



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología
(Biología Marina)

**EL OXÍGENO DISUELTO REDUCE EL CAMPO DEL METABOLISMO AERÓBICO Y NO
MODIFICA EL UMBRAL TÉRMICOS DE LOS JUVENILES DE *Octopus maya*
(VOSS Y SOLÍS-RAMÍREZ, 1966)**

TESIS
QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS

PRESENTA:
ESTEFANY DEL ROSARIO LÓPEZ RIPOLL

TUTOR PRINCIPAL
Dr. Carlos Rosas Vásquez – Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación,
Facultad de Ciencias, UNAM

COMITÉ TUTOR:
Dra. Maite Mascaró Miquelajauregui- Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación,
Facultad de Ciencias, UNAM
Dra. Gabriela Rodríguez Fuentes – Unidad de Química -Sisal, Facultad de Química, UNAM
Dra. Dennis Re Araujo - Centro de Investigación y Educación Superior de Ensenadal
Dr. Fernando Díaz Herrera – Centro de Investigación y Educación Superior de Ensenadal

□

□□□□□□□□

□ **Sisal, Yuc., Mayo, 2021**



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.



**EL OXÍGENO DISUELTO REDUCE EL CAMPO DEL METABOLISMO AERÓBICO Y NO
MODIFICA EL UMBRAL TÉRMICOs DE LOS JUVENILES DE *Octopus maya*
(VOSS Y SOLÍS-RAMÍREZ, 1966)**

TESIS

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS**

PRESENTA:

ESTEFANY DEL ROSARIO LÓPEZ RIPOLL

TUTOR PRINCIPAL

Dr. Carlos Rosas Vásquez – Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación,
Facultad de Ciencias, UNAM

COMITÉ TUTOR:

Dra. Maite Mascaró Miquelajauregui- Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación,
Facultad de Ciencias, UNAM

Dra. Gabriela Rodríguez Fuentes – Unidad de Química -Sisal, Facultad de Química, UNAM

Dra. Dennis Re Araujo - Centro de Investigación y Educación Superior de Ensenadal

Dr. Fernando Díaz Herrera – Centro de Investigación y Educación Superior de Ensenadal

Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación, Facultad de Ciencias, UNAM, Sisal, 2021

*En memoria de todas las mujeres guerreras que perdieron la batalla contra el cáncer y lucharon hasta el final, en especial y con mucho amor, a mi amiga **María T**, valiente, luchadora y de sonrisa permanente. Y a aquellas, que como yo, dimos la batalla y aquí estamos, y que no se pueden considerar sobrevivientes, sino unos seres valerosos que jamás se dieron por vencidas. Por ello, dedico este proyecto de investigación a todos aquellos que se aferran a la esperanza divina y asidos a esa ancla, afrontan los desafíos y hacen realidad sus sueños.*

DEDICATORIA

Este esfuerzo, fruto de la fe, la constancia y del acompañamiento familiar y tutorial, lo dedico con amor

A

A mis padres, Leopoldo y Magola, quienes con su cariño y apoyo incondicional, posibilitaron el cumplimiento de cada etapa del trabajo en medio de las diferentes circunstancias vividas, sin desviar el camino hacia la meta trazada.

A mi hermana Aura Angélica, quien siempre con una voz de aliento, me motivó a seguir recorriendo este camino, en los momentos donde mis fuerzas se agotaban. Ellos han sido mi ejemplo a seguir porque siempre me han aportado las herramientas indispensables para mi superación personal como lo es el amor, la comprensión y el respeto por mis ideales

AGRADECIMIENTO

A la Universidad Autónoma de México y al Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología (**UNAM y PCML**) por la oportunidad que me dieron de ingresar a esta Institución para seguir con mi formación académica e igual con el apoyo financiero poder participar en congresos y talleres a cargo del PCML. Muchas gracias al personal del PCML por el apoyo brindado, observar la mejor actitud para resolver las inquietudes y encontrar la salida más acertada.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (**CONACYT**), por conferirme la beca que hizo posible mi estancia en Sisal, Yucatán, México, como estudiante de Maestría.

Al **CONACYT-México a través del programa FORDECYT-PRONACES/61503/2020 y PAPIIT-UNAM IN204019**, por los apoyos recibidos para la realización del presente estudio “**El oxígeno disuelto reduce campo del metabolismo aeróbico y no modifica el umbral térmico de los juveniles de *Octopus maya* (Voss y Solís-Ramírez, 1966)**”, bajo la responsabilidad del Dr. **Carlos Rosas Vázquez**.

A mi Director principal el Dr. **Carlos Rosas Vázquez**, por darme la oportunidad de formar parte de su grupo de trabajo, ser atenta receptora de sus sabias explicaciones y de la transmisión de sus enseñanzas, por guiarme a buscar con esmero, sistematicidad y rigurosidad, la verdad del conocimiento científico, elementos esenciales para un desempeño idóneo en este campo. Gracias por enseñarme que en la parte experimental no todo tiene que salir perfecto y exacto, que se debe trabajar con lo que se posee a la mano porque ello nos puede proporcionar información importante para la investigación. Muchas gracias por estar conmigo, apoyarme en los momentos difíciles que he vivido, impulsarme a seguir adelante y nunca rendirme, y a comprender que todo tiene una solución. Y en especial, por hacerme sentir parte de su familia, cuyo apoyo fue fundamental cuando me encontraba lejos de los míos.

A mi Comité Tutorial, el **Dr. Fernando**, la **Dra. Maite**, la **Dra. Gabriela** y la **Dra. Dennis**. Gracias a cada uno de ustedes, por su contribución desde su especialidad en la elaboración de este trabajo.

Mi estimación y agradecimiento a mi compañero **Dr. Fernando**, quien fue parte importante para la realización de esta tesis, en lo concerniente a la parte de montaje del experimento y en los muestreos. Gracias por su asesoría y el apoyo moral cuando los eventos no salían como lo esperaba.

Quiero agradecer a la **M en C. Karla Escalante**, por todos los materiales, espacio y ayuda recibida en la ejecución de los muestreos. Muchas gracias por la asesoría y aportes desde su especialidad en la preparación de este trabajo.

Mi profunda gratitud a la **M en C Ariadna Sánchez**, por el apoyo recibido en la realización de las pruebas bioquímicas y organización de los muestreos. Gracias Ari, por creer en mí y apoyarme siempre en todos los instantes difíciles, por tus consejos y enseñanzas oportunas; eres mi maestra espiritual.

A **Nelly Tremblay**, gracias por tu colaboración en el último tramo de esta tesis, una ayuda muy valiosa en el procesamiento de los datos, y en mis períodos de gran dificultad.

Mi estimación y reconocimiento a la **M en C., Claudia Caamal** por la prestación de sus servicios, ayuda durante el montaje de los dispositivos experimentales y la realización de muestreos de esta tesis. Muchas gracias por ofrecerme una amistad sincera, por brindarme una voz de aliento cuando los sucesos no salían bien, por estar siempre conmigo en los momentos más difíciles y apoyarme siempre, por acogerme en tu hogar y hacerme sentir parte de tu familia.

A mi familia sisaleña conformada por **doña Silvia, don Antonio, Andre, Adriano** y la **Abue (†)**. Gracias por convertirse en un gran apoyo, por ser incondicionales en todos los aspectos y por tener siempre los brazos abiertos para mí.

A mis amigos de UMDI-SISAL **Lili, Sol, Karen, Luisa, Alejandro, Xani, Erika, Fernando tercero, Anaid Asael y Jimena**, con quienes departí y entablé buenas relaciones profesionales y afectuosas y me dieron ánimos cuando más lo necesitaba.

Y por último, a **Cosmo, Mila y Dona**, a quienes yo pensé que les habíamos salvado la vida, al recatarlos de esas situaciones tan lamentables donde se encontraban pero lo que menos esperaba era que ustedes iban a salvar la mía. Infinitas gracias por su compañía y por no dejarme caer, por siempre estar ahí. Ojalá supieran todo lo que siento por ustedes, mis queridos perrunos.

LISTA DE ABREVIATURAS

As: energía asimilada

CAM: campo del metabolismo aeróbico ($\text{mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g Ph}^{-1}$)

CMT: campo metabólico térmico ($\text{mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g Ph}^{-1}$)

OCLTT: oxygen-and capacity-limited termal tolerance

OD: oxígeno disuelto

PY: península de Yucatán

R_{rut}: tasa metabólica de rutina ($\text{mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g Ph}^{-1}$)

R_{max}: tasa respiratoria máxima ($\text{mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g Ph}^{-1}$)

R_{ICA}: incremento de calor aparente ($\text{mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g Ph}^{-1}$)

R_{total}: tasa de consumo de oxígeno ($\text{mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g Ph}^{-1}$)

TCE: tasa crecimiento relativa diaria ($\% \text{ dia}^{-1}$)

T_c: temperaturas críticas ($^{\circ}\text{C}$)

TC_{min}: temperatura crítica mínima ($^{\circ}\text{C}$)

TC_{max}: temperatura crítica máxima ($^{\circ}\text{C}$)

T_d: temperatura de desnaturalización

T_p: temperaturas pejus ($^{\circ}\text{C}$)

T_{imr}: temperatura metabolic rate ($^{\circ}\text{C}$)

T_{imr-min}: temperatura induced mininum metabolic rate ($^{\circ}\text{C}$)

T_{imr-max}: temperatura induced maximum metabolic rate ($^{\circ}\text{C}$)

TMR: tasa metabólica mínima ($\text{mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g Ph}^{-1}$)

TM_{im}: tasa metabólica máxima ($\text{mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g Ph}^{-1}$)

TMB: tasa metabólica baja ($\text{mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g Ph}^{-1}$)

TMA: tasa metabólica alta ($\text{mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g Ph}^{-1}$)

TABLA DE CONTENIDO

1. INTRODUCCIÓN.....	14
2. PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN.....	28
3. HIPÓTESIS	29
4. OBJETIVOS	30
4.1. OBJETIVO GENERAL	30
4.2. OBJETIVO ESPECIFICO.....	30
5. MATERIALES Y MÉTODOS	31
5.1. ORIGEN Y MANTENIMIENTOS DE LOS ORGANISMOS	31
5.2. DISEÑO EXPERIMENTAL.....	33
5.2.1. Experimento 1. Dependencia térmica del campo metabólico térmico (CMT):.....	33
5.2.2. Experimento 2: La disponibilidad de oxígeno reduce el CMT y modifica la amplitud de los límites térmicos.....	34
5.3. INDICADORES EVALUADOS	36
5.3.1. Sobrevivencia	36
5.3.2. Crecimiento.....	36
5.3.3. Temperaturas críticas mínimas y máximas (TCmin y TCmax).....	37
5.3.4. Determinación del campo metabólico térmico (CMT)	38
5.3.5. Determinación de las tasas metabólicas (R_{rut} , R_{max} , R_{ICA})	41
6. RESULTADOS	46
6.1. Experimento 1: Efecto de la temperatura en la tolerancia térmica de los juveniles de <i>O. maya</i>	46
6.1.1. Sobrevivencia y crecimiento	46
6.1.2. Determinación de la dependencia térmica del CMT	47
6.2. Experimento 2: El efecto de la temperatura y la concentración de OD en la tolerancia térmica de los juveniles de <i>O. maya</i> :	50
6.2.1. Sobrevivencia y crecimiento	50
6.2.2. Determinación de la Campo Metabólico Térmico medido en las Temperaturas Críticas (TCmin y TCmax).....	52
6.2.3. Determinación de las Temperaturas críticas (TCmin y TCmax) a diferentes concentraciones de OD a 24 y 30°C.....	56

6.2.4. Estimación del Campo Metabólico Térmico	57
6.2.5. Determinación de las tasas metabólicas (R_{rut} , R_{max} , R_{ICA})	61
6.2.6. Balance energético parcial	63
7. Discusión	65
7.1. La Primera predicción de la hipótesis OCLLT: Dependencia térmica del campo del metabolismo aeróbico (CMT):	66
7.1.1. Sobrevivencia y tasa crecimiento	66
7.1.2. Dependencia térmica del campo metabólico térmico (CMT):	68
7.2. Experimento 2: La disponibilidad de oxígeno modifica la amplitud de las temperaturas críticas y reduce el cmt	75
7.2.1. Medición de campo metabólico térmico (CMT) en los límites térmicos (TC_{max} y TC_{min}).	75
7.2.2. Determinación del CMT y los límites térmicos	77
8. CONCLUSIONES	84
9. BIBLIOGRAFÍA	85
10. ANEXO	100

LISTAS DE FIGURAS

Figura 1. Modelo conceptual de la tolerancia térmica limitada por oxígeno.....	19
Figura 2. Representación teórica del concepto de límites de tolerancia al estrés que limitan la energía y la clasificación de los factores estresantes ambientales: máximo desempeño; estrés moderado (pejus), estrés extremo (las temperaturas críticas, Tc) en función de lo efectos en el campo aeróbico metabólico (CAM). ...	24
Figura 3. Características generales de <i>Octopus maya</i>	26
Figura 4. Esquema de la obtención de los juveniles de pulpo en el Laboratorio de Ecofisiología Aplicada en la UMDI-Facultad de Ciencias UNAM -Sisal.	31
Figura 5. Mantenimientos de los juveniles en el Laboratorio de Ecofisiología Aplicada de la UNAM -Sisal.....	32
Figura 6. Esquema del diseño experimental que se utilizó para estudiar el efecto de la temperatura en la tolerancia térmica de juveniles de <i>Octopus maya</i>	34
Figura 7. Esquema del diseño experimental que se utilizó para estudiar el efecto de la temperatura y la concentración de OD en la tolerancia térmica de los juveniles de <i>O. maya</i>	35
Figura 8. Esquema del dispositivo que se utilizó para estudiar el efecto de la temperatura y las concentraciones de oxígeno en las TCmin y TCmax de <i>Octopus maya</i>	38
Figura 9. Representación teórica de las bases conceptuales para la medición de las tasas metabólicas utilizando el método TIMR.	39
Figura 10. Sistema experimental del método TIMR para determinar la TMB y TMA en juveniles de <i>O. maya</i>	40
Figura 11. A) Sobrevivencia (%) de los juveniles de <i>O. maya</i> a diferentes temperaturas de aclimatación (°C), B) TCE (% día ⁻¹) calculada durante 20 días a distintas temperaturas. Las barras indican el promedio ± DE y las letras señalan diferencias significativas en relación con la temperatura de aclimatación (p<0.05).....	48
Figura 12. Efecto de la temperatura de aclimatación en: A) la TMA y TMB, el cuadro punteado señala el efecto de la temperatura a 30°C en la disminución de TMA y el aumento de la TMB; B) CMT absoluto; D) CMT factorial; D) Q ₁₀ de los juveniles de <i>O. maya</i>	49
Figura 13. A) Sobrevivencia (%) de los juveniles de <i>O. maya</i> a diferentes tratamientos (°C) y la concentración de OD (mg L ⁻¹), B) la TCE (% día ⁻¹) de los pulpos calculada durante 20 días a distintos tratamientos.....	51
Figura 14. Efecto de la temperatura de aclimatación (°C) y la concentración de OD (mg L ⁻¹) en el porcentaje de juveniles de <i>O. maya</i> que mostraron ganancia o pérdida de peso en cada tratamiento experimental.	52
Figura 15. Efecto de la temperatura de aclimatación y la concentración de OD en la TMA y la TMB de los juveniles de <i>O. maya</i>	54
Figura 16. Efecto de la temperatura de aclimatación y la concentración de OD en: A) el CMT absoluto en condición de normoxia y C) el CMT absoluto en condición de hipoxia de los juveniles de <i>O. maya</i>	55
Figura 17. Efecto de la temperatura de aclimatación (°C) y la concentración de OD (mg L ⁻¹) en las temperaturas críticas los juveniles de <i>O. maya</i>	57
Figura 18. Efecto de la temperatura de aclimatación y la concentración de OD en la TMA, y la TMB de los juveniles de <i>O. maya</i>	59

Figura 19. Efecto de la temperatura de aclimatación y la concentración de OD en: A) El CMT absoluto y B) Q_{10} de los juveniles de <i>O. maya</i>	60
Figura 20. Efecto de la temperatura de aclimatación ($^{\circ}\text{C}$) y la concentración de OD (mg L^{-1}) en el consumo de oxígeno de rutina en los juveniles de <i>O. maya</i>	62
Figura 21. Efecto de la temperatura de aclimatación ($^{\circ}\text{C}$) y la concentración de OD (mg L^{-1}) en los porcentajes de las proporciones de la energía asimilada que es canalizada a la respiración ($R_{\text{total}}/\text{AS} \%$) y la producción (P/AS) en juveniles de <i>O. maya</i>	64
Figura 22. Esquema del efecto del tiempo de exposición en la sobrevivencia y tasa de crecimiento en juveniles de <i>O. maya</i> en los extremos térmicos (18 y 30°C)... ..	68
Figura 23. Esquema relación entre el rendimiento metabólico, el crecimiento y la sobrevivencia de los juveniles de <i>O. maya</i> durante 20 días.	74
Figura 24. Representación teórica del concepto de límites de tolerancia a los factores estrés ambiente (temperatura e hipoxia) que limitan la energía en función de lo efectos en el metabólico térmico (CMT) de lo juveniles de <i>O. maya</i> . Modificado de Pörtner (2010).. ..	79
Figura 25. Efecto de la concentración de OD y de aclimatación sobre el crecimiento, sobrevivencia de los juveniles de <i>O. maya</i>	81

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Diseño experimental y el número de pulpos utilizados para estudiar el efecto de la temperatura en la tolerancia térmica de <i>Octopus maya</i> .	33
Tabla 2. Diseño experimental y el número de pulpos utilizados para estudiar el efecto de la temperatura y la concentración de OD en la tolerancia térmica de <i>Octopus maya</i> .	35
Tabla 3. Temperaturas promedio empleadas para inducir la TMB y la TMA en juveniles de <i>O. maya</i>	40
Tabla 4. Valores promedios \pm DE del peso inicial y final (g), y la TCE (% día ⁻¹) de juveniles de <i>O. maya</i> aclimatados a diferentes temperaturas durante 20 días.	47
Tabla 5. Valores promedio \pm DE de TMB, TMM, CMT absoluto, CMT factorial y Q ₁₀ obtenidos para juveniles de <i>O. maya</i> mantenidos en diferentes temperaturas de aclimatación.	47
Tabla 6. Valores promedios \pm SD del Peso inicial y final (g), y la TCE (% día ⁻¹) de juveniles de <i>O. maya</i> aclimatados a diferentes temperaturas y concentraciones de OD.	50
Tabla 7. Valores promedio \pm DE de la TMB, TMA y el CMT absoluto, para juveniles de <i>O. maya</i> a diferentes tratamientos (°C y mg L ⁻¹).	53
Tabla 8. Valores promedios \pm DE de la TCmax y la TCmin de juveniles de <i>O. maya</i> aclimatados a diferentes temperaturas y concentraciones de OD.	56
Tabla 9. Valores promedio \pm DE de la TMB, TMA, CMT absoluto y Q ₁₀ obtenidos para juveniles de <i>O. maya</i> a diferentes tratamientos (°Cy mg L ⁻¹).	58
Tabla 10. Valores promedio \pm DE del consumo de oxígeno de juveniles tempranos de <i>O. maya</i> aclimatados a distintas temperaturas y concentraciones de OD.	62
Tabla 11. Balance energético parcial de juveniles de <i>O. maya</i> a distintas temperaturas y concentraciones de OD.	63

RESUMEN

Para poder pronosticar los efectos del calentamiento global en la distribución y la fisiología de los organismos se ha propuesto la hipótesis OCLTT (*oxygen-and capacity-limited thermal tolerance*, por sus siglas en inglés). Este modelo explica la relación entre la tolerancia térmica y los factores de estrés ambiental (e.g. temperatura, hipoxia, salinidad pH y CO₂) a partir de la medición del campo del metabolismo aeróbico (CAM). En el presente estudio se han formulado dos predicciones centradas en diferentes aspectos de la hipótesis OCLTT. La primera predicción considera al CAM un criterio clave para definir los intervalos térmicos de las especies (óptimos, pejus, y crítico). Esto es particularmente importante teniendo en cuenta que existe una fuerte controversia mundial respecto de la validez de la hipótesis. La segunda predicción es que la disponibilidad de oxígeno disuelto (OD) disminuye el CAM de organismos alterando la amplitud de los intervalos térmicos. Se considera que *Octopus maya* puede ser un organismo modelo para probar esta hipótesis, pues es una especie que ha demostrado ser altamente sensible a la temperatura. En el primer experimento se evaluaron el crecimiento, la sobrevivencia y el campo metabólico térmico (CMT) como proxies del CAM en los juveniles de *O. maya* expuestos a distintas temperaturas de aclimatación (18, 22, 26 y 30°C) por 20 días. En el segundo experimento se evaluaron la sobrevivencia, TCE, CMT, los límites térmicos críticos mínimos y máximos (TCmin y TCmax), la tasa metabólica de rutina (R_{rut}) y el balance energético en pulpos aclimatados a 24 y 30°C y expuestos a dos niveles de oxígeno disuelto (OD): normoxia (6 mg O₂L⁻¹) e hipoxia moderada (3 mg O₂L⁻¹) por 10 días. Los resultados obtenidos en el primer experimento mostraron que el CMT es un buen indicador para definir los intervalos térmicos de los juveniles de *O. maya*. Gráficamente el CMT de *O. maya* se representó como una curva en forma de campana, donde se pudo observar **el intervalo óptimo** (22 a 26°C). En temperaturas por arriba o por debajo del intervalo óptimo (18 y 30°C) el CMT se redujo, mostrando los **intervalos pejus**, caracterizado por una disminución en el potencial energético con consecuencias en el estado fisiológico general de los pulpos. Se consideraron a las TCmin y TCmax (12 a 17°C y 32 a 37°C) como el **intervalo crítico** a partir del cual la sobrevivencia de los organismos es comprometida. Los resultados del segundo experimento mostraron valores de CMT cercanos a cero en animales expuestos a las TCmin y TCmax, indicando que, conceptualmente esos límites térmicos son equivalentes a la temperatura crítica (T_c) postulada en la hipótesis original. Se observó también que la hipoxia moderada disminuyó el CMT en el intervalo óptimo de los pulpos, sin modificar la amplitud de los intervalos térmicos de esta especie. Los resultados obtenidos demostraron que una combinación de temperatura alta y baja de oxígeno reduce la capacidad de los animales para el procesamiento del alimento ingerido afectando simultáneamente el R_{rut} y la energía dedicada al crecimiento. Estos resultados apoyan la hipótesis OCLTT, y confirman también la alta sensibilidad que esta especie de pulpo tiene a los incrementos de temperatura, haciéndola particularmente vulnerable en el supuesto de una elevación de la temperatura en sus zonas de distribución por efectos de calentamiento global.

1. INTRODUCCIÓN

La temperatura afecta directamente las tasas de las reacciones bioquímicas y los procesos fisiológicos. Por lo que la temperatura ambiental es posiblemente uno de los factores más importantes que definen el nicho fundamental de los animales (Angilletta, 2009). Las temperaturas extremas afectan directamente muchas funciones del organismo en todos los niveles de organización biológica, con efectos que van desde la desnaturalización de las proteínas, la inestabilidad de la membrana, la desorganización celular y la falla orgánica. A niveles menos extremos, afecta el rendimiento, incluida la capacidad de ejercicio, la asimilación de energía o las capacidades reproductivas de los animales (Cossins y Bowler, 1987; Schmidt-Nielsen, 1997; Pörtner, 2002; Angilletta, 2009).

Dado que la mayoría de los organismos acuáticos son ectotermos, los cambios en la temperatura plantean dificultades adicionales porque ejerce una influencia en la disponibilidad de oxígeno disuelto (OD). El aumento de la temperatura reduce la solubilidad del OD en el agua, mientras que las tasas máximas de difusión de OD pueden aumentar ligeramente a medida que el coeficiente de difusión del oxígeno en el agua aumenta con la temperatura (Dejours, 1981; Verberk *et al.*, 2011). Por lo tanto, es factible que el OD se vuelva limitante en el agua, un problema que puede exacerbar a los efectos de las altas temperaturas. Desde una perspectiva fisiológica, se espera que la interacción del OD y la temperatura afecten la asignación de energía en los organismos (Fry, 1971; Pörtner, 2001; Sokolova *et al.*, 2012).

La temperatura es un factor de control que determina la tasa de consumo de oxígeno requerida para mantener el metabolismo basal mientras que el oxígeno es un factor limitante que restringe la tasa máxima de consumo de oxígeno (**tasa metabólica máxima, TMM**) (Fry, 1947; Fry y Hart 1948). Debido a las dificultades técnicas que impone la medición del metabolismo basal, existen diversos métodos que se han desarrollado con el fin de medir la tasa metabólica mínima, a la cual se le ha denominado tasa metabólica estándar (**tasa metabólica estándar, TMS**). La estandarización depende de la especie y del método aplicado para la evaluación de esa tasa respiratoria (Chabot *et al.*, 2016). Así, a medida que la temperatura aumenta el metabolismo, la hipoxia limita el suministro de oxígeno disponible para

tolerar una mayor demanda metabólica (Claireaux y Lagarde, 1999; Lefrançois y Claireaux, 2003; McBryan *et al.*, 2013).

En general, las proyecciones señalan que el cambio climático afecta a los organismos, así como a las poblaciones que estos conforman y, en una instancia mayor, influye sobre la composición y función de los ecosistemas (IPCC, 2013). Se pronostica que el calentamiento climático afectará la abundancia y distribución de las especies acuáticas como consecuencia de las alteraciones en los regímenes térmicos que exceden los límites térmicos superiores de las especies y, por lo tanto, se espera que cambien sus límites de distribución latitudinal hacia los polos debido al aumento de la temperatura del océano (Pörtner *et al.*, 2014; Sunday *et al.*, 2012). De hecho, estudios recientes demuestran que la distribución y el rendimiento de algunas especies de peces ya ha sido afectado por el calentamiento continuo de los océanos (Perry *et al.*, 2005; Seth *et al.*, 2013). Además, los organismos que viven en el trópico serían los más vulnerables ya que viven cerca de sus límites térmicos superiores. El cambio climático no solo involucra el aumento de temperaturas, sino también la disminución de pH (acidificación del océano) debido a la elevada concentración de CO₂ y al aumento de la frecuencia de intervalos de hipoxia en el medio ambiente (Perry *et al.*, 2005; Pörtner y Knust, 2007; Martins *et al.*, 2011; Storch *et al.*, 2014). Dadas las preocupaciones actuales sobre las consecuencias ecológicas del calentamiento global, la comunidad científica se está dedicando considerablemente a identificar y comprender desde un enfoque fisiológico, las causas y los efectos de la influencia del clima en los ecosistemas marinos evaluando la tolerancia térmica de las especies marinas y su capacidad para hacer frente a los efectos sinérgicos de los múltiples factores de estrés ambiental (Reyes y Merino, 1991; Paerl *et al.*, 1998; Pörtner, 2001; Pörtner y Farrell, 2008; Vinagre *et al.*, 2016; Ern *et al.*, 2017).

Como un principio unificador, la hipótesis OCLTT (oxygen-and capacity-limited thermal tolerance, por sus siglas en inglés), (Pörtner, 2010) se ha utilizado en los últimos años para explicar los efectos del calentamiento global en la distribución y la fisiología de los organismos (Pörtner, 2001; Nilsson *et al.*, 2009; Johansen y Jones, 2011; Philippart *et al.*, 2011; Ern *et al.*, 2015). Este modelo explica cómo la tolerancia térmica y el desempeño de los organismos están relacionadas con la manera en que la temperatura modula la absorción, el transporte

y el suministro de O₂, al igual la integridad y funcionalidad de la mitocondria. (Pörtner, 2001; Pörtner y Knust, 2007; Pörtner & Farrell, 2008; Eliason *et al.*, 2011). La hipótesis plantea que la limitación del O₂ en la tolerancia térmica podría generar información sobre cuáles especies podrían aclimatarse, adaptarse, reubicarse o extinguirse como consecuencia de los impactos actuales y futuros del clima cambiante (Pörtner, 2010).

La hipótesis OCLTT considera que la capacidad de suministro de O₂ y el transporte de O₂ por los sistemas circulatorios y ventilatorios se puede cuantificar a través de la medición del campo del metabolismo aeróbico (CAM). El CAM es la porción de energía restante tras cubrir los costos del mantenimiento asociadas con el metabolismo basal. El CAM se obtiene a partir de la diferencia entre TMS y TMM (Fry, 1949; Clark *et al.*, 2013) y se puede expresar en términos CAM absoluto (es decir, TMM – TMS) o como CAM factorial (es decir, $\frac{TMM}{TMS}$). Mientras el CAM absoluto proporciona información acerca del incremento absoluto en la tasa metabólica respecto a una condición de partida, el CAM factorial refleja el aumento proporcional de la misma y funciona como una medida estandarizada para realizar comparaciones entre especies de estudio (Clark *et al.*, 2013). La TMS representa el costo básico de vida y hace alusión a la demanda energética implicada en el mantenimiento celular y de las funciones básicas generales del organismo (regulación iónica, el anabolismo y el balance proteico), así como de las actividades sistémicas (asociadas a la ventilación, la circulación y la excreción). La TMM refleja la cantidad de energía derivada aeróbicamente que puede asignarse a funciones más allá del mantenimiento del cuerpo, es decir, actividad física, digestión, crecimiento y reproducción, entre otras funciones (Fry y Hart, 1948; Nilsson *et al.*, 2009; Eliason *et al.*, 2011; Sokolova *et al.*, 2012). Para reunir evidencias que den soporte a la hipótesis OCLTT, en esta investigación se han desglosado dos predicciones basadas en los diferentes aspectos de la hipótesis. El primero es la dependencia térmica del CAM y el segundo es la que indica que la disponibilidad de oxígeno reduce el CAM y modifica la amplitud de las temperaturas críticas.

La primera predicción es la dependencia térmica del CAM.

La primera predicción establece que las medidas de desempeño de los organismos (e.g, tasa de crecimiento, la locomoción y el éxito reproductivo) se optimizarán o minimizarán

cuando el CAM se encuentre en su nivel más alto o bajo dependiendo de la temperatura. Por eso el CAM se usa como indicador de desempeño fisiológico (Pörtner y Knust, 2007; Wang y Overgaard, 2007; Pörtner y Farrell, 2008; Farrell *et al.*, 2009). Tomando en cuenta lo anterior, Pörtner, (2010-2017) propuso que uno de los aspectos centrales de la hipótesis OCLTT es la dependencia térmica del CAM, el cual disminuye a medida que las temperaturas se desvían del óptimo (T_{opt}). Entonces la capacidad (o falta de esta) de un organismo para mantener el CAM constituye un criterio clave para definir los intervalos térmicos de las especies (Pörtner, 2002; Pörtner, 2010) y permite distinguir el tipo de estrés fisiológico (moderado y extremo) en el que se encuentren los organismos en una condición térmica determinada (Sokolova *et al.*, 2012).

Gráficamente el CAM se representa como una curva en forma de campana que es modulada por las temperaturas de aclimatación (Figura 1). Esta curva reconoce cuatro áreas: **1) el intervalo óptimo (T_{opt}):** donde la temperatura promueve el máximo CAM, el balance energético es positivo y dentro del cual se puede observar una mayor asignación de energía potencialmente útil para el crecimiento, la locomoción y el éxito reproductivo (Pörtner, 2010; Pörtner y Knust, 2007). Dicha condición se definió como aclimatación funcional porque los ectotermos están en estado estable y todas sus funciones fisiológicas son máximas. **2) el intervalo pejus (o “condición que empeora”; T_p)** en la que en la actividad máxima el metabolismo aeróbico es incapaz de satisfacer las demandas de energía provocadas por la temperatura al mismo tiempo que se produce un aumento exponencial del metabolismo basal. Dadas las limitaciones físicas que los organismos tienen para satisfacer ambas demandas de energía (la que exige la actividad y la del metabolismo basal) los animales reducen el metabolismo activo privilegiando así las demandas de energía para satisfacer las funciones básicas representadas en el metabolismo basal. Una de las consecuencias de esa condición es la producción de energía por las rutas anaeróbicas debido a los desajustes entre el suministro y la demanda de O_2 a nivel mitocondrial. Aunque en esta condición el CAM se mantiene positivo, se observa una reducción en la energía disponible para actividad respecto de la T_{opt} . La deficiencia de energía resultante hace que el rendimiento disminuya, lo que a largo plazo limita la aptitud física. (Pörtner y Knust 2007; Pörtner, 2010; Sokolova *et al.*, 2012).

A esta condición se le ha determinado aclimatación en protección indicando la puesta en marcha de mecanismos de protección celular (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, entre otros). **3) el intervalo crítico o temperaturas críticas (T_c)** el cual ha sido definido como la temperatura en la que el metabolismo aeróbico ya no es suficiente para cubrir la demanda de energía del metabolismo basal y por tanto el CAM desaparece. Esto es debido a que el requerimiento de O_2 de las mitocondrias en altas temperaturas, necesario para satisfacer las crecientes demandas de ATP del tejido, supera la capacidad de suministro de oxígeno del sistema respiratorio y ventilatorio. Esto hace que el organismo dependa de las vías de fermentación que son mucho menos eficientes para la producción de ATP, y donde el animal experimenta una pérdida dramática de rendimiento a medida que el equilibrio energético se vuelve insostenible. En esta condición la homeostasis se interrumpe y la sobrevivencia a corto plazo depende de mecanismos de protección y reparación (la tasa de crecimiento cero, depresión metabólica, factores inducibles por la hipoxia HIF-1; elevados niveles de lactato y lactato deshidrogenasa, proteínas de shock térmico HSP70 activadas, indicadores de estrés oxidativo: glutatión peroxidasa, catalasa, superóxido dismutasa, glutatión reductasa entre otros) (Pörtner, 2010; Sokolova *et al.*, 2012; Lario *et al.*, 2019). **4) Temperaturas de desnaturalización (T_d)** que indican el inicio de la pérdida de integridad estructural inducida por el calor a nivel molecular (Fig. 1).

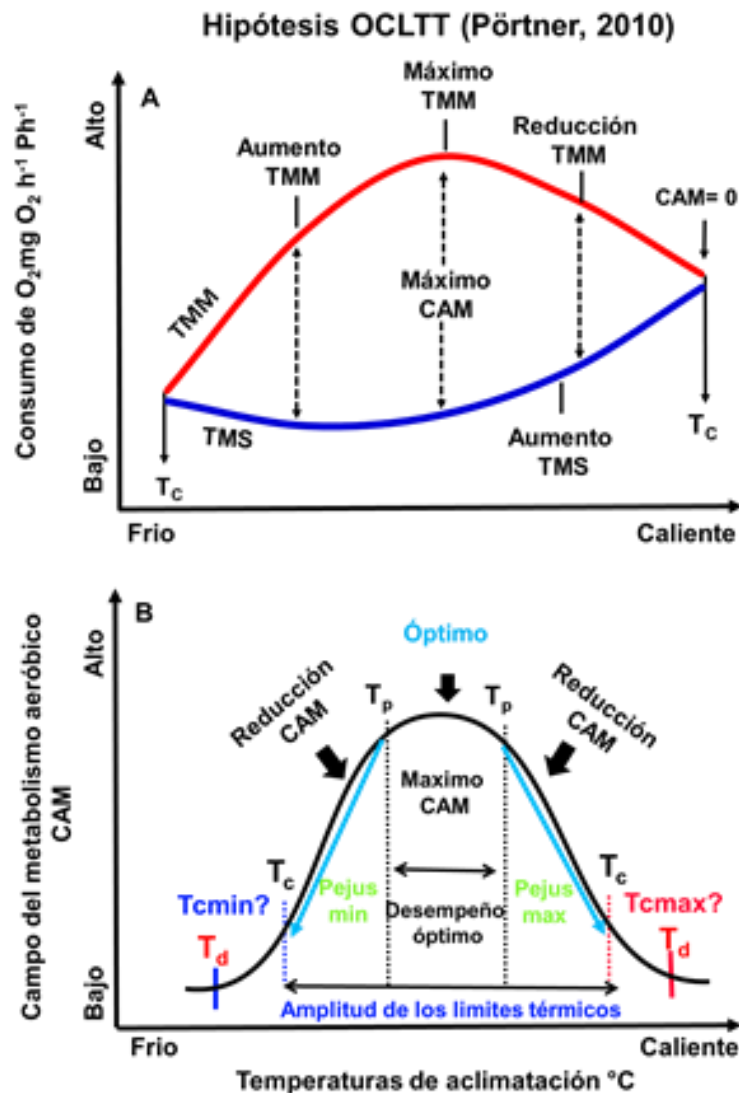


Figura 1. Modelo conceptual de la tolerancia térmica limitada por oxígeno (Adaptado de Pörtner, 2010). A) en esta graficas se observa el aumento exponencial de la tasa metabólica estándar (TMS) superan la velocidad en la tasa metabólica máxima (TMM) limitada por la temperatura en las T_c, reduciendo el campo metabólico aeróbico (CAM, es decir, TMM- TMS). B) dependencia térmica del CAM. Gráficamente el CAM de los organismos se representa como una curva en forma de campana y que es modulada por las temperaturas de aclimatación. El alcance aeróbico se utiliza como proxy de la aptitud animal, ya que gobierna la energía aeróbica disponible para la actividad, alimentación, crecimiento y reproducción. Cuando la temperatura está en el **intervalo óptimo (Topt)**, el suministro de ATP es lo suficientemente alto como para cubrir el costo de mantenimiento y todas las demandas fisiológicas. **Intervalo de pejus (T_p)**: más allá de los límites Topt, el costo de mantenimiento aumenta, reduciendo el ATP disponible para cubrir completamente esas demandas fisiológicas. Como resultado, el CAM disminuye. Bajo exposición a temperaturas más altas se encuentran los **intervalos críticos o temperaturas críticas (T_c)**: el CAM desaparece y el metabolismo cambia a anaerobiosis parcial para compensar el suministro de energía aeróbica insuficiente para alimentar los costos de mantenimiento esenciales y permitir la supervivencia a corto plazo del organismo y por ultimo las **temperaturas de desnaturalización (T_d)** que indican el inicio de la pérdida de integridad estructural inducida por el calor a nivel molecular. Las flechas azules indican el inicio de la hipoxemia tisular en los límites de la T_p.

Uno de los componentes principales para determinar el CAM es la medición de la TMM durante los protocolos de ejercicio. Se han desarrollado y estandarizado dos métodos para evaluar la TMM en peces: (i) el protocolo de respirometría de canal de nado, basado en la velocidad crítica de natación (Brett, 1964; Farrell, 2007; Eliason y Farrell, 2016) y (ii) persecución manual de 5 min (Roche *et al.*, 2013; Norin y Clark, 2016). Cualquiera de los dos protocolos están diseñados para medir la TMM de peces o invertebrados durante o inmediatamente después de experimentar un ejercicio físico intenso. En general, estos dos protocolos evalúan con éxito el metabolismo de los peces con una mayor capacidad atlética, pero para otros vertebrados y muchos invertebrados no responden bien debido a sus bajos niveles de actividad (Chabot *et al.*, 2016; Norin y Clark, 2016). En la actualidad se ha desarrollado y estandarizado un protocolo para evaluar el campo metabólico térmico (CMT) que es otra medida para estimar el potencial metabólico aeróbico PMA en animales sedentarios o con poco movimiento. El método TIMR (Temperature Induced Metabolic Rate, por sus siglas en inglés), está diseñado para medir la tasa metabólica alta (TMA) y la tasa metabólica baja (TMB) inmediatamente después de ser inducidas por temperaturas no letales (Paschke *et al.*, 2018). El $CMT = (TMB - TMA)$. Sin ser una medida directa del CAM, es útil para identificar cómo la temperatura modula el desempeño fisiológico de los organismos (Rodríguez- Fuentes *et al.*, 2017; Diaz *et al.*, 2017) y es una herramienta para validar la hipótesis OCLTT.

La segunda predicción es la disponibilidad de oxígeno reduce el CAM y modifica la amplitud de las temperaturas críticas.

Las concentraciones de OD están directamente relacionados con el CAM ya que se requiere O_2 para la producción de ATP, proceso que se lleva a cabo en las mitocondrias como parte del ciclo de los ácidos tricarbónicos y la fosforilación oxidativa. La mayoría de los invertebrados acuáticos responden a la disminución de la concentración de OD, ya sea como oxiconformadores (es decir, muestran una correlación positiva directa entre la presión parcial de oxígeno (PO_2) ambiental y las tasas de consumo de OD) u oxireguladores parciales (es decir, mantienen tasas de consumo de OD constante más o menos independientemente de la

PO₂ ambiental hasta que un umbral crítico de P_cO₂ se alcanza. Por debajo de ese nivel de oxígeno los organismos se convierten en oxiconformadores, lo que implica que, en la medida que se reduce el OD también se reduce la producción de ATP (Newell, 1979; Herreid y Clyde, 1980; Le-Moullac *et al.*, 2007 Seibel y Deutsch). Es por eso que se espera que la exposición a la hipoxia limite la TMM y por tanto al CAM. Así en hipoxia es de esperar un cambio descendente en la relación CAM-temperatura reduciendo al mismo tiempo la capacidad de los animales para tolerar altas temperaturas (Pörtner, 2010; Figura 2a). Este contexto es posible inferir que la capacidad de suministro de O₂ esta ligada con la amplitud de la ventana térmica de un animal (Figura 2b), limitando el OD la amplitud en las T_c en los organismos.

Las Temperaturas críticas (T_c; máximo o mínima) representan uno de los aspectos importantes de la hipótesis OCLTT, pues en ese ambiente térmico los animales dependen del metabolismo anaeróbico el cual, por la cantidad de ATP que puede producir es incompatible con las para funciones fisiológicas ligadas con la actividad máxima. Por esa razón, en T_c el CAM teóricamente debe de ser cero, pues en esa temperatura el metabolismo basal es igual a la tasa metabólica máxima. Además, las T_c no son equivalentes a los límites térmicos o temperaturas críticas mínima y máxima (TC_{min} y TC_{max}). Según la definición clásica, la zona de tolerancia corresponde con los “puntos en que la actividad locomotora del animal se torna desorganizada e impide al organismo escapar de una cierta condición térmica que lo conducirá rápidamente a su muerte” (Cowles y Bogert 1944). Pörtner *et al.*, (2017) en un estudio más reciente reconoció que las T_c y los límites térmicos son dos datos difíciles de ubicar en las curvas de desempeño fisiológico, pues tanto la T_c como las TC_{min} o TC_{max} indican respuestas diferentes. De acuerdo con Pörtner (2010) la T_c es una temperatura que produce una tasa metabólica potencial mínima la cual se localiza el extremo inferior de la curva que resulta de la evaluación del potencial aeróbico (PA). En contraste, las TC_{min} o TC_{max} son el resultado del desacoplamiento entre el sistema nervioso y muscular cuando los organismos son expuestos a un cambio agudo de la temperatura. Ese desacoplamiento generalmente ha sido interpretado como el límite máximo por arriba del cual los organismos entrarían en un proceso irreversible. Aunque desde el punto de vista fisiológico ambas temperaturas (TC_{min} o TC_{max}) indican

condiciones extremas irreversibles, por la diferente forma en que se miden y por tanto la condición fisiológica que reflejan, no son exactamente equivalentes.

Ern *et al.*, (2016) argumenta que dado que los límites térmicos están determinados por el suministro insuficiente de oxígeno para realizar las funciones fisiológicas vitales, cualquier reducción en la disponibilidad de oxígeno debería reducir tanto las T_c como las TC_{min} y TC_{max} ya que estos dos parámetros depende del metabolismo anaeróbico. Las TC_{min} y TC_{max} , definen los límites inferiores y superiores del nicho térmico fundamental de una especie y se utiliza como una herramienta para evaluar la tolerancia térmica de las especies ectotermas (Hutchison, 1961; Díaz *et al.*, 2006; Terblanche *et al.*, 2011; Paschke *et al.*, 2013; Noyola *et al.*, 2015; Vinagre *et al.*, 2016). Por eso se considera que esta información permite establecer los impactos del calentamiento climático en la distribución de las especies marinas (Sunday *et al.*, 2012). Actualmente estos parámetros se han utilizado para comprobar la hipótesis OCLLT, donde el CAM se reduce a temperaturas cercanas a las temperaturas críticas (Ern *et al.*, 2014; Norin, *et al.*, 2014; Ern *et al.*, 2016).

Aunque aun en controversia, existen datos obtenidos en diversas especies que apoyan la hipótesis OCLLT, pues en esos estudios se ha observado una disminución en el CAM de los organismos con el aumento de la temperatura. También reportaron que la temperatura donde se maximizó el CAM coincide con las temperaturas óptimas para el desempeño fisiológico, medido a partir de la locomoción, el crecimiento y la reproducción en peces, moluscos, crustáceos y equinodermos (Pörtner *et al.*, 1999; Van-Dijk *et al.*, 1999; Claireaux *et al.*, 2000; Frederich y Pörtner, 2000; Peck, *et al.*, 2002; Pörtner, 2002; Sylvestre *et al.*, 2007; Wang y Overgaard, 2007; Farrell *et al.*, 2008; Pörtner y Farrell, 2008; Pörtner, 2010; Marshall, *et al.*, 2011; Martins *et al.*, 2011; Pörtner, 2012; Díaz *et al.*, 2017; Larios-Soriano, 2018; Hernández-Sandoval *et al.*, 2018).

A pesar de lo anterior, sigue siendo dudoso el carácter unificador de la OCLTT como modelo para comprender la tolerancia térmica de los organismos, ya que también hay estudios en donde se ha demostrado que no todos los organismos manifiestan sus predicciones. Estudios recientes en un número de especies euritermas templadas y tropicales han demostrado que el sistema respiratorio y ventilatorio puede aumentar el

suministro de O₂ proporcionalmente con la demanda de O₂ del tejido a medida que la temperatura aumenta a T_c. Por lo tanto, en estas especies, el incremento de capacidad de consumo de OD más allá del requisito de TMS (CAM absoluto) no se reduce significativamente al acercarse al T_c. Estos animales evitan así la transición al metabolismo anaeróbico (Frederich, *et al.*, 2009; Clark, *et al.*, 2011; Norin y Malte, 2011; Healy y Schulte, 2012; Jost *et al.*, 2012; Ern *et al.*, 2014; Gräns *et al.*, 2014; Norin *et al.*, 2014; Brijs *et al.*, 2015; Ern *et al.*, 2015; Hvas *et al.*, 2017) lo que indica que otros factores además del suministro inadecuado de oxígeno a la célula deben estar involucrados en la pérdida de rendimiento ecológico a altas temperaturas. Por ejemplo, el langostino tropical gigante de agua dulce (*Macrobrachium rosenbergii*) puede crecer en condiciones óptimas cuando se expone a temperaturas más allá del rango de temperatura donde el CAM es máximo (Ern *et al.*, 2014). Se ha observado que el pez *Hippoglossus hippoglossus* tiene un crecimiento máximo cuando el CAM es menor que el observado en temperaturas más altas (Gräns *et al.*, 2014). Estos estudios no pudieron predecir que una reducción o incremento en el CAM este directamente relacionado con el crecimiento. Además, en el camarón tropical *Penaeus monodon*, la hipoxia no logró reducir la TC_{max} (Ern *et al.*, 2015). Por lo tanto, estos autores surgieron que las especies euritérmicas han sido seleccionadas evolutivamente con sistema respiratorios y ventilatorio resistente a la temperatura. Así, se argumenta que la hipótesis OCLTT pudiera no explicar los efectos térmicos en las especies que viven en ambientes donde frecuentemente encuentran temperaturas impredeciblemente altas (Norin y Malta, 2011; Ern *et al.*, 2014; Brijs *et al.*, 2015; Ern *et al.*, 2015; Hvas *et al.*, 2017).

Hipótesis OCLTT (Pörtner, 2010)

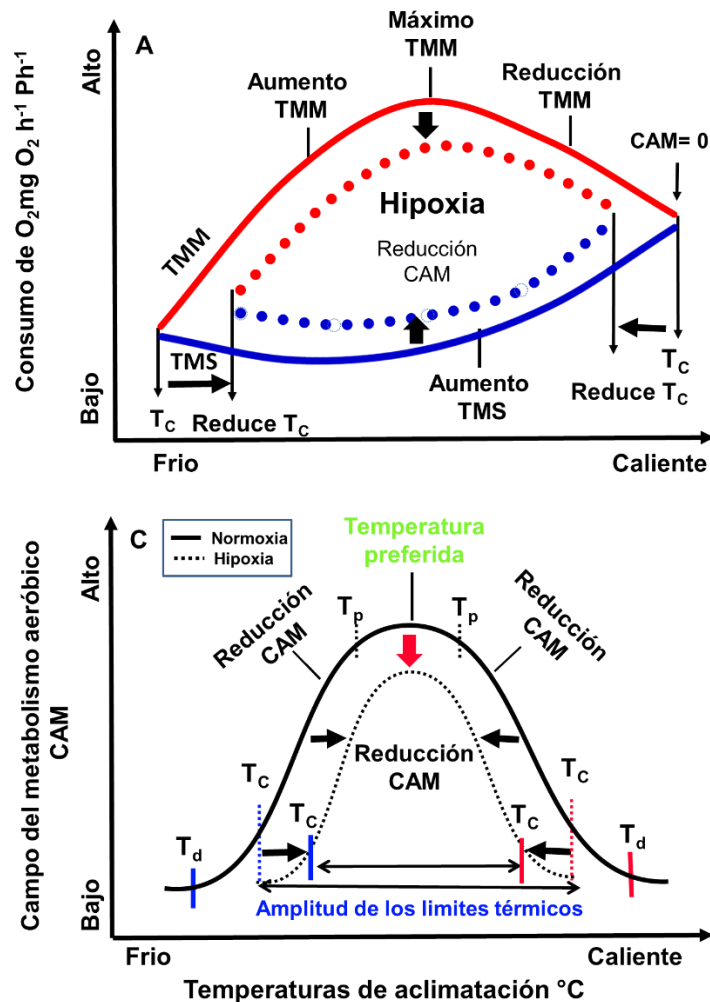


Figura 2. Representación teórica del concepto de límites de tolerancia al estrés que limitan la energía y la clasificación de los factores estresantes ambientales: máximo desempeño; estrés moderado (pejus), estrés extremo (las temperaturas críticas, T_c) en función de los efectos en el CAM. Modificado de Pörtner (2010). A) en estas graficas se observa el aumento exponencial de la tasa metabólica estándar (TMS) superan la velocidad en la tasa metabólica máxima (TMM) limitada por la temperatura en las T_c , reduciendo el CAM. Las líneas continuas se refieren a un solo factor ambiental en este caso la temperatura y la forma y la simetría de las curvas dependerán de la naturaleza del factor estresante. El nivel del rendimiento biológico de un organismo es proporcional al CAM disponible y disminuye por fuera de los límites de la temperatura pejus (T_p) a medida que la temperatura va incrementando. En caso de la hipoxia. B) las líneas de puntos se refieren a una exposición combinada entre temperatura y la hipoxia que pueden afectar negativamente el CAM y, por lo tanto, reducir los intervalos térmicos (óptimo, pejus y la T_c). Las flechas rojas indican el impacto y la dirección de los cambios inducidos por la hipoxia en el CAM y las flechas negras y rojas indican el impacto y la dirección de los cambios inducidos por la hipoxia en la amplitud de los intervalos térmicos. Adaptado de Pörtner, 2017.

Generalidades del área y la especie de estudio

En la región oriental de la plataforma continental de la Península de Yucatán (PY), una surgencia de verano permite la entrada de aguas frías sub-superficiales, provenientes del Caribe (entre 150 y 200 m de profundidad) que bañan la región oriental de la PY con agua con temperaturas que oscilan entre los 16°C y los 22°C (Enriquez *et al.*, 2013). Esta masa de agua fría actúa como un control externo de la temperatura del agua en la plataforma, al inundarla con pulsos de agua relativamente fría que la mantienen entre 22 y 26°C a los cuatro metros de profundidad (Zavala *et al.*, 2006; Enriquez *et al.*, 2013). Este afloramiento afecta solo a la región oriental de la PY, lo que produce un gradiente térmico de verano que se extiende desde el occidente al oriente y que ofrece diferentes entornos a las especies acuáticas de la zona (Zavala-Hidalgo *et al.*, 2006). Estudios recientes han demostrado que gracias a esa dinámica se favorece el crecimiento, la reproducción y el desarrollo de las distintas etapas de ciclo de vida del pulpo *Octopus maya* (Figura 3a). *O. maya*, es una especie endémica de la PY que sostiene las pesquerías de pulpos más importante del continente (Arreguín-Sánchez *et al.*, 2006; Ávila-Poveda *et al.*, 2016) y es un recurso de alta demanda a nivel local, nacional e internacional (Cabrera *et al.*, 2012).

El pulpo rojo *O. maya* (Voss y Solís-Ramírez, 1966) es una especie bentónica endémica que se encuentra distribuida en la plataforma continental de la PY (también llamada banco de Campeche) (Solís-Ramírez *et al.*, 1967b; Van Heukelem, 1977; Solís-Ramírez, 1997). Es una especie que habita en sitios rocosos, bancos de arenas y algunos arrecifes de la plataforma (Solís-Ramírez, 1967a) y se encuentra generalmente en áreas costeras de baja profundidad (Salas *et al.*, 2006). Las características específicas de esta especie, son la presencia de una mancha oscura u ocelo en cada lado de la cabeza entre el ojo y el segundo y tercer brazo (Voss y Solís-Ramírez, 1966). Presentan 9-10 hemibranquias y sus huevos son grandes, piriformes (17 mm de longitud y 4.5 mm de ancho) y de color blanco con embriones de desarrollo holobentónico y directo (al eclosionar los juveniles tempranos tienen todas las características de un adulto) (Voss y Solís-Ramírez, 1966; Figura 3a). Se distribuye desde la parte sur del estado de Campeche pasando por toda la costa del estado de Yucatán, hasta la punta norte del estado de Quintana Roo con un patrón de distribución heterogéneo (Solís-

Ramírez, 1967a; Solís-Ramírez, 1997; CONAPESCA-ITESM, 2004; Pérez *et al.*, 2004) (Figura 3b).

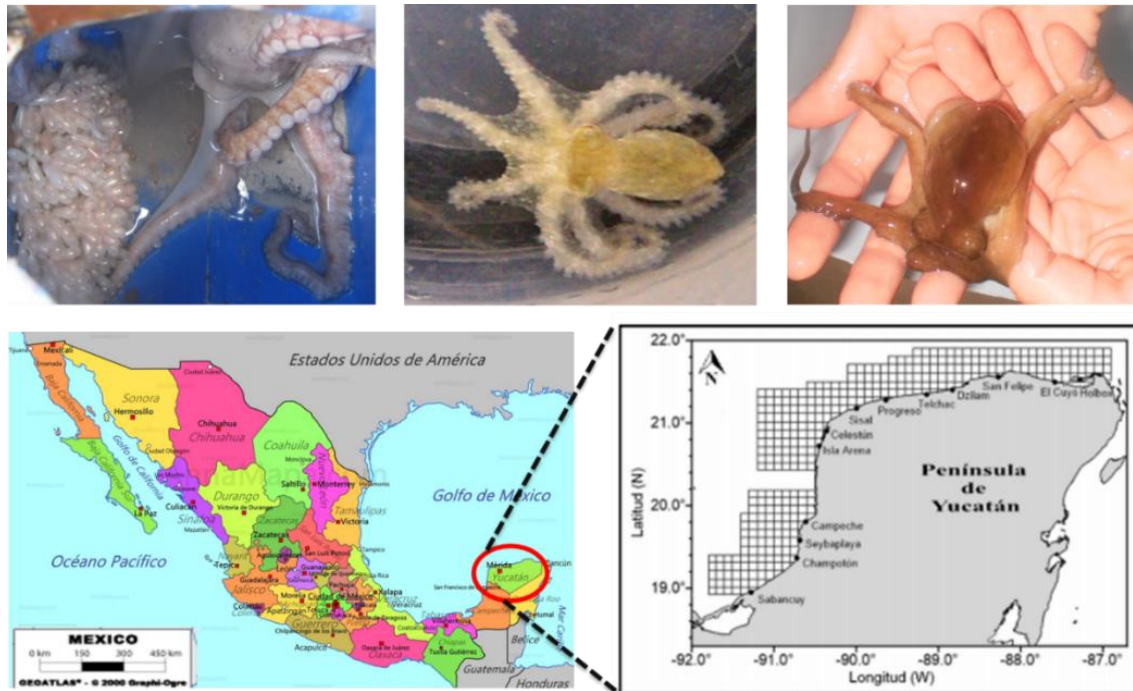


Figura 3. Características generales de *Octopus maya*. A) etapas del ciclo de vida del pulpo; hembra con huevos, juvenil recién eclosionado y juvenil tardío. B) Rango distribución en la plataforma continental de la península de Yucatán-México (Modificado de SAGARPA-INP, 2004) (Figura B: Velázquez-Abunader, 2017).

Estudios recientes indican que *O. maya* tiene una historia térmica que varía de acuerdo con cada etapa del ciclo de vida (Noyola *et al* 2013a; Caamal-Monsreal *et al.*, 2016; Juárez *et al.*, 2016; Sánchez-García *et al.*, 2017; López-Galindo, 2019). Se ha observado que el intervalo de temperaturas adecuado para la especie va desde los 22 a los 30°C, el cual es característico de su zona de distribución (Henríquez *et al.*, 2013). Angeles-Gonzalez *et al.*, (2017) reportaron que la temperatura modula la capacidad reproductiva de las poblaciones silvestres de *O. maya*, reduciendo la madurez funcional y el Índice del complejo espermatofórico cuando la temperatura ambiental en la PY es de alrededor de 30°C. En condiciones del laboratorio, se reportó que las hembras adultas son aptas para desovar a una temperatura máxima de 27°C, y que por encima de esa temperatura la mayoría de las hembras no desovan y las que lo hicieron colocaron pocos huevos fertilizados (embriones). Esos desoves no se desarrollaron o

murieron después de dos semanas, afectando la capacidad reproductiva y el éxito de las hembras de *O. maya* (Juárez *et al.*, 2015). Así mismo, se ha observado que en los embriones aclimatados a temperaturas constantes, el intervalo térmico óptimo para su desarrollo oscila entre los 22 y 26°C, lo cual se ha considerado clave para el rendimiento óptimo de los juveniles recién eclosionados (Caamal-Monsreal *et al.*, 2016). Además, los resultados que se obtuvieron al aclimatar a los embriones a condiciones térmicas fluctuantes (rampa: incrementos de 1°C cada 5 días de 24 a 30°C) indicaron que hay un límite térmico en 27°C, por encima del cual los embriones experimentan cambios en el sistema antioxidante y no se pueden recuperar y mueren (Sánchez-García *et al.*, 2017). Noyola *et al.*, 2013a y 2013b determinaron que la temperatura óptima para el crecimiento de los juveniles temprano y tardíos de esta especie oscila entre los 18 a 26°C, sugiriendo que los pulpos crecen mejor cuando las temperaturas son relativamente bajas. Ese mejor crecimiento se asoció con la reducción del metabolismo basal y de los gastos de energía asociados a esta demanda energética. También se observó que en los animales mantenidos en 30°C se reduce de manera importante el campo de crecimiento de la especie. Juárez *et al.* (2016) encontraron que el rendimiento de los juveniles provenientes de hembras térmicamente estresadas tenían una tasa de crecimiento menores y tasa metabólicas mayores que los juveniles provenientes de hembras sin estrés térmico. Esos resultados proporcionaron evidencias de que el estrés térmico experimentado por las hembras tiene consecuencias sobre el desempeño de los juveniles.

A partir de esos estudios se pudo inferir que *O. maya* es una especie particularmente sensible ya que en ambientes con temperaturas mayores de 27°C se afecta la morfología de los embriones (Caamal *et al.*, 2016; Sánchez-García *et al.*, 2017), el comportamiento (Castro *et al.*, 2019), la fisiología (Noyola *et al.*, 2013b; Juárez *et al.* 2016) y la reproducción (Ávila-Poveda *et al.*, 2015). Teniendo en cuenta lo anterior, se consideró que *O. maya* puede ser un organismo modelo para probar las predicciones que se desprenden de la hipótesis OCLLT antes mencionados. Como se ha establecido *O. maya* es una especie sensible a la temperatura y a las bajas concentraciones de OD es previsible que la tolerancia térmica, ya de por si limitada, cambie junto con el desempeño fisiológico de los organismos.

2. PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN

Existe una controversia respecto de si la hipótesis OCLTT se cumple o no para los organismos ectotermos acuáticos (Nilsson *et al.*, 2009; Clark *et al.*, 2011; Healy y Schulte, 2012; Oellermann *et al.*, 2012; Eliason *et al.*, 2013; Chen *et al.*, 2015; Ern *et al.*, 2014; Gräns *et al.*, 2014; Norin *et al.*, 2014; Rummer *et al.*, 2014; Tepolt y Somero, 2014; Ern *et al.*, 2015; Mosrash y Alter, 2015; Ern *et al.*, 2016; Díaz *et al.*, 2017; Garcia-Rueda, 2018; Hernández-Sandoval *et al.* 2018; Larios-Soriano, 2018). Esa discusión, aún abierta, se apoya en diferencias metodológicas, entre organismos y entre ambientes. Recientemente se ha propuesto que aquellos ensayos en donde se ha expuesto a los organismos a cambios de temperatura agudos podrían estar midiendo únicamente los mecanismos asociados a la plasticidad pasiva, en donde las respuestas observadas son la consecuencia de la activación termodinámica de las moléculas, mientras que aquellos en donde los organismos son aclimatados, permiten ver las reacciones asociadas con la síntesis de nuevas moléculas, hormonas etc. que dan lugar a los mecanismos de aclimatación activa (Havird, et al., 2020). Si bien los resultados de diferentes estudios indican que la hipótesis OCLTT puede tener o no un valor para la interpretación de los efectos de la temperatura en el desempeño fisiológico de los organismos ectotermos, esta diferencia depende en gran medida de la aproximación metodológica y con ésta de la respuesta que los organismos despliegan cuando son afectados termodinámicamente o han tenido la oportunidad de poner en marcha mecanismos de más largo plazo. Así, aunque los que apoyan o rechazan la hipótesis tienen argumentos metodológicos y conceptuales válidos, no existe una clara evidencia de que esta hipótesis pueda aplicarse universalmente a todos los organismos ectotermos acuáticos. En este sentido y con el fin de contribuir con datos que ayuden a comprender mejor la validez o no de la hipótesis OCLTT el presente estudio ha sido diseñado con el fin de contestar las siguientes preguntas de investigación.

Tal y como ha sido propuesto para otras especies, ¿De que forma la temperatura modula la cantidad de energía fisiológicamente en juveniles de *Octopus maya*?

¿La disponibilidad de oxígeno disuelto altera la amplitud de los intervalos térmicos óptimo, pejus y crítico tal y como ha sido predicho en la hipótesis OCLTT en los juveniles de *O. maya*?

3. HIPÓTESIS

- **Predicción 1: Dependencia térmica del campo del metabolismo aeróbico (CMT):**

Estudios realizados en ectotermos acuáticos en diferentes latitudes (Soofiani y Priede, 1985; Claireaux et al., 2000; Frederich y Pörtner 2000 Cutts et al., 2002; Mallekh y Lagardère, 2002; Lefrancois y Claireaux, 2003; Nilsson et al., 2009; Johansen y Jones, 2011, Rummer et al., 2014; Ern et al, 2015; Díaz et al., 2017;Hernández-Sandoval et al, 2018) demostraron que la temperatura provoca un incremento exponencial del metabolismo basal y un aumento progresivo del metabolismo activo hasta alcanzar un máximo y que por fuera del intervalo donde la diferencia es máxima entre ambos tipos de metabolismo, la energía fisiológicamente útil (CAM) se redujo hasta alcanzar valores insostenibles para la vida de los organismos. Teniendo en cuenta que las altas temperaturas también influyen en el metabolismo basal de los pulpos es de esperar que los juveniles de *O. maya* cuando se encuentren en temperaturas por fuera de la temperatura que promueve una mayor asignación de energía útil (CMT), esta deficiencia de energía resultante hará que el rendimiento disminuya, lo que a largo plazo limitará la aptitud física de los organismos.

- **Predicción 2: La disponibilidad de oxígeno reduce el campo metabólico y modifica la amplitud de las temperaturas críticas.**

Los estudios realizados a la fecha en ectotermos acuáticos de zonas polares y templadas demostraron que los límites térmicos (intervalos de máximo desempeño, pejus, pésimo y temperatura crítica) se reducen cuando la concentración de OD en el agua disminuye por debajo de los valores normales de saturación (hipoxia) (Figura 2a y b) (Weatherley, 1970; Rutledge y Beitinger, 1989; Davenport y Davenport, 2007; Koopman et al, 2016; Healy y Schulte, 2012, Verberk, et al., 2018). Esta hipótesis no se aplica para algunas especies de invertebrados y peces tropicales en las que se demostró que la amplitud de los límites críticos fue independiente de la disponibilidad de oxígeno en un amplio rango de

concentraciones de OD (Ern *et al.*, 2015; Ern *et al.*, 2016; Motyka *et al.*, 2017). Teniendo en cuenta que los pulpos en general y *O. maya* en particular tienen tasas metabólicas elevadas es de esperar que los juveniles de esta especie sean particularmente sensibles a la hipoxia la cual reducirá el CAM de organismos alterando la amplitud de los intervalos térmicos (2a y b).

4. OBJETIVOS

4.1. OBJETIVO GENERAL

Conocer si los juveniles de *O. maya* responden a la temperatura y al oxígeno disuelto siguiendo los patrones establecidos en la hipótesis OCLTT, permitiendo establecer la forma en que estos dos factores ambientales modulan los intervalos térmicos óptimos, pejus y crítico.

4.2. OBJETIVO ESPECIFICO

- Establecer la relación entre el campo metabólico térmico (CMT) y las medidas de desempeño fisiológico (sobrevivencia y crecimiento) en los juveniles de *O. maya* expuestos a diferentes temperaturas de aclimatación.
- Determinar los intervalos térmicos propuestos en la hipótesis OCLTT en los juveniles de *O. maya* aclimatados a diferentes temperaturas.
- Establecer la relación entre los límites térmicos y las T_c establecidas en la hipótesis OCLTT, a partir de la medición del CMT en las TC_{min} y TC_{max} de los pulpos expuestos a diferentes temperaturas de aclimatación y a distintas concentraciones de OD.
- Evaluar el efecto en la concentración de OD en el CMT y los límites térmicos de los juveniles de *O. maya*.
- Evaluar el efecto en la concentración de OD y la temperatura de aclimatación en la sobrevivencia, el crecimiento, las tasas metabólicas y en el balance energético de los juveniles de pulpo.

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1. ORIGEN Y MANTENIMIENTOS DE LOS ORGANISMOS

Los juveniles de *O. maya* que se utilizaron en esta investigación se obtuvieron a partir de huevos desovados de hembras silvestres aclimatadas y mantenidas en condiciones controladas (temperatura $24 \pm 1^\circ\text{C}$, salinidad 34 UPS) en el Laboratorio de Ecofisiología Aplicada de la Universidad Nacional Autónoma de México UNAM, localizada en Sisal, Yucatán, México (Figura 4). Los experimentos se realizaron en los periodos 2014 a 2016.

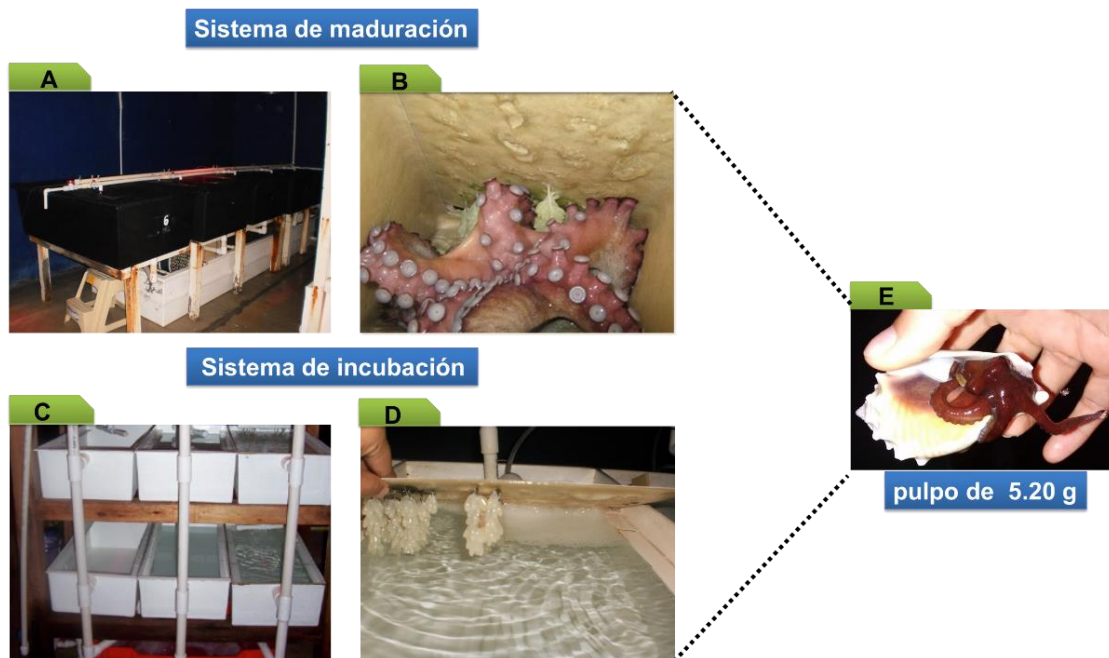


Figura 4. Esquema de la obtención de los juveniles de pulpo en el Laboratorio de Ecofisiología Aplicada en la UMDI-Facultad de Ciencias UNAM - Sisal. A) sistemas de maduración, donde se colocan las hembras para el periodo de maduración. B) hembra colocando su puesta. C) sistema de incubación, donde se colocan los desoves a incubar por 45 días D) desove de *O. maya*. E) juvenil tardío de pulpo

Los pulpos recién eclosionados de varios desoves fueron trasladados a estanques externos de 6 m de diámetro hasta alcanzar un peso húmedo de 0.52 a 11.01 g (Figura 5a). En consecuencia, la diferencia de peso en los animales experimentales fue considerada a lo largo de todos los análisis que se llevaron a cabo. Se utilizaron conchas vacías del caracol *Melongena corona bispinosa* como refugio, las cuales fueron proporcionadas en una

proporción de tres conchas por individuo (Figura 5b). Una vez que los juveniles alcanzaron los pesos antes mencionados fueron trasladados al laboratorio. Los animales fueron individualizados en cámaras plásticas de 500 ml con su respectivo refugio. Estas cámaras contenían unas ventanas con mallas que permitían el intercambio de agua de mar. Los pulpos individualizados fueron colocados en estanques de 600 L conectados a un sistema de recirculación de agua a temperatura de $26 \pm 1^\circ\text{C}$ (Figura 5c) en donde permanecieron por dos semanas, antes de empezar el periodo de aclimatación. Los animales se mantuvieron bajo un fotoperíodo de 12 h de luz / 12 h de oscuridad.

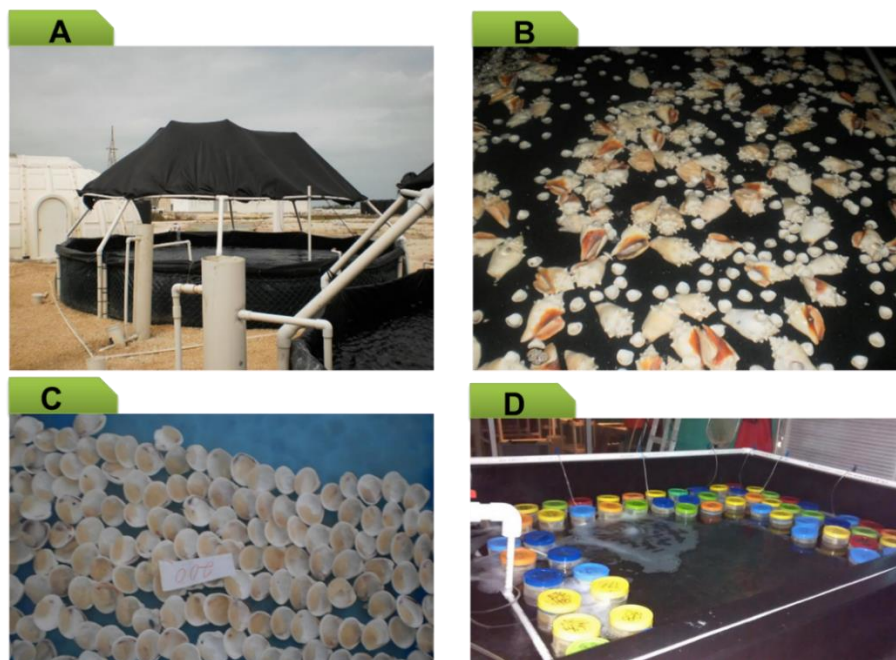


Figura 5. Mantenimientos de los juveniles en el Laboratorio de Ecofisiología Aplicada de la UNAM - Sisal. a) área de preengorda de los juveniles recién eclosionados. b) refugio para los juveniles de *O. maya*. c) pulpos individualizados en cajas plásticas. d) raciones de alimento en valvas.

Durante el acondicionamiento y el periodo de aclimatación los organismos fueron alimentados dos veces al día (30 % de su biomasa corporal) con una pasta elaborada con jaiba (*Callinectes sapidus*), calamar (*Dosidiscus gigas*), suplementos alimenticios de vitaminas y minerales y aglutinada con grenetina (2.5 %), que cubre los requerimientos nutricionales para la especie (Martínez *et al.*, 2014) (Figura 5d). Para mantener los valores de amoníaco y nitrito por debajo de 0.2 y 0.05 mg L⁻¹ respectivamente todos los días se retiraban los restos de alimento y materia orgánica acumulados en las mallas de las cajas (Noyola *et al.*, 2013b).

5.2. DISEÑO EXPERIMENTAL

Para probar las hipótesis planteadas se diseñaron dos experimentos, cada uno con organismos provenientes de diferentes desoves. Todos los organismos utilizados en este estudio se pesaron en una balanza analítica OHAUS AR2140 ($BW \pm 0.01$ g) antes de iniciar el periodo de aclimatación. Los resultados obtenidos en el primer experimento fueron tomados como punto de referencia para el segundo experimento.

5.2.1. Experimento 1. Dependencia térmica del campo metabólico térmico (CMT):

Se utilizaron 72 juveniles individualizados en cámaras de 500 ml y expuestos a temperaturas constante ya fuera de 18, 22, 26 y 30°C por 20 días. Por cada temperatura de aclimatación se utilizaron 18 individuos aleatoriamente asignados. Los animales individualizados fueron colocados en 12 estanques de 60 L (6 cámaras por estanque) conectados a un sistema de recirculación con agua de mar esterilizada con UV y filtros biológicos. Cada grupo de tres estanques estuvieron alimentados por un reservorio de 310 L. Cada grupo de estanques (18 pulpos) se mantuvieron a temperatura constante de 18, 22, 26 y 30°C durante 20 días, usando enfriadores Prime Chiller Current para 18 y 22°C y calentadores de titanio Clepco de 1800w para temperaturas de 26 y 30°C (Tabla 1; Figura 6).

Tabla 1. Diseño experimental y el número de pulpos utilizados para estudiar el efecto de la temperatura en la tolerancia térmica de *Octopus maya*. Las siglas corresponden a) tasa de crecimiento exponencial (TCE), b) tasa metabólica baja (TMB) y c) tasa metabólica alta (TMA). Los valores de consumo de oxígeno son expresados en ($\text{mg O}_2 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{g Ph}^{-1}$).

Indicadores	Temperaturas de aclimatación °C			
	18	22	26	30
Sobrevivencia	13	15	17	14
TCE % día ^{-1a}	12	14	17	14
TMB ^b	6	7	7	7
TMA ^c	6	7	7	7

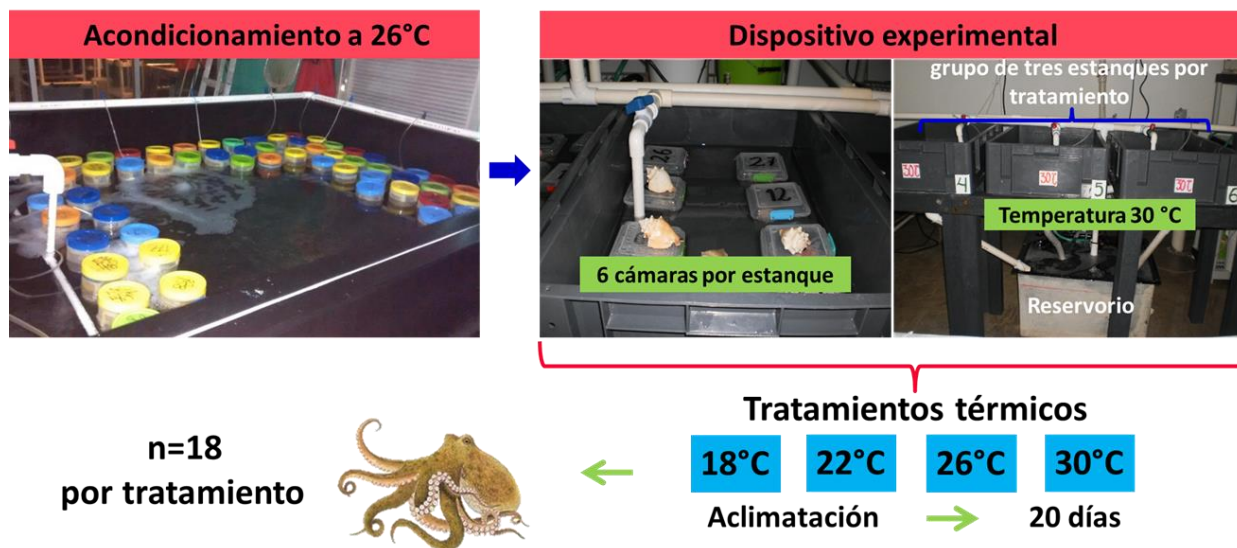


Figura 6. Esquema del diseño experimental que se utilizó para estudiar el efecto de la temperatura en la tolerancia térmica de juveniles de *Octopus maya*.

5.2.2. Experimento 2: La disponibilidad de oxígeno reduce el CMT y modifica la amplitud de los límites térmicos.

Se utilizaron 304 juveniles individualizados en cámaras de 500 ml y expuestos a temperaturas ya fuera de 24 o 30°C, y ya fuera a normoxia (6 mg O₂ L⁻¹) o hipoxia moderada (3 mg O₂ L⁻¹) por 10 días. Cada combinación de temperatura y oxígenos contó con 76 individuos aleatoriamente asignados. Los animales fueron colocados en estanques rectangulares de 60 L (tres estanques por tratamiento). El sistema donde se colocaron los pulpos fue similar al dispositivo antes mencionado. Para lograr la concentración OD a 3 mg O₂ L⁻¹ en los estanques experimentales (24 y 30 °C; hipoxia moderada), se utilizó un generador de nitrógeno (NitroFill NF1135HP), inyectado con una piedra de aireación directamente al agua del tanque reservorio que suministró el agua a los tanques experimentales. Para esto, se dispuso de un flujómetro que fue conectado al generador de nitrógeno y se requirió una presión de nitrógeno de 15 Kpa, para obtener en el reservorio una concentración de OD de hipoxia moderada (Tabla 2; Figura 7).

Tabla 2. Diseño experimental y el número de pulpos utilizados para estudiar el efecto de la temperatura y la concentración de OD en la tolerancia térmica de *Octopus maya*. Las siglas corresponden; a: consumo de oxígeno, b) temperatura crítica máxima y c: temperatura crítica mínima.

Indicadores	Tratamientos (°C y mg L ⁻¹)			
	24 Normoxia	24 Hipoxia	30 Normoxia	24 Hipoxia
Sobrevivencia	75	59	64	55
TCE % día ⁻¹	75	55	50	40
VO ₂ ^a	5	5	4	5
TCmax ^b	10	10	10	10
TCmin ^c	7	7	7	10
TMB	15	4	20	5
TMA	18	4	23	4

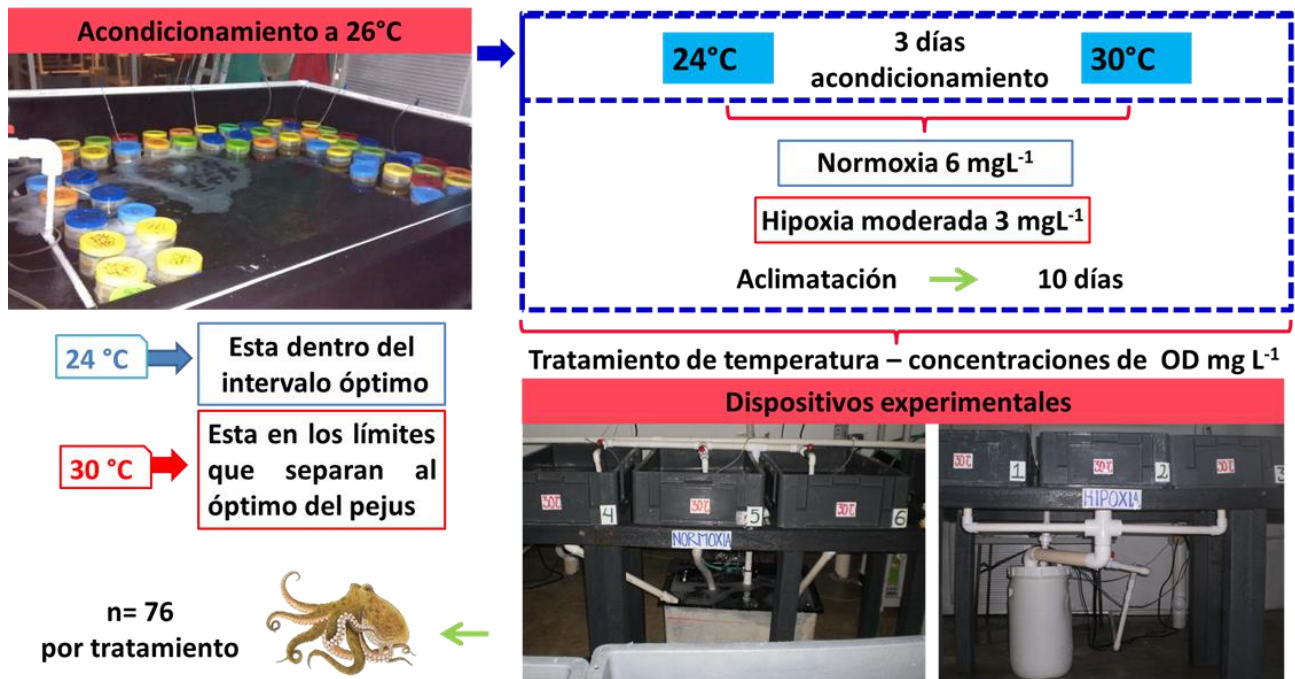


Figura 7. Esquema del diseño experimental que se utilizó para estudiar el efecto de la temperatura y la concentración de OD en la tolerancia térmica de los juveniles de *O. maya*.

5.3. INDICADORES EVALUADOS

5.3.1 Sobrevivencia

El porcentaje de sobrevivencia de los juveniles de *O. maya* durante el periodo experimental se estimó utilizando la siguiente formula:

$$\text{Sobrevivencia (\%)} = \left(\frac{N_i - N_f}{N_t} \right) X 100$$

Donde N_i y N_f representa el número inicial y final de organismos, respectivamente y N_t corresponde al número total de organismos utilizados en el experimento.

5.3.2 Crecimiento

En el experimento 1, cada pulpo se pesó individualmente a los 15 y 20 días que duro el experimento mientras en el experimento 2 se pesó al día 1 y 10. La tasa de crecimiento relativo diario (TCE % día⁻¹) de los juveniles de *O. maya* durante el periodo experimental se estimó utilizando la siguiente formula:

$$\text{TCE \% Día}^{-1} = \left(\frac{\ln P_f - \ln P_i}{t} \right) X 100$$

Donde P_f y P_i representan el peso final e inicial de cada individuo (usando una balanza analítica OHAUS AR2140 BW \pm 0.01 g), y t corresponde al tiempo de aclimatación. Este indicador se calculó únicamente para los individuos que completaron el periodo de aclimatación.

5.3.3 Temperaturas críticas mínimas y máximas (TCmin y TCmax)

La evaluación de los límites de la tolerancia térmica (TCmin y TCmax) se llevó a cabo exponiendo a los juveniles de *O. maya* a una disminución o aumento de la temperatura a una tasa de $1 \pm 0.2^{\circ}\text{C}\cdot\text{min}^{-1}$ a velocidad constante, con el fin de evitar el despliegue de mecanismos de compensación que permitieran su aclimatación al régimen térmico (Lutterschmidt y Hutchison, 1997). El criterio que se utilizó para determinar el punto final de la TCmin fue el enroscamiento de los brazos, mientras TCmax fue la expulsión de tinta (Noyola *et al.*, 2013 a) (Figura 8a).

Para ambos límites térmicos se escogieron al azar de cinco a 10 organismos procedentes de cada tratamiento, los cuales fueron mantenidos en ayuno por 24 horas. Los organismos fueron acondicionados por 30 minutos dentro de un acuario (capacidad de 20 L para la TCmin y 40 L para la TCmax) con 8 L de agua de mar a las mismas condiciones de donde provenían los juveniles. Al concluir el tiempo de acondicionamiento, los acuarios antes mencionados se conectaron a una fuente de calor (resistencia sumergible 1000 watts) o frío (estanque de 40 L que contenía una mezcla de hielo picado y sal para mantener la temperatura), aireación constante y una bomba sumergible para mantener la distribución uniforme del calor o frío en toda la columna de agua (Figura 8b). Se usaron tres pulpos simultáneamente en cada prueba. Cuando los organismos llegaron a punto identificado como la TCmin y TCmax, se registraron las temperaturas y los individuos se retornaron a su respectivo tratamiento para su recuperación.

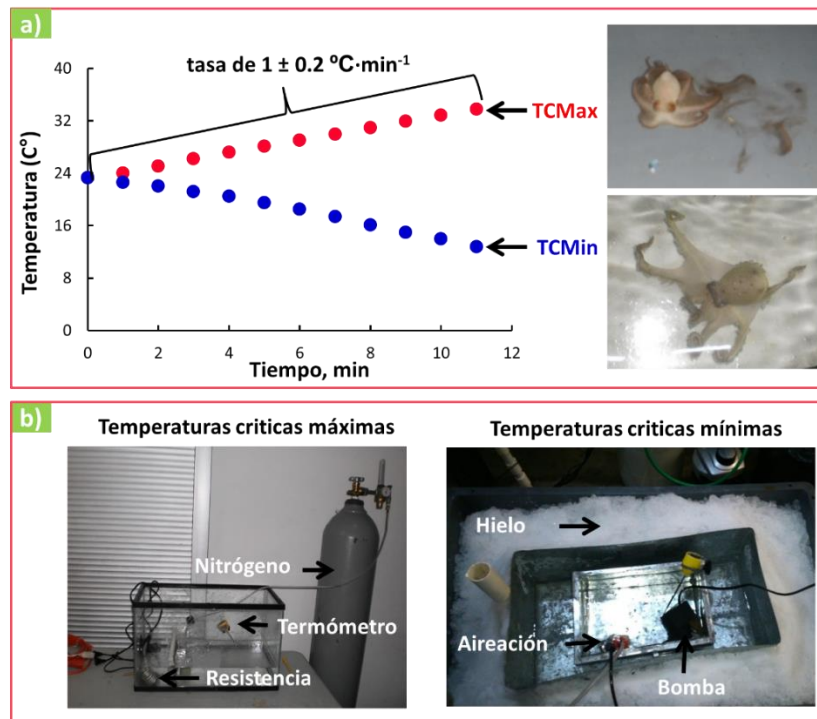


Figura 8. Esquema del dispositivo que se utilizó para estudiar el efecto de la temperatura y las concentraciones de oxígeno en las TCmin y TCmax de *Octopus maya*. a) grafica de la disminución o aumento de la temperatura a una tasa de $1 \pm 0.2 \text{ °C} \cdot \text{min}^{-1}$; b) dispositivo experimental para la evaluación de los límites térmicos.

5.3.4 Determinación del campo metabólico térmico (CMT)

Se determinó el CMT a partir de las mediciones de la tasa metabólica que induce una temperatura baja (TMB) y la tasa metabólica que induce una temperatura alta (TMA) en los organismos aclimatados a diferentes tratamientos. Para TMB y la TMA se utilizó a la temperatura como inductor, mediante el método TIMR (Temperature Induces Metabolic Rate, siglas TIMR). Este método consistió en medir el metabolismo respiratorio en términos de consumo de oxígeno cuando los juveniles de *O. maya* fueron expuestos a una temperatura que representa el 105 % de la TCmin (TIMR min) y el 95 % de la TCmax (TIMR max) (Figura 9). El tiempo de exposición a estas condiciones térmicas fue de 5 min, asumiendo que una exposición más alargada puede causar agotamiento e inducir metabolismo anaeróbico (Norin y Clark, 2016). Este método fue desarrollado para organismos que como los pulpos son

sedentarios y que no pueden ser estudiados, usando los métodos convencionales de nado. (Figura 9).

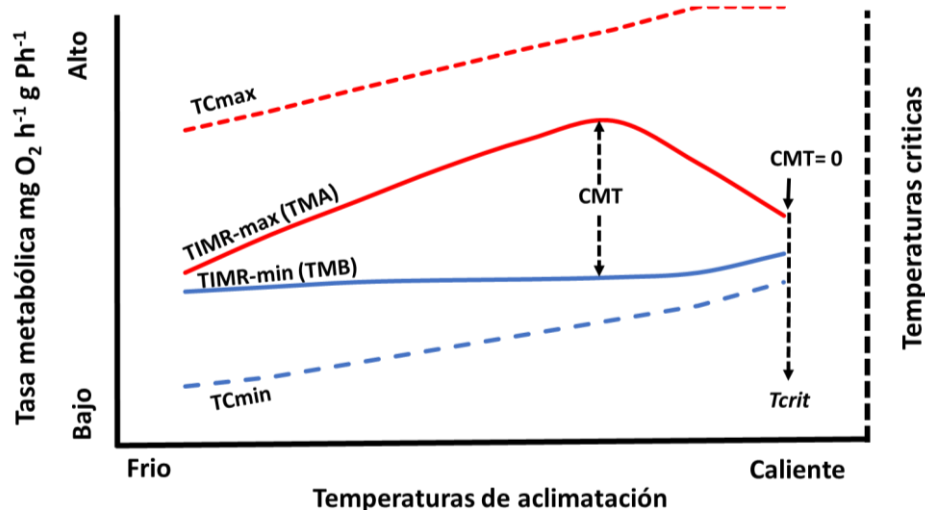


Figura 9. Representación teórica de las bases conceptuales para la medición de las tasas metabólicas utilizando el método TIMR. El campo metabólico térmico (CMT) se calculó como la diferencia entre la TMA y la TMB (eje izquierdo). Las temperaturas empleadas para inducir las TMB (TIMR min.) y la TMA (TIMR máx.) fue entre 5 o 10 % por debajo o por encima de la TCmin o la TCmax (Eje derecho; modificado de Paschke *et al.*, 2018).

Ambas tasas metabólicas se determinaron utilizando un estanque (capacidad de 60 L) lleno de agua de mar conectado a una fuente de calor (calentador) o frío (dedo frío y botellas de agua de mar congeladas), aireación constante para favorecer la mezcla y la distribución uniforme del calor o frío en toda la columna de agua. La temperatura del estanque se ajustó al valor calculado para evaluar las TMB o las TMA dependiendo de las temperaturas de aclimatación de los organismos (Tabla 3). Para medir el consumo de oxígeno de cada animal (N= 4 a 23 pulpos por tratamiento), se utilizó un recipiente hermético a manera de cámara respirométrica cerrada. Esta se llenó de agua de mar del estanque previamente mencionado. Antes de ingresar al animal a la cámara, se midió el oxígeno disuelto inicial usando un oxímetro YSI Pro20 (YSI Incorporated, Estados Unidos) previamente calibrado para cada uno de los tratamientos. Después se introdujo el animal y se sacaron todas las burbujas del interior de la cámara, se sumergió al estanque por cinco minutos (Figura 10). Pasado este tiempo se midió la concentración de oxígeno final. Siguiendo el mismo protocolo experimental, se midió el consumo de oxígeno a tres cámaras respirométricas (sin pulpo) las cuales fueron consideradas

como cámara control. Los valores de esas cámaras fueron utilizados para corregir el consumo de oxígeno de los pulpos por respiración de microorganismo presentes en el sistema.

Tabla 3. Temperaturas promedio empleadas para inducir la TMB y la TMA en juveniles de *O. maya*. a) experimento 1, son los valores promedios reportados por Noyola *et al*, 2013a. b) experimento 2, los valores reportados son del presente estudio.

Experimento	Tratamientos (°C)	TMB	TMA
1	18	12.8	28.6
	22	14.1	29.4
	26	14.3	31.3
	30	20.9	32.9
2	24 Normoxia	13.8	31.2
	24 Hipoxia	13.6	31.1
	30 Normoxia	18.2	33.4
	30 Hipoxia	18.1	33.4

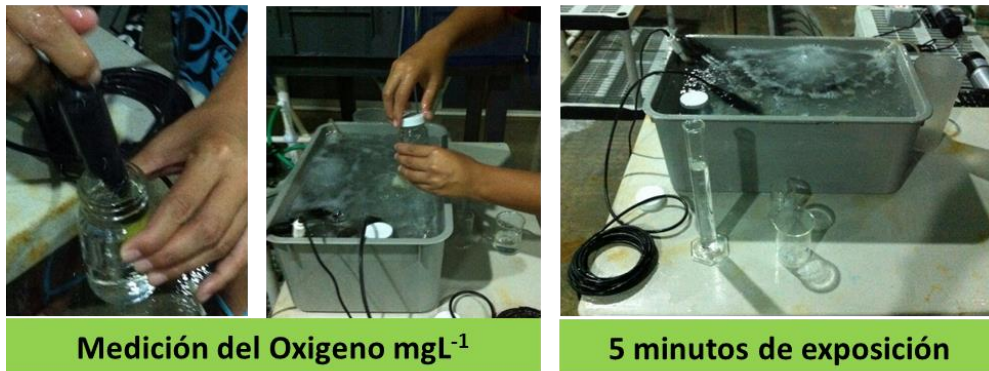


Figura 10. Sistema experimental del método TIMR para determinar la TMB y TMA en juveniles de *O. maya*. (Foto: Rodríguez-Hernandez, 2018).

El volumen real de los frascos usados como cámaras respirométricas se evaluó como el volumen desplazado por cada animal a partir de un volumen conocido. El dato obtenido para el volumen desplazado se restó al volumen de los frascos. Se registró el peso de cada animal en una balanza electrónica OHAUS AR2140 (BW + 0.01 g).

Las TMB y TMA se calcularon aplicando la siguiente ecuación:

$$\text{Consumo de } O_2 \text{ (TMR o TMM)} = \frac{(O_{2(i)} - O_{2(f)}) \times \left(\frac{V}{t}\right)}{PC}$$

donde **Consumo de O_2** (*TMR* o *TMM*) corresponde a la tasa respiratoria ($\text{mg } O_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$), $O_{2(i)}$ es la concentración de oxígeno inicial en la cámara, $O_{2(f)}$ es la concentración de oxígeno final en la cámara, V es el volumen real de agua (volumen total menos el volumen desplazado por el animal), t es el tiempo transcurrido durante la medición y **PC** es el peso húmedo del animal.

Posteriormente se estimó el CMT absoluto en términos de consumo de oxígeno ($\text{mg } O_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$) por tratamiento utilizando la siguiente ecuación:

$$\text{CMT absoluto} = \text{TMA} - \text{TMB}$$

Con base en los datos obtenidos de TMR y TMM, también se determinó el CMT factorial:

$$\text{CMT factorial} = \frac{\text{TMM}}{\text{TMS}}$$

Se determinó la magnitud del efecto causado por la temperatura de inducción sobre la TMB y la TMA estimando el valor Q_{10} para cada tratamiento. Esta magnitud describe el efecto del tratamiento en la actividad de las enzimas metabólicas y el costo energético de la actividad provocada. Se utilizó la siguiente ecuación por tratamiento.

$$Q_{10} = \left(\frac{\text{Consumo de } O_2 \text{ TMM}}{\text{Consumo de } O_2 \text{ TMR}} \right)^{\left(\frac{10}{t_2 - t_1} \right)}$$

donde **T1** y **T2** representan las temperaturas de inducción TMR y TMM por cada tratamiento, respectivamente.

5.3.5 Determinación de las tasas metabólicas (R_{rut} , R_{max} , R_{ICA})

Se empleó un respirómetro de flujo continuo compuesto por cámaras respirométricas conectadas a un sistema de recirculación (Rosas *et al.*, 2007). Se utilizaron 8 pulpos escogidos al azar para cada tratamiento. Cada juvenil fue ubicado en una cámara de 250 ml (acrílico) con agua de mar a la temperatura de aclimatación y niveles de concentración OD (Normoxia e Hipoxia moderada). Con el fin de reducir el estrés que provocó la cámara, a cada pulpo se le

colocó una concha de *Melongena corona bispinosa* como refugio. Los pulpos de este experimento estuvieron 24 horas en ayuno. Una cámara sin pulpo y con una concha fue considerada como cámara control que sirvió para corregir el consumo de oxígeno de los pulpos por respiración de microorganismo presentes en el sistema.

Todos los individuos fueron aclimatados a las cámaras durante media hora previa al inicio del bioensayo. Cada minuto se registraron las mediciones de oxígeno disuelto para cada cámara (entrada y salida) utilizando un electrodo fluorométrico el cual fue conectado a un amplificador OXY10 (Presens, Alemania). El flujo de la salida de agua de cada cámara fue aproximadamente 0.1 L min⁻¹. Los sensores se calibraron en cada tratamiento experimental con solución saturada de agua de mar 100% (OD) y con una solución 5% de sulfito de sodio (0% OD).

Una vez que los pulpos cumplieron el tiempo de acondicionamiento en las cámaras, se comenzó a registrar la tasa metabólica de rutina (R_{rut}) por una hora. Posteriormente, los animales fueron alimentados con la pasta mencionada anteriormente, con el fin de conocer los efectos que tiene alimento en la tasa metabólica de los animales aclimatados a los diferentes tratamientos. Los datos de consumo de oxígeno se midieron durante 3 a 4 horas después de la alimentación. Una vez terminada cada medición, los organismos fueron sacados de las cámaras respirométricas y se procedió a pesarlos con una balanza electrónica OHAUS AR2140 (BW + 0,01 g).

El consumo de oxígeno se estimó de forma individual y utilizando la siguiente fórmula:

$$\text{Consumo de } O_2 = \frac{((O_{2 \text{ mg/l}}]E - [O_{2 \text{ mg/l}}]S) \times F \text{ Lh}^{-1})}{PC, g}$$

donde $O_{2 \text{ mg/l}}E$ y $O_{2 \text{ mg/l}}S$ representa las concentraciones de oxígeno de entrada y salida de cada cámara expresado en mg O₂·h⁻¹·g Ph⁻¹, F es el flujo (Lh⁻¹) y el PC corresponde al peso húmedo corporal de en g.

El R_{rut} se estimó cuando los pulpos se encontraban en el periodo de ayuno, y se identificó a partir de los valores mínimos de los pulpos de cada tratamiento (igual tiempo y

número de datos). El incremento de calor aparente (ICA) se definió como la cantidad de energía necesaria para las transformaciones mecánicas y bioquímicas de alimento a partir de la ingestión, digestión, absorción y asimilación del alimento ingerido (Lucas, 1993). La tasa metabólica asociada al ICA (R_{ICA}) fue estimada usando la siguiente formula:

$$R_{ICA} = R_{max} - R_{rut}$$

Donde R_{max} es la tasa respiratoria máxima obtenida después de la alimentación, R_{rut} es la respiración de rutina donde el organismo se encuentra en reposo. Las tasas respiratorias fueron expresadas en $\text{mg O}_2 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{g Ph}^{-1}$.

También se calculó el tiempo que alcanzó el máximo consumo de oxígeno después de la alimentación (TAR_{max}), y el tiempo que duro el máximo consumo de oxígeno después de la alimentación.

Los efectos de la temperatura y la concentración de OD en la tasa de consumo de oxígeno ($R_{total} = R_{rut} + R_{Ica}$) de juveniles de *O. maya* se determinaron utilizando los valores de Q_{10} como indicador de la sensibilidad térmica mediante la siguiente ecuación de V'anta Hoff (Lucas, 1993)

$$Q_{10} = \left(\frac{K2}{K1} \right)^{\left(\frac{10}{t2-t1} \right)}$$

donde $K1$ y $K2$ corresponde al consumo de oxígeno en $\text{mg O}_2 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{g Ph}^{-1}$ de cada tratamiento, $t1$ y $t2$, representa las temperaturas de aclimatación de los tratamientos de interés.

El Q_{10} corresponde a un aumento en la tasa de reacción, en este caso del metabolismo, por el incremento en 10°C . De acuerdo con Schmidt-Nielsen (1975), existen tres escalas para los valores de Q_{10} a) $Q_{10} < 1$, muestra una sobrecompensación metabólica y el consumo de oxígeno no fue afectado significativamente al aumentar la temperatura de los tratamientos; b) $1 < Q_{10} < 2$, indica que el organismo está compensando parcialmente, es decir que responde a la presencia de mecanismos de compensación fisiológica que proporcionan al organismo regular la tasa metabólica dentro de ese rango. $Q_{10} > 3$, surge la ausencia de compensación

sobre la actividad enzimática que contribuye en el metabolismo y que se refleja en el consumo de oxígeno.

5.3.6 Producción de biomasa

La estimación del crecimiento (P_g) se estimó usando la siguiente ecuación:

$$P = \left(\frac{P_f - P_i}{t} \right)$$

donde $P_{(i)}$ es el peso inicial, $P_{(f)}$ peso final y t es el tiempo en días. Se utilizó el valor de 10.1 kJ g⁻¹ para transformar los datos de crecimiento en unidades de energía: J g⁻¹ día⁻¹ (Rosas *et al.*, 2007, 2008).

5.3.7 Balance energético parcial

El balance energético parcial se calculó como (Lucas, 1993):

$$As = R_{total} + P_g$$

donde As es la energía asimilada, R_{total} es la tasa respiratoria en la que se incluyen la tasa metabólica de rutina y los gastos energéticos asociados a las transformaciones mecánicas y bioquímicas del alimento ingerido ($R_{total} = R_{rut} + R_{ica}$) y la P_g es la energía invertida en el crecimiento. Los datos de consumo de oxígeno fueron transformados a sus equivalentes energéticos utilizando el coeficiente oxalórico de 13.6 joules/mg O₂ consumido. Todas estas medidas fueron expresadas J g⁻¹ día⁻¹. Las eficiencias netas respiratorias (R) y de producción (P_g) se calcularon como $\left(\frac{R}{A}\right) \times 100$, $\left(\frac{P_g}{A}\right) \times 100$, respectivamente.

5.4 Análisis estadísticos

Se realizó un análisis exploratorio de datos en el que se describieron la media, desviación estándar y coeficiente de variación de cada grupo. En todas las pruebas utilizadas, se estableció un nivel de confianza del 95 % ($\alpha = 0.05$; Gotelli y Ellison, 2004; Zar, 1975) para ambos experimentos. Las pruebas estadísticas fueron aplicadas cuidando de no violentar los

requisitos de los modelos lineales generales (GLM) con el paquete estadístico R (R Project for Statistical Computing).

Para el experimento 1: Los resultados obtenidos para crecimiento y el campo metabólico térmico (CMT) de los juveniles de *Octopus maya* fueron analizados independientemente utilizando un modelo de ANOVA con el fin de establecer si las temperaturas de aclimatación influyeron de manera significativa en estos indicadores evaluados. Si se concluía que el tratamiento térmico tuvo un efecto significativo, entonces se procedió a comparar las medias de los niveles de cada factor mediante una prueba de Tukey.

En el experimento 2: Para establecer si existieron diferencias entre la temperatura de aclimatación y la concentración de OD en todos los indicadores evaluados para los juveniles de *O. maya* se empleó un modelo de ANOVA Bifactorial que consideró dos factores fijos “tratamiento térmico” (2 niveles: 24 y 30°C) y “concentraciones de OD” (2 niveles: normoxia e hipoxia moderada). La introducción de estos términos en el modelo permitió hacer estimaciones precisas de las medidas de cada nivel para ambos factores, así como la magnitud de sus diferencias. Los resultados obtenidos del CMT medido en las temperaturas críticas (TCmin y TCmax) de los juveniles de *octopus maya* fueron analizados independientemente utilizando la prueba de *t*- student con el fin de determinar si hay diferencias significativas entre las medias de los tratamientos (24 y 30 ° C) tanto para hipoxia como para normoxia.

Para ambos experimentos, la validación de los requisitos del ANOVA (distribución normal, homogeneidad de la varianza, e independencia) se llevó a cabo mediante inspección gráfica de los residuales contra los valores predichos por el modelo (“valores ajustados”; Montgomery y Peck, 2001), así como la relación entre las varianzas y las medias de los diversos grupos.

6 RESULTADOS

Los resultados obtenidos en el presente estudio demostraron que una temperatura de 30°C tuvo un efecto en la sobrevivencia, el crecimiento y el CMT de los juveniles de *O. maya*, indicando que esa condición térmica alteró el desempeño fisiológico de los organismos.

Así mismo se demostró que la disponibilidad de OD (normoxia e hipoxia moderada inducida) no modificó las T_c . Sin embargo, la hipoxia provocó una reducción en el CMT de los juveniles tempranos de *O. maya*, independientemente de la temperatura de aclimatación. Así mismo, los resultados obtenidos en este estudio pusieron en evidencia que la temperatura de aclimatación y la concentración de OD tuvieron un efecto en la sobrevivencia, el crecimiento, las tasas metabólicas (R_{rut} , R_{max} , R_{ICA}) y el balance energético de los juveniles tempranos de esta especie.

6.1 Experimento 1: Efecto de la temperatura en la tolerancia térmica de los juveniles de *O. maya*

6.1.1 Sobrevivencia y crecimiento

La sobrevivencia de los organismos de este experimento fue afectada por las temperaturas de aclimatación, con los valores más altos registrados en los pulpos mantenidos a 26 y 22°C (94 y 83 %, respectivamente) y los menores fueron reportados en los extremos térmicos de 18 y 30°C (72 y 78 %, respectivamente) (Figura 11a).

El crecimiento de los juveniles de pulpo también varió con la temperatura de aclimatación. El ANOVA aplicado a la TCE (% dia^{-1}) mostró que hubo diferencias significativas en los organismos aclimatados a diferentes temperaturas de aclimatación. ($F= 6.03$, 1.4×10^{-3}), con los valores significativamente más bajos registrados en los animales mantenidos en 30°C (Tabla 4, Figura 11b).

Tabla 4. Valores promedios \pm DE del peso inicial y final (g), y la TCE (% día⁻¹) de juveniles de *O. maya* aclimatados a diferentes temperaturas durante 20 días. Las letras señalan diferencias significativas en relación con la temperatura de aclimatación y la concentración de OD (ANOVA $p < 0.05$).

Temperatura de aclimatación °C	Intervalo de peso inicial	Peso inicial promedio \pm DE	Intervalo de Peso final	Peso final promedio \pm DE	TCE día ⁻¹
18	1.1 – 11	5.09 \pm 3.40	2.2 – 13.3	5.33 \pm 3.89	2.50 \pm 1.22 ^a
22	1.8 – 9.3	5.12 \pm 2.24	2.0 – 10.7	5.86 \pm 2.51	2.48 \pm 0.92 ^a
26	2.8 – 14.8	7.37 \pm 3.81	3.3 – 16.5	8.23 \pm 4.18	2.58 \pm 1.20 ^a
30	2.1 – 9.9	6.78 \pm 2.72	2.5 – 9.8	7.05 \pm 2.75	0.94 \pm 1.21 ^b

6.1.2 Determinación de la dependencia térmica del Campo Metabólico Térmico CMT

Los valores más altos de la TMB se presentaron en los animales aclimatados a 30°C (1.14 \pm 0.27 mg O₂·h⁻¹·g Ph⁻¹) mientras que los menores fueron reportados en los pulpos aclimatados a 22°C (0.63 \pm 0.28 mg O₂·h⁻¹·g Ph⁻¹) (Tabla 5).

Tabla 5. Valores promedio \pm DE de TMB, TMM, CMT absoluto, CMT factorial y Q₁₀ obtenidos para juveniles de *O. maya* mantenidos en diferentes temperaturas de aclimatación. Las letras señalan diferencias significativas en relación con la temperatura de aclimatación y la concentración de OD (ANOVA $p < 0.05$).

Temperatura de aclimatación °C	TMB promedio \pm DE	TMA promedio \pm DE	CMT absoluto	CMT factorial	Q ₁₀
18	0.72 \pm 0.28 ^{ab} (n=6)	2.14 \pm 0.48 ^{a'} (n=6)	1.42	2.96	1.87
22	0.63 \pm 0.28 ^a (n=7)	2.32 \pm 0.31 ^{a'} (n=7)	1.69	3.70	2.09
26	0.67 \pm 0.23 ^a (n=7)	2.55 \pm 0.33 ^{a'} (n=6)	1.89	3.84	2.03
30	1.14 \pm 0.27 ^b (n=7)	1.75 \pm 0.37 ^{b'} (n=7)	0.61	1.53	1.32

El ANOVA mostró que la temperatura de aclimatación influyó de manera significativa en la TMB en los juveniles de *O. maya* ($F=5.60$; $p < 5.2 \times 10^{-3}$; Figura 12a). De acuerdo con la prueba de post hoc de Tukey, se observó que la TMB de los organismos sometidos a la temperatura de aclimatación a 30°C fue mayor a lo reportado en los tratamientos de 18, 22 y 26°C (Figura 12a). Al igual que en la TMB, la temperatura de aclimatación afectó la TMA de los pulpos (ANOVA; $F= 6.05$, $p < 3.4 \times 10^{-3}$), pero de una forma inversa, es decir que la TMA de los

organismos fue disminuyendo conforme se incrementó la temperatura de aclimatación (Tabla 5). El análisis aplicado, determinó que la TMA fue mayor en los pulpos procedentes de la temperatura de aclimatación a 22 y 26°C y la menor en los aclimatados a 30 °C (Figura 12a), lo que provocó que la CMT absoluto mostrara un pico en animales aclimatados a 26°C (1.89 mg O₂·h⁻¹·g Ph⁻¹) (Figura 12b). Los valores menores de CMT absoluto, CMT factorial y Q₁₀ se obtuvieron en los pulpos aclimatados a 30°C (Tabla 5; Figura 12c y d)

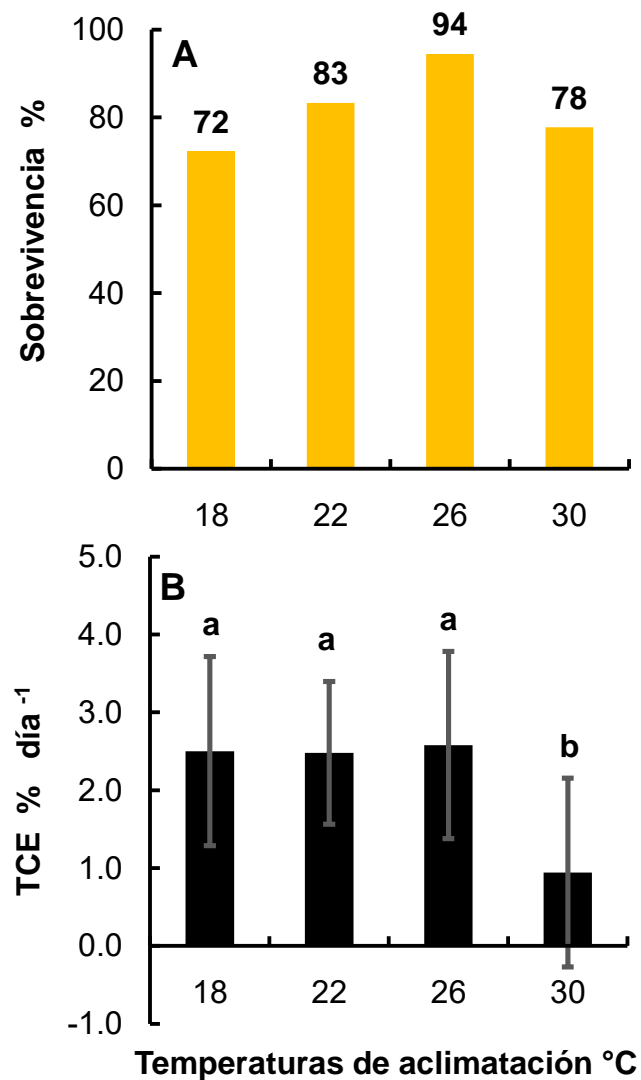


Figura 11. A) Sobrevivencia (%) de los juveniles de *O. maya* a diferentes temperaturas de aclimatación (°C), B) TCE (% día⁻¹) calculada durante 20 días a distintas temperaturas. Las barras indican el promedio ± DE y las letras señalan diferencias significativas en relación con la temperatura de aclimatación (p<0.05)

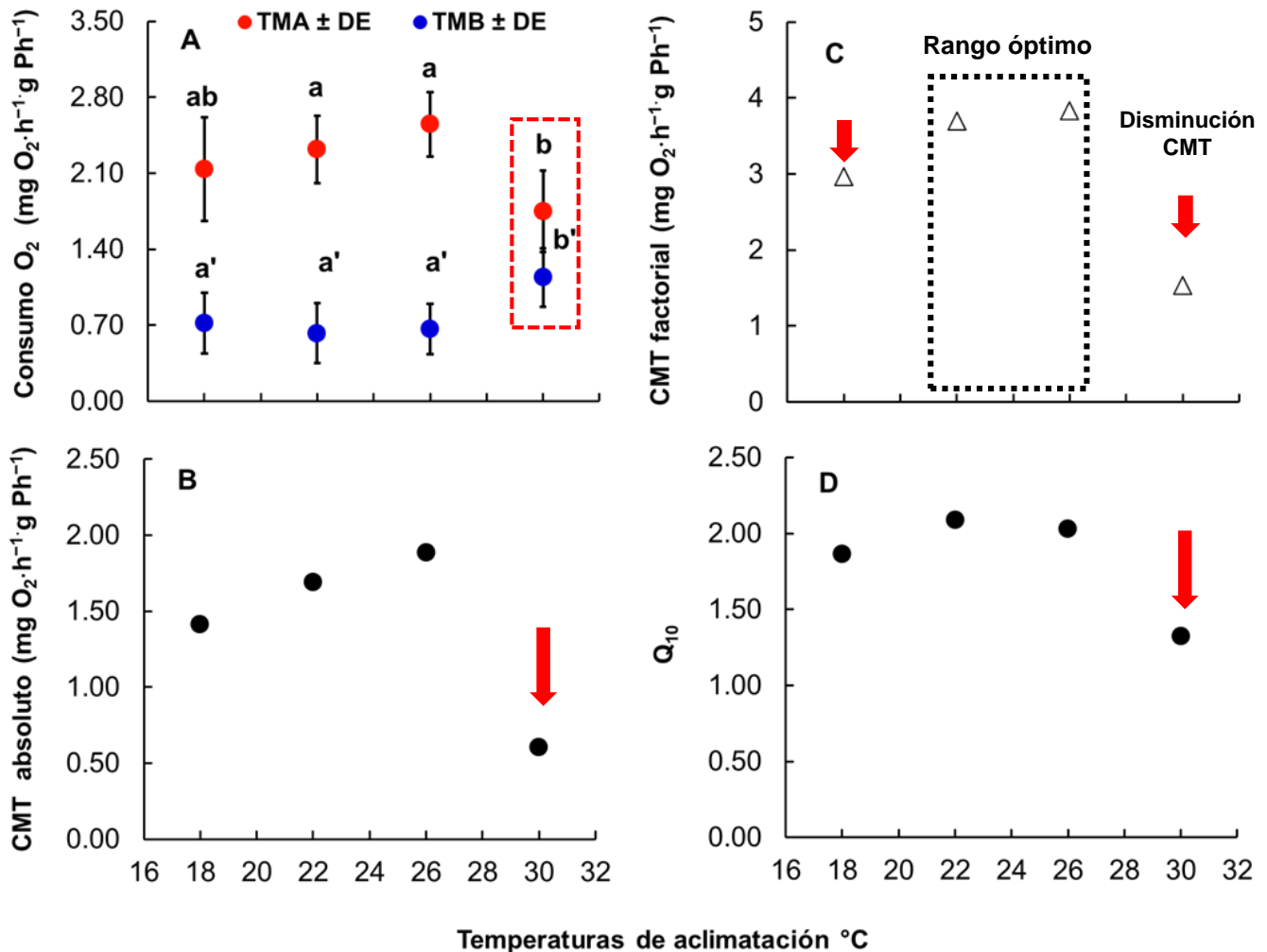


Figura 12. Efecto de la temperatura de aclimatación en: A) la TMA y TMB, el cuadro punteado señala el efecto de la temperatura a 30°C en la disminución de TMA y el aumento de la TMB; B) CMT absoluto; C) CMT factorial; D) Q₁₀ de los juveniles de *O. maya*. Las barras indican el promedio ± DE y las letras señalan diferencias significativas en relación con la temperatura de aclimatación (p<0.05). Las flechas rojas indican la incapacidad de los organismos para mantener el CMT (absoluto y factorial) expuestos a temperaturas (30°C) fuera de su rango óptimo. Lo que se vio reflejado en el Q₁₀ (flecha roja).

6.2 Experimento 2: El efecto de la temperatura y la concentración de OD en la tolerancia térmica de los juveniles de *O. maya*:

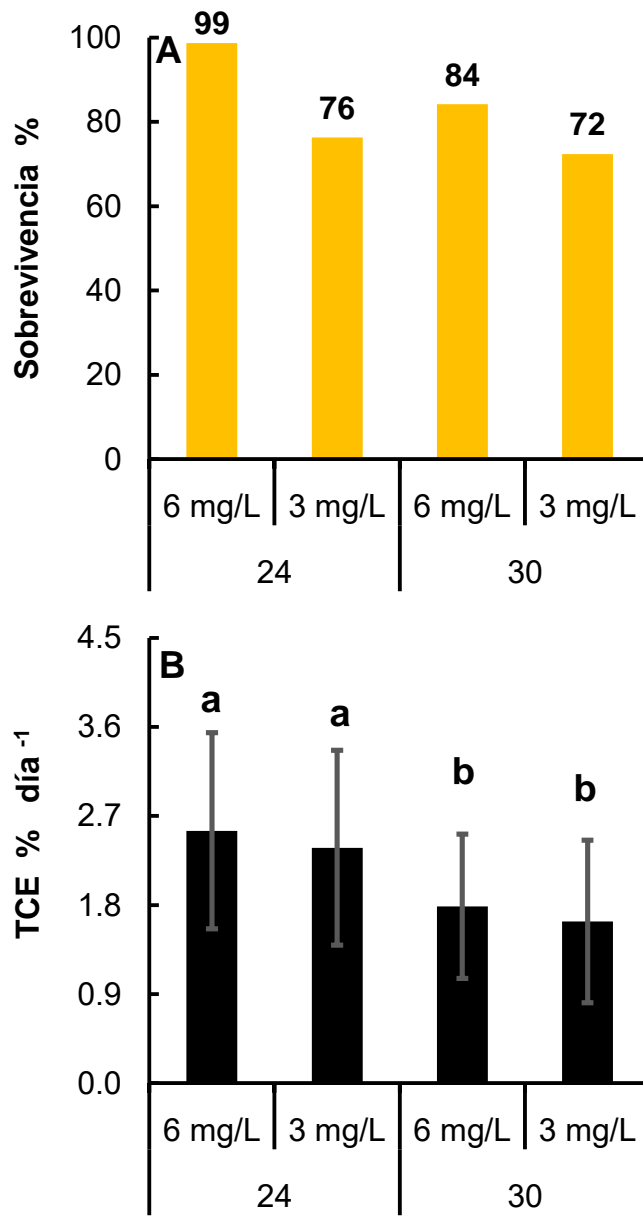
6.2.1 Sobrevivencia y crecimiento

La sobrevivencia de los juveniles de *O. maya* fue afectada por la combinación de las temperaturas de aclimatación (24 y 30°C) y las concentraciones de OD (normoxia e hipoxia moderada). El porcentaje más alto de la sobrevivencia se obtuvo en los organismos mantenidos a 24°C en normoxia (99 %), seguido a 30°C normoxia (84 %) y los menores porcentajes en animales mantenidos a 24 y 30°C en hipoxia (76.y 72 %, respectivamente). (Figura 13a).

El crecimiento de los pulpos también varió con la temperatura de aclimatación y las concentraciones de OD. Los organismos aclimatados a 24°C normoxia presentaron la mayor TCE mientras que las menores fueron obtenidas en los pulpos mantenidos en 30°C en ambas concentraciones de OD (Tabla 6; Figura 13b). El ANOVA de dos vías, evidenció que la temperatura de aclimatación afectó de manera significativa la TCE día⁻¹ en los juveniles de *O. maya* y ese efecto fue similar en magnitud y dirección tanto en condiciones de hipoxia como de normoxia ($F_{T^{\circ}C} = 36.18$, $p < 7.59 \times 10^{-9}$; $F_{OD} = 2.76$, $p > 0.10$). Además, se detectó que algunos organismos de los tratamientos 24°C hipoxia y 30°C para ambas concentraciones OD perdieron peso excepto en 24°C normoxia. El porcentaje de pérdida de peso registrado durante el período experimental fue mayor en los pulpos mantenidos en 30°C hipoxia (27 %), seguido de 30°C normoxia (22 %) y el menor porcentaje en 24°C hipoxia (5 %) (Figura 14).

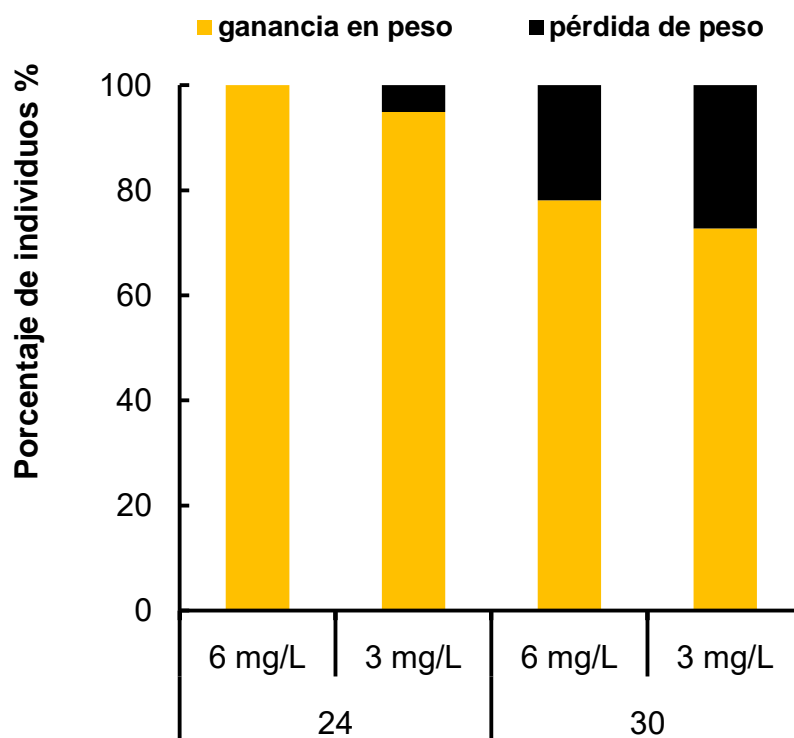
Tabla 6. Valores promedios \pm SD del peso inicial y final (g), y la TCE (% día⁻¹) de juveniles de *O. maya* aclimatados a diferentes temperaturas y concentraciones de OD. Las letras señalan diferencias significativas en relación con la temperatura de aclimatación y la concentración de OD (ANOVA $p < 0.05$).

Tratamientos (°C, mg L ⁻¹)	Intervalo de peso inicial	Peso inicial promedio \pm DE	Intervalo de Peso final	Peso final promedio \pm DE	TCE día ⁻¹
24 Normoxia	2.00 – 10.39	6.40 \pm 2.14	2.50 – 13.99	8.32 \pm 2.96	2.55 \pm 0.99 ^a
24 Hipoxia	0.25 – 6.65	2.14 \pm 1.88	0.31 – 8.39	2.72 \pm 2.33	2.32 \pm 0.91 ^a
30 Normoxia	2.42 – 11.01	6.51 \pm 2.24	3.33 – 12.64	6.51 \pm 2.64	1.79 \pm 0.72 ^b
30 Hipoxia	0.20 – 8.11	3.41 \pm 2.64	0.25 – 9.56	4.03 \pm 3.16	1.64 \pm 0.82 ^b



Tratamientos (°C y concentración de OD)

Figura 13. A) Sobrevivencia (%) de los juveniles de *O. maya* a diferentes tratamientos (°C) y la concentración de OD (mg L⁻¹), B) la TCE (% día⁻¹) de los pulpos calculada durante 10 días a distintos tratamientos. Las barras indican el promedio ± DE y las letras señalan diferencias significativas en relación con la temperatura de aclimatación (p<0.05).



Tratamientos (°C y concentración OD)

Figura 14. Efecto de la temperatura de aclimatación (°C) y la concentración de OD (mg L^{-1}) en el porcentaje de juveniles de *O. maya* que mostraron ganancia o pérdida de peso en cada tratamiento experimental.

6.2.2 Determinación de la Campo Metabólico Térmico medido en las Temperaturas Críticas (TCmin y TCmax)

Bajo condiciones de normoxia, los juveniles tardíos de *O. maya* aclimatados a 24 y 30°C presentaron valores similares de TMB (Tabla 7). La prueba t Student demostró que la temperatura de aclimatación no influyó de manera significativa en la TMB de los organismos ($t = -0.91$, $p > 0.39$) (Figura 15a). A diferencia de la TMB, la temperatura de aclimatación afectó la TMA de los juveniles tardíos de *O. maya* (t Student; $t = 3.20$, $p < 0.01$). La TMA de los organismos disminuyó conforme se incrementó la temperatura de aclimatación (Tabla 7). Los pulpos aclimatados a 24°C presentaron las mayores TMA ($1.14 \pm 0.21 \text{ mg O}_2 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{g Ph}^{-1}$) y las menores fueron reportadas en pulpos aclimatados a 30°C ($0.87 \pm 0.08 \text{ mg O}_2 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{g Ph}^{-1}$), lo

que provocó una disminución en el CMT absoluto. Los organismos aclimatados a 24°C presentaron los valores más altos de CMT absoluto y las menores fueron obtenidas en los animales aclimatados a 30°C indicando que la CMT absoluto en condiciones de normoxia disminuyó hacia los límites térmicos. (Tabla 7, Figura 16a).

Bajo condiciones de hipoxia, los juveniles tempranos de *O. maya* aclimatados a 30°C presentaron las mayores TMB ($21.25 \pm 5.92 \text{ mg O}_2 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{g Ph}^{-1}$) que las reportadas en los organismos aclimatados a 24°C ($13.63 \pm 4.14 \text{ mg O}_2 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{g Ph}^{-1}$). La prueba t Student demostró que la temperatura de aclimatación influyo de manera significativa en la TMB de los organismos ($t = -4.64$, $p < 2.3 \times 10^{-3}$) (Figura 15b). A diferencia de la TMB, los juveniles tempranos de *O. maya* aclimatados a 24 y 30°C presentaron valores similares de TMA (Tabla 9). La prueba t Student demostró que la temperatura de aclimatación no influyó de manera significativa en la TMA de los organismos ($t = 0.58$, $p > 0.58$; Figura 15b). Lo que provocó una disminución en el CMT absoluto. Los pulpos aclimatados a 24°C presentaron los valores más altos de CMT absoluto y las menores fueron obtenidas en los animales aclimatados a 30°C (Tabla 7; Figura 16 b). Demostrando que la CMT absoluta en condiciones de hipoxia disminuyó hacia los límites térmicos.

Tabla 7. Valores promedio \pm DE de la TMB, TMA y el CMT absoluto, para juveniles de *O. maya* a diferentes tratamientos ($^{\circ}\text{C}$ y mg L^{-1}). Las letras señalan diferencias significativas en relación con la temperatura de aclimatación y la concentración de OD (La prueba t Student $p < 0.05$).

Tratamientos ($^{\circ}\text{C}$ y mg L^{-1})	Pulpo Tamaño	TMB promedio \pm DE	TMA promedio \pm DE	CMT absoluto
24 Normoxia	Juveniles tardíos 9.86 ± 2.01	$0.74 \pm 0.12^{\text{a}}$ (n=4)	$1.14 \pm 0.21^{\text{a}}$ (n=8)	0.39
30 Normoxia	Juveniles tardíos 5.22 ± 2.49	$0.81 \pm 0.11^{\text{a}}$ (n=5)	$0.87 \pm 0.08^{\text{b}}$ (n=4)	0.06
24 Hipoxia	Juveniles tempranos 0.96 ± 0.41	$13.63 \pm 4.14^{\text{a}}$ (n=7)	$14.01 \pm 5.55^{\text{a}}$ (n=5)	0.38
30 Hipoxia	Juveniles tempranos 0.71 ± 0.40	$21.25 \pm 5.92^{\text{b}}$ (n=6)	$12.71 \pm 2.12^{\text{a}}$ (n=7)	-8.54

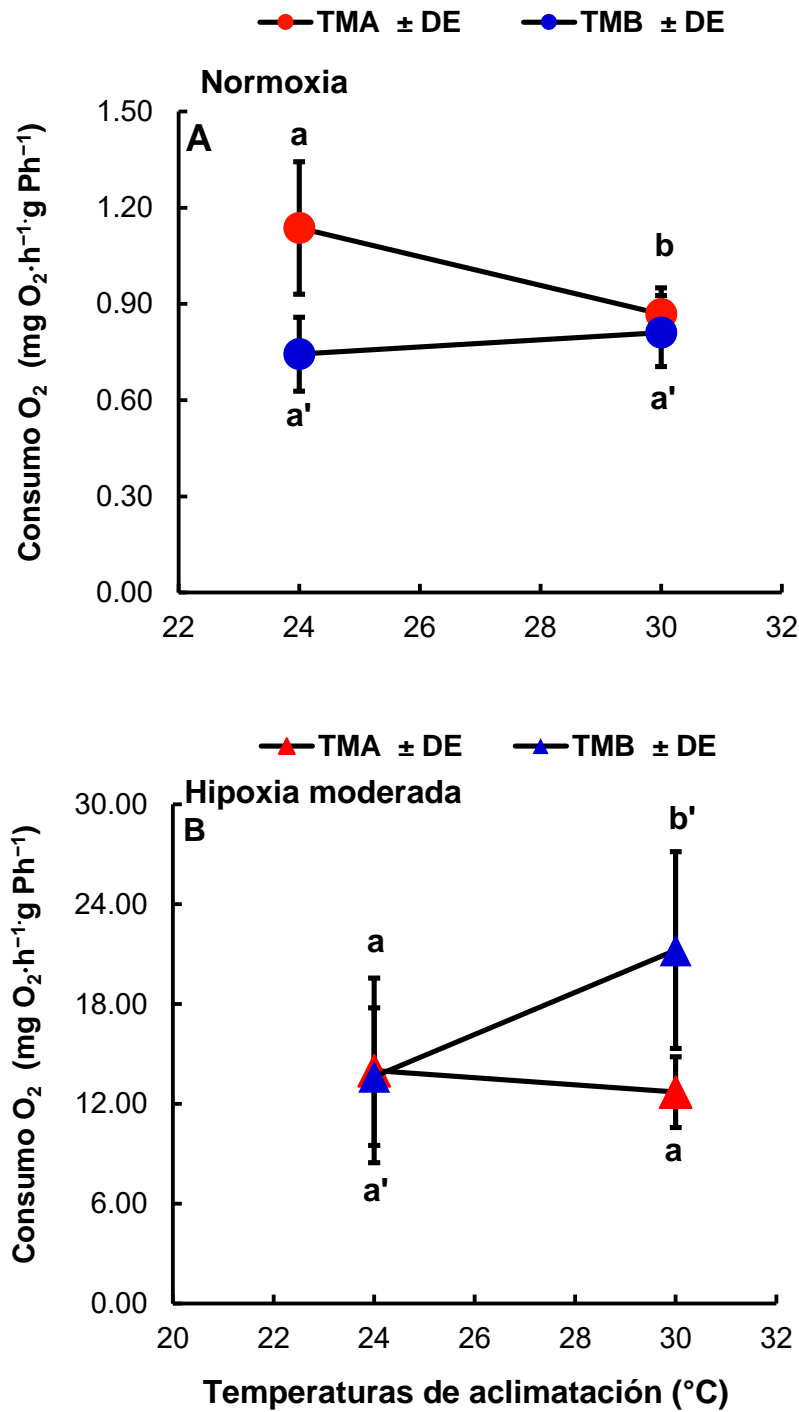


Figura 15. Efecto de la temperatura de aclimatación y la concentración de OD en la TMA y la TMB de los juveniles de *O. maya*. A) tasa metabólica en condición de normoxia. B) tasa metabólica en condición de hipoxia moderada. Las barras indican el promedio \pm DE y las letras señalan diferencias significativas en relación con la temperatura de aclimatación y la concentración de OD ($p < 0.05$).

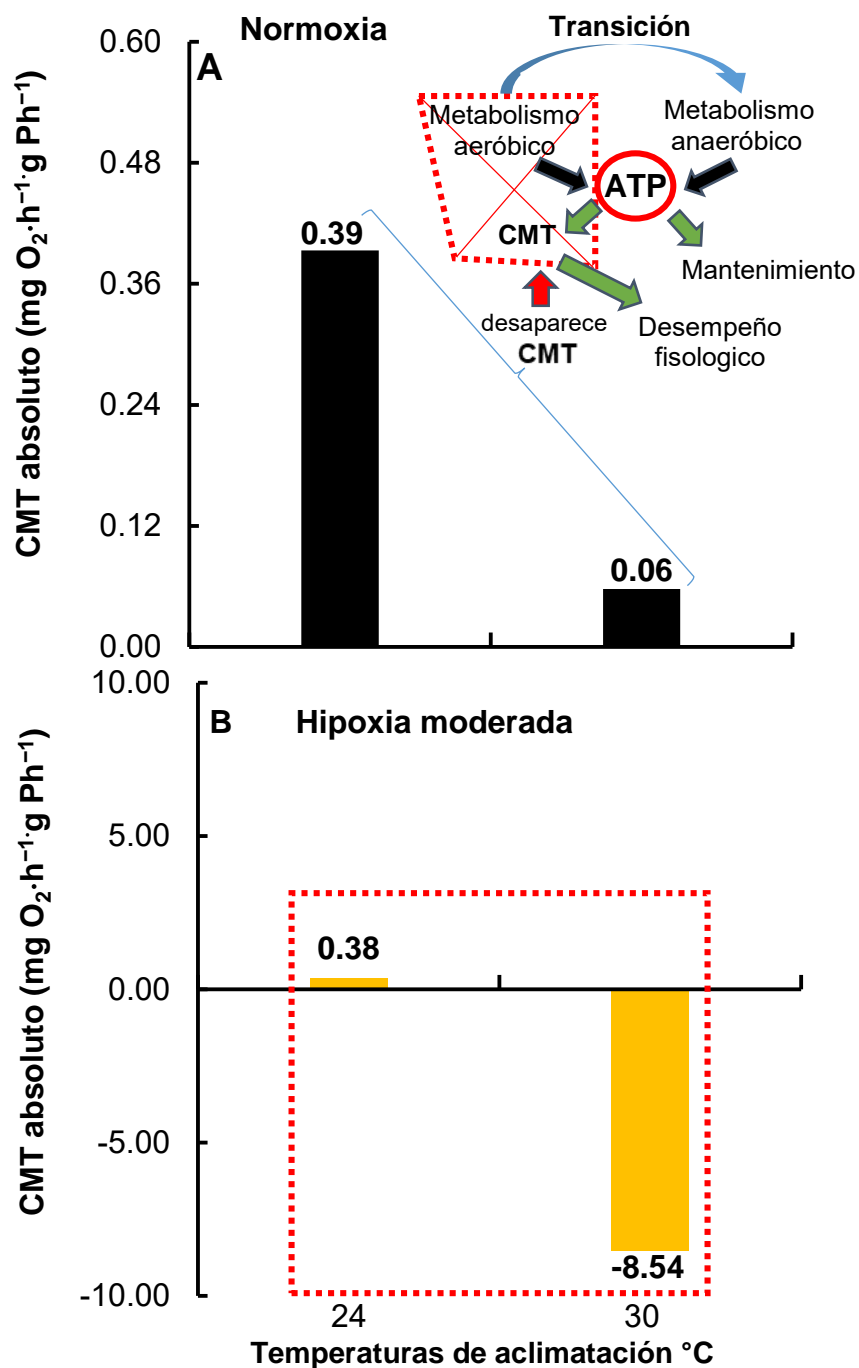


Figura 16. Efecto de la temperatura de aclimatación y la concentración de OD en: A) el CMT absoluto en condición de normoxia y B) el CMT absoluto en condición de hipoxia de los juveniles de *O. maya*. Las líneas punteadas rojas señalan que el CMT medido en los límites térmicos mostraron valores cercanos a cero tanto en normoxia como en hipoxia independiente de la temperatura de aclimatación, indicando posiblemente el colapso en la capacidad de los pulpos y sus sistemas circulatorio y ventilatorio de llevar suficiente O_2 hacia las células para producir ATP, comprometiendo de esta manera el metabolismo aeróbico y el metabolismo anaerobio comienza a suplir parte del costo energético del metabolismo basal.

6.2.3 Determinación de las Temperaturas críticas (TCmin y TCmax) a diferentes concentraciones de OD a 24 y 30°C

Los organismos aclimatados a 30 °C en ambas concentraciones de OD obtuvieron las mayores TCmin y las menores fueron reportadas a 24°C en ambas concentraciones de OD (Tabla 8). La TCmin de los juveniles de *O. maya* aumentó significativamente ante un incremento de temperatura (ANOVA dos vias; $F = 517.67$, $p < 2 \times 10^{-16}$). Ese efecto fue parecido en magnitud y dirección tanto en condiciones de hipoxia como de normoxia, por lo que se puede decir que la TCmin de los pulpos no fue afectada por las concentraciones de OD ensayados en el presente estudio (ANOVA dos vias $F = 0.70$, $p > 0.41$) (Figura 17a).

Los mayores valores promedios de la TCmax se obtuvieron en pulpos aclimatados a 30°C en ambas concentraciones de OD, mientras los menores valores promedios fueron registrados en animales aclimatados a 24°C en ambas concentraciones OD (Tabla 8 y Figura 17b). Al igual que en la TCmin, la TCmax mostró que también la temperatura afectó significativamente a los pulpos (ANOVA dos vias; $F = 209.04$, $p < 2 \times 10^{-16}$) y tampoco se registró un efecto de las concentraciones de OD en la TCmax (ANOVA dos vias; $F = 0.46$, $p > 0.50$.)

Tabla 8. Valores promedios \pm DE de la TCmax y la TCmin de juveniles de *O. maya* aclimatados a diferentes temperaturas y concentraciones de OD. Las letras señalan diferencias significativas en relación con la temperatura de aclimatación y la concentración de OD (ANOVA de dos vias $p < 0.05$).

Tratamientos (°C y mg L ⁻¹)	TCMax promedio \pm DE	TCMin promedio \pm DE
24 Normoxia	34.69 \pm 0.58 ^a (n=10)	12.56 \pm 0.35 ^a (n=7)
24 Hipoxia	34.50 \pm 0.38 ^a (n=10)	12.31 \pm 0.31 ^a (n=7)
30 Normoxia	37.16 \pm 0.57 ^b (n=10)	16.55 \pm 0.7 ^b (n=10)
30 Hipoxia	37.11 \pm 0.67 ^b (n=10)	16.47 \pm 0.65 ^b (n=10)

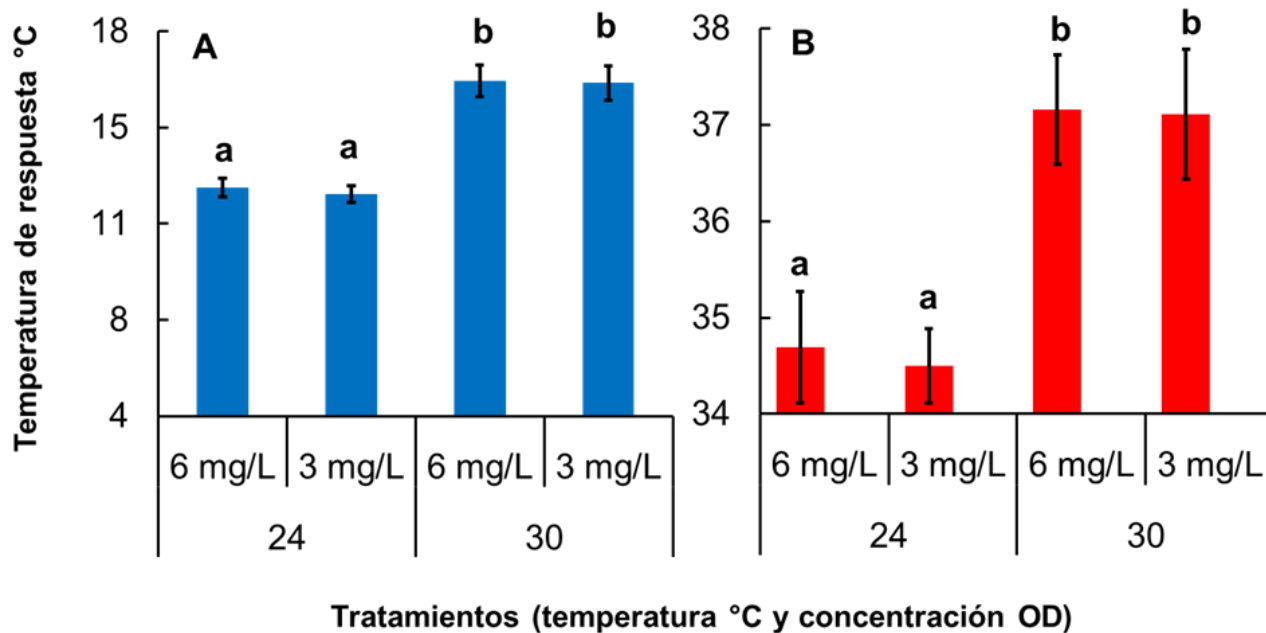


Figura 17. Efecto de la temperatura de aclimatación (°C) y la concentración de OD (mg L⁻¹) en las temperaturas críticas los juveniles de *O. maya*. A) TCmin. y B) TCmax Las barras indican el promedio ± DE y las letras señalan diferencias significativas en relación con la temperatura de aclimatación (p<0.05).

6.2.4 Estimación del Campo Metabólico Térmico

Bajo condiciones de normoxia e hipoxia moderada, los organismos aclimatados a 24°C presentaron las menores TMB y las mayores fueron reportadas a 30°C (Tabla 9). Se observó un aumento en el consumo de oxígeno mientras se va incrementado la temperatura.

El ANOVA de dos vías, indicó que las TMB de los juveniles de *O. maya* fue afectado tanto por la temperatura como por los niveles de OD ($F_{T^{\circ}C} = 32.35$, $p < 9.07 \times 10^{-7}$; $F_{OD} = 13.59$; $p < 6.0 \times 10^{-4}$, Figura 16a). La prueba post hoc de Tukey mostró que los pulpos expuestos a 24°C (normoxia e hipoxia) y los mantenidos en 30°C hipoxia mostraron una TMB significativamente menor que la registrada en los pulpos expuestos a 30°C normoxia (Figura 18a).

Se observó que la TMA de los juveniles de *O. maya* disminuyó significativamente ante un incremento térmico (ANOVA de dos vías; $F = 19.92$, $p < 6.18 \times 10^{-5}$), y ese efecto fue diferente en magnitud en hipoxia que en normoxia (ANOVA de dos vías; $F = 31.40$, $p < 1.58 \times 10^{-6}$). La baja concentración de OD en el agua produjo una reducción de la TMA en un 31.19 % en los juveniles de *O. maya* aclimatados a 24°C y en un 62.39 % a 30°C (Figura 18b). De acuerdo con la prueba post hoc de Tukey, los organismos aclimatados a 24°C normoxia presentaron la mayor TMA y las menores fueron reportadas en animales mantenidos en 24°C hipoxia y a 30°C para ambas concentraciones OD (Tabla 9 y Figura 18b). En consecuencia, el CMT absoluta mostró un valor mayor en animales aclimatados a 24°C normoxia ($1.71 \text{ mg O}_2 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{g Ph}^{-1}$), seguido del tratamiento 24°C hipoxia ($1.26 \text{ mg O}_2 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{g Ph}^{-1}$). Los menores valores de CMT absoluto fueron registrados en 30°C en animales expuestos a los dos niveles de OD (0.76 y $0.25 \text{ mg O}_2 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{g Ph}^{-1}$, respectivamente) (Figura 19a). Los Q_{10} no siguieron la misma tendencia que el CMT absoluto, con valores más alto en animales aclimatados a 24°C hipoxia y los menores fueron reportadas a 30°C para ambas concentraciones de OD (Tabla 8, Figura 19b).

Tabla 9. Valores promedio \pm DE de la TMB, TMA, CMT absoluto y Q_{10} obtenidos para juveniles de *O. maya* a diferentes tratamientos ($^{\circ}\text{C}$ y mg L^{-1}). las letras señalan diferencias significativas en relación con la temperatura de aclimatación y la concentración de OD (ANOVA de dos vías $p < 0.05$).

Tratamientos ($^{\circ}\text{C}$ y mg L^{-1})	TMB promedio \pm DE	TMA promedio \pm DE	CMT absoluto	Q_{10}
24 Normoxia	0.63 ± 0.18^a (n=18)	2.34 ± 0.55^a (n=15)	1.71	1.87
24 Hipoxia	0.33 ± 0.03^a (n=4)	1.61 ± 0.19^b (n=4)	1.26	2.13
30 Normoxia	1.04 ± 0.30^b (n=23)	1.80 ± 0.32^b (n=21)	0.76	1.32
30 Hipoxia	0.63 ± 0.27^a (n=4)	0.88 ± 0.33^c (n=5)	0.25	1.18

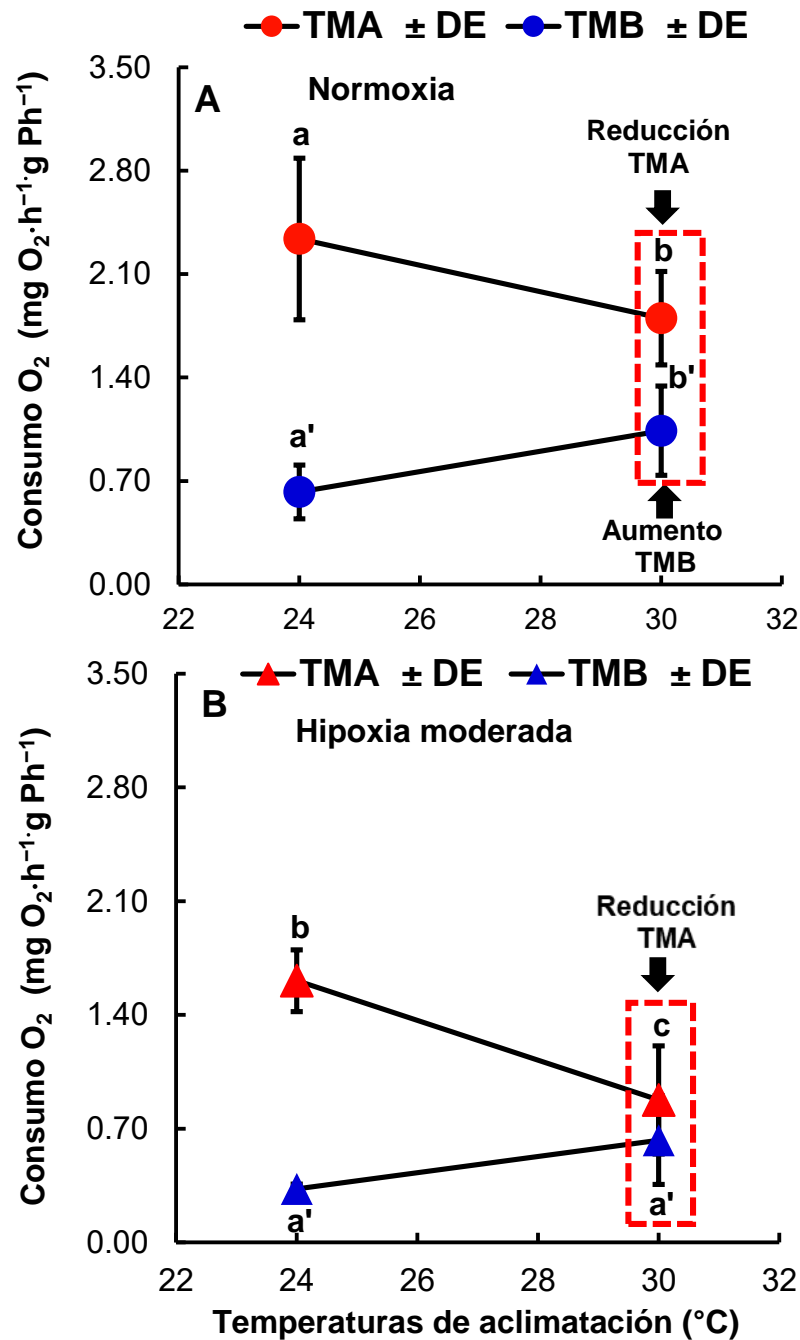


Figura 18. Efecto de la temperatura de aclimatación y la concentración de OD en la TMA, y la TMB de los juveniles de *O. maya*. A) Tasa metabólica en condición de normoxia. B) Tasa metabólica en condición de hipoxia moderada). Los cuadros punteados señalan el efecto de la temperatura a 30°C en la disminución de TMA y el aumento de la TMB para ambas concentraciones de OD. Las barras indican el promedio \pm DE y las letras señalan diferencias significativas en relación con la temperatura de aclimatación y la concentración de OD ($p < 0.05$).

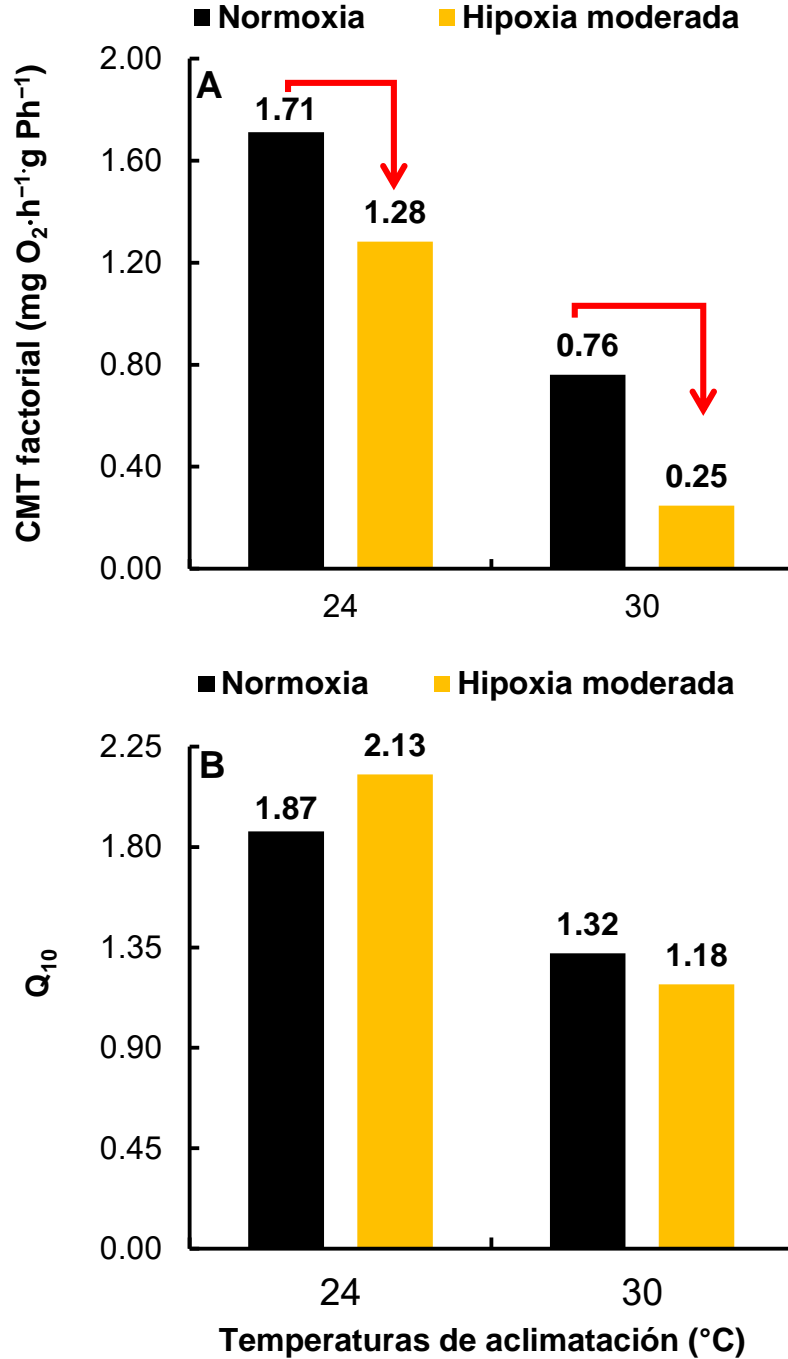


Figura 19. Efecto de la temperatura de aclimatación y la concentración de OD en: A) El CMT absoluto y B) Q₁₀ de los juveniles de *O. maya*. Las flechas rojas señalan el efecto de la hipoxia en reducir el CMT absoluto para ambas temperaturas de aclimatación.

6.2.5 Determinación de las tasas metabólicas (R_{rut} , R_{max} , R_{ica})

En el periodo de ayuno, el mayor consumo de oxígeno de rutina (R_{rut}) fue registrado en pulpos mantenidos a 30°C para ambas concentraciones OD, los valores promedios fueron entre 1.6 y 2 veces más altos que los reportados para 24°C (normoxia e hipoxia) (Tabla 10). El ANOVA de dos vías evidenció que la temperatura de aclimatación afectó de manera significativa el R_{rut} en los juveniles de *O. maya*, mientras que la concentración de OD no tuvo un efecto significativo sobre el R_{rut} ($F_{T^{\circ}C} = 25.04$, $p < 1.57 \times 10^{-4}$; $F_{OD} = 1.15$, $p > 0.30$). Mediante esta prueba se detectó que la exposición a 30°C aumentó significativamente el R_{rut} de los organismos mantenidos en ambas concentraciones de OD, a diferencia de los registrados en los tratamientos de 24°C para ambos niveles de OD. (Figura 20).

Después del periodo de alimentación, los organismos mantenidos a 30°C en (normoxia alcanzaron el máximo consumo de oxígeno en un tiempo de 11.17 min seguidos de los animales mantenidos en 24°C hipoxia (15.20 min), 24°C Normoxia (26.80 min,) y 30°C hipoxia (30.80 min), respectivamente.

El ANOVA de dos vías demostró que la temperatura de aclimatación y la concentración OD afectaron significativamente el R_{max} de los juveniles de *O. maya* ($F_{T^{\circ}C} = 46.35$, $p < 5.91 \times 10^{-6}$; $F_{DO} = 12.43$, $p < 3.06 \times 10^{-3}$, respectivamente). De acuerdo con la prueba post hoc de Tukey, los organismos aclimatados a 30°C normoxia mostraron un valor 2 veces más alto de R_{max} , que el reportado en los tratamientos de 24°C (normoxia e hipoxia) y 30°C en hipoxia (Tabla 10, Figura 20).

El incremento de calor aparente (R_{ica}) siguió la misma tendencia que el R_{max} , los organismos aclimatados a 30°C en normoxia mostraron los valores mayores de R_{ica} y los menores fueron registrados en animales mantenidos en 24°C en ambas concentraciones OD y a 30°C hipoxia. La temperatura de aclimatación y la concentración OD afectaron significativamente el R_{ica} de los juveniles de *O. maya* ($F_{T^{\circ}C} = 24.44$, $p < 1.77 \times 10^{-4}$; $F_{DO} = 13.25$, $p < 2.42 \times 10^{-3}$, respectivamente), con los valores significativamente más altos registrados en los animales mantenidos en 30°C normoxia (Tabla 10, Figura 20).

Tabla 10. Valores promedio \pm DE del consumo de oxígeno de juveniles tempranos de *O. maya* aclimatados a distintas temperaturas y concentraciones de OD. La respiración se midió en ayunas (R_{rut} , tasa metabólica de rutina), después de la alimentación (R_{max} , tasa respiratoria máxima), el incremento de calor aparente (R_{ica}) y la respiración total (R_{total}). Los valores fueron expresados en $\text{mg O}_2 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{g Ph}^{-1}$. Las letras señalan diferencias significativas en relación con la temperatura de aclimatación y la concentración de OD (ANOVA de dos vías $p < 0.05$).

Indicadores	Tratamientos (Temperatura °C y Concentración de OD mg L^{-1})			
	24 Normoxia	24 Hipoxia	30 Normoxia	30 Hipoxia
R_{rut}	0.30 ± 0.06^a (n=5)	0.32 ± 0.11^a (n=5)	0.63 ± 0.09^b (n=4)	0.50 ± 0.15^b (n=5)
R_{max}	$0.46 \pm 0.18^{a'}$ (n=5)	$0.59 \pm 0.18^{a'}$ (n=5)	$1.56 \pm 0.25^{b'}$ (n=4)	$0.76 \pm 0.14^{a'}$ (n=5)
R_{ICA}	$0.16 \pm 0.12^{a''}$ (n=5)	$0.28 \pm 0.17^{a''}$ (n=5)	$0.93 \pm 0.23^{b''}$ (n=4)	$0.26 \pm 0.05^{a''}$ (n=5)

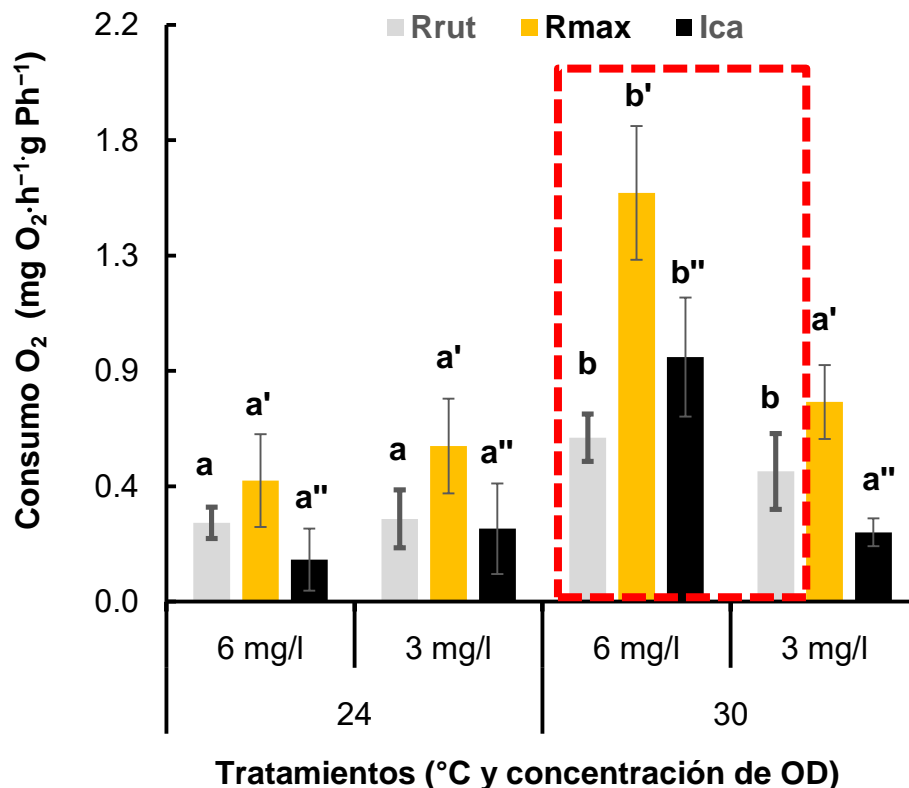


Figura 20. Efecto de la temperatura de aclimatación (°C) y la concentración de OD (mg L^{-1}) en el consumo de oxígeno de rutina en los juveniles de *O. maya*. Las barras indican el promedio \pm DE. las letras y la línea punteada señalan diferencias significativas en relación con los tratamientos ($p < 0.05$).

6.2.6 Balance energético parcial

Las temperaturas de aclimatación y las concentraciones de OD afectaron significativamente el balance de energía parcial de los juveniles de *O. maya* (Tabla 11). Se determinó que la energía asimilada (AS) de los juveniles de *O. maya* aclimatados a 30°C normoxia fue mayor a lo registrados en los animales aclimatados a 24°C para ambas concentraciones y 30°C hipoxia. El consumo de oxígeno total ($R_{tot} = R_{rut} + R_{AHI}$) fue mayor en los organismos aclimatados a 30°C para ambas concentraciones de OD y los menores fueron reportadas para los animales aclimatados a 24°C (normoxia e hipoxia). Además el porcentaje de energía invertida en respiración con respecto al total asimilado (R_{total}/AS %) fue mayor en los organismos aclimatados a 30°C para ambas concentraciones de OD (53.28 y 49.04 %, respectivamente) y los menores fueron reportadas para los animales aclimatados a 24°C (normoxia e hipoxia; 27.26 y 30.53 %, respectivamente) (Figura 21). A diferencia de la R_{total}/AS %, los juveniles de *O. maya* aclimatados a 30°C (normoxia e hipoxia) presentaron los menores porcentajes de energía asimilada dedicada a la producción de biomasa (P/As %; 46.72 y 50.96, respectivamente) y los menores valores fueron registrados para los organismos aclimatados a 24°C para ambas concentraciones de OD (72.7 y 69.47 %, respectivamente) (Figura 21)

Tabla 11. Balance energético parcial de juveniles de *O. maya* a distintas temperaturas y concentraciones de OD. Los valores son expresados como el promedio \pm DE (joules g Ps⁻¹ día⁻¹). Las letras señalan diferencias significativas en relación con la temperatura de aclimatación y la concentración de OD (ANOVA de dos vías $p < 0.05$).

Indicadores	Tratamientos (Temperatura °C y Concentración de OD mg L ⁻¹)			
	24 Normoxia	24 Hipoxia	30 Normoxia	30 Hipoxia
R_{rut}	471.59 \pm 88.70	504.02 \pm 175.80	1003.93 \pm 145.48	776.41 \pm 227.65
R_{ICA}	11.04 \pm 10.19	9.81 \pm 6.23	25.37 \pm 9.24	18.53 \pm 4.15
R_{total}	482.63 \pm 98.82	513.83 \pm 174.88	1029.31 \pm 144.92	794.93 \pm 226.01
P_g	1287.84 \pm 500.08	1169.39 \pm 459.41	902.45 \pm 368.60	825.90 \pm 414.86
$AS = R + P_g$	1770.47	1683.22	1931.76	1620.83
R_{total}/AS %	27.26	30.53	53.28	49.04
P_g/AS %	72.7	69.47	46.72	50.96

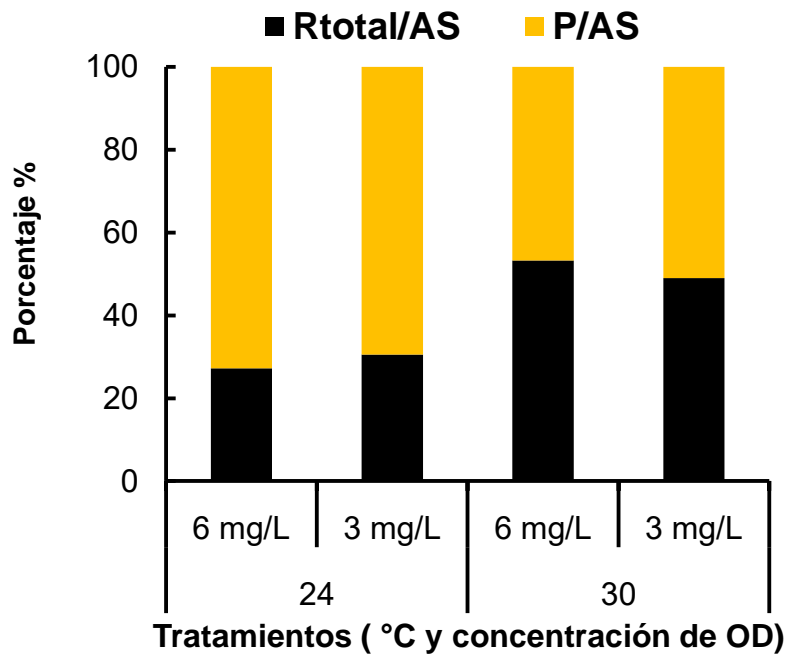


Figura 21. Efecto de la temperatura de aclimatación (°C) y la concentración de OD (mg L⁻¹) en los porcentajes de las proporciones de la energía asimilada que es canalizada a la respiración (R_{total}/AS %) y la producción (P/AS %) en juveniles de *O. maya*.

7 Discusión

Los datos obtenidos en el presente estudio demostraron que *Octopus maya*, es un buen modelo para probar los distintos elementos de la hipótesis OCLTT. Esta idea surge del hecho de que los juveniles de pulpo utilizados en este estudio mostraron respuestas similares a las previstas por la hipótesis cuando fueron expuestos tanto a variaciones de temperatura como de oxígeno disuelto. Estos resultados además mostraron que el campo metabólico térmico (CMT) es un indicador del desempeño fisiológico de los organismos, y es un criterio clave para reconocer distintas condiciones de estrés en las que se encuentran los juveniles de pulpo.

Otro aporte de este estudio es la equivalencia de las T_c con los límites térmicos (TC_{min} y TC_{max}). Pörtner *et al.* (2017) definió a T_c como la temperatura en la que el CAM es cercano a cero, reflejando una condición fisiológica en la que sostener la homeostasis por mucho tiempo es imposible (Ferreira *et al.*, 2014). Esto ocurre porque el requerimiento de oxígeno en las mitocondria para producir ATP supera la capacidad de suministro de oxígeno del sistema cardiovascular, haciendo que el organismo dependa de vías de fermentación mucho menos eficientes para la producción de ATP, y el animal experimenta una dramática pérdida de rendimiento a medida que el balance de energía se vuelve insostenible. Los resultados del CMT medido en las TC_{min} y TC_{max} obtenidos en el presente estudio mostraron valores cercanos a cero, indicando que, conceptualmente esos límites térmicos son equivalentes a los T_c establecidos en la hipótesis original (Pörtner, 2010).

Quizás el hallazgo más importante de este estudio fue que se comprobó que la disponibilidad de OD no afectó los límites térmicos de los juveniles de *O. maya* (TC_{min} y TC_{max}), en todas las temperaturas experimentales. Esto se pudo establecer a partir de observar que los límites térmicos de la especie no se modificaron en condiciones hipóxicas. Estos resultados contradicen lo postulado por Pörtner (2010) quién indicó que las temperaturas críticas (T_c) deberían de haberse reducido en bajas concentraciones de OD.

7.1 La Primera predicción de la hipótesis OCLLT: Dependencia térmica del campo del metabolismo aeróbico (CAM):

7.1.1 Sobrevivencia y tasa crecimiento

El crecimiento en los cefalópodos es caracterizado por una elevada plasticidad, tanto a nivel intraespecífico, como poblacional e individual. Esta variabilidad está influenciada por factores abióticos y bióticos como la temperatura, la dieta (disponibilidad y calidad del alimento), la edad, el sexo y la maduración sexual (Forsythe y Van Heukelem, 1988; Forsythe, 2004; Koueta y Boucaud-Camou, 1999; Semmens *et al.*, 2004; André *et al.*, 2008; Petza *et al.*, 2011). Estudios que se han llevado a cabo en cefalópodos mantenidos en cautiverio (condiciones controladas) reportaron que la temperatura ambiental es el principal factor que influye en la tasa de crecimiento, siempre y cuando la disponibilidad y calidad de la dieta no sea limitada (Wood y O'Dor, 2000; Forsythe *et al.*, 2001; Aguado-Giménez y García-García, 2002; Domingues *et al.*, 2002; Semmens *et al.*, 2004; Leporati *et al.*, 2007). Por ejemplo, Hatfield *et al.*, 2001 reportaron que la tasa de crecimiento de los juveniles de *Loligo pealeii* mantenidos a 20°C fueron 60% más altos que los observados en calamares mantenidos a 15°C. En el presente estudio también se observó que la temperatura tuvo un efecto en la tasa de crecimiento y en la sobrevivencia de los juveniles de *O. maya*. Los organismos aclimatados a 18, 22 y 26°C mostraron mayores TCE que las reportadas en los pulpos aclimatados a 30°C. Estos resultados fueron similares a lo reportado por Noyola *et al.*, (2013b) quienes también obtuvieron altas TCE en los juveniles de pulpos aclimatados a las mismas temperaturas de aclimatación. Así, es posible confirmar que el intervalo óptimo para los juveniles de *O. maya* está entre 22 y 26°C ya en esas temperaturas fue en las que se obtuvieron las TCE máximas y mayor sobrevivencia. Esto concuerda con el valor de la temperatura preferida promedio (TP) reportada por Noyola *et al.*, 2013a (23.4°C) para esta especie lo que apoya la idea de que la TP es aquella en la que los organismos manifiestan su máximo desempeño fisiológico (Angilletta, et al., 2002).

Pese al ser una especie tropical, los datos obtenidos en este y otros estudios indican que los pulpos prefieren ambientes relativamente fríos, aunque esto depende del tiempo de

exposición a la temperatura (Noyola *et al.* 2013b; Juárez *et al.*, 2016; Ángeles-González *et al.*, 2017). Por ejemplo, García-Rueda, (2018) observó que juveniles de *O. maya* expuestos a diferentes temperaturas por 30 días a 30°C, mostraron el mayor incremento de la biomasa en comparación con el resto de los tratamientos (TCE 0.87 veces mayor en aclimatación a 30°C respecto de la aclimatación al régimen fluctuante de 22 a 26°C; Figura 23b). La explicación de que estos resultados sean diferentes a los previamente obtenidos, está posiblemente relacionada con el tiempo de exposición a una condición térmica determinada (Figura 22). Es decir, existe un tiempo máximo de exposición a una temperatura de 30°C que produce el mayor crecimiento (30 días); después de ese tiempo TCE y una sobrevivencia altas no pueden ser sostenidas. Esto es debido a que el desempeño fisiológico disminuye a un ritmo relativamente rápido cuando los organismos son expuestos de manera prolongada a esa temperatura (Escalante, 2018; Figura 23 ab). Estos resultados son similares a los reportados en *Octopus bimaculoides* (Forsythe y Hanlon, 1988), en *Loligo forbesi* (Forsythe y Hanlon, 1989); en *Sepia officinalis* (Forsythe *et al.*, 1994) en *Lolliguncula brevis* (Jackson *et al.*, 1998) en *O. minus* (Cortez *et al.*, 1999) en los que se demostró que el aumento de la temperatura por un tiempo tiene efectos positivos en el crecimiento.

En el presente estudio se observó una gran dispersión de las TCE de los individuos en cada temperatura de aclimatación. Se ha propuesto que el crecimiento es heterogéneo (CH) en los cefalópodos y es derivado de los efectos que en las poblaciones de individuos procedentes de una cohorte tiene por un lado la multipaternalidad y por el otro la variabilidad individual (Cortez *et al.*, 1999; Markaida *et al.*, 2004; Jackson *et al.*, 2007; Leporati *et al.*, 2007; Leporati *et al.*, 2008). Esta gran variabilidad en el CH, podría ser debido a un factor genético asociado con la forma en que los individuos crecen. Se ha especulado que la asincronía de la hiperplasia (la creación de nuevas fibras) y la hipertrofia (aumento de las fibras musculares), podría también tener un efecto en la heterogeneidad individual respecto del crecimiento (Moltschaniwskyj, 2004). Esa idea se basa en la forma como se usa la energía durante el crecimiento. La hiperplasia está asociada con la división celular y en consecuencia con una baja ganancia de peso, mientras que la hipertrofia resulta de la acumulación de energía

proveniente del aprovechamiento de los nutrientes adquiridos del alimento, repercutiendo en una ganancia de peso (André *et al.*, 2008).

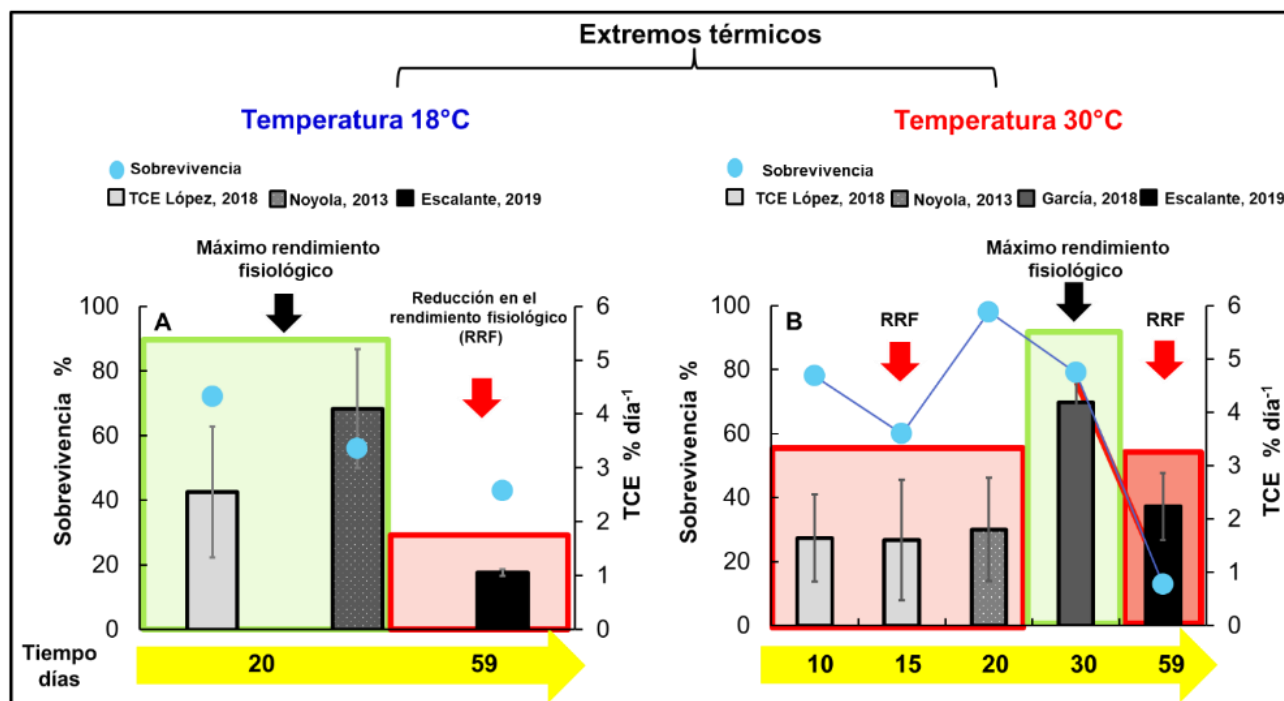


Figura 22. Esquema del efecto del tiempo de exposición en la sobrevivencia y tasa de crecimiento en juveniles de *O. maya* en los extremos térmicos (18 y 30°C). Los datos de sobrevivencia y TCE utilizados en este diagrama fueron tomados de este estudio, Noyola *et al.* (2013b), García-Rueda (2018) y Escalante (2019) en juveniles de *O. maya*. Las flechas amarillas indican el tiempo de exposición en el que estuvieron los organismos. Las flechas rojas gruesas indican el impacto y la dirección de los cambios inducidos por el tiempo de exposición en la reducción en el rendimiento fisiológicos (RRF) de los pulpos. La TCE y la sobrevivencia no pueden ser sostenidas durante una exposición a largo plazo a una temperatura superior o inferior al rango óptimo para esta especie; el desempeño fisiológico disminuye conforme aumenta el estrés inducido por las temperaturas extremas.

7.1.2 Dependencia térmica del campo metabólico térmico (CMT):

La TP y el intervalo de temperatura donde se maximizó el CMT (22 a 26°C) coincidieron con el intervalo de temperatura donde se reportó el mayor crecimiento y sobrevivencia en juveniles de *O. maya* (Fig. 24). Los valores más altos de CMT indican que ese intervalo térmico favorece la mayor producción de ATP de manera aeróbica, el cual cubrió los costos de

mantenimiento dejando el excedente para invertirse en las diferentes funciones que permiten el máximo desempeño fisiológico de los organismos (Pörtner y Knust, 2007; Pörtner, 2010, Sokolova *et al.*, 2012; Clark *et al.*, 2013). Así mismo se pudo observar que, a diferencia del intervalo de temperaturas de 22 a 26°C, 30°C fue una temperatura en la que el CMT fue reducido mostrando que en tales condiciones las funciones fisiológicas no son las adecuadas ni para sostener el crecimiento ni favorecer la sobrevivencia de los pulpos. Esto se debe a que en 30°C el costo de mantenimiento aumenta, reduciendo el ATP disponible para cubrir completamente las demandas fisiológicas que requiere el crecimiento y el mantenimiento de la homeostásis afectando el desempeño fisiológico de los juveniles de *O. maya* (Sokolova *et al.*, 2012). La correlación entre CAM y el crecimiento observado en este estudio también ha sido reportada en peces como el bacalao del atlántico *Gadus morhua* L (Claireaux *et al.*, 2000; Lannig *et al.*, 2004; Sylvestre *et al.*, 2007), la viruela *Zoarcetes viviparus* (Pörtner y Knust, 2007) el salmón rojo *Oncorhynchus nerka* (Farrell *et al.*, 2008; Martins *et al.*, 2011; Eliason *et al.*, 2013), el salmón rosado *Oncorhynchus gorbuscha* (Clark *et al.*, 2011), cherna hapuku *Polyprion oxygeneios* (Khan *et al.*, 2014) y el jurel *Seriola lalandi* (Larios-Soriano, 2018) en moluscos: como el caracol *Echinolittorina malaccanano* (Marshall, *et al.*, 2011), en crustáceos: como el langostino *Macrobrachium tenellum* (Hernández-Sandoval *et al.*, 2018) y en equinodermos: como el erizo negro *Arbacia stellata* (Díaz *et al.*, 2017). Es así que los datos obtenidos en este y otros estudios apoyan el primer inciso de la hipótesis OCLTT y proponen que las medidas de rendimiento en los organismos (por ejemplo, el crecimiento y la sobrevivencia) se optimizarán o minimizarán cuando el CAM se encuentre en su nivel más alto o bajo, respectivamente, dependiendo de la temperatura. Esto está estrechamente relacionado con la capacidad de generación de energía celular (capacidad metabólica) dentro de un tiempo dado a una

temperatura particular para suplir las demandas fisiológicas que mejoran o empeoren el desempeño de los organismos (Pörtner y Knust, 2007).

A pesar de los resultados que soportan la hipótesis OCLTT, existen también evidencia que indican que no en todas las circunstancias ni en todas las especies la hipótesis se cumple completamente. Entre estos están los datos registrados en peces: como el fúndulo *Fundulus heteroclitus* (Healy y Schulte, 2012), el fletán *Hippoglossus hippoglossus* (Gräns *et al.*, 2014) y el barramudi *Lates calcarifer* (Norin *et al.*, 2014), la perca *Perca fluviatilis* (Brijs *et al.*, 2015) y el salmón del Atlántico *Salmo salar* (Hvas *et al.*, 2017), en crustáceos: como el camarón gigante *Macrobrachium rosenbergii* y la jaiba *Callinectes sapidus* (García-Rueda, 2018) quienes reportaron que el CAM no puede utilizarse como indicador para definir el óptimo desempeño de éstos organismos, ya que hubo una falta de correlación entre el CAM, y las medidas de rendimiento de los mismos. Esos autores sugieren que el suministro insuficiente de oxígeno en los tejidos no es el principal determinante de los límites térmicos y que existen mecanismos compensatorios que dan cuenta de la producción de energía metabólica en condiciones de máxima exigencia de energía. Por ejemplo, se han mencionado los procesos de transportación pasiva o la pérdida de protones en las membranas de las mitocondrias como algunas de las respuestas asociadas al ahorro de energía, un mecanismo que es independiente de los niveles de oxígeno. Así mismo, se ha propuesto que es posible que los diferentes protocolos utilizados para evaluar las respuestas a la temperatura interfieran en la forma de interpretar los resultados. En este sentido Pörtner (2014) argumenta que estos estudios antes mencionados solo se han dedicado a estudiar la tolerancia a los extremos térmicos (T_c , TC_{max} y TC_{min}) de los organismos, en lugar del deterioro progresivo de su desempeño (e.g, tasa de crecimiento,

la locomoción y el éxito reproductivo) a largo plazo que caracteriza las temperaturas pejus. Las respuestas a corto plazo al calor o al frío agudo puede ser una medida inapropiada de la OCLTT, debido a que no se encuentran en estado estable y esto podría subestimar la importancia de los mecanismos propuestos por la hipótesis OCLTT que sustenta las curvas de rendimiento térmico que reflejan mecanismos adquiridos en el largo plazo. Además de lo mencionado anteriormente, otro factor que posiblemente también este interfiriendo en los resultados de dichos estudios es la aclimatación pues se ha reconocido que el tiempo de exposición puede reflejar mecanismos de plasticidad que implican la respuesta termodinámica de las moléculas ante un cambio de temperatura agudo (Plasticidad pasiva) o los cambios en las rutas metabólicas, la secreción de hormonas y de la estructura de los tejidos que dan lugar después de que los organismos han experimentado un nuevo ambiente térmico por un tiempo. Por esa razón la discusión de la hipótesis OCLTT debe darse en condiciones comparativamente similares y en donde la aclimatación y por tanto los mecanismos de aclimatación activa sean analizados. Solo así se podrá establecer la universalidad o no de la hipótesis (Wang y Overgaard, 2007; Jutfelt *et al.*, 2014, Pörtner, 2014).

Uno de los aspectos centrales de la hipótesis OCLTT es la dependencia térmica del CAM, el cual disminuye a medida que las temperaturas se desvían del óptimo (T_p). Entonces la capacidad (o incapacidad) de un organismo para mantener el CAM constituye un criterio clave para definir intervalos térmicos de las especies (Pörtner, 2002; Pörtner, 2010). Los datos obtenidos en este estudio demostraron que el CMT es un buen indicador para definir los intervalos térmicos de los juveniles de *O. maya*, incluyendo los óptimos, sub óptimos (pejus “condición que empeora”) y críticos (TCmin y TCmax). Estos resultados contrastan con los

obtenidos para la langosta espinosa *Panulirus argus* (Rodríguez-Fuentes *et al.*, 2017) en la que se observó que el CMT por sí solo no permite definir los intervalos térmicos de esta especie, y que estos intervalos sólo se pueden definir con precisión cuando se analizan junto con otras medias de desempeño como las tasas de crecimiento y otros índices fisiológicos (indicadores de estrés oxidativo y metabolitos).

Gráficamente el CMT de *O. maya* se representó como una curva en forma de campana y que es modulada por las temperaturas de aclimatación (Fig. 23). Como se puede observar **el intervalo óptimo** para esta especie se registró en temperaturas de entre 22 a 26°C donde el balance energético y CMT fueron máximos y dentro del cual se pudo observar una alta capacidad de entrega de oxígeno ($Q_{10} > 1.3$) lo que se tradujo en una mayor asignación de energía útil para el crecimiento y sobrevivencia (Pörtner, 2010, Pörtner y Knust, 2007). Más allá de los límites óptimos, el costo de mantenimiento aumentó, reduciendo el ATP disponible para cubrir completamente las demandas fisiológicas. En temperaturas por arriba o por debajo del intervalo óptimo (es decir, a 18 y 30°C) el CMT se redujo, mostrando los intervalos **pejus** (o “condición que empeora”) indicando la puesta en marcha de mecanismos de protección celular. Esta condición se pudo observar a partir de los valores bajos de Q_{10} indicando una reducción progresiva de la capacidad de entrega de oxígeno, una disminución en el potencial energético con consecuencias en el estado fisiológico general de los organismos (Figura. 23; Pörtner y Knust 2007; Pörtner 2010, Sokolova *et al.* 2012). En el presente estudio se consideraron a las TCmin y TCmax (12 a 17°C y 32 a 37°C) como el **intervalo crítico** a partir del cual la sobrevivencia de los organismos es comprometida por el tiempo de exposición (Figura 23; Sokolova *et al.*, 2012). En intervalo crítico el CMT es prácticamente equivalente a

cero indicando que el metabolismo anaerobio suministra en parte los costos energéticos del metabolismo basal. Si el tiempo de exposición se alarga, la sobrevivencia se reduce como consecuencia de la pérdida de la homeostasis, la cual se manifiesta a través del colapso del sistema de defensa antioxidante (Rodríguez Fuentes *et al.*, 2017). La reducción del CAM en temperaturas por fuera del intervalo óptimo ha sido observado también en especies de peces de hábitats templados (Soofiani y Priede, 1985; Claireaux *et al.*, 2000; Cutts *et al.*, 2002; Mallekh y Lagardère, 2002; Lefrancois y Claireaux, 2003), en peces tropicales (Nilsson *et al.*, 2009; Johansen y Jones, 2011, Rummer *et al.*, 2014), en crustaceos de hábitats fríos (Frederich y Pörtner 2000) y tropicales (Ern *et al.*, 2015; Hernández-Sandoval *et al.*, 2018), en equinodermo de hábitat tropicales (Díaz *et al.*, 2017).

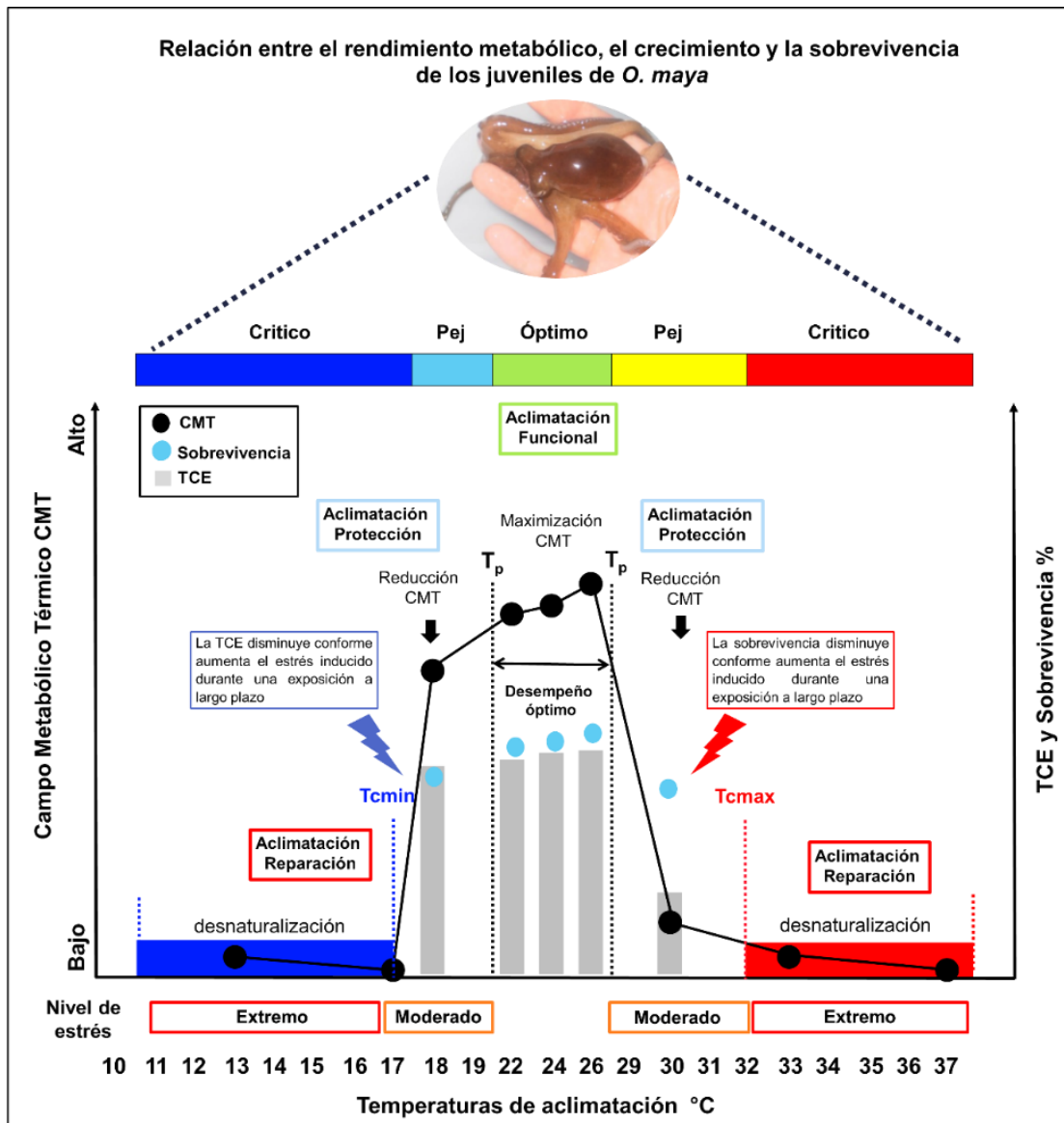


Figura 23. Relación entre el CMT y las medidas de desempeño fisiológico (crecimiento y la supervivencia) de los juveniles de *O. maya* acimatados a diferentes temperaturas durante 20 días. En esta grafica se observa como el CMT es una herramienta clave a través del cual se identifican los intervalos en los que los juveniles de pulpos muestran i) su máximo desempeño (intervalo optimo); ii) estrés moderado (intervalo pejus); iii) estrés extremo (intervalo critico). Esta grafica se elaboró teniendo en cuenta que las respuestas fisiológicas se midieron en exposiciones agudas y a largo plazo y que cada tipo de respuesta mostraba un aspecto específico de las capacidades térmicas de los pulpos. Por lo tanto la determinación de la TCmax, TCmin y el CMT de los organismos se evaluaron en exposiciones agudas (minutos), mientras que el crecimiento y la supervivencia y sus consecuencias en condiciones fisiológicas en exposiciones térmicas a largo plazo (20 días). Por lo tanto, este estudio sugiere que diferentes mecanismos fisiológicos operan a corto, mediano y largo plazo, lo que permite un análisis exhaustivo del tipo y el tiempo de respuesta relacionado con la tolerancia térmica de los pulpos.

7.2 Experimento 2: La disponibilidad de oxígeno modifica la amplitud de las temperaturas críticas y reduce el CAM

7.2.1 Medición de campo metabólico térmico (CMT) en los límites térmicos (TCmax y TCmin).

Las temperaturas críticas ($T_{c, \min}$ o $T_{c, \max}$) representan uno de los aspectos importantes de la hipótesis OCLTT. Conceptualmente las T_c han sido definidos como temperaturas extremas en la que los animales dependen del metabolismo anaeróbico el cual es insostenible para funciones fisiológicas vitales y donde el CAM es cercano a cero, reflejando una condición fisiológica en la que sostener la homeostasis por mucho tiempo es imposible (Pörtner, 2010; Ferreira *et al.*, 2014). Los límites térmicos han sido definidos como la temperatura a la cual la actividad locomotora del animal se torna desorganizada impidiendo al organismo escapar de una condición térmica que lo llevará rápidamente a la muerte. Pörtner, (2010) argumenta que por encima de T_c , la supervivencia se vuelve dependiente del metabolismo anaeróbico, y la pérdida de la actividad locomotora ocurre a la temperatura donde la deficiencia de ATP se vuelve crítica (TCmin y TCmax).

En el presente estudio se observó que el CMT medido en temperaturas extremas (TCmin y TCmax) en los juveniles de *O. maya* mostraron valores cercanos a cero en normoxia y en hipoxia los cuales fueron independientes de la temperatura de aclimatación. Si las TCmin y TCmax provocaron CMT = 0 es posible suponer que esos límites térmicos son equivalentes a las T_c , pues en T_c el campo metabólico aeróbico (CAM) teóricamente debe de ser cero (Pörtner, 2010). De acuerdo con Pörtner, (2017) un CMT de cero está asociado con la condición en la que el requerimiento de oxígeno hacia las mitocondria para producir ATP supera la capacidad de suministro de oxígeno hacia los tejidos. Esto es debido a que los organismos ectotermos cuentan con limitaciones físicas asociadas con el transporte de oxígeno a través de limitados volúmenes sanguíneos, limitadas superficies branquiales, limitaciones en la capacidad de los corazones de bombear sangre, en el número de mitocondrias etc. Así, el aumento de temperatura pudo haber provocado el colapso en la capacidad de los pulpos y sus sistemas circulatorio y ventilatorio de llevar suficiente oxígeno

hacia las células, comprometiendo de esta manera el metabolismo aeróbico (Pörtner, 2001; Pörtner y Knust, 2007; Eliason *et al.*, 2011). Existen evidencias que señalan que el colapso de los organismos en altas temperaturas podría estar relacionado con alteraciones en la función de las proteínas involucradas en el transporte de oxígeno, la pérdida de la homeostasis iónica y / o por la falla mitocondrial, lo que resulta en un desplome en las tasas de producción de ATP antes de que se establezca la hipoxemia tisular (Clark *et al.*, 2013; Ern *et al.*, 2015; Schulte, 2015). Esto hace que los organismos busquen aumentar la producción de energía a través de vías alternativas mucho menos eficientes para la producción de ATP, como el metabolismo anaerobio. Sin embargo, el metabolismo anaeróbico es un mecanismo a corto plazo para complementar la energía y, por encima de ciertas temperaturas, también estará limitado y los organismos podrían experimentar una dramática pérdida de rendimiento a medida que el balance de energía se vuelve insostenible (Pörtner y Farrell, 2008).

Los valores cercanos a cero del CMT medidos en los límites térmicos han sido observados en otras especies (Pörtner y Knust, 2007; Nilsson *et al.*, 2009; Johansen y Jones, 2011; Díaz *et al.*, 2017). Sin embargo, estudios recientes en varias especies tropicales han demostrado que los sistemas circulatorios y ventilatorios (e.g. Las tasas de ventilación cardíaca y branquial) pueden aumentar el suministro de oxígeno proporcionalmente a la demanda de oxígeno en los tejidos a medida que la temperatura aumenta a T_c . Por lo tanto, estas especies, presentan una alta capacidad para la absorción de oxígeno más allá del requisito de la TMM, misma que no se reduce significativamente al acercarse al T_c . Estos animales retrasan así la transición al metabolismo anaeróbico, indicando que otros factores además del suministro inadecuado de oxígeno deben estar involucrados en la pérdida del desempeño fisiológico de los organismos a altas temperaturas (Frederich, *et al.* 2009; Clark, *et al.*, 2011; Jost *et al.*, 2012; Ern *et al.*, 2014; Gräns *et al.*, 2014; Norin *et al.*, 2014).

Se ha argumentado que los organismos en los que las altas temperaturas provocan el colapso de los sistemas circulatorio y ventilatorio y el aumento del metabolismo anaeróbico, es principalmente en especies templadas o árticas las cuales han mostrado valores críticos de temperaturas relativamente bajos (Pörtner, 2001; Pörtner, 2010). Por esa razón se ha propuesto que el modelo OCLTT, solo es aplicable a las especies donde T_c

están muy por debajo de los 40°C, la temperatura en la que las proteínas se desnaturalizan y la función de los lípidos de la membrana celular se deteriora (Somero, 2012). Esta es una condición que no aplica para organismos tropicales. Los resultados obtenidos ahora contrastan con esa hipótesis pues se ha observado que en algunos organismos tropicales la hipótesis OCLTT también se cumple (Nilsson *et al.*, 2009; Johansen y Jones, 2011; Rummer *et al.*, 2014; Ern *et al.*, 2015; Díaz *et al.*, 2017; Hernández-Sandoval *et al.*, 2018).

7.2.2 Determinación del CMT y los límites térmicos

En el presente estudio se observó que la hipoxia reduce la magnitud del CMT en ambas temperaturas experimentales (24 y 30°C). Sin embargo, este efecto fue más notable en los animales expuestos a 30°C en donde los efectos de la hipoxia fueron mucho más evidentes. Esto sugiere que, como puede ser esperado, en altas temperaturas la dependencia del oxígeno disuelto fue mayor, pues en esa condición la demanda de oxígeno aumentó mientras se redujo la actividad de las enzimas involucradas en los mecanismos bioquímicos asociados a la obtención de energía (Pörtner 2017). Esta es la primera vez que una respuesta de esta naturaleza es reportada para un invertebrado marino. (Figura 24a).

Los resultados obtenidos para las TCmin y TCmax en juveniles de *O. maya* indicaron que las temperaturas de aclimatación afectaron los límites de la tolerancia térmica. En el presente estudio se observó que los valores de las TCmin y TCmax se desplazaron hacia valores más altos conforme aumentó la temperatura de aclimatación. Estos resultados fueron similares a los reportados por Noyola *et al.* (2013a) quienes también observaron ese mismo patrón al aumentar la temperatura. El aumento de la TCmax con el aumento de la temperatura de aclimatación se ha descrito también en otras especies (Díaz *et al.*, 2017; Rodríguez-Fuentes; García-Rueda, 2018; Hernández-Sandoval *et al.*, 2018). Ese patrón podría estar relacionado con los ajustes a nivel celular (síntesis de moléculas protectoras del sistema nervioso e inhibición de otros tipos de moléculas) que los organismos deben realizar en el ensamblaje fisiológico y que permiten generar condiciones que promueven una mayor tolerancia térmica (Sokolova *et al.*, 2012; Buckley y Huey, 2016).

Los resultados del presente estudio mostraron que la disponibilidad de oxígeno (hipoxia moderada) no modificó la amplitud de los límites térmicos (TC_{min} y TC_{max}) de los juveniles de pulpo, (Figura 24 a y b). Estos resultados sugieren que al menos para *O. maya* esta particular predicción derivada de la hipótesis OCLLT es incorrecta, pues a diferencia de lo propuesto en esta especie las T_c son independientes del oxígeno disuelto en el medio.

A la fecha no se han encontrado estudios publicados sobre el papel del oxígeno en la modificación de la amplitud de las TC_{min} en organismos acuáticos. Solo un estudio realizado por Stevens *et al.* (2010) ha abordado la pregunta en escarabajos terrestres. Estos investigadores no observaron ninguna influencia de los niveles de oxígeno en los límites térmicos más bajos en los organismos sometidos a tensiones de oxígeno entre 2 y 40 kPa. En contraste, una amplia gama de estudios ha investigado cómo la hipoxia o la hiperoxia afectan la tolerancia al calor (TC_{max}) en especies acuáticas (Anexo 1). A pesar de los resultados que soportan la hipótesis OCLTT, existen también evidencias que indican que no en todas las circunstancias ni en todas las especies la hipótesis se cumple completamente. En el camarón tropical (*Penaeus monodon*), la hipoxia no logró reducir la TC_{max}, mientras que en el cangrejo de río europeo templado (*Astacus astacus*) la hipoxia se asoció con una ligera reducción en la TC_{max} (Ern *et al.*, 2015). Algunos investigadores que están en contra de la hipótesis OCLLT concluyeron que la hipoxia puede afectar la tolerancia al calor, solo y cuando se sobrepasan las concentraciones de OD después del punto crítico de oxígeno (Ern *et al.*, 2016; Motyka *et al.*, 2017). Esos resultados contrastan con los datos obtenidos en este estudio donde se observó que los juveniles expuestos a diferentes concentraciones (2, 3, 6 mg O₂ L⁻¹) no modifican los límites térmicos.

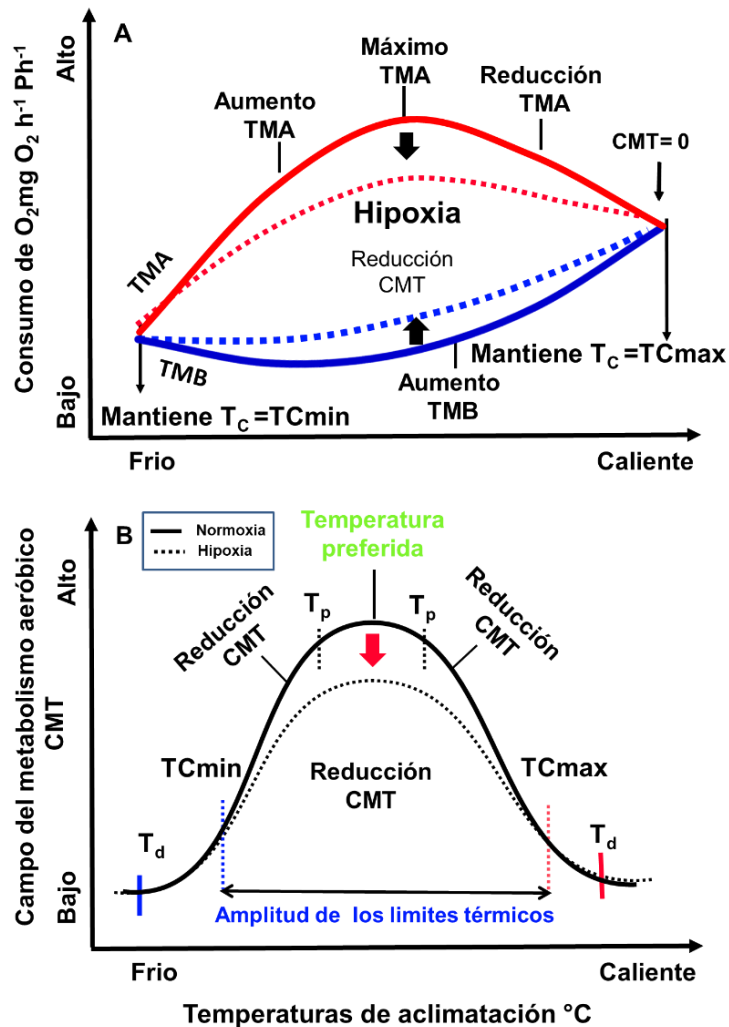


Figura 24. Representación teórica del concepto de límites de tolerancia a los factores estrés ambiente (temperatura e hipoxia) que limitan la energía en función de los efectos en el metabolismo térmico (CMT) de los juveniles de *O. maya*. Modificado de Pörtner (2010). A) En normoxia, en esta gráfica se observa el aumento exponencial de la tasa metabólica baja (TMB) superan la velocidad en la tasa metabólica alta (TMA) limitada por las TC_{min} y TC_{max} , reduciendo el CMT (CMT, es decir, TMA- TMB). Bajos hipoxia, se observa una reducción en la magnitud tanto en la TMA y TMB. Las flechas negras indican el impacto y la dirección de los cambios inducidos por la hipoxia en las tasas metabólicas. B) Las líneas continuas se refieren a un solo factor ambiental en este caso la temperatura y la forma y la simetría de las curvas dependerán de la naturaleza del factor estresante. El nivel del rendimiento biológico de un organismo es proporcional al CMT disponible y disminuye por fuera de los límites de la temperatura pejus (T_p) a medida que la temperatura va incrementando. La línea punteada se refiere a una exposición combinada entre la hipoxia moderada y la temperatura, la hipoxia reduce la magnitud de CMT en la temperatura óptima. Los límites térmicos de los juveniles de pulpo son independientes del oxígeno, la TC_{min} y TC_{max} están determinadas por el colapso de funciones fisiológicas que no están directamente relacionadas con el suministro de oxígeno. La flecha roja indica el impacto y la dirección de los cambios inducidos por la hipoxia en el CMT.

7.2.3 Determinación de la sobrevivencia, el crecimiento, las tasas metabólicas y el balance energético

Independiente de la concentración OD los organismos aclimatados a 24°C mostraron mayores TCE que las reportadas en los pulpos aclimatados a 30°C posiblemente como consecuencia de la optimización de los mecanismos involucrados en la utilización de la energía ingerida por los organismos en la temperatura óptima (Noyola et al., 2013b).

En el presente estudio se observó que la hipoxia moderada, aunque no redujo significativamente el crecimiento de los juveniles de pulpo si afectó la sobrevivencia de los juveniles de *O. maya*, lo que sugiere que un nivel de 3 mg L⁻¹ de OD pudiera ser el límite mínimo de tolerancia de esta especie. Resultados similares han sido reportados en los peces *Anarhichas minor* (Foss, et al., 2002), y en *Fundulus heteroclitus* (Stierhoff et al., 2003) y en crustáceos como los camarones *Fenneropenaeus chinensis* (Wei et al., 2009), *Penaeus monodon* y *Penaeus vannamei* (Seidman y Lawrence. 1985).

En un estudio preliminar realizado en juveniles de *O. maya* bajo condiciones de hipoxia severa (2 mg L⁻¹) se observó claramente una reducción en la ingesta de alimento, el crecimiento y la sobrevivencia de pulpos aclimatados a 24 y 30°C (Figura 25). En ese ensayo se observó que los pulpos dejaron de comer lo que sugiere que ese nivel de oxígeno pudiera no estar satisfaciendo la demanda de oxígeno de los procesos fisiológicos involucrados en la digestión, absorción y transporte del alimento. Este resultado ha sido interpretado también como un indicador de estrés (Rafatnezhad y Falahatkar, 2011) y podría ser un mecanismo indirecto por el cual la hipoxia severa reduce el crecimiento y puede ser una forma de reducir la energía necesaria para cubrir las demandas de los organismos (Pichavant et al., 2001). Estos resultados concuerdan con el valor del punto crítico de oxígeno previamente reportado (Pc) por Bárcenas, 2015 para esta especie (2.3 mg O₂ L⁻¹). Estos resultados fueron similares a los reportados en peces como *Pseudopleuronectes americanus* (Bejda et al., 1992), *Oreochromis niloticus* (Tran-Duy et al., 2007), *Paralichthys lethostigma* (Del Toro-Silva et al., 2008), *Hippoglossus hippoglossus* L (Thorarensen et al., 2010), *Carassius auratus* (Sun et al., 2012), *Huso huso* (Lakani, et al., 2013) y *Pelteobagrus fulvidraco* (Yang et al., 2014), en

molusco como *Haliotis laevigata* (Harris *et al.*, 1999) y en crustaceos como el *Cancer magister* (Bernatis *et al.*, 2007) en los que se demostró que la disminución de la concentración de OD tiene efectos negativos en el crecimiento y la sobrevivencia de los organismos .

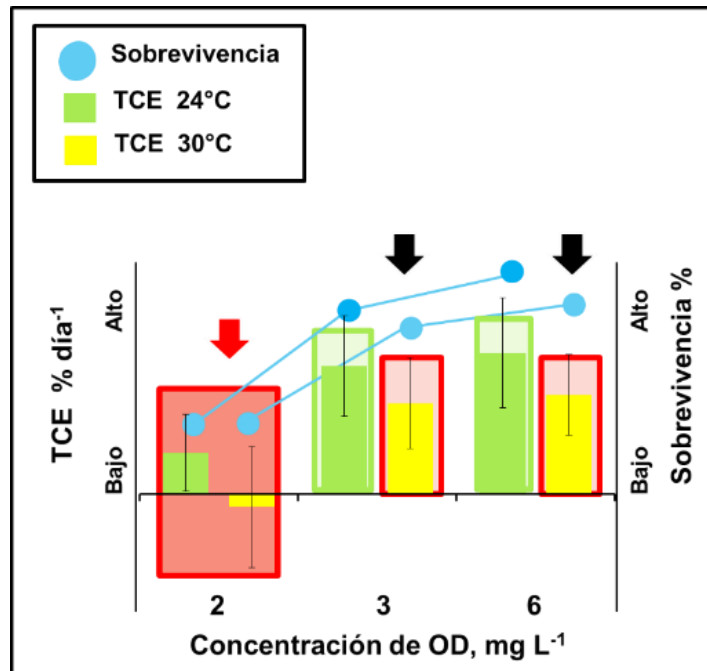


Figura 25. Efecto de la concentración de OD y de aclimatación sobre el crecimiento, sobrevivencia de los juveniles de *O. maya*. La flecha negra indica el impacto y la dirección de la temperatura de 30°C en la sobrevivencia y el crecimiento. La flecha roja indica el impacto y la dirección de los cambios inducidos por hipoxia severa (2 mg O₂ L⁻¹) sobre las medidas de desempeño fisiológico. En esta condición los juveniles de pulpos se encuentran en una condición ambiental extrema la cual se puede observar a través de la depresión del crecimiento (TCE) y la sobrevivencia.

La temperatura afectó la tasa metabólica de rutina (R_{rut}) en los juveniles de *O. maya*. Se observó que los pulpos mantuvieron la tasa metabólica independientemente de la concentración de oxígeno ambiental. Sin embargo, se observó que los animales mantenidos a 24°C mostraron un menor consumo de oxígeno que el observado en animales aclimatados a 30°C. Las evidencias experimentales señalan que valores altos de temperaturas corporales, provocadas por temperaturas ambientales desfavorables, producen un incremento en la tasa metabólica y la demanda de oxígeno, y tienen un impacto potencialmente negativo en el estado de salud de los organismos ectotermos (Angilletta *et al.*, 2002; Pörtner, 2010). Esto explica por qué en 30°C se observó un aumento considerable en el consumo de oxígeno promedio

respecto al tratamiento de 24°C. Esto se vió también reflejado en del Q_{10} mayor a 3 obtenido, lo que sugiere la ausencia de compensación o control sobre la actividad enzimática que participa en el metabolismo (Schmidt-Nielsen, 1975). Esta falta de compensación esta posiblemente asociada a la ausencia de procesos macromoleculares específicos que limitan el transporte de oxígeno y así el desempeño de los organismos a esa temperatura. Estos resultados fueron similares a los reportados por Noyola *et al.* (2013a) y Garcia-Rueda, (2019), quienes también observaron ese mismo patrón al aumentar la temperatura.

Basados en el concepto de la hipótesis OCLTT (Pörtner, 2010; Sokolova *et al.* 2012) en el presente estudio se propuso un modelo bioenergético que permite explicar la forma en que operan la temperatura y el oxígeno disuelto sobre los destinos de la energía asimilada de los juveniles de *O. maya* (Figura 26). En normoxia, en los organismos aclimatados a 24°C, la energía asimilada fue dirigida a la producción, lo que sugiere que en esa temperatura la energía necesaria para mantener las funciones básicas permitió canalizar una alta proporción de energía a la producción de biomasa. En contraste, en los animales aclimatados a 30°C una mayor cantidad de energía invertida en el metabolismo limitó la energía disponible para acumular biomasa, reduciendo el crecimiento. Esto explica los resultados obtenidos del campo metabólico térmico (CMT) en donde se pudo observar que, en 24°C los juveniles de *O. maya* mostraron un mayor CMT que en los animales aclimatados a 30°C (Fig. 26). En condiciones de hipoxia moderada y en 24°C no hubo un efecto importante en el balance energético lo que sugiere que ese nivel de oxígeno aplicado en condiciones térmicas óptimas no tuvo un efecto notable en la fisiología de *O. maya*. En cambio, en los animales expuestos a 30°C y mantenidos en hipoxia moderada se presentó una supresión metabólica que restringió la producción de energía y con ésta el crecimiento y la sobrevivencia. En tales condiciones el CMT resultó sensiblemente afectado mostrando valores menores a los obtenidos en los animales mantenidos en 24°C (Fig. 26). Es decir, mientras que en 24°C los pulpos podrían tolerar un nivel de hipoxia moderada al menos durante 10 días de exposición, en 30°C esa tolerancia se vio disminuída debido, principalmente a las limitaciones que impone la hipoxia cuando las demandas energéticas aumentan como consecuencia de una elevada temperatura.

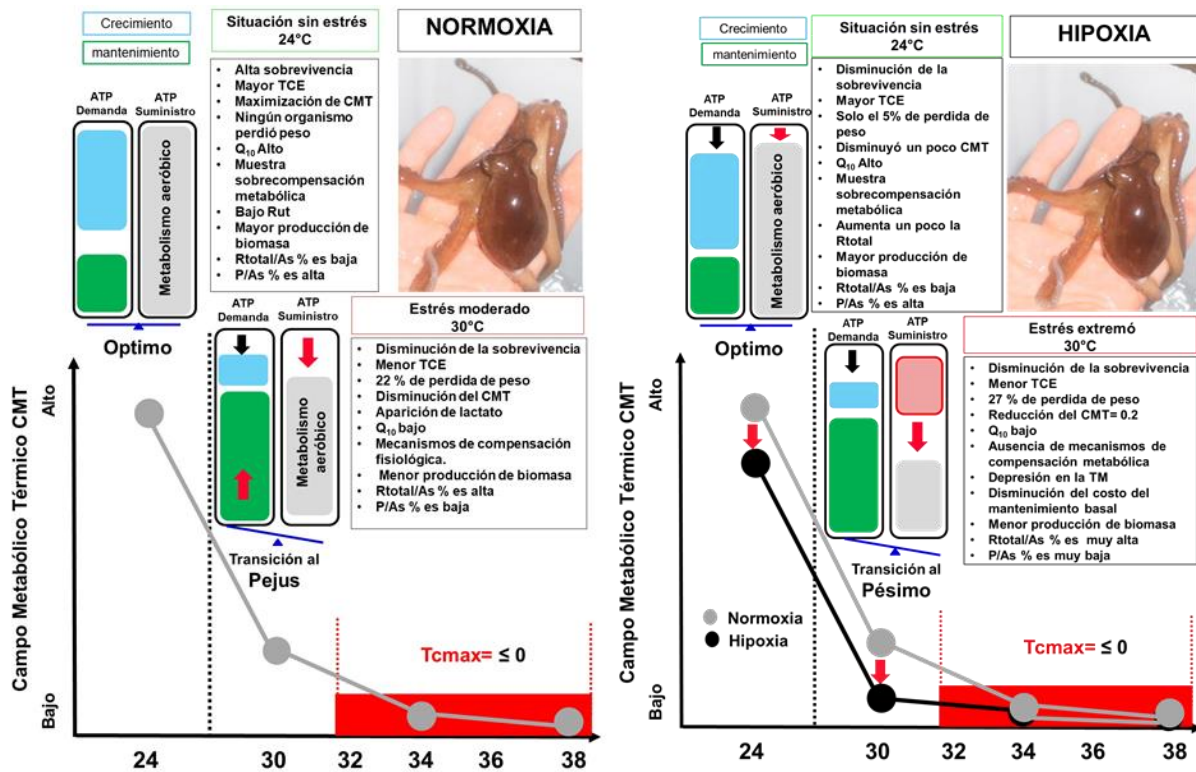


Figura 27. Modelo bioenergético para evaluar los efectos fisiológicos de los factores ambientales (temperatura e hipoxia) integrando el concepto de tolerancia térmica limitado por oxígeno (OCLTT) y la integración del presupuesto dinámico de energía en los juveniles de *O. maya* (Modificado de Sokolova 2012). Las flechas rojas muestran el impacto y la dirección de los cambios inducidos por el estrés en la demanda de ATP o el suministro de ATP. Las flechas negras indican la dirección de las compensaciones resultantes. En normoxia: en condiciones sin estrés, **intervalo óptimo** (24°C), el suministro de ATP a través del metabolismo aeróbico es suficientemente alto para cubrir los costos de mantenimiento, así como, el crecimiento, sobrevivencia y sus respectivos costos de energía. El alcance aeróbico es alto y la estrategia metabólica implica compensaciones normales en la asignación de energía entre estos procesos (por lo que los costos de mantenimiento tienen prioridad) y garantiza la máxima aptitud del organismo. Es decir, los organismos utilizan un mayor porcentaje de energía asimilada para la producción de biomasa, lo que se ve reflejado en una alta tasa de crecimiento. b) existe un desajuste de la demanda y la oferta de energía durante la aparición de estrés moderado, **intervalo pejus** (30°C), se observa que los organismos utilizan un mayor porcentaje de energía invertida en respiración con respecto al total asimilado y esto se ve reflejado en que los costos de mantenimiento aumentan para cubrir las demandas adicionales de energía para la protección del estrés y la reparación de daños. Como resultado, el alcance aeróbico disminuye y la estrategia es cubrir los costos de mantenimiento y garantizar la supervivencia a expensas de otros procesos como el crecimiento. Los pulpos utilizan un menor porcentaje de energía asimilada para la producción de biomasa, lo que se ve reflejado en una disminución de la tasa de crecimiento y pérdida de peso. En hipoxia d) en situaciones de estrés extremo **intervalo pésimo** (30°C), el aumento progresivo en la demanda de ATP para mantenimiento o el deterioro progresivo del metabolismo aeróbico anula el suministro de ATP a través del metabolismo aeróbico (fase de transición I). El CMT así desaparece y el metabolismo cambia a anaerobiosis parcial para compensar el suministro de energía aeróbica insuficiente para alimentar los costos de mantenimiento esenciales y permitir la supervivencia a corto plazo del organismo. Finalmente, la depresión de la tasa metabólica se establece para garantizar el equilibrio energético a tasas reducidas de rotación de energía; sin embargo, este equilibrio se mantiene a expensas de cerrar muchas de las funciones que requieren ATP para garantizar la supervivencia inmediata. Esto representa una situación de tiempo limitado y no permite una supervivencia de la población a largo plazo debido a la falta de energía para invertir en el crecimiento, la reproducción y la actividad.

8 CONCLUSIONES

- En este estudio se pudo corroborar que la hipótesis OCLTT se cumple, al menos parcialmente para una especie tropical como *Octopus maya*.
- Se demostró en este estudio que el campo metabólico térmico (CMT) está estrechamente relacionado con el rendimiento individual (TP, crecimiento y sobrevivencia) permitiendo identificar los intervalos donde los animales expresaron i) su máximo desempeño; ii) el estrés moderado (pejus); iii) y el estrés extremo (los límites térmico).
- Se concluyó que los límites térmicos de los pulpos fueron equivalentes a las T_c establecidas en la hipótesis original. Esto se basó en el hecho de que al medir el CMT el valor obtenido fue cercano a cero
- A partir de esa observación fue posible concluir también que las TC_{min} y TC_{max} de los pulpos son similares a las T_{c-min} o T_{c-max} propuestas en la hipótesis OCLTT indicando que con ambos indicadores es posible establecer las temperaturas en las que las condiciones fisiológicas de los ectotermos son críticas, que dependen del tiempo y por tanto limitan significativamente la sobrevivencia.
- Quizás el hallazgo más importante del estudio fue que la disponibilidad de oxígeno (hipoxia moderada) no modifica la amplitud de los límites térmicos (TC_{min} y TC_{max}) de los juveniles de pulpo. Se observó que en *O. maya* las T_c fueron independientes del oxígeno disuelto en el medio. Así, fue posible concluir que en hipoxia moderada los límites térmicos son establecidos por la temperatura y no por los niveles de OD.
- Los datos obtenidos en este experimento confirmaron también la alta sensibilidad que esta especie de pulpo tiene a los incrementos de temperatura, haciéndola particularmente vulnerable en el supuesto de una elevación de la temperatura en sus zonas de distribución por efectos de calentamiento global.

9 BIBLIOGRAFÍA

- Aguado-Giménez, F. y García-García, B. 2002. Growth and food intake models in *Octopus vulgaris* Cuvier (1797): influence of body weight, temperature, sex and diet. *Aqu. Inter.* 10: 361–377. Doi: 10.1023/A:1023335024053.
- Angilletta, M.J., Niewiarowski, P.H. y Navas, C.A. 2002. The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal Thermal Biology* 27: 249–268. Doi: 10.1016/S0306-4565(01)00094-8.
- Angilletta, M.J. 2009. *Thermal Adaptation: A Theoretical and Empirical Synthesis*. Oxford University Press. Oxford. 238p.
- André, J., Pecl, G., Semmens, J.M. y Grist, E. 2008. Early life-history processes in benthic octopus: Relationships between temperature, feeding, food conversion, and growth in juvenile *Octopus pallidus*. *J. Exp. Mar. Bio. Eco.* 354: 81–92. Doi: 10.1016/j.jembe.2007.10.008.
- Angeles-Gonzalez, L.E., Calva, R., Santos-Valencia, J., Avila-Poveda, O.H., Olivares, A., Díaz, F. y 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. Doi: 10.1093/mollus/eyx013.
- Arreguín-Sánchez, F., Bélendez-Moreno, L., Méndez-Gómez-Humarán, I., Solana-Sansores, R. y Rangel-Dávalos, C. 2006. *Sustentabilidad y pesca responsable en México: evaluación y manejo*. Instituto Nacional de Pesca, Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación, México. 543p.
- Ávila-Poveda, O.H., Montes-Pérez, R.C., Koueta, N., Benítez-Villalobos, F., Ramírez-Pérez, J.S., Jimenez-Gutierrez, L.R. y Rosas, C. 2015. Seasonal changes of progesterone and testosterone concentrations throughout gonad maturation stages of the Mexican octopus, *Octopus maya* (Octopodidae: Octopus). *Molluscan. Res.* 35 (3): 161–172. Doi: 10.1080/13235818.2015.1045055.
- Ávila-Poveda, O.H., Koueta, N., Benítez-Villalobos, F., Santos-Valencia, J. y Rosas, R. 2016. Reproductive traits of *Octopus maya* (Cephalopoda: Octopoda) with implications for fisheries management. *Molluscan. Res.* 36 (1): 29–44. Doi: 10.1080/13235818.2015.
- Bárceñas, G. 2015. *Efecto del oxígeno disuelto y la temperatura en el metabolismo respiratorio de juveniles tempranos de Octopus maya*. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. 45p.
- Bejda, A.J., Phelan, B.A. y Studholme, A.L. 1992. The effect of dissolved oxygen on growth of young-of-the-year winter flounder, *Pseudopleuronectes americanus*. *Environ. Biol. Fish.* 34: 321–327. Doi: 10.1007/BF00004780.

- Bernatis, J.L., Gerstenberger, S.L. y McGaw, I.J. 2007. Behavioural responses of the Dungeness crab, *Cancer magister*, during feeding and digestion in hypoxic conditions. *Marine Biology*. 150: 941–945. Doi: 10.1007/s00227-006-0392-3.
- Bozinovic, F. y Pörtner, H-O. 2015. Physiological ecology meets climate change. *Ecol. Evol.* 5(5): 1025–1030. Doi: 10.1002/ece3.1403.
- Brett, J. R. 1964. The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon. *J. Fish. Res.* 21, 1183–1197. Doi: 10.1139/f64-103.
- Brijs, J., Jutfelt, F., Clark, T.D., Gräns, A., Ekström, A. y Sandblom, E. 2015. Experimental manipulations of tissue oxygen supply do not affect warming tolerance of European perch. *J. Exp. Biol.* 218: 2448–2454. Doi: 10.1242/jeb.121889.
- Buckley, L.B. y Huey, R.B. 2016. How Extreme Temperatures Impact Organisms and the Evolution of their Thermal Tolerance. *Integr. Comp. Biol.* 98–109. Doi:10.1093/icb/icw004
- Caamal-Monsreal, C., Iriarte, I., Farias, A., Díaz, F., Sánchez, A., Re, A.D. y Rosas, C. 2016. Effects of embryo development and metabolism of *Octopus maya*. *Aquaculture*. 451: 156–162. Doi: 10.1016/j.aquaculture.2015.09.011.
- Cabrera, M.A., Ramos-Miranda, J., Salas, J., Flores-Hernández, D. y Sosa-López, A. 2012. Análisis de la estructura poblacional del pulpo rojo (*Octopus maya*) en la Península de Yucatán, México. *Gulf and Caribbean Fisheries Institute*. 64: 480–485.
- Claireaux, G.Ł. y Lagarde, J. 1999. Influence of temperature, oxygen and salinity on the metabolism of the European sea bass. *J. Sea. Res.* 1999. 42: 157–168. Doi: 10.1016/S1385-1101(99)00019-2.
- Claireaux, G., Webber, D.M., Lagardère, J.P. y Kerr, S.R. 2000. Influence of water temperature and oxygenation on the aerobic metabolic scope of Atlantic cod (*Gadus morhua*). *J. Sea. Res.* 44: 257–265. Doi: 10.1016/S1385-1101(00)00053-8.
- Clark, T.D., Jeffries, K.M., Hinch, S.G., Farrell, A.P. 2011. Exceptional aerobic scope and cardiovascular performance of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) may underlie resilience in a warming climate. *The Journal of Experimental Biology*. 214: 3074–3081. Doi: 10.1242/jeb.060517.
- Clark, T.D., Sandblom, E. y Jutfelt, F. 2013. Aerobic scope measurements of fishes in an era of climate change: respirometry, relevance and recommendations. *J. Exp. Biol.* 216: 2771–2782. Doi: 10.1242/jeb.084251.
- Chabot, D., Mckenzie, D.J. y Craig, J.F. 2016. Metabolic rate in fishes: definitions, methods and significance for conservation physiology. *J. Fish. Biol.* 88: 1–9. doi: 10.1111/jfb.12873.
- Chabot, D., Steffensen, J.F., Farrell, A.P., 2016. The determination of standard metabolic rate in fishes. *J. Fish. Biol.* 88, 81-121.

- Chen, Z., Snow, M., Lawrence, C.S., Church, A.R., Narum, S.R., Devlin, R.H. y Farrell, A.P. 2015. Selection for upper thermal tolerance in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum). *J. Exp. Biol.* 218: 803–812. Doi: 10.1242/jeb.113993.
- CONAPESCA-ITESM. 2004. Características generales, aspecto oceanológicos y geográficos del pulpo. SAGARPA. 175p.
- Cortez, T., González, A.F. y Guerra, A. 1999. Growth of *Octopus mimus* (Cephalopoda, Octopodidae) in wild populations. *Fisheries Research* 42 (1-2): 31–39. Doi: 10.1016/S0165-7836(99)00040-5.
- Cossins, A.R. y Bowler, K. 1987. *Temperature Biology of Animals*. Chapman and Hall. London. 294p.
- Cowles, R.B. y Bogert, C.M. 1944. A preliminary study of thermal requirements in desert reptiles. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 83: 265–296. Doi: 2246/1237.
- Cutts, C.J., Metcalfe, N.B. y Taylor, A.C. 2002. Juvenile Atlantic Salmon (*Salmo salar*) with relatively high standard metabolic rates have small metabolic scopes. *Brit. Ecol. Soci.* 16 (1): 73–78. Doi: 10.1046/j.0269-8463.2001.00603.x.
- Davenport, J. y Davenport, J.L. 2007. Interaction of thermal tolerance and oxygen availability in the eurythermal gastropods *Littorina littorea* and *Nucella lapillus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 332: 167–170. Doi: 10.3354/meps332167.
- Del Toro-Silva, F.M., Miller, J.M., Taylor, J.C. y Ellis, T.A. 2008. Influence of oxygen and temperature on growth and metabolic performance of *Paralichthys lethostigma* (Pleuronectiformes: Paralichthyidae). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 358: 113–123. Doi: 10.1016/j.jembe.2008.01.019.
- Dejours, P. 1981. *Principles of Comparative Respiratory Physiology*. Elsevier, Amsterdam. 556p.
- Díaz, F., Re, A.D., Medina, Z., Re, G., Valdez, G., Valenzuela, F. 2006. Thermal preference and tolerance of green abalone *Haliotis fulgens* (Philippi, 1845) and pink abalone *Haliotis corrugata* (Gray, 1828). *Aquacult. Res.* 37: 877–884. Doi: 10.1111/j.1365-2109.2006.01506.x.
- Díaz, F., Re, A.D., Galindo-Sanchez, C.E., Carpizo-Ituarte, E., Perez-Carrasco, L., González, M., Licea, A., Sanchez, A. y Rosas, C. 2017. Preferred Temperature, Critical Thermal Maximum, and Metabolic Response of the Black Sea Urchin *Arbacia stellata* (Blainville, 1825; Gmelin, 1791). *Journal of Shellfish Research.* 36(1): 219-225. Doi: .2983/035.036.0124
- Domingues, P.M.T., Sykes, A. y Andrade, J.P. 2002. The effects of temperature in the life cycle of two consecutive generations of the cuttlefish *Sepia officinalis* (Linnaeus, 1758), cultured in the Algarve (South Portugal). *Aquacult. Int.* 10: 207–220. Doi: 10.1023/A:1022148802078.

- Enriquez, C., Mariño-Tapia, I., Jeronimo, G. y Capurro-Filograsso, L. 2013. Thermohaline process in a tropical coastal zone. *Cont Shelf Res.* 69: 101–109. Doi: 10.1016/j.csr.2013.08.018.
- Eliason, E.J., Clark, T.D., Hague, M.J., Hanson, L.M., Gallagher, Z.S., Jeffries, K.M., Gale, M.K., Patterson, D.A., Hinch, S.G. y Farrell, A.P. 2011. Differences in thermal tolerance among sockeye salmon populations. *Science.* 332: 109–112. Doi: 10.1126/science.1199158.
- Eliason, E.J., Clark, T.D., Hinch, S.G. y Farrell, A.P. 2013. Cardiorespiratory collapse at high temperature in swimming adult sockeye salmon. *Conserv. Physiol.* 1: 1–19. Doi: 10.1093/conphys/cot008.
- Eliason, E. J., y Farrell, A. P. 2016. Oxygen uptake in Pacific almon *Oncorhynchus* spp.: when ecology and physiology meet. *J. Fish. Biol.* 88, 359–388. Doi: 10.1111/jfb.12790.
- Ern, R., Huong, D.T.T., Phuong, N.T., Wang, T. y Bayley, M. 2014. Oxygen delivery does not limit thermal tolerance in a tropical eurythermal crustacean. *J. Exp. Biol.* 217: 809–814. Doi: 10.1242 / jeb.094169.
- Ern, R., Huong, D.T.T., Phuong, N.T., Madsen, P.T., Wang, T. y Bayley, M. 2015. Some like it hot: thermal tolerance and oxygen supply capacity in two eurythermal crustaceans. *Sci. Rep.* 5: 10743. Doi: 10.1038/srep10743(2015).
- Ern, R., Norin, T., Gamperl, A.K y Esbaugh, A.J. 2016. Oxygen-dependence of upper thermal limits in fishes. *J. Exp. Biol.* 219: 3376–3383. Doi: 10.1242/jeb.143495.
- Farías, A., Uriarte, I., Hernández, J., Pino, S., Pascual, C., Caamal, C., Domingues, P. y Rosas, C. 2009. How size relates to oxygen consumption, ammonia excretion, and ingestion rates in cold (*Enteroctopus megalocyathus*) and tropical (*Octopus maya*) octopus species. *Marine Biology.* 156: 1547–1558. Doi: 10.1007/s00227-009-1191-4.
- Farrell, A.P. 2007. Tribute to P. L. Lutz: a message from the heart — why hypoxic bradycardia in fishes? *J. Exp. Biol.* 210 (10): 1715-1725. Doi:10.1242/jeb.02781
- Farrell, A.P., Hinch, S. G., Cooke, S. J., Patterson, D. A., Crossin, G. T., Lapointe, M. y Mathes, M.T. 2008. Pacific salmon in hot water: applying aerobic scope models and biotelemetry to predict the success of spawning migrations. *Physiol. Biochem. Zool.* 81: 697–708. Doi: 10.1086/592057.
- Farrell, A.P., Eliason, E.J., Sandblom, E. y Clark, T. D. 2009. Fish cardiorespiratory physiology in an era of climate change. *Can. J. Zool.* 87: 835–851. Doi: 10.1139/Z09-092.
- Ferreira, F.O., Anttila, K. y Farrell, A.P. 2014. Thermal Optima and Tolerance in the Eurythermic Goldfish (*Carassius auratus*): Relationships between Whole-Animal Aerobic Capacity and Maximum Heart Rate. *Physiological and Biochemical Zoology.* 87 (5): 599–611. Doi: 10.1086/677317.

- Forsythe, J.W. y Hanlon, R.T. 1988. Growth of the Eastern Atlantic squid, *Loligo forbesi* Steenstrup (Mollusca: Cephalopoda). *Aquaculture Fish. Mgmt.* 20: 1–14. Doi: 10.1111/j.1365-2109.1989.tb00437.x.
- Forsythe, J.W. y Van Heukelem, W.F. 1988. Cephalopod growth. In: Boyle, P. R. (ed.) *Cephalopod life cycles, Volume II, Comparative reviews*. Academic Press, London. 135–155p.
- Forsythe, J.W. y Hanlon, R.T. 1989. Effect of temperature on laboratory growth, reproduction and life span of *Octopus bimaculoides*. *Mar. Biol.* 98: 369–379. Doi: 10.1007/BF00391113.
- Forsythe, J.W., DeRusha, R.H. y Hanlon, R.T. 1994. Growth, reproduction, and life span of *Sepia officinalis* (Cephalopoda: Mollusca) cultured through seven consecutive generations. *J. Zool.* 233: 175–192. Doi: 10.1111/j.1469-7998.1994.tb08582.x.
- Forsythe, J.W., Walsh, L., Turk, P. y Lee, P.G. 2001. Impact of temperature on juvenile growth and age at first egg-laying of the Pacific reef squid *Sepioteuthis lessoniana* reared in captivity *Marine Biology*. 138: 103-112. Doi: 10.1007/s002270000450.
- Forsythe, J.W. 2004. Accounting for the effects of temperature on squid growth in nature: from hypothesis to practice. *Mar. Freshw. Res.* 55: 331–339. Doi: 10.1071/MF03146.
- Foss, A., Evensen, T.H. y Oiestad, V. 2002. Effects of hypoxia and hyperoxia on growth and food conversion efficiency in the spotted wolffish *Anarhichas minor* (Olafsen). *Aquaculture Res.* 33: 437–444. Doi: 10.1046/j.1365-2109.2002.00693.x.
- Frederich, M. y Pörtner, H.O. 2000. Oxygen limitation of thermal tolerance defined by cardiac and ventilatory performance in spider crab, *Maja squinado*. *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.* 279: 1531–1538. Doi: 10.1152/ajpregu.2000.279.5.R1531.
- Frederich, M., O'Rourke, M.R., Furey, N. B. y Jost, J. A. 2009. AMP-activated protein kinase (AMPK) in the rock crab, *Cancer irroratus*: an early indicator of temperature stress. *J. Exp. Biol.* 212: 722–730, 10.1242/Jeb.021998.
- Fry, F.J. 1947. Effects of the environment on animal activity. University of Toronto studies. Univ. Toronto. *Stud. Biol. Ser.* 68 (55): 1–60.
- Fry, F. y Hart, J. 1948. The relation of temperature to oxygen consumption in the goldfish, *Biol Bull.* 94: 66–77.
- García-Rueda, A.L. 2018. 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. Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. 71p.
- Gotelli, N. y Ellison, A. 2004. *A primer of ecological statistics*. Sinauer Associates. Massachusetts. 510p.
- Gräns, A., Jutfelt, F., Sandblom, E., Jönsson, E., Wiklander, K., Seth, H., Olsson, C., Dupont, S., Ortega-Martinez, O., Einarsdóttir, I., Björnsson, B.T., Sundell, K. y Axelsson, M. 2014.

- Aerobic scope fails to explain the detrimental effects on growth resulting from warming and elevated CO₂ in Atlantic halibut. *Journal of Experimental Biology*. 217: 711–717. Doi: 10.1242/jeb.096743.
- Hatfield, E.M.C., Hanlon, R.T., Forsythe, J.W. y Grist, E.P.M. 2001. Laboratory testing of a growth hypothesis for juvenile squid *Loligo pealeii* (Cephalopoda: Loliginidae). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58: 845–857. Doi: 10.1139/f01-030.
- Harris, J.O., Maguire, G.B., Edwards, S.J. y Johns, D.R. 1999. Low dissolved oxygen reduces growth rate and oxygen consumption rate of juvenile greenlip abalone, *Haliotis laevigata* Donovan. *Aquaculture* 174: 265–278. Doi: 10.1016/S0044-8486(99)00022-8.
- Havird, J.C., Neuwald, J.L., Shah, A.A., Mauro, A., Marshall, C.A., Ghalambor, C.K., 2020. Distinguishing between active plasticity due to thermal acclimation and passive plasticity due to Q10 effects: Why methodology matters. *Functional Ecology*. 34, 1015-1028, Doi: 10.1111/1365-2435.13534.
- Healy, T.M. y Schulte, P.M. 2012. Factors affecting plasticity in whole-organism thermal tolerance in common killifish (*Fundulus heteroclitus*). *J. Comp. Physiol. B.* 182: 49–62. Doi: 10.1007/s00360-011-0595-x.
- Hernández-Sandoval, P., Díaz, F., Re-Araujo, A.D., López-Sánchez, J.H., Martínez-Valenzuela, M.C., García-Guerrero, M. y Rosas, C. 2018. Thermal preference, critical thermal limits, oxygen routine consumption and active metabolic scope of *Macrobrachium tenellum* (Smith, 1871) maintained at different acclimation temperatures. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 46 (3): 558–569. Doi: 10.3856/vol46-issue3-fulltext-9.
- Herreid, L.I. y Clyde, F L.I. 1980 Hypoxia in invertebrates *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*. 67: 311-320
- Hvas, M., Folkedal, O., Imsland, A. y Oppedal, F. 2017. The effect of thermal acclimation on aerobic scope and critical swimming speed in Atlantic salmon, *Salmo salar*. *J. Exp. Biol.* 220: 2757–2764. Doi: 10.1242 / jeb.154021.
- Hutchison, V.H. 1961. Critical thermal maxima in salamanders. *Physiol. Zool.* 34: 92–125. Doi: 10.1086/physzool.34.2.30152688.
- IPCC. 2013. Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. 1535p
- Jackson, G.D., Forsythe, J.W., Hixon, R.F. y Hanlon, R.T. 1998. Age, growth and maturation of *Lolliguncula brevis* (Cephalopoda: Loliginidae) in the Northwestern Gulf of Mexico with a comparison of length–frequency versus statolith age analysis. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54: 2907–2919. Doi: 10.1139/f97-192#.XGtPx1wzblU.
- Jackson, D., Wotherspoon, S. y Jackson, C.H. 2007. Temporal life history plasticity of the Southern Ocean squid *Todarodes filippovae* from waters of Tasmania, Australia. *Mar. Biol.* 150: 575–584. Doi: 10.1007/s00227-006-0374-5.

- Johansen, J.L. y Jones, G.P. 2011 Increasing ocean temperature reduces the metabolic performance and swimming ability of coral reef damselfishes. *Global Change Biology*. 17: 2971–2979. Doi: 10.1111/j.1365-2486.2011.02436.x.
- Jost, J.A., Podolski, S.M. y Frederich, M. 2012. Enhancing thermal tolerance by eliminating the pejus range: a comparative study with three decapod crustaceans. *Mar. Ecol-Prog. Ser.* 444: 263–274. Doi: 10.3354/Meps09379.
- Juárez, O.E., Galindo, C.E., Díaz, F., Re, A.D., Sanchez-García, A.M., Caamal-Monsreal, C. y Rosas, C. 2015. Is temperature conditioning *Octopus maya* fitness?. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 467: 71–76. Doi: 10.1016/j.jembe.2015.02.020.
- Juárez, O.E., Hau, V., Caamal-Monsreal, C., Galindo-Sánchez, C.E., Díaz, F., Re, A.D. y 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. Biol. Ecol.* 474: 39–45. Doi: 10.1016/j.jembe.2015.10.002.
- Jutfelt, F., Gräns, A., Jönsson, E., Wiklander, K., Seth, H., Olsson, C., Dupont, S., Ortega-Martinez, O., Sundell, K., Axelsson, M. y Sandblom, E. 2014. Response to 'How and how not to investigate the oxygen and capacity limitation of thermal tolerance (OCLTT) and aerobic scope—remarks on the article by Gräns *et al.*' *J. Exp. Biol.* 217: 4433–4435. Doi: 10.1242/jeb.115410.
- Khan, J.R., Pether, S., Bruce, M., Walker, S.P. y Herbert, N.A. 2014. Optimum temperatures for growth and feed conversion in cultured hapuku *Polyprion oxygeneios* -Is there a link to aerobic metabolic scope and final temperature preference?. *J. Therm. Biol.* 430: 107–111. Doi: 10.1016/j.aquaculture.2014.03.046.
- Koopman, K.R., Collas, F.P.L., Van der Velde, G. y Verberk, W.C.E.P. 2016. Oxygen can limit heat tolerance in freshwater gastropods: differences between gill and lung breathers. *Hydrobiologia*. 763: 301-312. Doi: 10.1007 / s10750-015-2386-y.
- Koueta, N. y Boucaud-Camou, E. 1999. Food intake and growth in reared early juvenile cuttlefish *Sepia officinalis* L. (Mollusca Cephalopoda). *J. Exp. Mar. Bio. Eco.* 240: 93–109. Doi: 10.1016/S0022-0981(99)00054-4.
- Lakani, F.B, Sattari, M. y Falahatkar, B. 2013. Effect of different oxygen levels on growth performance, stress response and oxygen consumption in two weight groups of great sturgeon *Huso huso*. *Iran. J. Fish. Sci.* 12: 533–549. Doi: aquaticcommons.org/id/eprint/22621.
- Lannig, G., Bock, C., Sartoris, F.J. y Pörtner, H.O. 2004. Oxygen limitation of thermal tolerance in cod, *Gadus morhua* L. studied by magnetic resonance imaging and on-line venous oxygen monitoring. *Am. J. Physiol.* 287: 902–910. Doi: 10.1152/ajpregu.00700.2003.
- Lario- Soriano, E. 2018. Estudio sobre la fisiología térmica, metabolismo respiratorio y nutrición de *Seriola lalandi*. Tesis de Doctorado en Ciencias. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California. 59p.

- Lefrançois, C. y Claireaux, G. 2003. Influence of ambient oxygenation and temperature on metabolic scope and scope for heart rate in the common sole *Solea solea*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 259: 273-84. Doi: 10.3354/meps259273.
- Le Moullac, G., Queau, I., Le Souchu, P., Pouvreau, S., Moal, J., Le Coz, J.R y Damain, J.F. 2007. Metabolic adjustments in the oyster *Crassostrea gigas* according to oxygen level and temperature. Marine Biology Research, 3: 357–366.
- Lefrançois, C. y Claireaux, G. 2003. Influence of ambient oxygenation and temperature on metabolic scope and scope for heart rate in the common *Solea solea*. Mar. Ecol. 259: 273–284. Doi: 10.3354 / meps259273.
- Leporati, S., Pecl, G.T. y Semmens, J.M. 2007. Cephalopod hatchling growth: effects of initial size and seasonal temperatures. Mar. Biol. 151: 1375–1383. Doi: 10.1007/s00227-006-0575-y.
- Leporati, S., Semmens, J.M y Pecl, G.T. 2008. Determining the age and growth of wild octopus using stylet increment analysis. Marine Ecology Progress Series 367: 213–222. Doi: 10.3354/meps07558.
- López-Galindo, L., Galindo-Sánchez, C., Olivares, A., Avila-Poveda, O.H., Díaz, F., Juárez, O.E., Lafarga, F., Pantoja-Pérez, J., Caamal-Monsreal, C. y Rosas, C. 2019. Reproductive performance of *Octopus maya* males conditioned by thermal stress. Ecological Indicators. 96 (1): 437–447. Doi: 10.1016/j.ecolind.2018.09.036.
- Lucas, A. 1993. Bioénergétique Des Animaux Aquatiques. Masson, Paris. 179p.
- Lutterschmidt, W.I. y Hutchison, V.H. 1997. The critical thermal maximum: history and critique. Can. J. Zool. 75: 1561–1574. Doi: 10.1139/z97-783.
- Mallekh, R. y Lagardère, J.P. 2002. Effect of temperature and dissolved oxygen concentration on the metabolic rate of the turbot and the relationship between metabolic scope and feeding demand. J. Fish Biol. 60 (5): 1105–1115. Doi: 10.1111/j.1095-8649.2002.tb01707.x
- Markaida, U., Quiñónez-Velázquez, C y Sosa-Nishizaki, O. 2004. Age, growth and maturation of jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) from the Gulf of California, Mexico. Fisheries Research. 66: 31–47. Doi: 10.1016/S0165-7836(03)00184-X.
- Marshall, D.J., Dong, Y.W., McQuaid, C.D. y Williams, G.A. 2011. Thermal adaptation in the intertidal snail *Echinolittorina malaccana* contradicts current theory by revealing the crucial roles of resting metabolism. J. Exp. Biol. 214: 3649–3657. Doi: 10.1242 / jeb.059899.
- Martínez, R., Gallardo, P., Pascual, C., Navarro, J.C., Sánchez, A., Caamal-Monsreal, C. y Rosas, C. 2014. Growth, survival and physiological condition of *Octopus maya* when fed a successful formulated diet. Aquaculture. 426–427: 310–317. Doi: 10.1016/j.aquaculture.2014.02.005.
- Martins, E.G., Hinch, S.G., Patterson, D.A., Hague, M.J., Cooke, S.J., Miller, K. M., Lapointe,

- M.F., English, K.K. y Farrell, A.P. 2011. Effects of river temperature and climate warming on stock-specific survival of adult migrating Fraser river sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Glob. Change. Biol.* 17: 99–114. Doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02241.x>.
- McBryan, T.L., Anttila, K., Healy, T.M. y Schulte, P.M. 2013. Responses to temperature and hypoxia as interacting stressors in fish: Implications for adaptation to environmental change. *Integr. Comp. Biol.* 53: 648–659. Doi: [10.1093/icb/ict066](https://doi.org/10.1093/icb/ict066)
- Moltschaniwskyj, N. 2004. Understanding the process of growth in cephalopods. *Marine and Freshwater Research.* 55: 379–386. Doi: [10.1071/MF03147](https://doi.org/10.1071/MF03147).
- Montgomery, D. C. y Peck, E. A. 2001. *Introduction to Linear Regression Analysis*. 3a edición, John Wiley and Sons. Neter, J. 1992. *Applied Linear Statistical Models*. McGraw-Hill College. 544p.
- Mosrash, A. y Alter, K. 2015. Effects of environmental and farm stress on abalone physiology: perspectives for abalone aquaculture in the face of global climate change. *Rev. Aquac.* 7: 1–27. Doi: [10.1111/raq.12097](https://doi.org/10.1111/raq.12097).
- Motyka, R., Norin, T., Petersen, L.H., Huggett, D.B. y Gamperl AK. 2016. Long-term hypoxic exposure alters the cardiorespiratory physiology of steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*), but does not affect their upper thermal tolerance. *J. Therm. Biol.* 68: 149–161 Doi: [10.1016/j.jtherbio.2016.03.007](https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2016.03.007).
- Newell, R.C. 1979. *Biology of Intertidal Animals*. Marine Ecological Surveys Ltd. Faversham, Kent, U.K.
- Nilsson, G.E., Crawley, N., Lunde, I.G. y Munday, P.L. 2009. Elevated temperature reduces the respiratory scope of coral reef fishes. *Global Change Biol.* 15: 1405–12. Doi: [10.1111/j.1365-2486.2008.01767](https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01767).
- Norin, T., Malte, H. y Clark, T.D. 2014 Aerobic scope does not predict the performance of a tropical eurythermal fish at elevated temperatures. *J. Exp. Biol.* 217: 244–251. Doi: [10.1242/Jeb.089755](https://doi.org/10.1242/Jeb.089755).
- Norin, T. y Clark, T.D. 2016. Measurement and relevance of maximum metabolic rate in fishes. *J. Fish Biol.* 88: 122–151. Doi: [10.1111/jfb.12796](https://doi.org/10.1111/jfb.12796).
- Noyola, J., Caamal-Monsreal, C., Díaz, F., Re, A.D., Sánchez, A. y Rosas, C. 2013a. Thermal preference, tolerance and metabolic rate of early juveniles of *Octopus maya* exposed to different acclimation temperatures. *J. Therm. Biol.* 38: 4–19. Doi: [10.1016/j.jtherbio.2012.09.001](https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2012.09.001).
- Noyola, J., Mascaró, M., Caamal, C., Noreña-Barroso, E., Díaz, F., Re, A.D., Sánchez, A. y Rosas, C. 2013b. Effect of temperature on energetic balance and fatty acid composition of early juveniles of *Octopus maya*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 445: 156–165. Doi: [10.1016/j.jembe.2013.04.008](https://doi.org/10.1016/j.jembe.2013.04.008).
- Noyola, J., Mascaró, M., Díaz, F., Re, A.D., Sánchez-Zamora, A., Caamal-Monsreal, C. y 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 Yucatán Península. J. Therm. Biol. 53: 151–161. Doi: 10.1016/j.jtherbio.2015.11.001.
- Oellermann, M., Pörtner, H.O., Mark, F.C. 2012. Mitochondrial dynamics underlying thermal plasticity of cuttlefish (*Sepia officinalis*) hearts. J. Exp. Biol. 215: 2992-3000. Doi: 10.1242/jeb.068163.
- Paerl, H., Pinckney, J., Fear, J. y Peierls B. 1998. Ecosystem responses to internal and watershed organic matter loading: consequences for hypoxia in the eutrophying Neuse River Estuary, NC, USA. Mar. Ecol. Prog. Ser. 166:17–25. Doi: 10.3354/meps166017.
- Paschke, K., Cumillaf, J.P., Chimal, M.E., Diaz, F., Gebauer, P. y Rosas, C. 2013. Relationship between age and thermoregulatory behaviour of *Lithodes santolla* (Molina, 1782) (Decapoda, Lithodidae) juveniles. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 448: 141–145. Doi: 10.1016/j.jembe.2013.06.018.
- Paschke, K., Agüero, J., Gebauer, P., Diaz, F., Mascaró, M., López-Ripoll, E., Re, A.D., Caamal-Monsreal, C., Tremblay, N., Portner, H.O. y Rosas C. 2018. Comparison of aerobic scope for metabolic activity in aquatic ectotherms with temperature related metabolic stimulation: a novel approach for aerobic power budget. Frontiers in Physiology. Doi: 10.3389/fphys.2018.01438.
- Peck, L.S., Pörtner, H.O. y Hardewig, I. 2002. Metabolic demand, oxygen supply, and critical temperatures in the antarctic bivalve *Laternula elliptica*. Physiol. Biochem. Zool. 75, 123–133. Doi: 10.1086/340990.
- Pérez, M., Santos, J., Burgos, R. y Espinosa, J.C. 2004. Evaluación de la población de pulpo *Octopus maya* en la Península de Yucatán 2004, Informe de Investigación. Instituto Nacional de la Pesca. CRIP Yucalpetén. Doc. Interno.
- Petza, D., Katsanevakis, S., Lykouri, N., Spiliotis, V. y Verriopoulos, G. 2011. Investigation of the potential effect of diet, body mass and maturity on growth and feed performance of common octopus *Octopus vulgaris*: an information theory approach. Aquacult. Nutr. 17: 348–361. Doi: 10.1111/j.1365-2095.2010.00769.x.
- Philippart, C.J.M., Anadon, R., Danovaro, R., Dippner, J.W., Drinkwater, K.F. y Hawkins S.J. Oguz, T., O'Sullivan, G. y Reid, P.C. 2011. Impacts of climate change on European marine ecosystems: observations, expectations and indicators. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 400: 52–69. doi.org/10.1016/j.jembe.2011.02.023
- Pichavant, K., Person-Le-Ruyet, J., Le Bayon, N., Severe, A., Le Roux, A. y Boeuf, G. 2001. Comparative effects of long-term hypoxia on growth, feeding and oxygen in juvenile turbot and European sea bass. Journal of Fish Biology. 59: 875–883. Doi: 10.1111/j.1095-8649.2001.tb00158.x.
- Pörtner, H.O., Peck, L., Zielinski, S. y Conway, L.Z. 1999. Intracellular pH and energy metabolism in the highly stenothermal Antarctic bivalve *Limopsis marionensis* as a function of ambient temperature. Polar. Biol. 22: 17–30. Doi: 10.1007/s003000050386.

- Pörtner, H.O. 2001. Climate change and temperature-dependent biogeography: oxygen limitation of thermal tolerance in animals. *Sci Nat.* 88: 137–146. Doi: 10.1007/s001140100216.
- Pörtner, H.O. 2002. Climate variations and the physiological basis of temperature dependent biogeography: systemic to molecular hierarchy of thermal tolerance in animals. *Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol.* 132: 739–761. Doi: 10.1016/S1095-6433(02)00045-4.
- Pörtner, H.O. y Knust, R. 2007. Climate change affects marine fishes through the oxygen limitation of thermal tolerance. *Science.* 315: 95–97. Doi: 10.1126 / science.1135471.
- Pörtner, H.O. y Farrell, A.P. 2008. Physiology and climate change. *Science* 322: 690–692. Doi: 10.1126/science.1163156.
- Pörtner, 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. Doi: 10.1242 / jeb.037523.
- Pörtner, H.O. 2012. Integrating climate-related stressor effects on marine organisms: unifying principles linking molecule to ecosystem-level changes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 470: 273–290. Doi: 10.3354/meps10123.
- Pörtner, H.O. 2014. How to and how not to investigate the oxygen and capacity limitation of thermal tolerance (OCLTT) and aerobic scope. *J. Exp. Biol.* 217: 4432-4433. Doi: 10.1242/jeb.114181.
- Pörtner, H.O., Bock, C. y Mark, F.C. 2017. Oxygen- and capacity-limited thermal tolerance: bridging ecology and physiology. *J. Exp. Biol.* 220: 2685–2696. Doi: 10.1242 / jeb.134585.
- Rafatnezhad, S. y Falahatkar, B. 2011. Nitrogenous compounds and oxygen concentration as the key density dependent factors to optimize growth of beluga, *Huso huso* (Actinopterygii: Acipenseriformes: Acipenseridae), in circular fiberglass tanks. *Acta Ichthyologica Et Piscatoria.* 41: 285–291. Doi: 10.3750/AIP2011.41.4.04.
- Reyes, E. y Merino, M. 1991. Diel dissolved oxygen dynamics and eutrophication in a shallow, well-mixed tropical lagoon (Cancun, Mexico). *Estuaries.* 14: 372–381. Doi: 10.2307/1352262
- Roche, D. G., Binning, S. A., Bosiger, Y., Johansen, J. L. y Rummer, J. L. 2013. Finding the best estimates of metabolic rates in a coral reef fish. *J. Exp. Biol.* 216: 2103–2110. Doi: 10.1242/jeb.082925.
- Rodríguez-Fuentes G., Murúa-Castillo M., Díaz F., Rosas C., Caamal-Monsreal C., Sánchez A., Paschke, K. y Pascual, C. 2017. Ecophysiological biomarkers defining the thermal biology of the Caribbean lobster *Panulirus argus*. *Ecol. Ind.* 78: 192–204. Doi: 10.1016/j.ecolind.2017.03.011.

- Rosas, C., Cuzon, G., Pascual, C., Gaxiola, G., Chay, D., Lopez, N., Maldonado, T. y Domingues, P.M. 2007. Energy balance of *Octopus maya* fed crab or an artificial diet. *Mar Biol.* 152: 371–381. Doi: 10.1007/s00227-007-0692-2.
- Rosas, C., Tut, J., Baeza, J., Sánchez, A., Sosa, V., Pascual, C., Arena, L., Domingues, P. y Cuzon, G. 2008. Effect of type of binder on growth, digestibility, and energetic balance of *Octopus maya*. *Aquaculture.* 275: 291-297. Doi: 10.1016/j.aquaculture.2008.01.015.
- Rummer, J.L., Couturier, C.S. y Stecyk, J.A.W. 2014. Life on the edge: thermal optima for aerobic scope of equatorial reef fishes are close to current day temperatures. *Glob Change. Biol.* 20: 1055–1066. Doi: 10.1111/gcb.12455.
- Rutledge, C.J. y Beitinger, T.L. 1989. The effects of dissolved oxygen and aquatic surface respiration on the critical thermal maxima of three intermittent-stream fishes. *Environ. Biol. Fish.* 24: 137–143. Doi: 10.1007/BF00001283.
- Salas, S., Mexicano-Cíntora, G. y Cabrera, M.A. 2006. ¿Hacia dónde van las pesquerías en Yucatán? Tendencias, Retos y Perspectivas. CINVESTAV Unidad Mérida. Mérida, Yucatán, México. 97p.
- SAGARPA-INP. 2004. Evaluación de la población de pulpo (*Octopus maya*) en la Península de Yucatán 2003. Reporte interno del Instituto Nacional de la Pesca. México. 13p.
- Sánchez-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. y Rosas, C. 2017. Thermal sensitivity of *Octopus maya* embryos as a tool for monitoring the effects of environmental warming in the Southern of Gulf of Mexico. *Ecological Indicators.* 72: 574–585. Doi: 10.1016/j.ecolind.2016.08.043.
- Seibel, B.A., Deutsch, C., 2020. Oxygen supply capacity in animals evolves to meet maximum demand at the current oxygen partial pressure regardless of size or temperature. *Journal Experimental Biology.* Doi: 10.1242/jeb.210492.
- Seidman, E.R. y Lawrence, A.L. 1985. Growth, feed digestibility, and proximate body composition of juvenile *Penaeus vannamei* and *Penaeus monodon* grown at different dissolved oxygen levels. *Journal of World Mariculture Society.* 16: 333–346. Doi: 0.1111/j.1749-7345.1985.tb00214.x.
- Schmidt-Nielsen, K. 1975. Scaling in biology: The consequences of size. *J. Exp. Zool.* 194: 287–307. Doi: 10.1002/jez.1401940120.
- Schmidt-Nielsen, K. 1997. *Animal Physiology: Adaptation and Environment* (Fifth edition). Cambridge University Press. New York. 588p
- Semmens, J.M., Pecl, G.T., Villanueva, R., Jouffre, D., Sobrino, I., Wood, J.B. y Rigby, P.R. 2004. Understanding octopus growth: patterns, variability and physiology. *Marine and Freshwater Research.* 55: 367–377. Doi: 10.1071/MF03155.
- Sokolova, I.M., Frederich, M., Bagwe, R., Lannig, G. y 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. Doi: 10.1016/j.marenvres.2012.04.003.

- Solis-Ramirez, M.J. 1967a. Informe sobre el estudio de los Octopoda en México. Campeche, México. III Congreso Nacional de Oceanografía (Resumen). 15-18 de marzo. 8p.
- Solis-Ramirez, M.J. 1967b. Aspectos biológicos del pulpo *Octopus maya* (Voss y Solis, 1966). *Instituto Nacional de Investigaciones Biológico - Pesquero*. 90: 1–90.
- Solís-Ramírez, M.J. 1997. The *Octopus maya* fishery of the Yucatán Peninsula. Err. Lang, Hochberg y Ambrose. *The Fishery and Market Potential of Octopus in California*. 10p.
- Somero, G. N. (2012). The physiology of global change: linking patterns to mechanisms. *Ann. Rev. Mar. Sci.* 4, 39-61. Doi: 10.1146/annurev-marine-120710-100935.
- Soofiani, N.M. y Priede, I.G. 1985. Aerobic metabolic scope and swimming performance in juvenile cod, *Gadus morhua* L. *J. Fish. Biol.* 26: 127–138. Doi: 10.1111/j.1095-8649.1985.tb04249.x.
- Stevens, M.M., Jackson, S. Bester, S.A., Terblanche, J.S. y Chown, S.L. 2010. Oxygen limitation and thermal tolerance in two terrestrial arthropod species. *J. Exp. Biol.*, 213: 2209-2218. 10.1242/jeb.040170.
- Stillman, J. y Somero, G. 1996. Adaptation to temperature stress and aerial exposure in congeneric species of intertidal porcelain crabs (genus *Petrolisthes*): correlation of physiology, biochemistry and morphology with vertical distribution. *J. Exp. Biol.* 199: 1845–1855. Doi: 199/8/1845.long.
- Storch, D., Menzel, L., Frickenhaus, S. y Pörtner, H.O. 2014. Climate sensitivity across the domains of life: limits to evolutionary adaptation shape species interactions. *Glob. Chang. Biol.* 20: 3059-3067. Doi: 10.1111/gcb.12645.
- Sunday, J.M., Bates, A.E. y Dulvy, N.K. 2012. Thermal tolerance and the global redistribution of animals. *Nat. Clim. Change*. 2: 686–690. Doi: 10.1038/nclimate153.
- Sun, H., Li J., Tang L. y Yang Z. 2012. Responses of crucian carp *Carassius auratus* to long-term exposure to nitrite and low dissolved oxygen levels. *Biochemical Systematics and Ecology*. 44: 224–232. Doi: 10.1016/j.bse.2012.06.011.
- Sylvestre, E.L., Lapointe, D., Dutil, J.D. y Guderley, H. 2007. Thermal sensitivity of metabolic rates and swimming performance in two latitudinally separated populations of cod, *Gadus morhua* L. *J. Comp. Physiol. B.* 177: 447– 460. Doi: 10.1007/s00360-007-0143-x.
- Stierhoff, K.L., Targett, T.E. y Grecay, P.A. 2003. Hypoxia tolerance of the mummichog: the role of access to the water surface. *Journal of fish Biology*. 63 (3): 580–592. Doi: 10.1046/j.1095-8649.2003.00172.x.
- Tepolt, C.K. y Somero, G. 2014. Master of all trades: thermal acclimation and adaptation of cardiac function in a broadly distributed marine invasive species, the European green crab, *Carcinus maenas*. *J. Exp. Biol.* 217: 1129-1138. Doi:10.1242/jeb.093849.

- Terblanche, J.S., Hoffmann, A.A., Mitchell, K.A., Rako, L., le Roux, P.C. y Chown, S.L. 2011. Ecologically relevant measures of tolerance to potentially lethal temperatures. *J. Exp. Biol.* 214: 3713–3725. Doi: 10.1242/jeb.061283.
- Thorarensen, H., Gustavsson, A.O., Mallya, Y. y Gunnarsson, S. 2010. The effect of oxygen saturation on the growth and feed conversion of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.). *Aquaculture*. 309: 96–102. Doi: 10.1016/j.aquaculture.2010.08.019.
- Tran - Duy, A., Schrama, J.W., Van Dam, A.A y Verreth, J.A.J. 2007. Effects of oxygen concentration and body weight on maximum feed intake, growth and hematological parameters of Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*. *Aquaculture*. 275: 152–162. Doi: 10.1016/j.aquaculture.2007.12.024.
- Van-Dijk, P.L.M., Tesch, C., Hardewig, I.I. y Pörtner, H.O. 1999. Physiological disturbances at critically high temperatures: a comparison between stenothermal antarctic and eurythermal temperate eelpouts (Zoarcidae). *J. Exp. Biol.* 202, 3611–362. Doi:
- Van Heukelem, W.F. 1977. Laboratory maintenance, breeding, rearing and biomedical research potential of the Yucatan octopus (*Octopus maya*). *Laboratory Animal Science*. 27: 852–859.
- Verberk, W.C.E.P., Bilton, D.T., Calosi, P. y Spicer, J.L. 2011. Oxygen supply in aquatic ectotherms: partial pressure and solubility together explain biodiversity and size patterns. *Ecology*, 92 (2011), pp. 1565-1572. Doi: <https://doi.org/10.1890/10-2369.1>.
- Verberk, W.C.E.P., Overgaard, J., Ern, R., Bayley, M., Wang, T., Boardman, L. y Terblanche, J.S. 2016. Does oxygen limit thermal tolerance in arthropods? A critical review of current evidence. *Comp. Biochem. Physiol. A*. 192: 64– 78. Doi: 10.1016/j.cbpa.2015.10.020.
- Verberk, W.C.E.P., Leuven, R.S.E.W., Van der Velde, G, Gabel, F. y Overgaard, J. 2018. Thermal limits in native and alien freshwater peracarid Crustacea: the role of habitat use and oxygen limitation. *Funct. Ecol.* published online. 32 (4): 926–936. Doi: 10.1111/1365-2435.13050.
- Vinagre, C., Leal, I., Mendonca, V., Madeira, D., Narciso, L., Diniz, M. y Flores, A.A.V. 2016. Vulnerability to climate warming and acclimation capacity of tropical and temperate coastal organisms. *Ecol. Ind.* 62: 317–327. Doi: 10.1016/j.ecolind.2015.11.010.
- Voss, G.L. y Solís-Ramírez, M.J. 1966. *Octopus maya*, a new species from the Bay of Campeche. *Bulletin of Marine Science*. 16 (3): 615–625.
- Wang, T. y Overgaard, J. 2007, 'Ecology. The heartbreak of adapting to global warming'. *Science*. 315: 49–50. Doi: 10.1126/science.
- Weatherley, A. H. 1970. Effects of superabundant oxygen on thermal tolerance of goldfish. *Biol. Bull.* 139 (1): 229–238. Doi: 10.2307/1540139.
- Wei L.Z., Zhang, X.M. y Huang, G.Q. 2009. Effects of limited dissolved oxygen supply on the growth and energy allocation of juvenile Chinese shrimp, *Fenneropenaeus chinensis*.

Journal of the World Aquaculture Society. 40 (4): 483–492. Doi: 10.1111/j.1749-7345.2009.00269.x.

Wood, J.B. y O'Dor, R.K. 2000. Do larger cephalopods live longer? Effects of temperature and phylogeny on interspecific comparisons of age and size at maturity. *Mar. Biol.* 136: 91–99. Doi: 10.1007/s00227005001. Doi: 10.1139/f88-116.

Yang, K., Fan, Q., Zhang, L., Li, B., Gao, Y., Zeng, K., Wang, Q., Zhu, S. y Fang, G. 2014. Effect of dissolved oxygen levels on growth performance, energy budget and antioxidant responses of yellow catfish, *Pelteobagrus fulvidraco* (Richardson). *Aquaculture Research*. 46 (8): 2025–2033. Doi: 10.1111/are.12359.

Zar J H. 1999. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall, New Jersey. 620p.

Zavala-Hidalgo, J., Morey, S.L. y O'Brien, J.J. 2006. Seasonal circulation on the western shelf of the Gulf of Mexico using a high-resolution numerical model. *Journal of Geophysical Research*. 56: 333–338. Doi: /10.1029/2003JC001879.

10 ANEXO

Anexo 1. Descripción general de los resultados del estudio que abordan el efecto de la disponibilidad de oxígeno en las TCmax. El soporte para la limitación de oxígeno en los extremos térmicos se resalta en amarillo, mientras que la ausencia de soporte se resalta en azul.

Referencia	Organimos	Especies	TCmax a diferentes Concentracion OD		
			hipoxia	Normoxia	Hiperoxia
Healy y Schulte, 2012	Peces	<i>Fundulus heteroclitus</i>	a	b	b
Motyka et al, 2017	Peces	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	a	a	-
Koopman et al, 2016	Gasteropodos	<i>Bithynia tentaculata</i>	a	ab	b
		<i>Potamopyrgus antipodarum</i>	a	a	a
		<i>Physa fontinalis</i>	a	b	b
		<i>Physa acuta</i>	a	b	b
		<i>Planorbis planorbis</i>	a	a	a
		<i>Planorbis carinatus</i>	a	b	ab
Davenport y Davenport, 2007	Gasteropodos	<i>Littorina littorea</i>	a	b	c
		<i>Nucella lapillus</i>	a	a	a
Ern et al, 2015	Crustaceos	<i>Penaeus monodon</i>	a	a	-
		<i>Astacus astacus</i>	a	a	-
Verberk et al 2018	Crustaceos peracaridos	<i>Asellus aquaticus</i>	a	ab	b
		<i>Crangonyx pseudogracilis</i>	a	b	a
		<i>Dikerogammarus villosus</i>	a	b	b
		<i>Echinogammarus berilloni</i>	a	b	c
		<i>Gammarus fossarum</i>	a	b	c
		<i>Gammarus pulex</i>	a	b	b
		<i>Gammarus roeselii</i>	a	ab	b
<i>Gammarus tigrinus</i>	a	a	b		

