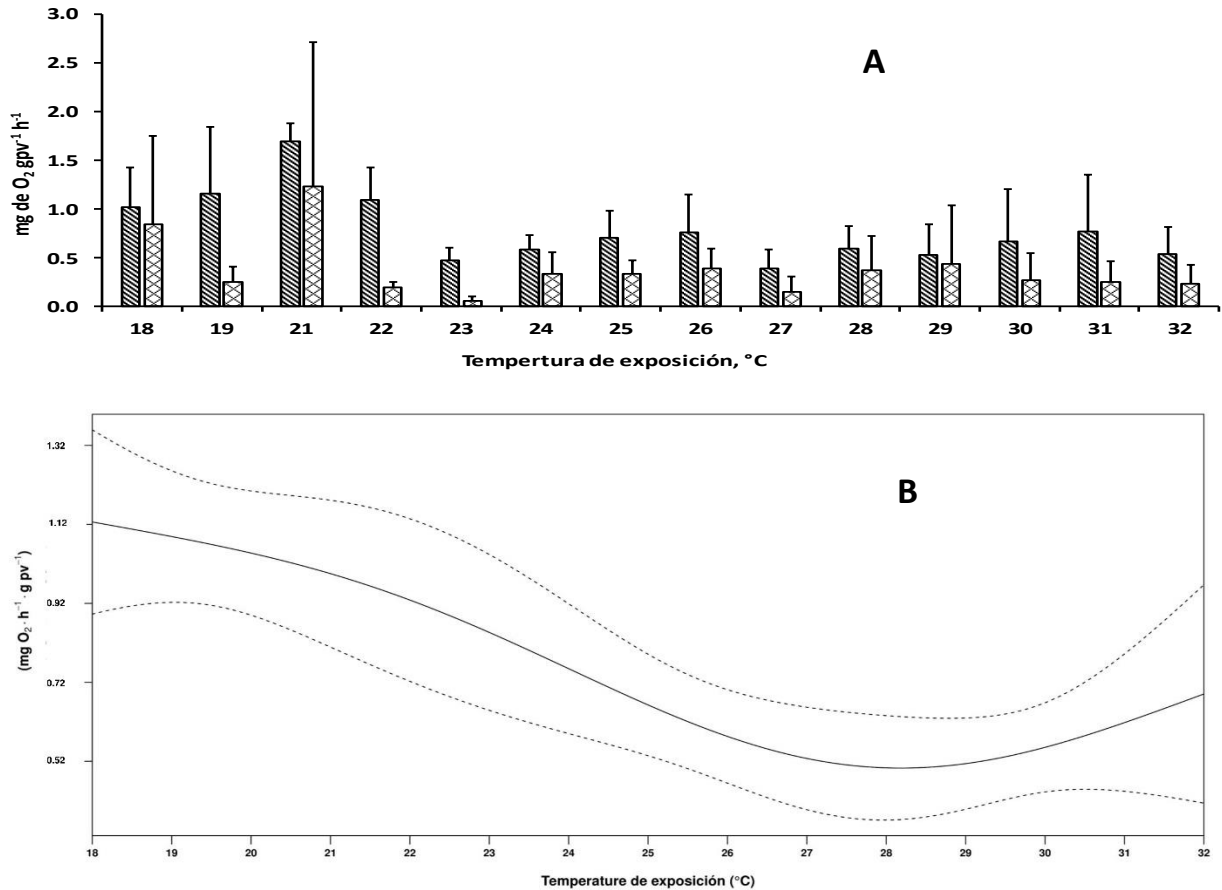


Fig. 17. (A) Consumo de oxígeno de rutina (R_{rut}) (líneas diagonales) e incremento de calor aparente (R_{ICA}) (cruces) en mg de O_2 g pv^{-1} h^{-1} de juveniles de *O. maya* expuestos a un cambio gradual (R2; 18 a 32°C). Valores dados como promedio \pm DS. (B) Modelo GAM que indica la probabilidad del comportamiento del consumo de O_2 de los pulpos durante la exposición a un incremento gradual de temperatura a razón de 1°C/5 d.

El consumo de oxígeno de los pulpos (MO_2) en la R2 medido antes y después del cambio de temperatura mostró la forma en que los organismos responden después del cambio (1°C durante 16h) y después de haber permanecido en esa nueva temperatura por 5 d. Así, se observó que el MO_2 de los pulpos después de haber permanecido en 18°C por 5 d no fue diferente del obtenido al exponerlos a un incremento de 1°C en 16h (19°C) ($P > 0.05$; Fig. 17), mientras que el MO_2 de los pulpos después de 5 d a 19°C fue significativamente diferente del obtenido inmediatamente después del cambio a 20°C ($P < 0.05$). En contraste los pulpos mantenidos por 5 d y expuestos inmediatamente a un cambio de temperatura entre 22 y 23°C, 24 y 25°C, 25 y 26°C, 26 a 27°C y 27 a 28°C no mostraron un cambio significativo en MO_2 después del cambio (Fig. 18). El efecto significativo del cambio de temperatura sobre el MO_2 fue observado en los pulpos expuestos a

un cambio de 23 a 24°C, 28 a 29°C, 29 a 30°C, 30 a 31°C y de 31 a 32°C. Es interesante hacer notar que mientras que ese cambio provocó un aumento del valor de MO_2 en los pulpos expuestos de 23 a 24°C en temperaturas más elevadas ese efecto provocó una reducción del MO_2 (Fig. 18).

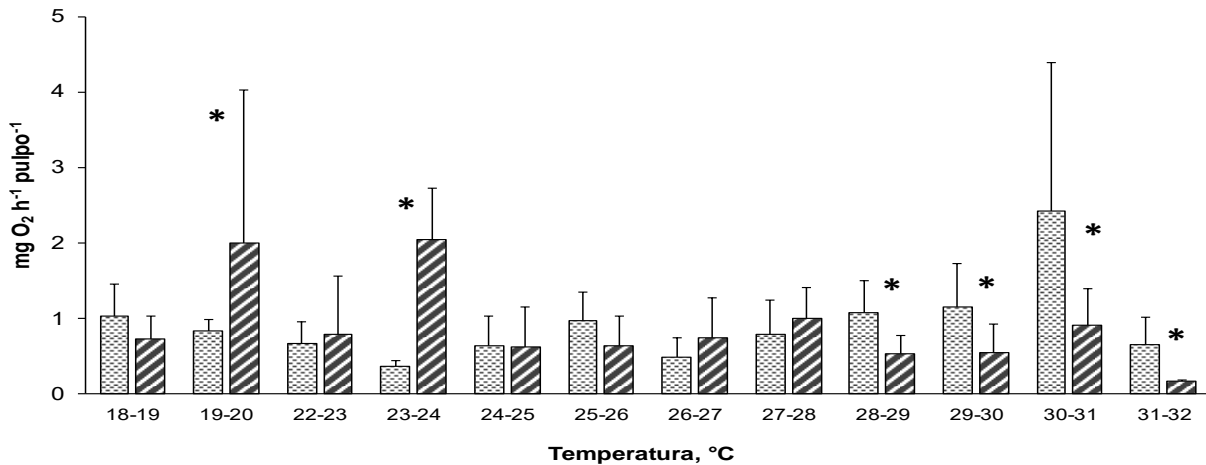


Fig. 18. Consumo de oxígeno de rutina (R_{rut}) en $mg\ O_2\ pulpo^{-1}\ h^{-1}$ antes (5 días en la temperatura de aclimatación; líneas horizontales punteadas) y después (horas después de que la temperatura fue elevada 1°C; líneas diagonales) en juveniles de *O. maya* expuestos a un incremento gradual (R2). Valores dados como promedio \pm DS. * Diferencias significativas ($P < 0.05$).

7.5.3 El Q_{10}

El valor de Q_{10} estimado para los pulpos expuestos a la rampa (R2) mostraron en general valores menores a 2 (0.6 a 1.8; Fig. 19), con el valor más elevados a 19-27°C con 3.8 y los valores más bajos para 23 con 30°C, 31°C y 32°C, así como también para 24-31°C (puntos; Fig.19).

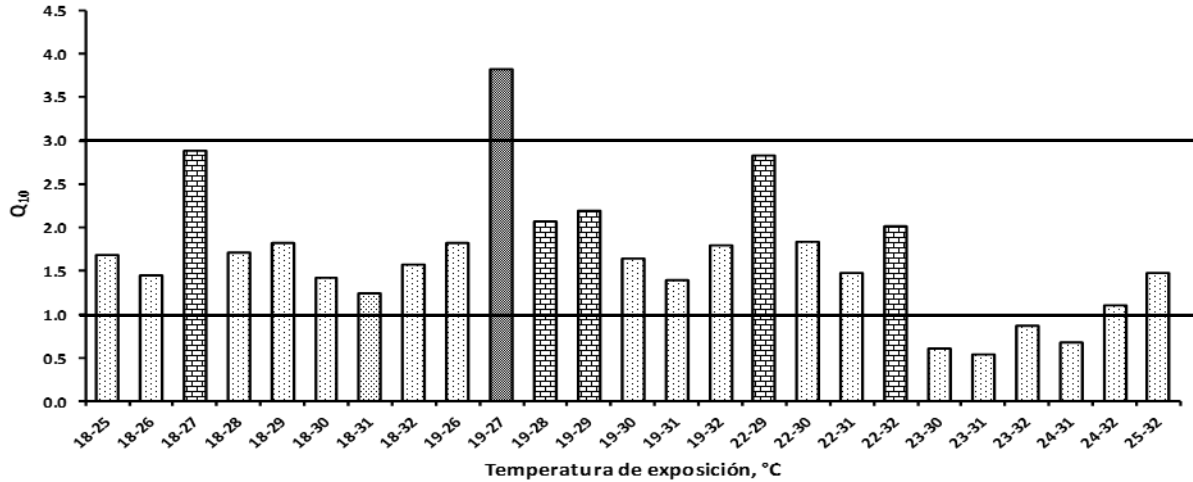


Fig. 19. Valores de Q_{10} para los juveniles de *O. maya* expuestos a un incremento gradual de la temperatura de 18 a 32°C. Se muestran los valores de compensación (puntos) y los valores mayores a 2 (tabiques) mostrado entre las dos líneas y mayores a 3 de no compensación (sombreados con puntos) por arriba de la segunda línea.

7.5.4 Balance energético parcial

7.5.4.1 Tasa metabólica (R)

En general más del 90% de la energía canalizada a R_{total} por los pulpos fue destinada a R_{rut} (Fig. 19). El valor más elevado fue de 98% en 23°C y en 29°C el más bajo (88%). Respecto al R_{ICA} se observaron los mayores porcentajes en 18, 21, 24, 25 y 29°C (Fig. 20).

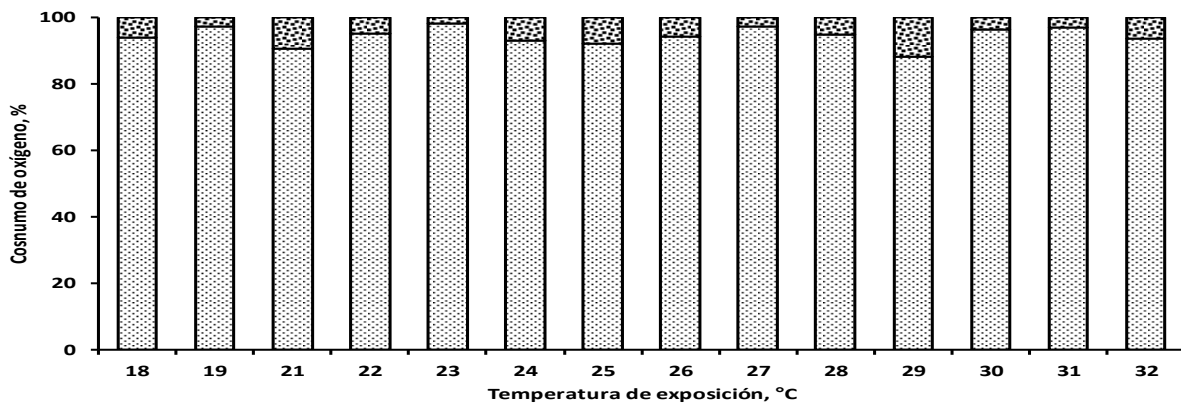


Fig. 20. Porcentaje de consumo de oxígeno total (R_{total}) en juveniles de *O. maya* aclimatados a un cambio gradual de temperatura (R_2). Se determinó el % de consumo de oxígeno de rutina (R_{rut}) (puntos claros) e incremento de calor aparente (R_{ICA}) (puntos oscuros).

7.5.5 Asimilación (As)

La mayor cantidad de energía asimilada (AS) fue observada en los pulpos expuestos de encontraron 5 d a 18 y cuando llegaron a los 30°C, y la menor a 24°C. (Fig. 21; Tabla 4). Valores similares fueron observados cuando los pulpos se encontraban expuestos de 21 a 24°C (Fig. 21; Tabla 4). En general se observó, qué del total de AS, la mayor parte de la energía fue destinada para P (mayor del 90%), y del 2 al 12% fue canalizada a R_{total} (Fig. 21; Tabla 4).

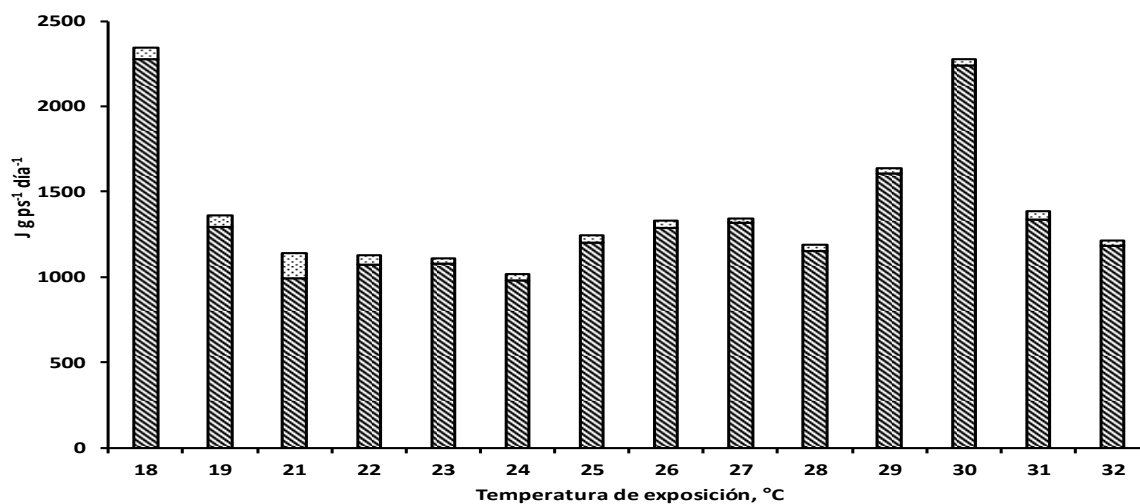


Fig. 21. Asimilación (As) en $J g ps^{-1} día^{-1}$ en juveniles de *O. maya* aclimatados a un cambio gradual de $1^{\circ}C/5$ días (R2). Se determinó como la energía gastada en el consumo de oxígeno total (R_{total})(puntos) y la energía destinada a la producción (P) (líneas horizontales).

Tabla 4. Balance energético parcial en juveniles de *O. maya* aclimatados a un cambio gradual de 1°C cada 5 días (R2). Se determinó como la energía (J g ps⁻¹ día⁻¹) del consumo de oxígeno total (R_{total}) y la energía destinada a la producción (P). Se evaluó el porcentaje de la asimilación (As) destinada R_{total} y P. Valores dados como promedio ± DS.

		Temperatura de exposición													
		18°C	19°C	21°C	22°C	23°C	24°C	25°C	26°C	27°C	28°C	29°C	30°C	31°C	32°C
Metabolismo respiratorio (R)															
R _{rutina}	J g ps ⁻¹ día ⁻¹	62.9 ± 25	69 ± 44.1	139 ± 78.2	55.9 ± 34.4	27.5 ± 7.4	34.4 ± 9	38.3 ± 14.2	44.8 ± 23.3	24.1 ± 11.9	36.1 ± 14.1	30.8 ± 19.5	41 ± 32.8	47.7 ± 35.8	31.1 ± 16
R _{ICA}	J g ps ⁻¹ día ⁻¹	3.2 ± 3.5	1.6 ± 1.7	11.9 ± 14.2	2.8 ± 1.6	0.4 ± 0.3	2.3 ± 2	3.9 ± 2.1	2.4 ± 1.2	0.6 ± 0.5	1.9 ± 1.7	3.7 ± 5.9	1.2 ± 1.3	0.9 ± 0.7	26.4 ± 1.7
R _{total}	J g ps ⁻¹ día ⁻¹	66.1 ± 23.6	70.6 ± 44	147.1 ± 74.5	58.6 ± 36	27.8 ± 7.4	36.3 ± 8.7	41.2 ± 16.7	47.2 ± 24.3	24.6 ± 12.2	38 ± 14.8	34.4 ± 19.4	42 ± 32.7	48.4 ± 35.4	32.5 ± 16.3
Producción (P)	J g ps⁻¹ día⁻¹	2278.2 ± 354.2	1291.3 ± 243.4	995.7 ± 266.7	1069.6 ± 153.2	1079.1 ± 219.2	982.9 ± 219.1	1202.6 ± 306.6	1285.6 ± 365.2	1318.9 ± 387	1150 ± 376.9	1606 ± 554.4	2236.7 ± 2449.9	1334.5 ± 534.1	1182 ± 705.1
As = R + P	J g ps⁻¹ día⁻¹	2344.3	1361.9	1142.8	1128.2	1106.9	1019.2	1243.8	1332.8	1343.5	1188.0	1640.4	2278.7	1382.9	1214.4
R _{total} / As	%	2.82	5.18	12.87	5.20	2.51	3.56	3.31	3.54	1.83	3.20	2.10	1.84	3.50	2.67
P / As	%	97.18	94.82	87.13	94.80	97.49	96.44	96.69	96.46	98.17	96.80	97.90	98.16	96.50	97.33

8 DISCUSIÓN.

El presente estudio fue realizado con el fin de comprobar la hipótesis en la que se postuló que 27°C es una temperatura umbral a partir de la cual se alteran los mecanismos asociados con el uso de la energía ingerida, y con éstos, el crecimiento. Para probar esto, en el presente estudio se realizaron dos experimentos, para comprender mejor la respuesta de los juveniles de *O. maya* expuestos a un incremento gradual de la temperatura desde 25 a 30°C (R1) y de 18 a 32°C (R2), con el fin de establecer, si el umbral previamente establecido (Noyola et al., 2013a,b) se modificaría como consecuencia de la activación de mecanismos que permitieran una mayor tolerancia térmica a los organismos. También los experimento con temperaturas constantes mostraron diferentes resultados en comparación con Noyola et al. (2013 a, b) esto se debe el tiempo de exposición a cada tratamiento. Y esto se reflejará en el uso de la energía disponible para la acumulación de biomasa y en la tasa respiratoria.

Ventana térmica

Conceptualmente la ventana térmica proporciona una visión importante de la ecología y distribución de las especies pues a través de ésta es posible comprender la biología y la capacidad de los organismos para adaptarse a diferentes regímenes térmicos (Díaz Herrera et al., 1998). Esto es porqué más allá de los límites establecidos por la ventana térmica los organismos pueden experimentar una disminución en la locomoción, el crecimiento, la reproducción, la competitividad entre otros procesos (Pörtner, 2002). Así, la ventana térmica permite determinar y comprender la capacidad que tiene los organismos para compensar los cambios de la temperatura a largo plazo, y así poder tener una mejor predicción de su respuesta ecológica y, por lo tanto, las consecuencias del cambio climático para las poblaciones (Campbell et al., 2010).

Los resultados obtenidos en el presente estudio mostraron que la ventana térmica de los juveniles de *O. maya* tuvo un valor de 272.5°C². Este valor resultó ser mayor que el reportado anteriormente para la especie de 210°C² (Noyola et al. 2013a). Esa diferencia podría deberse a las diferencias en el tiempo de aclimatación de los organismos a 30°C por 59 días utilizado y en el estudio llevado a cabo por Noyola et al. (2013a) la temperatura fue 30 °C por 20 días. La amplitud

de la tolerancia térmica se ha observado que varía entre especies, dependiendo de las características del ambiente en el que habitan. En las especies intermareales y estuarinas la ventana térmica suele ser mayor que el observado en animales estrictamente marinos que habitan sitios relativamente estables. También se ha observado que el hábitat (templado o tropical) suele determinar la amplitud de la ventana térmica. Por ejemplo, se ha reportado para el cangrejo estuarino de hábitat templado *H. crenulatus* una ventana térmica de 340°C^2 (Cumillaf et al., 2016), mientras que para los langostinos tropicales *M. roserbergii* (postlarvas), (juveniles) y los juveniles de *M. acathurus* ventanas térmicas de 821.2°C^2 , 816.9°C^2 y 644°C^2 , respectivamente (Díaz Herrera et al., 1998; Díaz et al., 2002).

La ventana térmica de las presas *Libinia dubia* con 319.2°C , *Callinectes simillis* de 322.8°C , *Melongena corona bispinosa* con 328.8°C , *Strombus pugillus* de 202°C y depredadores *Centropomus undecimalis* 288.6°C y *Ocyurus chrysurus* con 237.5°C del pulpo *O. maya* podrían afectar la distribución de éste. Dado que ante un incremento de la temperatura, forzando a la especie a modificar su nicho térmico (Noyola et al., 2015).

A partir de la ventana térmica se conocer los umbrales críticos de los organismos expuestos a cada una de las temperaturas seleccionadas. Donde en el esquema propuesto por Sokolova et al. (2012) estos umbrales críticos determinan el límite de tolerancia que un organismo presenta para pasar de una condición de estrés moderado (Pejus) a otra con estrés severo (Pésimo). Dentro de esta condiciones el tiempo de sobrevivencia se ve limitado (Portner, 2010; Sokolova et al., 2012) y donde se tiene una campo de la actividad metabólica nulo (Cumillaf et al., 2016), ya que se ve limitada la oxigenación de la hemolinfa y por ende el suministro de oxígeno a todo el organismo (Pörtner, 2002). Dentro de este trabajo se encontraron umbrales críticos entre 30°C a casi 39°C , estos valores son similares a los reportados por Noyola et al. (2013) y García Rueda (2017).

Noyola et al. (2013a) reportaron que los juveniles de *O. maya* tiene una zona térmica óptima dada por la preferencia térmica, la cual se encuentra en el intervalo de 20.2 a 26.6°C , con una temperatura final preferida de 23.4°C . Se parte del supuesto de que en ese intervalo es donde los organismos muestran el mínimo estrés, sus funciones fisiológicas son las óptimas, y el crecimiento y la sobrevivencia son máximos. Las razones por las que ese intervalo es considerado óptimo se

debe a que en éste el campo aeróbico es máximo lo que le permite cubrir las demandas de energía para todas sus necesidades biológicas (Sokolova et al., 2012). El intervalo térmico en donde las funciones fisiológicas son óptimas fue definido por Pörtner (2010) como la zona de aclimatación en capacidad funcional.

Tolerancia térmica

Los resultados obtenidos en el presente estudio indicaron que la tolerancia térmica (medida a partir de los valores de UC_{max} y UC_{min}) se modificó en respuesta al régimen térmico al cual fueron expuestos los organismos. Los pulpos expuestos a las 2 rampas térmicas mostraron umbrales críticos $3^{\circ}C$ mayores a los registrados en ejemplares expuestos a temperaturas constante de $25^{\circ}C$ y $3^{\circ}C$ menores a los registrados en animales expuestos a $30^{\circ}C$ constante. Así mismo se observó que los umbrales térmicos menores resultaron ser $4^{\circ}C$ mayores respecto de los obtenidos en $25^{\circ}C$ constante y $2.3^{\circ}C$ menores de los obtenidos en $30^{\circ}C$, indicando que la exposición a incrementos graduales, si bien aumenta la tolerancia térmica hacia las temperaturas altas, reduce la capacidad de los organismos de tolerar temperaturas bajas. Al final se observó que el intervalo de tolerancia térmica (ITT) de los juveniles de *O. maya* se mantuvo constante, indicando que ninguna de las condiciones experimentales tuvo un efecto significativo sobre la capacidad de los pulpos de ampliar la tolerancia térmica previamente establecida. Aunque las razones que explican porque la tolerancia térmica de los pulpos no aumento ante un incremento gradual de la temperatura no han sido establecidas, es posible proponer al menos dos hipótesis. La primera está relacionada con el tiempo de exposición. Un incremento de $1^{\circ}C/5$ días posiblemente no fue lo suficientemente lento para que los mecanismos que intervienen en la definición de la tolerancia térmica fueran activados (Madeira et al., 2012). La segunda está relacionada con el hecho de que los límites térmicos están genéticamente determinados y que, pese a los esfuerzos de los organismos por ampliar esos límites, los pulpos no cuentan con mecanismos que les permitan tolerar temperaturas más altas de las reportadas hasta ahora. Tales mecanismos pueden incluir aumentos en las proteínas de shock térmico, cambios en la fluidez de las membranas, utilización de isoformas de algunas proteínas clave, y la alteración en la densidad mitocondrial, entre otros (Johnston, 1982; Hazel, 1984; Lindquist, 1986; Hazel y Williams, 1990; Sørensen et al., 2003; Sardella et al., 2004). Si la cantidad de moléculas y organelos y si el tiempo de exposición no

fueron suficientes para ampliar la tolerancia térmica de los pulpos expuestos a un aumento progresivo de la temperatura deberá de ser motivo de investigaciones realizadas en otros estudios.

Intervalos de tolerancia térmica (ITT)

Los resultados del presente estudio mostraron que el intervalo de tolerancia térmica de los juveniles de *O. maya* (ITT; diferencia entre UC_{max} y UC_{min}) se mantuvo alrededor de los 22°C. Esta misma respuesta fue observada en los estudios de Noyola et al. (2013a) y Garcia-Rueda (2017). Estudios previos realizados en otras especies (Fig. 22; Tabla 5) mostraron que en general, los organismos marinos tienen intervalos de tolerancia térmica (ITT) muy estables.

Sin embargo, se ha podido observar que organismos intermareales y estuarinos que frecuentemente están expuestos a amplias variaciones ambientales presentan una mayor amplitud del ITT (Fig. 22; Tabla 5). Esto es debido a que estos organismos están mejor adaptados para responder a las variaciones ambientales que les impone vivir en esos ambientes, en comparación con aquellos que habitan ambientes más estables (Brett, 1970; Díaz Herrera et al., 1998; González et al., 2010).

Tabla 5. Tolerancia térmica de diversas especies de crustáceos, moluscos y peces aclimatados a diferentes temperaturas. Valores promedio \pm DS.

Especie	Temperatura de aclimatación, °C	UC _{max}	UC _{min}	ITT	Referencia
Crustáceos					
<i>Hemigrapsus crenulatus</i> (Intermareal/ Templado)	12	33.1 \pm 1	3.2 \pm 0.5	31	Cumillaf et al., 2016
	16	32.8 \pm 1.8	4.3 \pm 0.7	28.3	
	20	32.4 \pm 0.8	5.2 \pm 0.3	29.8	
	24	34.9 \pm 1	6.3 \pm 0.2	31.4	
<i>Macrobrachium rosenbergii</i> (Estuarino / tropical Adulto)	25	40.7 \pm 0.2	14.9 \pm 0.1	26.1	Manush et al., 2004
	30	41.1 \pm 0.2	15.4 \pm 0.1	25.9	
	35	41.9 \pm 0.2	16.9 \pm 0.2	25.3	
<i>Macrobrachium rosenbergii</i> (Poslarvas)	20	36.3 \pm 0.1	10 \pm 0.1	26.5	Díaz Herrera et al., 1998
	23	38.3 \pm 0.2	11 \pm 0.6	27.3	
	26	39 \pm 0.3	13 \pm 0.2	26	
	29	41 \pm 0.3	14.8 \pm 0.3	26.2	
	32	41.6 \pm 0.3	16.8 \pm 0.3	24.8	

<i>Macrobrachium rosenbergii</i> (Juveniles)	20	36.5 ± 1.1	10.5 ± 0.3	26	Díaz Herrera et al., 1998
	23	38.4 ± 0.1	11.3 ± 0.1	27.1	
	26	39.2 ± 0.8	13.3 ± 0.9	25.9	
	29	41.5 ± 1	14.6 ± 0.1	26.9	
	32	42 ± 0.8	16.4 ± 0.7	25.6	
<i>Macrobrachium acanthurus</i> (Estuarino / tropical)	20	34.2 ± 0.5	11.0 ± 0.1	23.2	Díaz et al., 2002
	23	35 ± 0.5	12.1 ± 0.3	22.9	
	26	36.1 ± 0.3	13.0 ± 0.2	23.1	
	29	38.1 ± 0.3	14.8 ± 0.4	23.3	
	32	39.8 ± 0.3	16.2 ± 0.5	23.6	
<i>Litopenaeus vannamei</i> (Estuarino- marino / tropical/ Poslarva)	15	35.6 ± 0.8	7.82 ± 0.3	27.8	Kumlu et al., 2010
	20	38.1 ± 0.6	8.95 ± 0.1	29.1	
	25	39.9 ± 0.3	9.80 ± 0.4	30.1	
	30	42 ± 0.2	10.9 ± 0.1	31.1	
<i>Litopenaeus vannamei</i> (Juveniles)	15	35.9 ± 1	7.50 ± 0.5	28.4	Kumlu et al., 2010
	20	38.6 ± 0.7	8.20 ± 0.1	30.4	
	25	40.3 ± 1.2	10.2 ± 0.5	30.1	
	30	42.2 ± 0.6	10.8 ± 0.4	31.4	
<i>Portunus pelagicus</i> (Intermareal/ Tropical/ Adulto)	20	40 ± 0.1	11.6 ± 0.3	28.4	Qari and Aljarari, 2014
	25	40.8 ± 0.4	14 ± 0.4	26.8	
	30	42.3 ± 0.3	15.3 ± 0.3	27	
<i>Libinia dubia</i> (Costero / tropical)	18	34.8 ± 0.7	9.4 ± 0.6	25.4	Noyola et al., 2015
	22	36.5 ± 0.8	10.5 ± 0.5	26	
	26	37.6 ± 0.4	12.9 ± 1	24.7	
	30	41.5 ± 1.1	16 ± 0.9	25.5	
<i>Callinectes similus</i> (Costero/ tropical)	18	38.5 ± 0.5	10.4 ± 0.3	28.1	Noyola et al., 2015
	22	38.7 ± 0.8	11.2 ± 0.5	27.5	
	26	40.7 ± 0.1	12.0 ± 0.8	28.7	
	30	41.5 ± 0.6	13.2 ± 0.8	28.3	
<i>Callinectes sapidus</i> (Costero/tropical)	25	38.1 ± 0.1	12.8 ± 1.2	25.3	García-Rueda 2017
	29	41 ± 0.4	12.9 ± 0.4	28.1	
	34	41.4 ± 1.1	18.7 ± 1.3	22.7	
	Fluctuación				
	25-29	40.9 ± 0.4	12.9 ± 0.9	28	
25-34	42.1 ± 0.4	14.4 ± 1.1	27.7		
Peces					
<i>Ocyurus chrysurus</i> (Costero / tropical)	20	35.3 ± 0.8	12.1 ± 0.9	23.2	Noyola et al., 2015
	22	35.7 ± 0.4	11.8 ± 0.5	23.9	
	26	38.1 ± 0.4	15.0 ± 0.6	23.1	
	30	38.7 ± 0.5	14.9 ± 0.4	23.8	
<i>Centropomus undecimalis</i> (Marino- estuarino /tropical)	18	34.6	10.7	23.9	Noyola et al., 2015
	21	36.7	11.6	25.1	
	24	38	13	25	
	27	39.2	14	25.2	
	30	41.9	16.4	25.5	
<i>Dicentrarchus labrax</i>	15	33.2 ± 0.7	4.1 ± 0.2	29.1	Dülger et al., 2012
	20	34.8 ± 0.4	4.7 ± 0.1	30.1	

(Costero-estuarino/ templado/ juvenil)	25	35.9 ± 0.4	6.8 ± 0.1	29.1	
<i>Pangasius pangasius</i> (Agua dulce / templado/ larvas)	30	42.7 ± 0.03	12.4 ± 0.03	30.3	Debnath et al., 2006
	34	43.7 ± 0.05	14.5 ± 0.03	29.2	
	38	44.1 ± 0.1	17.2 ± 0.1	26.9	
Moluscos					
<i>Octopus maya</i> (Costero / tropical /juveniles)	18	31.3 ± 0.7	11.2 ± 0.7	21.6	Presente estudio
	25	33.6 ± 0.9	12.1 ± 0.7	23.1	
	30	39.0 ± 0.7	19 ± 0.9	21.7	
	Rampa 2 (18)	32.9 ± 0.4	11.9 ± 1.6	23	
	Rampa 2 (28)	36.2 ± 0.9	16.8 ± 1	21.4	
	Rampa 1 (30)	37.2 ± 0.4	16.8 ± 0.9	21.8	
<i>O. maya</i> (Juveniles)	18	31.8 ± 0.9	8.2 ± 0.2	23.6	Noyola et al., 2013 ^a
	22	32.1 ± 0.4	9.3 ± 1.2	22.8	
	26	33.8 ± 0.8	9.8 ± 1.3	24	
	30	36.5 ± 0.6	18.6 ± 1.5	17.9	
<i>O. maya</i> (Juveniles)	Fluctuación 22-30	39.5 ± 2.7	17.7 ± 0.6	21.8	García- Rueda, 2017
<i>Melongena corona bispinosa</i> (Estuarino / tropical)	18	39.3 ± 1.6	7.6 ± 0.5	31.7	Noyola et al.,2015
	22	39.6 ± 2.4	10.0 ± 2.3	29.6	
	26	41.8 ± 1.1	11.2 ± 2.7	30.6	
	30	42.1 ± 0.7	11.7 ± 1.6	30.4	
<i>Strombus pugilis</i> (Costero / tropical)	18	35.1 ± 1.7	4.7 ± 0.1	30.4	Noyola et al.,2015
	22	34.5 ± 0.4	14 ± 0.5	20.4	
	26	37.8 ± 1	14.6 ± 1.3	23.2	

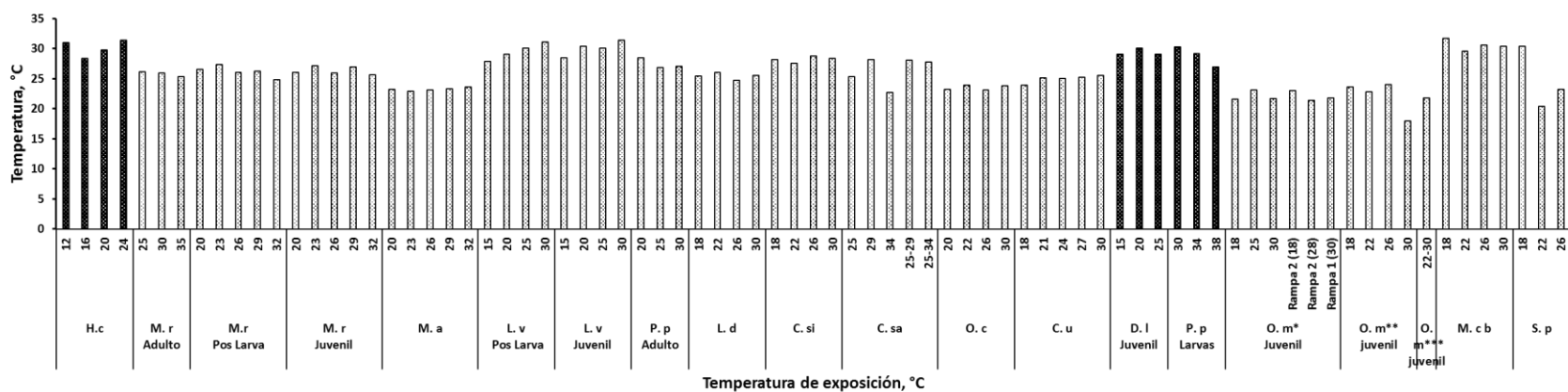


Fig. 22. Intervalos de tolerancia térmica (ITT) de diferentes especies de crustáceos, peces y moluscos que fueron expuestos a variaciones de temperatura. Estos organismos se localizan en zonas tropicales (fondo claro) y templadas (fondo oscuro), que habitan áreas estuarinas e intermareales. Crustáceos H.c, *Hemigrapsus crenulatus* (Cumillaf et al., 2016); M.r Adulto, *Macrobrachium rosenbergii* (Manush et al., 2004); M.r Pos Larva y M.r Juvenil, *M. rosenbergii* (Díaz Herrera et al., 1998); M.a, *Macrobrachium acanthurus* (Díaz et al., 2002); L.v poslarva y L.v Juvenil, *Litopenaeus vannamei* (Kumlu et al., 2010); P.p Adulto, *Portunus pelagicus* (Qari and Aljarari, 2014); L.d, *Libinia dubia* (Noyola et al., 2015); C. si, *Callinectes similus* (Noyola et al., 2015); C.sa, *Callinectes sapidus* (García-Rueda 2017); peces O.c, *Ocyurus chrysurus* (Noyola et al., 2015); C.u, *Centropomus undecimalis* (Noyola et al., 2015); D.l Juvenil, *Dicentrarchus labrax* (Dülger et al., 2012); P.p, larva, *Pangasius pangasius*. (Debnath et al., 2006); moluscos O.m* juvenil, *Octopus maya* (Presente estudio); O.m** juvenil, *O. maya* (Noyola et al., 2013a); O.m*** juvenil, *O. maya* (García-Rueda, 2017); M.c b, *Melongena corona bispinosa* (Noyola et al., 2015); S.p, *Strombus pugilis* (Noyola et al., 2015).

Crecimiento, sobrevivencia y balance energético de juveniles tempranos de *O. maya*.

Los efectos de la temperatura en el crecimiento y el consumo de oxígeno de *O. maya* han sido previamente analizados (Noyola et al., 2013a; Juárez et al., 2016). Como resultado de esos estudios, se estableció que 27°C podría ser una temperatura umbral a partir de la cual temperaturas mayores podrían ser perjudiciales para estos organismos. En el presente estudio el crecimiento, la sobrevivencia y el estado fisiológico general (medido como consumo de oxígeno) fueron utilizados con el fin de evaluar si un aumento progresivo de la temperatura podría reducir los efectos deletéreos de la temperatura en juveniles tempranos de *O. maya* y ampliar así el umbral de 27°C a uno mayor. De acuerdo con Pörtner (2010) la tolerancia térmica de los organismos ectotermos es dependiente de la cantidad de energía disponible, la cual es producida en las mitocondrias. Así, mientras que la medición del consumo de oxígeno de los individuos es una aproximación indirecta pero sólida para conocer la cantidad de energía potencialmente disponible para realizar los ajustes fisiológicos que se requieren para contender con temperaturas altas, el crecimiento permite establecer la forma en que la temperatura favorece o no los procesos de acumulación de biomasa.

El crecimiento de un individuo es el resultado de una serie de transformaciones de energía, junto con el balance entre el uso y destino de la energía contenida en él (Lucas, 1993; Rosas et al., 2007). El análisis del crecimiento individual constituye una forma de evaluar de forma integral las respuestas fisiológicas ante la exposición en diferentes condiciones térmicas. La temperatura controla la velocidad de las reacciones enzimáticas que se llevan a cabo en los procesos de degradación y aprovechamiento de la energía ingerida, marcando de forma decisiva el crecimiento en biomasa de los organismos.

En el presente estudio se observó que el crecimiento de los juveniles de *O. maya* expuestos a 18°C mostraron las menores tasas de crecimiento (TCE=1.06%) mientras que los animales expuestos a 30°C mostraron la mayor TCE (2.23%). No obstante, esta diferencia también se pudo notar que la alta temperatura afectó la sobrevivencia de los organismos con un valor de 13%. Algunos autores han señalado que a mayor temperatura mayor será el crecimiento como resultado de la aceleración metabólica inducida por la temperatura (Serfling y Ford, 1975; Lellis y

Russell, 1990). Sin embargo, Noyola et al. (2013a) reportó el efecto contrario, donde los organismos expuestos a 18°C mostraron TCE mayor (4.1%) y sobrevivencia menor (58%). Mientras que los expuestos a 30°C, un TCE menor (1.8%) y una mayor sobrevivencia (98%). Briceno et al., (2010) reportaron en *O. maya* mantenidos a 27°C una máxima TCE a los 45d (3.39%), la cual disminuyó conforme transcurrió el tiempo de exposición (105d; 2.23%).

Por lo cual, es importante considerar el tiempo de exposición a cada temperatura, 20 d (Noyola et al., 2013a,b), 59 d (este trabajo) y 105d (Briceno et al., 2010). Ya que en condiciones térmicas constantes y prolongada a temperatura extremas se pudo observar comprometido tanto la tasa de crecimiento (acelerando o retrasando) y la sobrevivencia.

Diversos estudios realizados en animales expuestos a diferentes temperaturas constantes han mostrado la forma en que este factor ambiental modula el crecimiento de los cefalópodos (Forsythe and Hanlon, 1988; Hatfield et al., 2001; Vidal et al., 2002; Noyola et al., 2013a, 2013b) Teniendo en cuenta que en el hábitat pocas veces los organismos se encuentran en temperaturas constantes en el presente estudio se diseñó un sistema en el que los pulpos fueron expuestos a un incremento gradual de la temperatura pues se asumió que esta condición es más parecida a las condiciones naturales que pueden experimentar los organismos en su medio natural (Terblanche et al., 2011).

En el presente estudio en la condición rampa se observó que los organismos que experimentaron un incremento gradual de la temperatura de 25 a 30°C y luego una exposición por 34 d a 30°C (R1), mostraron crecimientos similares a los observados en los animales mantenidos 25°C constante. Esos resultados surgieron que, cuando son expuestos a un aumento paulatino de la temperatura los pulpos pudieran desplegar mecanismos que les permiten crecer como si estuvieran en condiciones óptimas y sobrevivir más que cuando son expuestos a 30°C constantes en donde la mortalidad es alta (87%). Aunque en el presente trabajo no se estudiaron los mecanismos celulares que pudieron haber intervenido para compensar por la permanencia en 30°C después de la rampa, por los resultados obtenidos del consumo de oxígeno es posible sugerir que los mecanismos asociados a la producción de energía fueron los que intervinieron en el mantenimiento de la condición fisiológica de estos organismos experimentales. En un estudio

previo (Noyola et al 2013 a, b) mostraron que en condiciones óptimas los juveniles de *O. maya* son capaces de modular la cantidad de energía invertida en las transformaciones mecánicas y bioquímicas del alimento ingerido (ICA), al reducir los costos asociados al proceso y aumentando los beneficios energéticos asociados a la ingestión del alimento. En el presente estudio se observó que los animales expuestos a la rampa mostraron metabolismos de rutina e ICA similares a los obtenidos en animales mantenidos en 25°C, lo cual muestra que los juveniles de *O. maya* tienen mecanismos de ahorro de energía que podrían estar favoreciendo el crecimiento.

Los resultados obtenidos ahora también mostraron que la exposición a una rampa de 25 a 30°C produjo respuestas distintas a la que los organismos despliegan cuando son expuestos a una rampa que comenzó en 18°C y llegó hasta 32°C (R2). En este caso, los animales mantenidos en R2 mostraron que si bien hubo un aumento en la producción de biomasa conforme aumentó la temperatura, este aumento produjo una reducción de la sobrevivencia una vez que los organismos llegaron a la temperatura de 27°C, sugiriendo que, si el aumento implica recorrer un intervalo amplio de temperaturas (12°C de diferencia entre 18 y 30°C), los pulpos no podrían contener con los factores celulares que afectan la sobrevivencia. Esto probablemente esté vinculado al hecho de que por arriba de los 30°C el consumo de oxígeno de rutina aumentó, aumentando posiblemente también la producción de especies reactivas de oxígeno, y con éstas los daños celulares provocados por estos.

La mayoría de las especies presentan un rápido crecimiento con la elevación de la temperatura hasta un cierto punto (óptima) pasado el cual, generalmente, el crecimiento desciende precipitadamente (Pejus), por lo que las temperaturas extremas resultarán adversas (Sokolova et al., 2012). Así, en este trabajo con la R2 se corrobora que los juveniles tienen un óptimo desempeño entre los 22 a 26°C (Noyola et al., 2013a, b) y que después de los 27°C se ve comprometida la TCE y sobrevivencia.

Los cefalópodos mantenidos en condiciones de laboratorio desde temprana edad se han caracterizado por tener dos fases de crecimiento: una rápida y exponencial, y una más lenta y logarítmica. (Forsythe y Hanlon, 1988; Hatfield et al., 2001). En este estudio, en los animales mantenidos en la R2 se pudo observar la forma de la curva de crecimiento con el efecto

acumulado de la exposición de los organismos a un incremento gradual de temperatura. Al mismo tiempo, fue posible observar cómo, durante el crecimiento y el aumento de la temperatura también se afectó la demanda metabólica y sus consecuencias energéticas las cuales, al final repercutieron en el crecimiento.

El consumo de oxígeno ha sido usado como un indicador del estado fisiológico de diversos organismos acuáticos, ya que a través de su medición se puede conocer la cantidad de energía disponible para la realización de trabajo biológico (Hill et al., 2006). La tasa metabólica, que es medida a través del consumo de oxígeno (VO_2) está íntimamente asociada con el trabajo metabólico y el flujo de energía que el organismo puede usar para satisfacer la demanda de los mecanismos de control homeostático (Salvato et al., 2001)(Das et al., 2005). Es así que se ha considerado que el metabolismo, medido como consumo de oxígeno refleja el costo energético de la adaptación a un ambiente térmico particular (Clarke, 2004).

Durante el primer experimento se observó que los pulpos expuestos a 25°C (temperatura intervalo óptimo) destinan la menor cantidad de energía a respiración de rutina (63.6%). Sin embargo, a 18°C durante 45 días experimentaron un estrés térmico, el cual se expresa al destinar el 99% de la energía a R_{rut} . Esta respuesta puede explicarse si se toma en cuenta que la reducción del alcance aeróbico en el frío puede ser provocada por la baja capacidad de las mitocondrias para la síntesis de ATP (Sommer y Pörtner, 2002; Pörtner et al., 2007)

Varios estudios concuerdan en que la tasa metabólica aumenta conforme hay un aumento de la temperatura. Sin embargo, en estos trabajos los organismos son sometidos a cambios agudos de temperatura por determinado tiempo (en muchas ocasiones tiempos cortos) lo que limita las posibles repercusiones para la interpretación de los mecanismos de adaptación en un contexto más evolutivo o ecológico.

Al calcular un modelo que permite visualizar el comportamiento del consumo de oxígeno de rutina a lo largo de una exposición gradual al aumento de temperatura se pudo notar que valores altos de consumo de oxígeno se obtuvieron cuando los pulpos fueron expuestos entre 18 y 22°C (temperaturas consideradas bajas), indicando que en esas bajas temperaturas los animales experimentaron algún tipo de estrés fisiológico que los condujo a aumentar las demandas de

energía metabólica, lo cual se observa también después de los 27°C, los pulpos comenzaron a tener una mayor demanda de oxígeno. Este aumento en la demanda de oxígeno les fue perjudicial, viendo afectada la sobrevivencia. En el marco de la hipótesis de OCLTT (*oxygen-and capacity-limited thermal tolerance*) (Frederich y Pörtner, 2000; Portner y Knust, 2007; Portner, 2010) esta respuesta puede ser considerada como un indicador de las demandas de energía en condiciones de estrés que limitan tolerancia térmica de los ectotermos acuáticos (Pörtner, 2002).

Los costos energéticos de mantenimiento en las condiciones que se encuentran cercanos a los límites de tolerancia térmica, pueden estar asociados con la regulación de los procesos de protección térmica, donde se pueden ver alterada la composición de fosfolípidos de la membrana, y afectar también la composición o abundancia de las enzimas involucradas en los procesos de obtención de la energía (Hochachka y Somero, 2002). Dentro de estos procesos de regulación se encuentran los de las proteínas de respuesta al choque térmico (HSP), las cuales requieren de ATP para su síntesis. Debido a que la síntesis de estas moléculas de protección desvía la energía que se requiere para otros procesos como el crecimiento, desarrollo y reproducción, estos se reducen (Feder et al., 1992; Feder y Hofmann, 1999).

Es interesante hacer notar que la respuesta de los pulpos al incremento de la temperatura pasa por ajustes de corto y mediano plazo. Cuando se analizaron los efectos de un cambio de temperatura cada 5 días se pudo notar que en el intervalo de 22 a 27°C los pulpos lograron compensar los cambios en la tasa metabólica después de ese cambio de temperatura y en un intervalo de 5 días. En contraste, en los pulpos expuestos a un cambio mayor de 27°C el consumo de oxígeno no regresó a sus valores iniciales después de 5 d de exposición, hecho que se puede interpretar como la no capacidad de ajuste a la temperatura después del cambio. Aunque no es posible saber las razones por las cuales estos ajustes no ocurrieron, es posible establecer que, independientemente de los mecanismos involucrado el crecimiento de los organismos se vio afectado, provocando una reducción de la producción de biomasa y de la sobrevivencia por arriba de los 27°C.

En este sentido, los valores calculados de Q_{10} de los pulpos expuestos a la rampa térmica indicaron que *O. maya* tiene mecanismos que le ayudan a regular su tasa metabólica a temperaturas

relativamente frías, la cuales son características de la zona bentónica de la península de Yucatán (PY) donde se distribuyen. En la plataforma de la PY, donde esta especie es endémica, gracias a la influencia de una surgencia es posible registrar masas de agua fría que permiten que esta zona mantenga la temperatura de sus aguas entre 22 y 26°C (Enriquez et al., 2013,2010).

El estrés ambiental puede afectar la asignación óptima de energía mediante la modulación de las demandas de esta para la supervivencia, el crecimiento y los diversos procesos fisiológicos que participan en el mantenimiento de la homeostasis (Sokolova, 2013). La base para la asignación de energía dentro de los organismos es suministrada por el alimento ingerido (Sandersfeld et al., 2015). De lo ingerido hay pérdidas por la excreción de amonio y las heces, el resto que es asimilado conforma la parte de energía que es destinada para la producción de biomasa y el metabolismo.

Si bien los pulpos que experimentaron la R1 mostraron una asimilación muy parecida a los mantenidos a 18°C la distribución de la energía fue muy diferente. Para los pulpos en R1 el mayor porcentaje se destinó a la producción de biomasa (75.2 %), mientras que los expuestos a 18°C lo invirtieron en Rrut (55.2%). De acuerdo con Pörtner et al. (2004), aunque la sobrevivencia del organismo por encima de la temperatura Pejus (bajas y altas) no necesariamente se ve amenazada, la habilidad para realizar las funciones vitales como la reproducción, crecimiento y alimentación se ven limitadas. Estas limitaciones bajo una condición térmica sub-letal, puede eventualmente determinar el éxito de los organismos, principalmente a largo plazo (Portner and Knust, 2007). Tal es el caso de los animales mantenidos a 18°C (estrés térmico). En esas condiciones los costos energéticos para mantenimiento del metabolismo y las actividades de rutina fueron altos, ya que son los primeros en ser cubiertos antes de destinar energía para el desarrollo o crecimiento. De acuerdo a lo observado en otros organismos, esos costos se deben a que los animales tienen que derivar energía adicional para la protección y reparación celular, y el metabolismo anaeróbico a menudo se emplea para compensar la producción aeróbica insuficiente de ATP (Díaz-Herrera et al., 1992; Portner y Knust, 2007; Portner, 2010; Pörtner, 2012; Sokolova, 2013; Sandersfeld et al., 2015).

El marco bioenergético proporciona una base para la comparación de las respuestas fisiológicas a los diferentes factores de estrés, independientemente de su naturaleza y ayuda a distinguir entre el estrés ambiental moderado compatible con la persistencia de la población a largo plazo y la tensión extrema que puede conducir a la disminución de la población y extinción (Sokolova et al., 2012).

Con este primer experimento se corroboró que un incremento gradual de la temperatura (R1) permite una mejor distribución de energía en lo juveniles de *O. maya*, ya que a pesar de ser una condición de estrés moderado los organismos mostraron una producción de biomasa (P) similar a los de 25°C y una sobrevivencia alta (50%). Por consiguiente, al exponer a los organismos a un aumento gradual de 1°C cada 5 días su desempeño y *fitness*, comparado con la exposición a temperaturas constantes, se vio favorecido. Esta respuesta podría ser considerarse una adaptación a las fluctuaciones térmicas que presenta *O. maya* en el hábitat natural en el que se distribuye.

Durante la exposición a estrés moderado (incrementos graduales de temperatura; R1 y R2), el campo aeróbico es positivo pero reducido en comparación con las condiciones óptimas (entre los 22 a 26°C). La reducción del campo metabólico puede deberse a elevados costos del metabolismo basal, la activación de los mecanismos de protección y reparación de daños, menor asimilación de los alimentos, y/o impactos inducidos por el estrés en las vías aeróbicas que producen ATP. Todo esto conduce a un crecimiento subóptimo el cual podría afectar la tasa reproductiva a largo plazo.

Al ser expuestos los pulpos en etapa juvenil a un segundo incremento gradual (18 a 32°C; R2) con la finalidad de poder determinar si el uso de la energía se ve modificado cuando la temperatura excede el umbral de los 27°C, se pudo observar que después de éste umbral los pulpos están en la zona de transición del rango Óptimo a Pejus donde el alcance aeróbico comienzo a disminuir pero es posible la supervivencia, el crecimiento y posiblemente su reproducción a largo plazo. Sin embargo, se ha podido observar que los embriones más allá de los 27°C la tasa metabólica, el desarrollo y los mecanismos antioxidantes son afectados (Caammal et al., 2016; Sánchez García et al., 2017) lo que indica que más allá de los efectos en juveniles este umbral sigue siendo

determinante para estadios clave como el embrionario. También se sabe que en hembras de *O. maya*, el proceso de desove, por arriba de 27°C reduce el número de huevos, el porcentaje de fertilización, la tasa de eclosión, así como el desarrollo embrionario, tasa de crecimiento y sobrevivencia de sus crías (Juarez et al., 2015, 2016).

9 CONCLUSIONES

- ❖ La tolerancia térmica indicó que al exponerlos a un incremento gradual aumenta la tolerancia a temperaturas altas y reduce la capacidad a las bajas, pero no aumentó como consecuencia al régimen térmico al cual fueron expuestos los juveniles de *O. maya*.
- ❖ El intervalo de tolerancia térmica (ITT) se mantuvo relativamente constante alrededor de los 22°C. Esto mostro que ninguna de las condiciones experimentales permitió que ampliaran significativamente su tolerancia térmica.
- ❖ La ventana térmica en pulpos mantenidos en temperatura constante por 59d, fue de 272.5°C². Este valor fue mayor que el reportado anteriormente para la especie. Esto pudo deberse al mayor tiempo de aclimatación que experimentaron los pulpos a 30°C.
- ❖ El crecimiento y sobrevivencia se vio afectado tanto por la temperatura a la cual fueron expuestos los juveniles de *O. maya* como por el tiempo de exposición. Se observó un menor crecimiento en los pulpos expuestos a 18°C y menor sobrevivencia los animales mantenidos en 30°C.
- ❖ Los pulpos que se expusieron a un incremento gradual de 25 a 30°C (R1) mostraron un crecimiento similar al de los animales mantenidos a 25°C.
- ❖ Los animales expuestos a un incremento gradual de 25 a 30°C (R1) mostraron metabolismos de rutina e ICA similares a los obtenidos en animales mantenidos en 25°C, lo cual mostro que los juveniles de *O. maya* tienen mecanismos de ahorro de energía que podrían estar favoreciendo el crecimiento.
- ❖ Los pulpos expuestos a un incremento desde 18 a 32°C mostraron un aumento en la producción de biomasa conforme aumentó la temperatura. La temperatura óptima se

observó en el intervalo de 22 a 26°C, por arriba de esa temperatura el crecimiento y la sobrevivencia se redujeron.

- ❖ Cuando se analizaron los efectos de un cambio de temperatura cada 5 días se observó que en el intervalo de 22 a 27°C los pulpos compensaron los cambios en la temperatura manteniendo la tasa metabólica sin cambios significativos.
- ❖ El incremento gradual de la temperatura de 25 a 30°C (R1) permitió una mejor distribución de energía.
- ❖ En el segundo incremento gradual de 18 a 32°C(R2) el uso de la energía se vio modificó en el consumo de oxígeno, crecimiento y sobrevivencia cuando la temperatura excedió los 27°C.

10 BIBLIOGRAFÍA

- Aguila, J., Cuzon, G., Pascual, C., Domingues, P.M., Gaxiola, G., Sánchez, A., Maldonado, T., Rosas, C., 2007. The effects of fish hydrolysate (CPSP) level on *Octopus maya* (Voss and Solis) diet: Digestive enzyme activity, blood metabolites, and energy balance. *Aquaculture* 273, 641–655. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2007.07.010>
- André, J., Grist, E., Semmens, J., Pecl, G., Segawa, S., 2009. Effects of temperature on energetics and the growth pattern of benthic octopuses. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 374, 167–179. <https://doi.org/10.3354/meps07736>
- Angeles-Gonzalez, L.E., Calva, R., Santos-Valencia, J., Avila-Poveda, O.H., Olivares, A., Diaz, F., Rosas, C., 2017. Temperature modulates spatio-temporal variability of the functional reproductive maturation of *Octopus maya* (Cephalopoda) on the shelf of the Yucatan Peninsula, Mexico. *J. Molluscan Stud.* 83, 280–288. <https://doi.org/10.1093/mollus/eyx013>
- Angilletta, M.J., Niewiarowski, P.H., Navas, C.A., 2002. The evolution of thermal physiology in ectotherms. *J. Therm. Biol.* 27, 249–268. [https://doi.org/10.1016/S0306-4565\(01\)00094-8](https://doi.org/10.1016/S0306-4565(01)00094-8)
- Botello, R.M., Villaseñor, T.R., Rodríguez, M.F., 2010. Programa de ordenamiento de la pesquería de pulpo en aguas marinas de la Península de Yucatán, in: *Ordenamiento de Pesquerías Por Recursos Estratégicos de México*. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación : Comisión Nacional de Acuacultura y Pesca, México, pp. 1–38.
- Brett, J.R., 1970. Temperature and Fish. *Chesap. Sci.* 10, 275. <https://doi.org/10.2307/1350466>
- Briceno, F., Mascaró, M., Rosas, C., 2010. Energy demand during exponential growth of *Octopus maya*: exploring the effect of age and weight. *ICES J. Mar. Sci.* 67, 1501–1508. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsq062>
- Buckley, B.A., Owen, M., Hofmann, G.E., 2001. Adjusting the thermostat: the threshold

- induction temperature for the heatshock response in intertidal mussels (genus *Mytilus*) changes as a function of thermal history. *J. Exp. Biol.* 204, 3571–3579.
- Caamal-Monsreal, C., Uriarte, I., Farias, A., Díaz, F., Sánchez, A., Re, D., Rosas, C., 2016. Effects of temperature on embryo development and metabolism of *O. maya*. *Aquaculture* 451, 156–162. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2015.09.011>
- Cabrera, M.A., Ramos Miranda, J., Salas, S., Flores Hernández, D., Sosa López, A., 2012. Análisis de la abundancia del pulpo rojo (*Octopus maya*) en la Península de Yucatán, México. *Proc. 64th Gulf Caribb. Fish. Inst.* 481–485.
- Campbell, H.A., Dwyer, R.G., Gordos, M., Franklin, C.E., 2010. Diving through the thermal window: implications for a warming world. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 277, 3837–3844. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.0902>
- Clark, T.D., Sandblom, E., Jutfelt, F., 2013. Aerobic scope measurements of fishes in an era of climate change: respirometry, relevance and recommendations. *J. Exp. Biol.* 216, 2771–82. <https://doi.org/10.1242/jeb.084251>
- Clarke, a, 2004. Is there a universal temperature dependence of metabolism? *Funct. Ecol.* 18, 252–256. <https://doi.org/10.1111/j.0269-8463.2004.00842.x>
- Claussen, D.L., 1980. Thermal acclimation in the crayfish, *Orconectes rusticus* and *O. virilis*. *Comp. Biochem. Physiol. Part A Physiol.* 66, 377–384. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(80\)90183-8](https://doi.org/10.1016/0300-9629(80)90183-8)
- Cumillaf, J.P., Blanc, J., Paschke, K., Gebauer, P., Díaz, F., Re, D., Chimal, M.E., Vásquez, J., Rosas, C., 2016. Thermal biology of the sub-polar-temperate estuarine crab *Hemigrapsus crenulatus* (Crustacea: Decapoda: Varunidae). *Biol. Open* 5, 220–8. <https://doi.org/10.1242/bio.013516>
- Daly, H.I., Peck, L.S., 2000. Energy balance and cold adaptation in the octopus *Pareledone charcoti*. *Exp. Mar. Biol. Ecol.* 245, 197–214.
- Das, T., Pal, A.K., Chakraborty, S.K., Manush, S.M., Sahu, N.P., Mukherjee, S.C., 2005. Thermal

- tolerance, growth and oxygen consumption of *Labeo rohita* fry (Hamilton, 1822) acclimated to four temperatures. *J. Therm. Biol.* 30, 378–383. <https://doi.org/10.1016/J.JTHERBIO.2005.03.001>
- Debnath, D., Pal, A.K., Sahu, N.P., Baruah, K., Yengkokpam, S., Das, T., 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. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2006.04.037>
- Díaz-Herrera, F., Juárez-Castro, G., Pérez-Cruz, E., Fernando Bückle Ramirez, L., 1992. Balance energético de postlarvas y juveniles del langostino malayo *Macrobrachium rosenbergii* De Man (Crustacea: Palaemonidae). *Ciencias Mar.* 18, 19–32. <https://doi.org/10.7773/cm.v18i2.895>
- Díaz, F., Sierra, E., Denisse Re, A., Rodríguez, L., 2002. Behavioural thermoregulation and critical thermal limits of *Macrobrachium acanthurus* (Wiegman). *J. Therm. Biol.* 27, 423–428. [https://doi.org/10.1016/S0306-4565\(02\)00011-6](https://doi.org/10.1016/S0306-4565(02)00011-6)
- Díaz Herrera, F., Sierra Uribe, E., Bückle Ramirez, F.L., Garrido Mora, A., 1998. Critical thermal maxima and minima of *Macrobrachium rosenbergii* (Decapoda: Palaemonidae). *J. Therm. Biol.* 23, 381–385. [https://doi.org/10.1016/S0306-4565\(98\)00029-1](https://doi.org/10.1016/S0306-4565(98)00029-1)
- Dülger, N., Kumlu, M., Türkmen, S., Ölçülü, A., Tufan Eroldoğan, O., Asuman Yilmaz, H., Öçal, N., 2012. Thermal tolerance of European Sea Bass (*Dicentrarchus labrax*) juveniles acclimated to three temperature levels. *J. Therm. Biol.* 37, 79–82. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2011.11.003>
- Eme, J., Bennett, W.A., 2009. Critical thermal tolerance polygons of tropical marine fishes from Sulawesi, Indonesia. *J. Therm. Biol.* 34, 220–225. <https://doi.org/10.1016/J.JTHERBIO.2009.02.005>
- Enriquez, C., Mariño-Tapia, I., Jeronimo, G., Capurro-Filigrasso, L., 2013. Thermohaline processes in a tropical coastal zone. *Cont. Shelf Res.* 69, 101–109. <https://doi.org/10.1016/J.CSR.2013.08.018>

- Enriquez, C., Mariño-Tapia, I.J., Herrera-Silveira, J.A., 2010. Dispersion in the Yucatan coastal zone: Implications for red tide events. *Cont. Shelf Res.* 30, 127–137. <https://doi.org/10.1016/J.CSR.2009.10.005>
- Farías, A., Iker, A.E., Ae, U., Ae, J.H., Pino, S., Cristina, A.E., Ae, P., Caamal, C., Pedro, A.E., Ae, D., Rosas, C., 2009. How size relates to oxygen consumption, ammonia excretion, and ingestion rates in cold (*Enteroctopus megalocyathus*) and tropical (*Octopus maya*) octopus species. *Mar Biol* 156, 1547–1558. <https://doi.org/10.1007/s00227-009-1191-4>
- Feder, J.H., Rossi, J.M., Solomon, J., Solomon, N., Lindquist, S., 1992. The consequences of expressing hsp70 in *Drosophila* cells at normal temperatures. *Genes Dev.* 6, 1402–13.
- Feder, M.E., Hofmann, G.E., 1999. Heat-shock proteins, molecular chaperones, and the stress response: evolutionary and ecological physiology. *Annu. Rev. Physiol.* 61, 243–282. <https://doi.org/10.1146/annurev.physiol.61.1.243>
- Forsythe, J.W., Hanlon, R.T., 1988. Effect of temperature on laboratory growth, reproduction and life span of *Octopus bimaculoides*. *Mar. Biol.* 98, 369–379. <https://doi.org/10.1007/BF00391113>
- Forsythe, J.W., Walsh, L.S., Turk, P.E., Lee, P.G., 2001. Impact of temperature on juvenile growth age at first egg-laying of the Pacific reef squid *Sepioteuthis lessoniana* reared in captivity. *Mar. Biol.* 138, 103–112. <https://doi.org/10.1007/s002270000450>
- Frederich, M., Pörtner, H.O., 2000. Oxygen limitation of thermal tolerance defined by cardiac and ventilatory performance in spider crab, *Maja squinado*. *Am. J. Physiol. Integr. Comp. Physiol.* 279, R1531–R1538. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.2000.279.5.R1531>
- Fry, F.E.J., 1947. Effects of the environment on animal activity. *Univ. Toronto Stud.* 55, 1–62.
- Gamboa-Álvarez, Á.M., López-Rocha, A.J., Poot-López, R.G., 2015. Spatial Analysis of the Abundance and Catchability of the Red Octopus *Octopus maya* (Voss and Solís-Ramírez, 1966) on the Continental Shelf of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Source J. Shellfish Res.* 34, 481–492. <https://doi.org/10.2983/035.034.0232>

- Garcia-Rueda, A.L., 2017. Efecto del tiempo de exposición en el potencial adaptativo de *Octopus maya* (Voss y Solís-Ramírez, 1966) y *Callinectes sapidus* (Rathbun, 1886) a un ambiente cambiante. Universidad Nacional Autónoma de México.
- González, R.A., Díaz, F., Licea, A., Denisse Re, A., Noemí Sánchez, L., García-Esquivel, Z., 2010. Thermal preference, tolerance and oxygen consumption of adult white shrimp *Litopenaeus vannamei* (Boone) exposed to different acclimation temperatures. *J. Therm. Biol.* 35, 218–224. <https://doi.org/10.1016/J.JTHERBIO.2010.05.004>
- Grodzinski, W., Klekowski, R.Z., Duncan, A., 1975. Physiological approach to ecological energetics. In *Methods for Ecological Bioenergetics*. Blackwell Science Oxford.
- Guderley, H., St-Pierre, J.S., 2002. Going with the flow or life in the fast lane: contrasting mitochondrial responses to thermal change. *J. Exp. Biol.* 205, 2237–2249.
- Hatfield, E.M., Hanlon, R.T., Forsythe, J.W., Grist, E.P., 2001. Laboratory testing of a growth hypothesis for juvenile squid *Loligo pealeii* (Cephalopoda: Loliginidae). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58, 845–857. <https://doi.org/10.1139/f01-030>
- Hazel, J.R., 1984. Effects of temperature on the structure and metabolism of cell membranes in fish. *Am. J. Physiol.* 246, 460–70. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.1984.246.4.R460>
- Hazel, J.R., Williams, E.E., 1990. The role of alterations in membrane lipid composition in enabling physiological adaptation of organisms to their physical environment. *Prog. Lipid Res.* 29, 167–227. [https://doi.org/10.1016/0163-7827\(90\)90002-3](https://doi.org/10.1016/0163-7827(90)90002-3)
- Hill, R.W., Wyse, G.A., Anderson, M., 2006. *Animal physiology*, Panamericana. ed. Madrid, España.
- Hochachka, P.W., Somero, G.N., 2002. Biochemical adaptation: Mechanism and process in physiological evolution. *Biochem. Mol. Biol. Educ.* 30, 215–216. <https://doi.org/10.1002/bmb.2002.494030030071>
- Jobling, M., 1994. *Fish bioenergetics*. Chapman & Hall, London.
- Johnston, I.A., 1982. Capillarisation, oxygen diffusion distances and mitochondrial content of

carp muscles following acclimation to summer and winter temperatures. *Cell Tissue Res.* 222, 325–37.

Juárez, O., Rosas, C., Arena-Ortiz, M., 2012. Phylogenetic relationships of *Octopus maya* revealed by mtDNA sequences. *Ciencias Mar.* 38, 563–575. <https://doi.org/10.7773/cm.v38i3.1962>

Juárez, O.E., Galindo-Sánchez, C.E., Díaz, F., Re, D., Sánchez-García, A.M., Camaal-Monsreal, C., Rosas, C., 2015. Is temperature conditioning *Octopus maya* fitness? *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 467, 71–76. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2015.02.020>

Juárez, O.E., Hau, V., Caamal-Monsreal, C., Galindo-Sánchez, C.E., Díaz, F., Re, D., Rosas, C., 2016. Effect of maternal temperature stress before spawning over the energetic balance of *Octopus maya* juveniles exposed to a gradual temperature change. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 474, 39–45. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2015.10.002>

Katsanevakis, S., Stephanopoulou, S., Miliou, H., Moraitou-Apostolopoulou, M., Verriopoulos, G., 2005. Oxygen consumption and ammonia excretion of *Octopus vulgaris* (Cephalopoda) in relation to body mass and temperature. *Mar. Biol.* 146, 725–732. <https://doi.org/10.1007/s00227-004-1473-9>

Kumlu, M., Türkmen, S., Kumlu, M., 2010. Thermal tolerance of *Litopenaeus vannamei* (Crustacea: Penaeidae) acclimated to four temperatures. *J. Therm. Biol.* 35, 305–308. <https://doi.org/10.1016/J.JTHERBIO.2010.06.009>

Lellis, W.A., Russell, J.A., 1990. Effect of temperature on survival, growth and feed intake of postlarval spiny lobsters, *Panulirus argus*. *Aquaculture* 90, 1–9. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(90\)90277-T](https://doi.org/10.1016/0044-8486(90)90277-T)

Lindquist, S., 1986. The Heat-Shock Response. *Annu. Rev. Biochem.* 55, 1151–1191. <https://doi.org/10.1146/annurev.bi.55.070186.005443>

Lucas, A., 1993. *Bioénergétique des animaux aquatiques*. Masson, Paris.

Lucas, A., Watson, J., 1996. *Bioenergetics of Aquatic Animals*, Taylor & Francis.

<https://doi.org/10.1017/CB09781107415324.004>

Lutterschmidt, W.I., Hutchison, V.H., 1997. The critical thermal maximum: history and critique. *Can. J. Zool.* 75, 1561–1574. <https://doi.org/10.1139/z97-783>

Madeira, D., Narciso, L., Cabral, H.N., Vinagre, C., 2012. Thermal tolerance and potential impacts of climate change on coastal and estuarine organisms. *J. Sea Res.* 70, 32–41. <https://doi.org/10.1016/J.SEARES.2012.03.002>

Manush, S.M., Pal, A.K., Chatterjee, N., Das, T., Mukherjee, S.C., 2004. Thermal tolerance and oxygen consumption of *Macrobrachium rosenbergii* acclimated to three temperatures. *J. Therm. Biol.* 29, 15–19. <https://doi.org/10.1016/J.JTHERBIO.2003.11.005>

Martínez-Martínez, E., 2012. Acuerdo por el que se da a conocer el Plan de Manejo Pesquero de pulpo (*O. Maya* y *O. Vulgaris*) del Golfo de México y Mar Caribe. SAGARPA 48.

Martínez, R., Gallardo, P., Pascual, C., Navarro, J., Sánchez, A., Caamal-Monsreal, C., Rosas, C., 2014. Growth, survival and physiological condition of *Octopus maya* when fed a successful formulated diet. *Aquaculture* 426–427, 310–317. <https://doi.org/10.1016/J.AQUACULTURE.2014.02.005>

Merino, M., 1997. Upwelling on the Yucatan Shelf: hydrographic evidence. *J. Mar. Syst.* 13, 101–121. [https://doi.org/10.1016/S0924-7963\(96\)00123-6](https://doi.org/10.1016/S0924-7963(96)00123-6)

Monreal-Gómez, M.A., Salas-de León, D.A., Velasco-Mendoza, H., 2004. Hidrodinámica del Golfo de México, in: Caso, M., Pisanty, I., Ezcurra, E. (Eds.), *Diagnóstico Ambiental Del Golfo de México*. Instituto Nacional de Ecología, México, pp. 47–67.

Noyola, J., Caamal-Monsreal, C., Díaz, F., Re, D., Sánchez, A., Rosas, C., 2013a. Thermopreference, tolerance and metabolic rate of early stages juvenile *Octopus maya* acclimated to different temperatures. *J. Therm. Biol.* 38, 14–19. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2012.09.001>

Noyola, J., Mascaró, M., Caamal-monsreal, C., Noreña-barroso, E., Díaz, F., 2013b. Effect of temperature on energetic balance and fatty acid composition of early juveniles of

- Octopus maya. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. Exp. Mar. Biol. Ecol. 445, 156–165.
- Noyola, J., Mascaro, M., Díaz, F., Denisse, R.A., Sánchez-Zamora, A., Caamal-Monsreal, C., Rosas, C., 2015. Thermal biology of prey (*Melongena corona bispinosa*, *Strombus pugilis*, *Callinectes similis*, *Libinia dubia*) and predators (*Ocyurus chrysurus*, *Centropomus undecimalis*) of *Octopus maya* from the Yucatan Peninsula. J. Therm. Biol. 53, 151–161. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2015.11.001>
- Pech-Pool, D., Mascaró-Miquelajáuregui, M., Simões, N., Enríquez-Ortiz, C., 2010. Ambiente marino. Biodivers. y Desarro. Hum. en Yucatán 496.
- Peng, J., Cao, Z.D., Fu, S.J., 2014. The effects of constant and diel-fluctuating temperature acclimation on the thermal tolerance, swimming capacity, specific dynamic action and growth performance of juvenile Chinese bream. Comp. Biochem. Physiol. -Part A Mol. Integr. Physiol. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2014.07.005>
- Petza, D., Katsanevakis, S., Verriopoulos, G., 2006. Experimental evaluation of the energy balance in *Octopus vulgaris*, fed ad libitum on a high-lipid diet. Mar. Biol. 148, 827–832. <https://doi.org/10.1007/s00227-005-0129-8>
- Portner, H.-O., 2010. Oxygen- and capacity-limitation of thermal tolerance: a matrix for integrating climate-related stressor effects in marine ecosystems. J. Exp. Biol. 213, 881–893. <https://doi.org/10.1242/jeb.037523>
- Pörtner, H., 2002. Climate variations and the physiological basis of temperature dependent biogeography: systemic to molecular hierarchy of thermal tolerance in animals. Comp. Biochem. Physiol. Part A Mol. Integr. Physiol. 132, 739–761. [https://doi.org/10.1016/S1095-6433\(02\)00045-4](https://doi.org/10.1016/S1095-6433(02)00045-4)
- Pörtner, H., Mark, F., Bock, C., 2004. Oxygen limited thermal tolerance in fish?: Answers obtained by nuclear magnetic resonance techniques. Respir. Physiol. Neurobiol. 141, 243–260. <https://doi.org/10.1016/J.RESP.2004.03.011>
- Pörtner, H., 2012. Integrating climate-related stressor effects on marine organisms: unifying principles linking molecule to ecosystem-level changes. Mar. Ecol. Prog. Ser. 470, 273–

290. <https://doi.org/10.3354/meps10123>

Pörtner, H.O., 2006. Climate-dependent evolution of Antarctic ectotherms: An integrative analysis. *Deep. Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 53, 1071–1104. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2006.02.015>

Portner, H.O., Knust, R., 2007. Climate Change Affects Marine Fishes Through the Oxygen Limitation of Thermal Tolerance. *Science* (80-.). 315, 95–97. <https://doi.org/10.1126/science.1135471>

Pörtner, H.O., Peck, L., Somero, G., B, P.T.R.S., 2007. Thermal limits and adaptation in marine Antarctic ectotherms : an integrative view Thermal limits and adaptation in marine Antarctic ectotherms : an integrative view. *Society* 2233–2258. <https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1947>

Pörtner, H.O., Peck, M.A., 2010. Climate change effects on fishes and fisheries: Towards a cause-and-effect understanding. *J. Fish Biol.* 77, 1745–1779. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02783.x>

Prosser, C.L., 1991. Environmental and metabolic animal physiology. Wiley-Liss, University of Michigan, USA.

Qari, S., Aljarari, R., 2014. The Effect of Season and Acclimation on the Heat and Cold Tolerance of the Red Sea Crab, *Portunus pelagicus*. *Life Sci. J. Life Sci J* 1111.

Reynolds, W.W., Casterlin, M.E., 1979. Behavioral Thermoregulation and the final preferendum paradigm. *Am. Zool.* 19, 211–224. <https://doi.org/10.2307/3882431>

Rezende, E.L., Castañeda, L.E., Santos, M., 2014. Tolerance landscapes in thermal ecology. *Funct. Ecol.* 28, 799–809. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12268>

Rosas, C., Caamal, C., Cázares, R., Rodríguez, D., Romero, M., Chay, D., 2006. Manual preliminar para el cultivo de pulpo *Octopus maya*. UNAM,Secretaria de desarrollo rural y pesca,conapesca, México.

Rosas, C., Cuzon, G., Pascual, C., Gaxiola, G., Chay, D., López, N., Maldonado, T., Domingues, P.M.,

2007. Energy balance of *Octopus maya* fed crab or an artificial diet. *Mar. Biol.* <https://doi.org/10.1007/s00227-007-0692-2>
- Rosas, C., Gallardo, P., Mascaró, M., Caamal-Monsreal, C., Pascual, C., 2014. *Octopus maya*, in: Iglesias, J., Fuentes, L., Villanueva, R. (Eds.), *Cephalopod Culture*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 383–396. https://doi.org/10.1007/978-94-017-8648-5_20
- SAGARPA, 2016. *El pulpo mexicano en el mundo.*, Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación.
- SAGARPA, 2015. *México, cuarto lugar en producción mundial de pulpo.*, Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación.
- Salas, S., Cabrera, M.A., Mexicano, G., 2006. *¿Hacia donde van las pesquerías en Yucatán? Tendencias, retos y perspectivas*, 1st ed. CINVESTAV, México, Mérida.
- Salas, S., Cabrera, M.A., Palomo, L., Torres-Irineo, E., 2009. Uso de Indicadores para Evaluar Medidas de Regulación en la Pesquería del Pulpo en Yucatán dada la Interacción de Flotas. *Proc. 61st Gulf Caribb. Fish. Inst.* 111–121.
- Salmerón, G.O., Aguirre, G.R., 2003. Estudio espacio-temporal de la surgencia de Yucatán y Banco de Campeche, México; a través de imágenes seawifs, 1999–2000. *GEOS* 23, 224.
- Salvato, B., Cuomo, V., Di Muro, P., Beltramini, M., 2001. Effects of environmental parameters on the oxygen consumption of four marine invertebrates: a comparative factorial study. *Mar. Biol.* 138, 659–668. <https://doi.org/10.1007/s002270000501>
- Sanchez-García, A., Rodríguez-Fuentes, G., Díaz, F., Galindo-Sánchez, C.E., Ortega, K., Mascaró, M., López, E., Caamal-Monsreal, C., Juárez, O., Noreña-Barroso, E., Re, D., Rosas, C., 2017. Thermal sensitivity of *O. maya* embryos as a tool for monitoring the effects of environmental warming in the Southern of Gulf of Mexico. *Ecol. Indic.* 72, 574–585. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.08.043>
- Sandersfeld, T., Davison, W., Lamare, M.D., Knust, R., Richter, C., 2015. Elevated temperature causes metabolic trade-offs at the whole-organism level in the Antarctic fish

- Trematomus bernacchii. J. Exp. Biol. 218, 2373–81.
<https://doi.org/10.1242/jeb.122804>
- Sardella, B.A., Cooper, J., Gonzalez, R.J., Brauner, C.J., 2004. The effect of temperature on juvenile Mozambique tilapia hybrids (*Oreochromis mossambicus* x *O. urolepis hornorum*) exposed to full-strength and hypersaline seawater. *Comp. Biochem. Physiol. Part A Mol. Integr. Physiol.* 137, 621–629. <https://doi.org/10.1016/J.CBPB.2003.12.003>
- Schmidt-Nielsen, K., 1975. *Animal physiology: adaptation and environment*. Cambridge University Press.
- Segawa, S., Nomoto, A., 2002. Laboratory growth, feeding, oxygen consumption and ammonia excretion of *Octopus ocellatus*. *Bull. Mar. Sci.* 71, 801–813.
- Serfling, S.A., Ford, R.F., 1975. Laboratory culture of juvenile stages of the California spiny lobster *Panulirus interruptus* (Randall) at elevated temperatures. *Aquaculture* 6, 377–387. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(75\)90116-7](https://doi.org/10.1016/0044-8486(75)90116-7)
- Sokolova, I.M., 2013. Energy-Limited Tolerance to Stress as a Conceptual Framework to Integrate the Effects of Multiple Stressors. *Integr. Comp. Biol.* 53, 597–608. <https://doi.org/10.1093/icb/ict028>
- Sokolova, I.M., Frederich, M., Bagwe, R., Lannig, G., Sukhotin, A.A., 2012. Energy homeostasis as an integrative tool for assessing limits of environmental stress tolerance in aquatic invertebrates. *Mar. Environ. Res.* 79, 1–15. <https://doi.org/10.1016/J.MARENRES.2012.04.003>
- Solís-Ramírez, M., Arreguín-Sánchez, F., Seijo, J., 1997. Pesquería de pulpo de la plataforma continental de Yucatán, in: Flores-Hernández, D., Sánchez-Gil, P., Seijo, J.C., Arreguín-Sánchez, F. (Eds.), *Análisis y Diagnóstico de Los Recursos Pesqueros Críticos Del Golfo de México*. Universidad Autónoma de Campeche. Centro EPOMEX: Campeche, Serie Científica, 7, pp. 61–80.
- Solís-Ramírez, M.J., 1967. *Aspectos biológicos del pulpo : Octopus maya Voss y Solís*. Instituto Nacional de Investigaciones Biológico Pesqueras, México.

- Solís-Ramírez, M.J., Chávez, E.A., 1986. Evaluación y régimen óptimo de pesca de pulpo de la Península de Yucatán, México. *Inst. Cienc. Mar Limnol. Univ. Nac. Aut. Méx* 13, 1–18.
- Sommer, A., Pörtner, H.-O., 2002. Metabolic cold adaptation in the lugworm *Arenicola marina* (L.): comparison of a White Sea and a North Sea population. *Mar. Ecol.* 240, 171–182.
- Sørensen, J.G., Kristensen, T.N., Loeschcke, V., 2003. The evolutionary and ecological role of heat shock proteins. *Ecol. Lett.* 6, 1025–1037. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00528.x>
- Tello, J., Oramas, E., Rodríguez, L., Arena, L., Escamilla, S., Santos, J., 2011. Variabilidad Genética Enzimática y Flujo de Genes del Pulpo *Octopus maya* en la Península de Yucatán. *Proc. 64th Gulf Caribb. Fish. Inst.* 496–500.
- Terblanche, J.S., Hoffman, A.A., Mitchell, K.A., Rako, L., le Roux, P.C., Chown, L.S., 2011. Ecologically relevant measures of tolerance to potentially lethal temperatures. *J. Exp. Biol.* 214, 3713–3725. <https://doi.org/10.1242/jeb.067835>
- Tercero, J.F., Rosas, C., Mascaró, M., Poot, G., Domingues, P., Noreña, E., Caamal-Monsreal, C., Pascual, C., Estefanell, J., Gallardo, P., 2015. Effects of parental diets supplemented with different lipid sources on *Octopus maya* embryo and hatching quality. *Aquaculture* 448, 234–242. <https://doi.org/10.1016/J.AQUACULTURE.2015.05.023>
- Van Heukelem, W.F., 1983. *Octopus maya*, in: Boyle, P.R. (Ed.), *Cephalopod Life Cycles*. Academic Press, Nueva York, pp. 311–323.
- Van Heukelem, W.F., 1976. Growth, bionergetics and life-span of *Ocropus cyanea* and *Octopus maya*. University of Hawaii, Honolulu.
- Vidal, E.A.G., DiMarco, F.P., Wormuth, J.H., Lee, P.G., 2002. Influence of temperature and food availability on survival, growth and yolk utilization in hatchling squid. *Bull. Mar. Sci.* 71, 915–931.
- Wells, M.J., Clarke, A., 1996. Energetics: the costs of living and reproducing for an individual cephalopod. *Philos. Trans. R. Soc. London. Ser. B Biol. Sci.* 351, 1083–1104.

<https://doi.org/10.1098/rstb.1996.0095>

Zavala-Hidalgo, J., Gallegos-García, A., Martínez-López, B., Morey, S.L., O'Brien, J.J., 2006. Seasonal upwelling on the Western and Southern Shelves of the Gulf of Mexico. *Ocean Dyn.* 56, 333–338. <https://doi.org/10.1007/s10236-006-0072-3>

Zavala-Hidalgo, J., Romero-Centeno, R., Mateos-Jasso, A., Morey, S.L., Martínez-López, B., 2014. The response of the Gulf of Mexico to wind and heat flux forcing: What has been learned in recent years? *Atmósfera* 27, 317–334. [https://doi.org/10.1016/S0187-6236\(14\)71119-1](https://doi.org/10.1016/S0187-6236(14)71119-1)

Zuur, A.F., Ieno, E.N., Smith, G.M., 2007. *Analysing Ecological Data, Statistics for Biology and Health*. Springer New York, New York, NY. [https://doi.org/10.1007/978-0-387-45972-](https://doi.org/10.1007/978-0-387-45972-1)

1