



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**¿LA CONDUCTA CANÍBAL DE LOS JUVENILES DE *OCTOPUS*
MAYA ES CONDICIONADA POR LA TEMPERATURA?**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

SOFIA MIRANDA ROSETE



ASESORES DE TESIS:

Dr. CARLOS ROSAS VÁZQUEZ

Dr. LUIS MIGUEL BURCIAGA CIFUENTES

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD.MX., 2022



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Dedicatoria

El trabajo de esta tesis se lo dedico a mi familia que siempre ha sido mi apoyo incondicional, para mí ustedes son la razón por la cual he podido lograr todo lo que me he propuesto.

A mi mamá por siempre creer en mí, por enseñarme a no darme por vencida, por escucharme en todo momento y por darme todo su amor. Guardo en el corazón cada llamada, cada mensaje y cada película que vimos mientras estaba lejos, no pensé que pudiera sentirme tan acompañada estando tan lejos.

A mi papá por acompañarme en cada reto al que me he enfrentado, por preocuparse y cuidar de mí, por cada pequeño detalle, por sentirse orgulloso y por ser la persona que me alienta artísticamente. Atesoro desde los tiempos en los que creamos nuestro idioma propio hasta cada momento nuevo que compartimos.

A mi hermano, la persona más fuerte e inteligente que conozco, por ser mi compañero en cada una de mis locuras, por siempre ayudarme, por toda la paciencia que me ha tenido toda la vida y por guiarme en todo. No concibo mi vida sin que estés en ella, sin tu alegría, sin tu creatividad, ni sin tu soporte.

A mis abuelos que siempre han estado a mi lado, por todo su cariño, por todo su entusiasmo y por alentarme a hacer todo lo que me propongo. Agradezco tenerlos en mi vida y poder platicarles mis nuevas aventuras.

A Dunkel por pasar tantas horas a mi lado durante mis clases en línea, por siempre recibirme con tanto entusiasmo, por darme tanta paz y por alegrar mi vida.

Agradecimientos

Al Dr. Carlos Rosas Vázquez por aceptar dirigir mi tesis, por brindarme nuevos conocimientos, por su entusiasmo por intentar cosas nuevas y por siempre buscar una solución.

Al Dr. Luis Miguel Burciaga Cifuentes por aceptar ser mi co-tutor, por la paciencia y el tiempo que me dedicó para mejorar mi trabajo, por todos los consejos y por estar al pendiente a cada paso de mi proceso de titulación.

Al equipo de pulpo por todo el apoyo y la ayuda que me brindaron durante el desarrollo del experimento en Sisal. Fueron fundamentales en todo el proceso experimental, sin ustedes no habría podido con todo.

A todos los profesores del taller por toda su comprensión y por hacer posible esta aventura aun cuando parecía imposible.

A la Facultad de Ciencias por formarme y por darme la oportunidad de crecer.

Agradecimientos personales

A toda mi familia y amigos por siempre motivarme. Cada uno de ustedes me ha regalado momentos inolvidables.

A la persona que me ha acompañado toda la carrera por cada momento de felicidad, por todo su cariño y por el apoyo que me ha dado tanto en los momentos más difíciles como en los más emocionantes que he tenido.

A mis compañeras de aventura por todas las risas y por todo el amor que me han dado desde el momento que supimos que íbamos a Yucatán hasta la fecha. Fueron mi soporte durante todos esos meses en un lugar completamente nuevo y diferente. Sin ustedes hubiera sido una estancia muy solitaria, llena de dudas sin resolver.

Le agradezco a Sisal por darme una experiencia tan enriquecedora, jamás imaginé conocer personas tan bonitas que me apoyaron y que confiaron en mí. No hubiera elegido otro lugar para pasar parte de esta pandemia.

ÍNDICE

Resumen	5
Introducción.....	6
Efecto de la temperatura en el metabolismo.....	6
Canibalismo	8
Conducta de canibalismo en cefalópodos.....	9
Justificación	11
Hipótesis	12
Objetivos.....	13
Objetivo general	13
Materiales y métodos	14
Origen de organismos	14
Organismos presa	14
Organismos focales	16
Diseño experimental.....	17
Conducta	17
Metabolismo	19
Análisis estadístico.....	23
Resultados	24
Conducta	24
Metabolismo	26
Discusión.....	29
Conclusiones	34
Literatura citada	35

Resumen

El aumento de la temperatura oceánica provocada por las actividades antropogénicas está impactando de forma negativa los ecosistemas marinos. Ante esta situación, los seres vivos presentan adaptaciones en términos de adquisición, distribución y conservación de recursos energéticos. En los organismos ectotermos la temperatura fuera del óptimo puede limitar la ejecución de funciones fisiológicas y conductuales. En este estudio se evaluó el efecto de la temperatura de aclimatación en el metabolismo aeróbico y su relación con la conducta de canibalismo en juveniles de *Octopus maya*. Los individuos se mantuvieron a temperaturas de aclimatación de 24 y 30°C durante 30 días. Las conductas de canibalismo (comienzo del ataque, la duración del ataque, el fin del ataque y el número de ataques) realizadas por parte de juveniles focales hacia juveniles presa de menor tamaño y edad fueron cuantificadas. El potencial aeróbico, definido como la proporción de energía restante después de que se alcanzan los costos de mantenimiento basal de un organismo, se cuantificó a través de la medición del potencial metabólico térmico (PMT). El PMT se obtuvo a partir de la diferencia obtenida de la medición de las tasas mínima y máxima del metabolismo aeróbico de animales expuestos al 90 y 110% de la temperatura crítica máxima y mínima, respectivamente. Los resultados obtenidos muestran que la temperatura de aclimatación de 30°C provocó una disminución en la ocurrencia de la conducta caníbal debido al efecto negativo que tiene sobre los organismos (*e.g.*, desarrollo, el tamaño corporal, el peso, la eficiencia de utilización de energía y la habilidad para ejecutar funciones). Se observó que el PMT de estos organismos disminuye a temperaturas elevadas, impidiendo que los juveniles tengan suficiente energía para desplegar la conducta de caníbal. Estos resultados sugieren que el aumento de temperatura del océano causado por el calentamiento global podría repercutir negativamente en esta especie, pues los pulpos tendrían una menor energía disponible que les permita desplegar conductas energéticamente demandantes.

Introducción

Efecto de la temperatura en el metabolismo

Los animales ectotermos regulan la a temperatura corporal al intercambiar calor con su entorno, es decir, las condiciones de temperatura fuera de su organismo determinan la temperatura de su cuerpo (Hill *et al.*, 2006; Beltrán *et al.*, 2021). Los ectotermos al no ser capaces de regular su temperatura corporal son vulnerables a las fluctuaciones de temperatura (Sheridan & Brickford, 2011; Burraco *et al.*, 2020).

La temperatura es la variable más importante que afecta el desempeño metabólico y conductual de los ectotermos marinos (Angilletta *et al.*, 2002; Huey *et al.*, 2012; Seebacher *et al.*, 2015). La temperatura regula las funciones de los órganos, los procesos celulares y las reacciones bioquímicas (Somero, 2012); adicionalmente, la temperatura genera cambios permanentes en los ecosistemas, lo cual puede modificar los rangos de distribución de las especies (Jones & Cheung, 2015). En el caso de organismos ectotermos marinos, como los pulpos, la temperatura limita su tamaño y peso corporal, así como la eficiencia en el de energía en actividades demandantes; por ejemplo, limita funciones como la alimentación, el crecimiento y la reproducción, afectando su supervivencia (Pörtner & Knust, 2007; Pimentel *et al.*, 2012; Kingsolver *et al.*, 2013; Ritchie & Friesen, 2022).

La respuesta de los individuos a los cambios de temperatura depende de la ventana de tolerancia térmica específica de cada especie (Gattuso *et al.*, 2015); las variaciones térmicas fuera del óptimo (en temperaturas críticas) causan una disminución del potencial aeróbico y la aparición de la anaerobiosis parcial en los individuos (Sokolova *et al.*, 2012). Aquellos individuos que exceden estos límites presentan efectos dañinos en términos de crecimiento, comportamiento, sistema inmune, alimentación y éxito reproductivo (Field *et al.*, 2014). Estudios recientes llevados a cabo en peces de ambientes templados han mostrado que el aumento de la temperatura implica el decremento de la capacidad para transportar suficiente oxígeno a todas las células del cuerpo debido a la limitada capacidad de los sistemas circulatorio y respiratorio (Pörtner & Knust, 2007). El estrés térmico puede afectar el balance energético al aumentar la energía necesaria para mantener la homeostasis, la cual puede ejercer presión sobre los

sistemas involucrados en la adquisición, conversión y conservación de energía (Sokolova *et al.*, 2012). Gran parte de la energía que asimila un organismo es utilizada para el mantenimiento (procesos celulares, actividades sistemáticas esenciales) y tiene prioridad sobre otras actividades (crecimiento, reproducción). Otra parte se incorpora a una reserva de energía en forma de carbohidratos, proteínas y lípidos, lo cual proporciona un almacenamiento del excedente de energía. El excedente de energía en un contexto de estrés ambiental juega un papel importante en la provisión rápida que le permite a los animales resistir condiciones ambientales adversas (Sokolova *et al.*, 2012).

El potencial aeróbico es la proporción de energía restante después de que se alcanzan los costos de mantenimiento basal de un organismo, es decir, refleja la energía excedente que se puede invertir en la producción somática y en otras funciones relacionadas con el desempeño de actividades energéticamente costosas (Sokolova *et al.*, 2012). Sokolova y colaboradores (2012) propusieron una clasificación que permite reconocer el grado de estrés al cual está expuesto un organismo. Esta clasificación propone un rango óptimo donde el balance energético es positivo y la energía fisiológicamente así obtenida está disponible para la actividad, el crecimiento, el desarrollo, la reproducción y el almacenamiento. Por fuera del intervalo óptimo se encuentra el intervalo *pejus* donde el potencial aeróbico está disminuido debido a la elevación de los costos metabólicos basales y a la reducción de la capacidad aeróbica. En condiciones de estrés extremo los organismos son expuestos a un intervalo denominado *pesimus* donde el potencial aeróbico desaparece y el metabolismo anaeróbico se involucra para cubrir los costos energéticos del mantenimiento basal. Mas allá del límite *pesimus* se encuentra el límite letal donde se interrumpe la homeostasis y la supervivencia a corto plazo depende de la protección contra el estrés ambiental (Pörtner, 2002; Pörtner *et al.*, 2017).

Canibalismo

El canibalismo es una conducta que se define como la acción de matar y comer a un miembro de la misma especie (Ibáñez & Keyl, 2010). Los individuos que se alimentan de conoespecíficos obtienen beneficios nutricionales, ya que pueden proveer de una cantidad de proteínas que les permite tener la energía necesaria para sobrevivir en periodos de crisis (Polis, 1981). La conducta de canibalismo provee a los individuos ventajas competitivas y también puede ser una conducta beneficiosa para la supervivencia en periodos de escases de alimento. En general, los organismos de mayor tamaño son caníbales más voraces que los organismos de menor tamaño, lo cual indica que la conducta caníbal implica una interacción asimétrica (Polis, 1981; Claessen, 2000). El rango del tamaño de presa que un depredador puede capturar se le conoce como ventana de depredación. El tamaño mínimo de una presa que puede capturar un depredador se puede atribuir a su capacidad para detectar o retener a su presa (Persson, 1987; Lovrich & Sainte, 1997; Lundvall *et al.*, 1999) y el tamaño máximo de presa un depredador puede capturar se puede explicar por el tamaño de la boca del depredador relativa al tamaño del cuerpo de la presa (Werner, 1974; Nilsson & Brönmark, 2000), o la velocidad del depredador (Christensen, 1996). En términos de canibalismo, ésta se conoce como ventana de canibalismo (Claessen, 2000). La ventana de canibalismo permite que los organismos que adoptan el rol de caníbal sean relativamente invulnerables a morir o ser heridos por la presa durante el ataque de depredación.

La relación entre la disponibilidad de alimento y el canibalismo se puede explicar a través de dos factores. Primero, el estrés causado por la falta de alimento promueve las actividades de forrajeo, lo cual aumenta la probabilidad de tener contacto con otro individuo de la misma especie, así como la depredación intraespecífica. Segundo, este periodo donde se da un aumento de la actividad por el forrajeo deja a los organismos sin alimento y aumenta la probabilidad de optar por una conducta de canibalismo. Tercero, los depredadores expanden su dieta durante periodos de hambre o de escases de alimento (Polis, 1981). Así, el canibalismo se considera como un proceso de regulación poblacional que tiene como función otorgar una ventaja energética a los individuos caníbales en situaciones de escases de recursos y disminuye la competencia entre individuos de una misma especie. La adquisición del recurso no depende sólo de la estrategia de uno de los individuos sino de los dos individuos que están en esta interacción (Nishimura & Isoda, 2004).

Conducta de canibalismo en cefalópodos

La clase *Cephalopoda* consta de 800 especies aproximadamente (Ortiz & Ré, 2014), de las cuales todas son carnívoras y probablemente han sido depredadores activos desde su aparición en el Cámbrico tardío (Boyle & Rodhouse, 2005; Ibáñez & Keyl, 2010). Específicamente, la clase *Cephalopoda* presenta 34 especies caníbales. El canibalismo en cefalópodos está asociado con la disponibilidad de alimento, la densidad poblacional y la época reproductiva (Miranda *et al.*, 2011; Ibáñez & Keyl, 2010). Este comportamiento también está asociado con una estrategia poblacional dirigida a regular el número de individuos en condiciones ambientales adversas (Ibáñez & Keyl, 2010). Por ejemplo, en especies de calamares pelágicos, en poblaciones con alta densidad de individuos y baja productividad del ecosistema, la tasa de canibalismo incrementa (canibalismo denso-dependiente; Dawe, 2011; Ibáñez & Keyl, 2010). La conducta caníbal como un indicador de la disponibilidad de alimento se ha encontrado en diferentes especies de calamares, tales como *Loligo vulgaris*, *Illex argentinus* e *Illex illecebrosus* (Ibáñez & Keyl, 2010). El canibalismo en este caso puede proveer a los individuos mecanismos de supervivencia al reducir la competencia por los recursos limitados e incrementa el consumo *per cápita* (Polis, 1981). En distintas especies de pulpo se ha encontrado que parte de la dieta se basa en presas de su misma especie, como es el caso de *Enteroctopus megalocyatuhs* y *Octopus maorum*, especies que se alimentan principalmente de congéneres de menor tamaño, ya sean juveniles o huevos (Ibáñez & Chong, 2008). En pulpos bentónicos el periodo de crecimiento aumenta el número de encuentros entre individuos de la misma especie. Esto conduce a un comportamiento agresivo que produce la ocurrencia de canibalismo debido a la territorialidad (Ibáñez & Keyl, 2010).

Octopus maya es una especie bentónica endémica de la Península de Yucatán, que ocupa un nicho que se caracteriza por temperaturas que fluctúan entre los 21 y 26°C (Noyola *et al.*, 2013). Los estudios realizados en esta especie reportaron que temperaturas menores a 27°C son favorables para la maduración reproductiva, y que una temperatura de 23.4°C resulta óptima para el crecimiento. En esos estudios también se ha establecido que temperaturas por encima de los 31°C inhiben el desove, el desarrollo embrionario y el crecimiento de los juveniles en incubación (Noyola, 2011; Noyola *et al.*, 2013; Juárez *et al.*, 2015; Tercero *et al.*, 2015; Caamal *et al.*, 2016; Arreguín, 2019). Noyola y colaboradores

(2013) mostraron que la tolerancia térmica, entendida como la diferencia entre las temperaturas críticas máxima y mínima se reduce cuando los pulpos son aclimatados por 20 días a 30°C; esos resultados sugieren que esa temperatura tiene un efecto negativo en estos animales. *Octopus maya* se caracteriza por ser caníbal en condiciones de cultivo, hasta la fecha no se ha estudiado la influencia de la temperatura de aclimatación en el metabolismo y la expresión de conductas caníbales en esta especie.

Justificación

El cambio climático que se vive actualmente está generando un aumento de la temperatura. Se espera que la temperatura superficial del mar aumente en los próximos 100 años de 1.6 a 3.0°C en el hemisferio norte y de 3.0 a 3.9°C en el hemisferio sur (Pörtner & Knust, 2007). En contraste, en el norte del Golfo de México la temperatura superficial del mar ha disminuido durante los últimos 10 a 20 años, mientras que en la región del Caribe la temperatura ha aumentado entre 0.06 y 0.15°C en las últimas tres décadas (Lluch *et al.*, 2013). Estudios oceanográficos recientes sugieren que la corriente que alimenta la surgencia de Yucatán se está debilitando (Praetorius *et al.*, 2018) y con esta, la influencia positiva que las bajas temperaturas tienen sobre el ecosistema bentónico donde habitan los pulpos. Por esa razón se piensa que las poblaciones silvestres de *O. maya* que habitan en esta área podrían estar expuestas a cambios de temperatura del océano. Por lo que el estudio de los efectos de la temperatura a nivel metabólico y conductual en esta especie con importancia pesquera es fundamental.

Hipótesis

Si el potencial metabólico térmico de los pulpos juveniles de *O. maya* está relacionado con la capacidad de desplegar una conducta caníbal, entonces los pulpos juveniles expuestos a una temperatura inadecuada (30°C) presentaran una disminución en su capacidad de depredar a sus congéneres respecto a individuos expuestos a una temperatura óptima, debido a las limitaciones que imponen las altas temperaturas en el uso de la energía en procesos fisiológicos como la actividad, el crecimiento, el desarrollo, la reproducción y el almacenamiento.

Objetivos

Objetivo general

- Evaluar el efecto de una temperatura de aclimatación alta sobre la frecuencia de despliegue de la conducta de canibalismo por parte de pulpos juveniles de *O. maya*.

Objetivos particulares

- Evaluar el efecto de la temperatura en la frecuencia de expresión de la conducta de canibalismo en los juveniles de *O. maya*.
- Conocer los efectos de la temperatura en la tasa metabólica de rutina y en el potencial metabólico térmico de los juveniles de *O. maya* con el fin de establecer la posible relación entre la disponibilidad de energía y la conducta caníbal de estos organismos.

Materiales y métodos

Origen de organismos

Organismos presa

Los juveniles de *O. maya* (N = 36; 0.13 ± 0.04 g peso vivo) utilizados como presas se obtuvieron en el laboratorio de ecofisiología de la Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación de la Facultad de Ciencias de la UNAM, Sisal, Yucatán, México. Los animales se obtuvieron de desoves incubados en el laboratorio de hembras provenientes del medio natural. Los reproductores se capturaron en la plataforma continental adyacente a la costa de Sisal, Yucatán, mediante la técnica de gareteo. El gareteo es una técnica sustentable que consiste en colocar tanto en la popa como en la proa de una embarcación de aproximadamente 6 m de largo una jimba (o vara) de la cual cuelgan líneas con carnada (García *et al.*, 2012).

Los reproductores capturados se colocaron y mantuvieron por 10 días en estanques externos de 6 metros de diámetro para garantizar la fecundación. Durante este tiempo los animales se alimentaron con una pasta semi-húmeda una vez al día (Tercero *et al.*, 2015). Se utilizaron tubos de PVC de 4 pulgadas de diámetro como refugio. Posteriormente, las hembras se trasladaron al área de reproducción en donde se colocaron en tanques individuales de 80 L hasta el desove. Una vez ocurrido el desove, los embriones se incubaron en un sistema artificial a una temperatura de $24 \pm 0.5^{\circ}\text{C}$, y mantenidos con aireación constante hasta la eclosión. Los juveniles de 1 día de edad se colocaron en cajas individuales de 500 ml, con un tubo de PVC como refugio. El interior de las cajas contó con ventanas cubiertas con tela de 5 mm de abertura con el fin de mantener las condiciones adecuadas de calidad del agua. Las cajas se colocaron en un tanque acoplado a un sistema de recirculación con agua de mar filtrada y aireación constante. Durante el experimento, los juveniles se alimentaron dos veces al día con una pasta (mezcla de jaiba y calamar; Martínez *et al.*, 2014). Con el fin de mantener las condiciones del agua en el sistema, los restos de comida y las heces se retiraron todos los días dos veces al día mediante el uso de un sifón. El grupo de presas se separó en dos tratamientos. Un grupo se mantuvo a $24 \pm 0.5^{\circ}\text{C}$ y el otro a $30 \pm 0.5^{\circ}\text{C}$ (N = 18 en cada temperatura). La temperatura de 24°C se mantuvo utilizando un enfriador de titanio

(Ressun, China), mientras que la temperatura de 30°C se mantuvo utilizando un calentador de titanio sumergible de 1800 watts (Fig. 1).

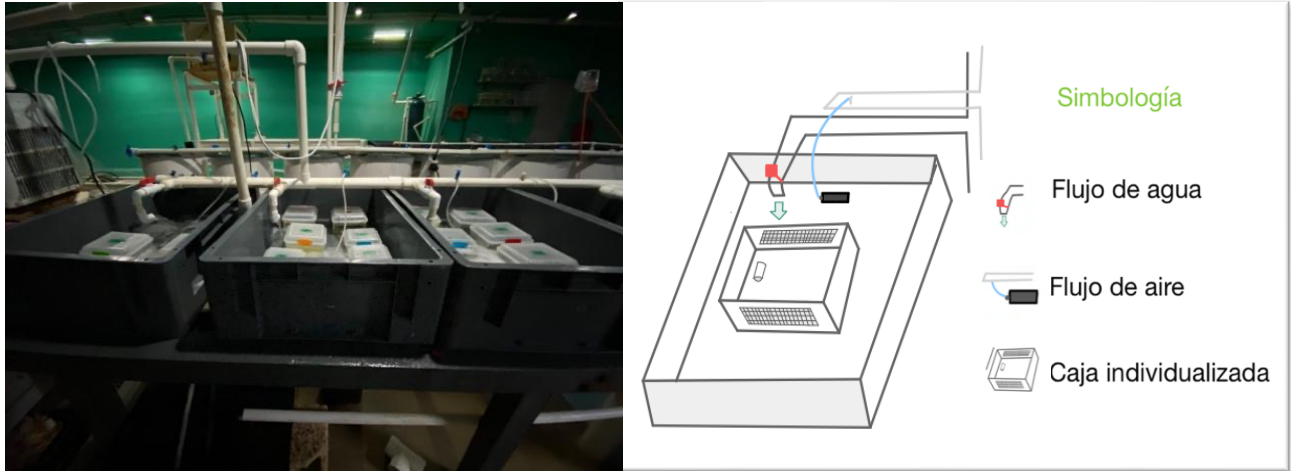


Figura 1. Sistema para el mantenimiento de los juveniles de *O. maya* que se utilizaron como presas y organismos caníbales potenciales. Nótese, los animales se mantuvieron en cajas individuales. En el panel de la derecha se muestra un diagrama del sistema.

Organismos focales

Los juveniles de *O. maya* de este grupo (N = 18) se obtuvieron de la misma manera que las presas, con la diferencia de que estos animales se mantuvieron por entre 45 y 50 días en condiciones de laboratorio hasta alcanzar un peso mayor de 1g. Estos pulpos se asignaron a dos grupos experimentales, temperaturas de aclimatación: 24°C (N = 9; 1.74 ± 1.33 g peso inicial) y 30°C (N = 9; 1.1 ± 0.47 g peso inicial). Los animales se mantuvieron en un sistema de recirculación de agua de mar que permitió mantener la temperatura dentro de una variación de 0.5°C utilizando un termorregulador TK 500 (TEKO, Italia) (Fig. 2).



Figura 2. Sistema de control de temperatura utilizado para el mantenimiento de los juveniles de *O. maya* que se utilizaron como organismos focales aclimatados a dos temperaturas (24 y 30 °C).

El periodo de aclimatación de ambos grupos, focales y presas, tuvo una duración de 30 días. La calidad del agua se monitoreó de la siguiente manera: el oxígeno y la temperatura se midieron diariamente y dos veces al día, la salinidad y el oxígeno disuelto una vez al día, el pH y los niveles de amonio (NH₃), nitrito (NO₂-1) y nitrato (NO₃) cada 10 días. Los registros se realizaron utilizando juegos de reactivos específicos (Red Sea®), un salinómetro (Atago, Japón) y un oxímetro (YSI, Pro20, USA).

Diseño experimental

Conducta

Las pruebas de conducta se realizaron al término del periodo de aclimatación. Las observaciones de los efectos de la temperatura sobre la conducta se realizaron en ambos grupos de organismos por 60 minutos. Se utilizó un tanque redondo de 22 cm de diámetro, el cual se conectó al sistema de recirculación de agua de mar filtrada donde se encontraban los pulpos focales (Fig. 3). Para las pruebas de conducta se utilizaron dos presas provenientes de la misma temperatura de aclimatación del pulpo focal. Los pulpos focales se mantuvieron en ayuno durante 12 h para incrementar su motivación para alimentarse. Las presas se acondicionaron a la arena experimental por 10 minutos antes de ser expuestas al organismo focal. Transcurridos los 10 minutos, el pulpo focal se colocó en la arena de observación. Las conductas registradas fueron: a) latencia, como el tiempo desde que el pulpo es colocado en la arena hasta que inicia el ataque hacia la presa; b) la duración del ataque, desde que el pulpo focal se dirige hacia la presa hasta su sometimiento; d) alimentación, como el tiempo en el cual el pulpo somete a su presa y comienza a alimentarse.

Las observaciones conductuales se filmaron con el fin de analizar y registrar las conductas específicas posteriormente. Las filmaciones y los registros se realizaron con el fin de no alterar a los organismos al colocar al observador y la cámara en una posición y distancia lo suficientemente alejada de la arena para evitar cualquiera perturbación hacia los organismos.



Figura 3. Tanque de 22 cm de diámetro utilizado como arena experimental para evaluar los efectos de la temperatura en el éxito de la expresión de la conducta caníbal por parte de juveniles de *O. maya*. Nótese que esta arena está conectada al sistema de aclimatación de los organismos focales.

Metabolismo

Metabolismo de rutina

La medición del metabolismo de rutina (MR) se llevó a cabo utilizando un respirómetro de flujo continuo el cual permite la medición simultánea de hasta 9 organismos (Fig. 4). Las ediciones del MR se realizaron en 5 y 7 pulpos focales provenientes de las temperaturas de aclimatación de 30 y 24°C, respectivamente. Los juveniles permanecieron en ayuno 12 horas antes de los experimentos de MR para evitar un sesgo en las mediciones de consumo de oxígeno ocasionado por los procesos digestivos. Los pulpos se colocaron dentro de cámaras respirométricas de 100 ml en donde permanecieron por 24 horas. Las cámaras se conectaron a un sistema que permitió un flujo constante de 2.67 L/h en cada cámara. Como control se utilizó una cámara respirométrica sin organismo para estimar el consumo de oxígeno asociado a la presencia de microorganismos en el agua. Los valores de consumo del control se restaron al consumo de cada individuo. Las cámaras contaron con dos sensores de oxígeno previamente calibrados a la temperatura de aclimatación de los pulpos. Se utilizaron sensores ópticos de flujo (Loligo Systems, Dinamarca) previamente calibrados en agua de mar saturada y con 0% de oxígeno y a la temperatura de aclimatación de los organismos experimentales (Fig. 4).

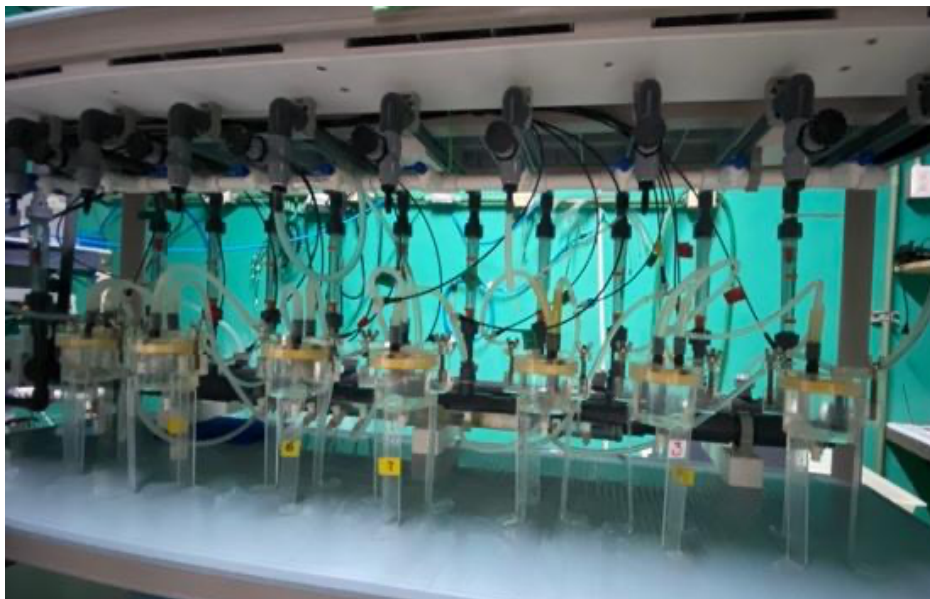


Figura 4. Cámaras respirométricas de acrílico conectadas al sistema de abasto de agua de mar con temperatura controlada y acoplado a sistemas de registro continuo del oxígeno disuelto a la entrada y salida de cada cámara.

El metabolismo de rutina (MR) se obtuvo como la diferencia entre la concentración oxígeno de entrada (O_{2e}) y salida (O_{2s}) de cada cámara experimental, multiplicada por el flujo de agua ($FL = L/h$) y dividido entre el peso húmedo del pulpo (g):

$$MR = \frac{[O_2]e - [O_2]s * FL \left(\frac{L}{h}\right)}{peso (g)}$$

Temperaturas que inducen la tasa metabólica máxima y mínima (TIMRmax y TMmin)

Las tasas metabólicas máxima (TMmax) y mínima (TMmin) se midieron utilizando el método TIMR (Paschke *et al.*, 2018). Los animales son expuestos a una temperatura que impulsa a los organismos a expresar el metabolismo máximo (TIMRmax) o mínimo (TIMRmin). La TIMRmax y la TIMRmin son obtenidas como una fracción de la temperatura crítica máxima (90%) y mínima (110%) de los organismos aclimatados a las distintas temperaturas experimentales (Tabla 1).

Tabla 1. Temperaturas críticas (TCmin y TCmax) y temperaturas que inducen la mínima y la máxima tasa metabólica (TIMRmax y TIMRmin) para los juveniles de *O. maya* aclimatados a 24 y 30°C. Datos de TCmax y TCmin tomados de Noyola *et al.*, 2013.

Temperatura de aclimatación (°C)	Temperaturas críticas (°C)		Temperaturas que inducen (°C)	
	TCmin	TCmax	TIMRmin	TIMRmax
24	13.26	33.75	14.57	30.8
30	19	36.9	20.9	32.89

La TMmax y TMmin de los individuos se midieron utilizando una cámara de 180 ml conectada en circuito cerrado a una bomba de agua. El sistema contó con un sensor óptico de oxígeno calibrado previamente a la temperatura de medición (Fig. 5). La TIMRmax se mantuvo constante utilizando un calentador de 1800 watts mientras que para mantener la TIMRmin se utilizaron dispositivos de enfriamiento elaborados con agua dulce congelada. Nueve individuos de cada temperatura de aclimatación (24 y 30°C) se utilizaron para las mediciones de TIMRmax y TIMRmin; 5 para TMmax y 4 para TMmin, respectivamente. Las mediciones de TIMRmax y TIMRmin para cada juvenil focal tuvieron una duración de 10 minutos. Las mediciones del control se hicieron con una cámara respirométrica sin organismo que sirvió para estimar el consumo de oxígeno asociado a la presencia de microorganismos que se encontraban dentro del sistema. El control tuvo la misma duración que las mediciones (10 minutos). El consumo de oxígeno obtenido del control se restó de las mediciones de TIMRmax y TIMRmin.



Figura 5. Sistema experimental de control de temperatura utilizado para la medición de TM_{max} y TM_{min} , empujando el método TIMR, en los juveniles focales de *O. maya* aclimatados a dos temperaturas.

La tasa metabólica máxima y mínima asociada a la temperatura (TM_{max} y TM_{min}) se obtuvieron de la diferencia entre la concentración de oxígeno inicial (O_{2i}) y final (O_{2f}) y del volumen real de la cámara (V_r), dividido entre el peso húmedo del pulpo (g) y expresado para un periodo de 1 h.

$$TM_{max} \text{ y } TM_{min} = \frac{O_{2i} - O_{2f} * Vr (L)}{\text{tiempo (s)} * \text{peso (g)}} * 3600$$

Las variaciones del oxígeno disuelto se midieron en la cámara respirométrica utilizando un sensor óptico como el descrito anteriormente. Los registros de concentración de oxígeno se hicieron en una computadora con el programa Witrox 4 (Loligo Systems). Las concentraciones de oxígeno se calcularon a partir de la pendiente de la relación entre la concentración de oxígeno y el tiempo (segundos).

La magnitud del potencial metabólico térmico (PMT , $mgO_2 \text{ h}^{-1} \text{ g}^{-1}$) se calculó como:

$$PMT = TM_{max} - TM_{min}$$

Análisis estadístico

El efecto de la temperatura en la conducta caníbal de juveniles focales se estimó al comparar la latencia, la duración del ataque, la alimentación y el número de ataques en ambas temperaturas de aclimatación (24 y 30°C) con pruebas independientes de *t* de *Student* y *Chi cuadrada*, respectivamente.

El efecto de la temperatura en el metabolismo de los pulpos se estimó al comparar las *TM*_{max}, *TM*_{min}, *MRB*, *MR*, y *PMT* de los pulpos focales aclimatados a 24 y 30°C con pruebas independientes de *t* de *Student*. En todos los casos, se consideró un nivel de $p= 0.05$ como límite para establecer el efecto significativo de las condiciones experimentales. Se verificó que cumplieran con los supuestos de normalidad y homocedasticidad mediante el uso de las pruebas de Shapiro y Bartlett. Los análisis se realizaron con los programas GraphPad Prism, RStudio y Statistica.

Resultados

Conducta

El tiempo de latencia de los pulpos mantenidos a 24 y 30°C fue similar (*t Student*, $t = -0.17$, $p = 0.42$; Tabla 2). El tiempo de ataque de los pulpos aclimatados a 24 y 30°C fue similar (*t Student*, $t = -1.35$, $p = 0.10$; Tabla 2). El tiempo promedio en que los pulpos atacaron a las presas varió entre 205 y 113 s (24 y 30°C respectivamente). Dos animales aclimatados a 24°C requirieron de más de 2000 s para comenzar su alimentación; esos datos se consideraron datos extremos y no se utilizaron para el cálculo del promedio (Fig. 6). Los pulpos aclimatados a 24 y 30°C tuvieron un porcentaje de ataque a las presas del 100% y 66.7%, respectivamente (*Chi cuadrada*, $\chi^2 = 0.049$, $p = 0.82$; Tabla 2).

Tabla 2. Comparación de la expresión de conductas de canibalismo en *O. maya* aclimatados a las temperaturas de 24 y 30° C. Las comparaciones se realizaron con pruebas de t. La desviación estándar se muestra en paréntesis.

	24°C	30°C	<i>t</i>	<i>p</i>
Actividad	seg	seg		
Latencia	653 (1029)	561 (1108)	-0.17	0.42
Duración del ataque	6 (4)	4 (2)	-1.35	0.10
Alimentación	205 (131)	113 (50)	-1.25	0.12
Número de ataques	9 [100%]	6 [66.7%]		
Número total	9	9		

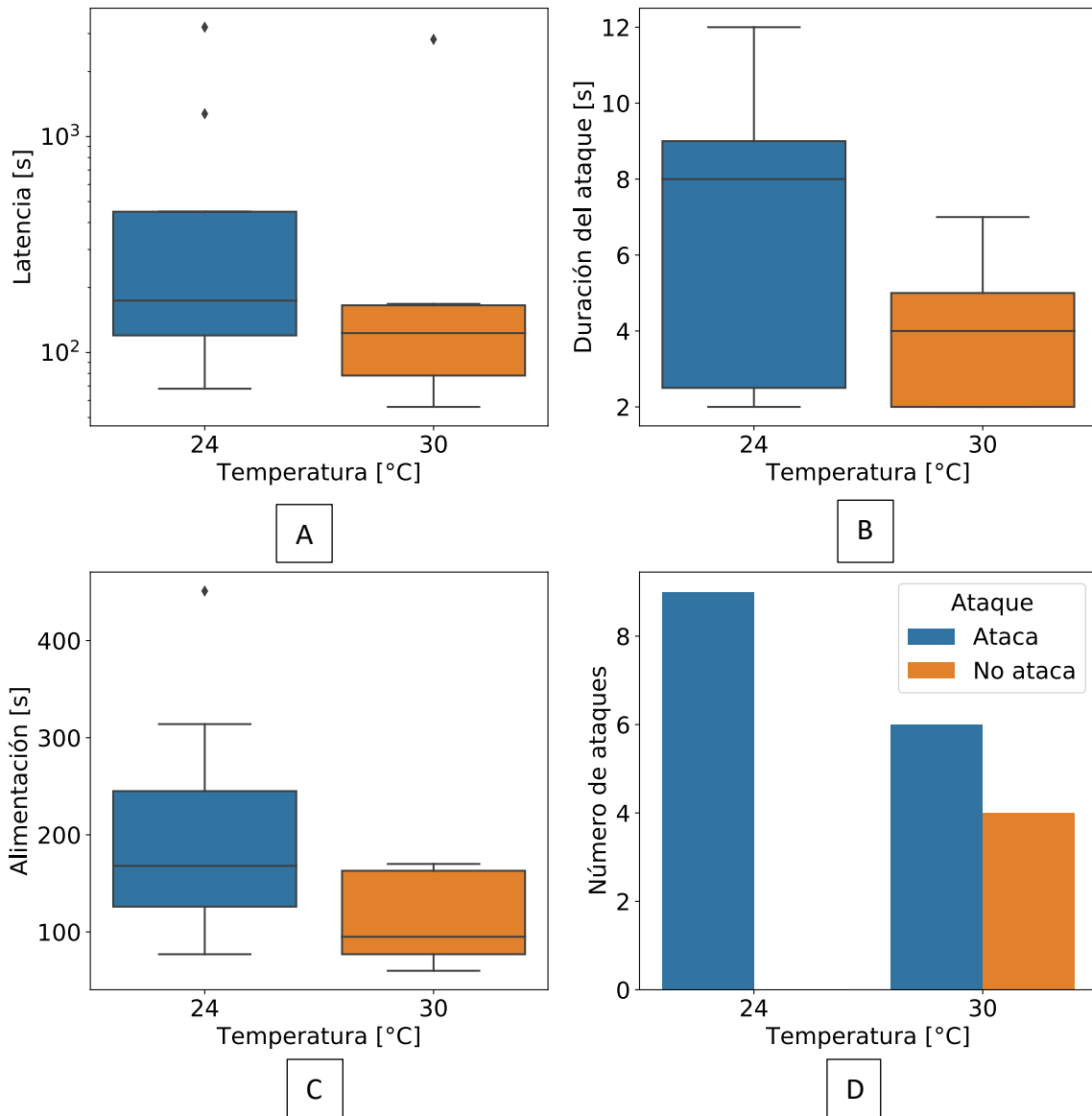


Figura 6. Conducta caníbal de juveniles de *O. maya* aclimatados a dos temperaturas. A) Tiempo de latencia, en el cual los pulpos juveniles tardaron en atacar a la presa. B) Duración del ataque. C) Tiempo de alimentación del pulpo focal a la presa. D) Número de pulpos que atacaron o no atacaron a la presa.

Metabolismo

Las tasas metabólicas MRB, MR y TM_{max} no fueron diferentes entre las dos temperaturas de aclimatación (Tabla 3). El consumo de oxígeno de los organismos aclimatados a 24°C presentó una mayor variación en el consumo de oxígeno en comparación de lo observado en los mantenidos en 30°C (Tabla 3). La tasa metabólica mínima (TM_{min}) de los pulpos aclimatados a 24°C fue menor que aquellos mantenidos a 30°C (*t Student*, $t= 4.43$, $p= 0.01$; Tabla 3). Los pulpos juveniles aclimatados a 24°C mostraron un potencial metabólico térmico (PMT) 1.4 veces mayor que el PMT de los pulpos juveniles aclimatados a 30°C (Tabla 3; Fig. 8). Los datos extremos de las tasas metabólicas medidas no se utilizaron para el cálculo del promedio.

Tabla 3. Promedios del consumo de oxígeno en juveniles de *O. maya* mantenidos a temperaturas de aclimatación de 24 y 30°C durante las mediciones de las tasas metabólicas máxima y mínima (TM_{max} y TM_{min}), metabolismo de rutina bajo (MRB), metabolismo de rutina (MR) y para el potencial metabólico térmico (PMT). La desviación estándar se muestra en paréntesis.

Tasas metabólicas	24°C	30°C	<i>t</i>	<i>p</i>
	Promedio	Promedio		
TM _{min}	0.04 (0.07 ^a)	0.12 (0.07 ^b)	4.43	0.01
TM _{max}	0.25 (0.03)	0.27 (0.06)	0.81	0.45
MRB	0.24 (0.13)	0.19 (0.06)	0.03	0.97
MR	0.34 (0.14)	0.28	0.15	0.89
PMT	0.208	0.146		

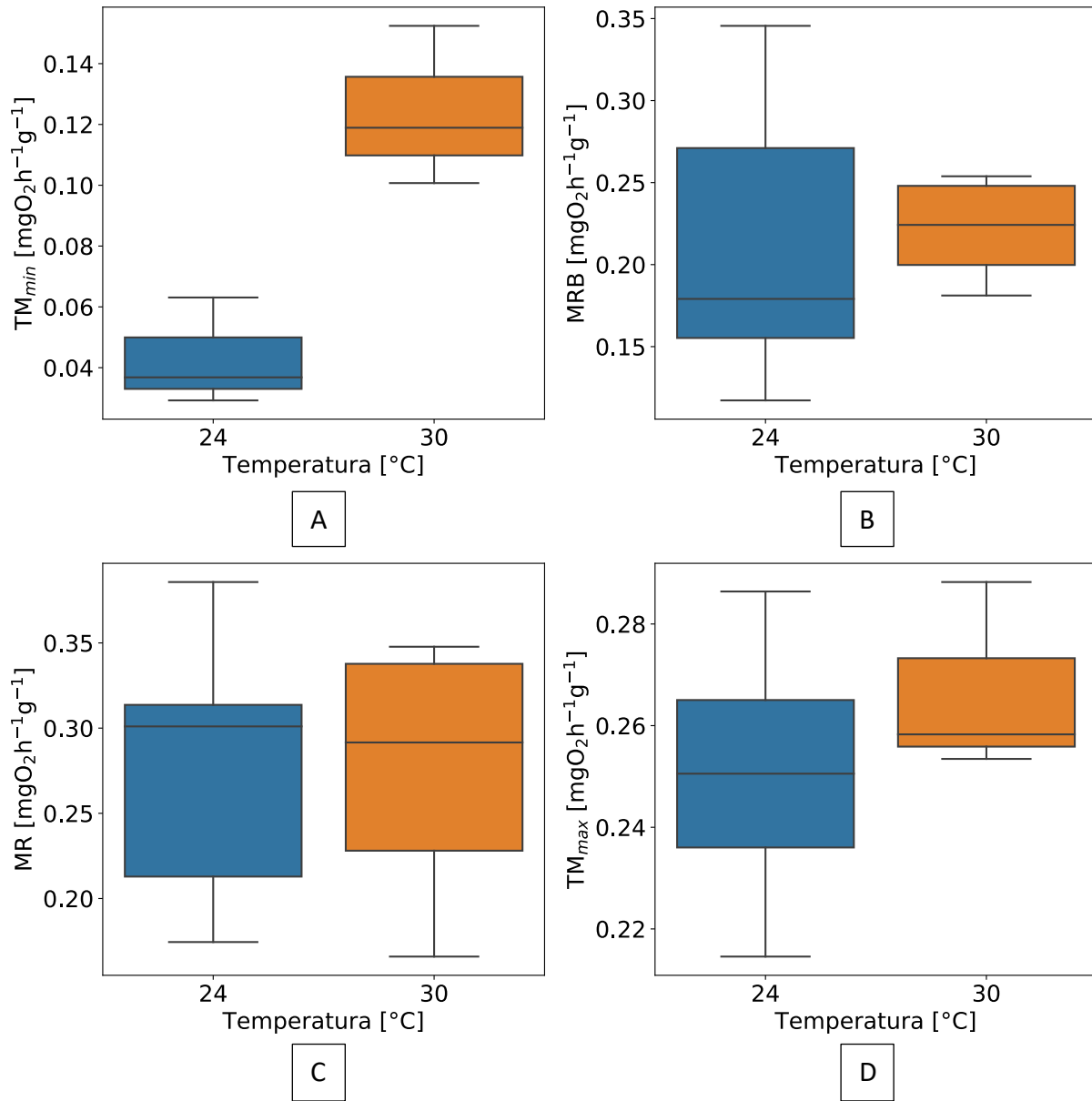


Figura 7. Consumo de oxígeno de juveniles de *O. maya* aclimatados a temperaturas de 24 y 30°C, durante las cuatro pruebas. A) TM_{min}. B) MRB. C) MR. D) TM_{max}.

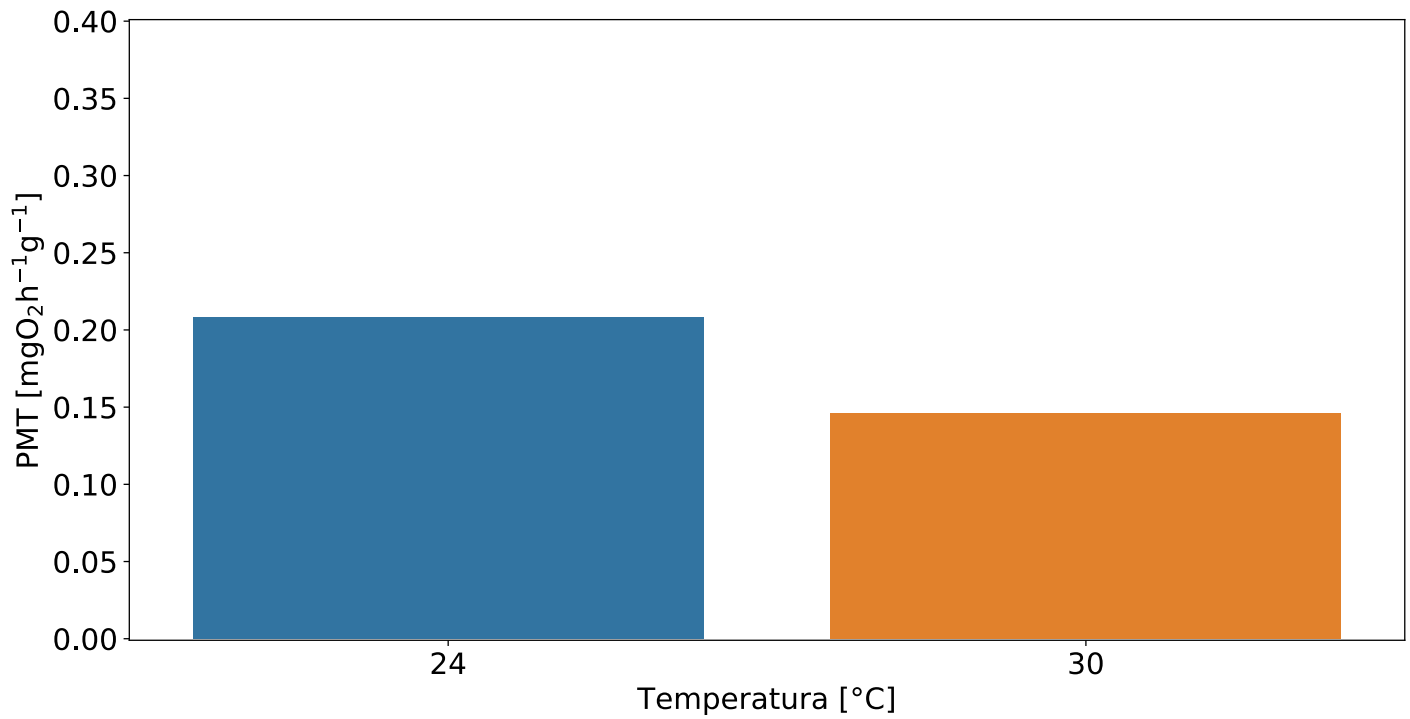


Figura 8. Potencial metabólico térmico (PMT) de los juveniles de *O.maya* aclimatados a temperaturas de 24 y 30°C. El PMT de los juveniles aclimatados a 24°C es 30% mayor al de los juveniles aclimatados a 30°C.

Discusión

El canibalismo es una conducta común en artrópodos, peces y moluscos cefalópodos (Claessen, 2000). Específicamente, el canibalismo se ha observado durante el cultivo del pulpo *Octopus maya* (Hanlon & Forsythe, 2008; Pech *et al.*, 2016), en donde los individuos matan a sus presas por estrangulamiento o por inyección de veneno a través de mordidas (Huffard & Bartick, 2015; Pech *et al.*, 2016). Las características que afectan la tasa de canibalismo durante el cultivo de animales acuáticos como *O. maya* son la densidad de individuos, la frecuencia de alimentación y la presencia de presas alternativas (Naumowicz *et al.*, 2017; Pereira *et al.*, 2017). Sin embargo, el efecto de la temperatura de aclimatación en el metabolismo y en la expresión de conductas caníbales ha sido poco estudiado. De acuerdo con Start *et al.* (2017), la tasa de canibalismo debería incrementar a temperaturas más altas (por debajo del límite de tolerancia térmico) debido a que durante las actividades de los animales, la probabilidad de encuentro y la competencia intraespecífica incrementan. Contrario a lo esperado, en este estudio se encontró que los juveniles de *O. maya* aclimatados a una temperatura relativamente alta (30°C) tendieron a realizar menos eventos de canibalismo que aquellos aclimatados a una temperatura mas baja (24°C), aunque estadísticamente no fue significativamente diferente. Estos resultados parecen ser contrarios a lo reportado en la literatura, en donde se ha encontrado que en libélulas y en el cangrejo *Portunus triberculatus* a temperaturas altas aumenta la ocurrencia de conductas caníbales (Bayne & Newell, 1983; Boyle & Rodhouse, 2005; Sniegula *et al.*, 2019). Sin embargo, es probable que la disminución de la tasa de canibalismo se deba a las consecuencias deletéreas que tienen las altas temperaturas en estos organismos. Estudios previos han demostrado que el estrés térmico que los pulpos experimentan a 30°C (Noyola *et al.*, 2013) podría afectar la conducta caníbal debido a los efectos perjudiciales causados en su fisiología como malfuncionamiento cardiovascular y neuromuscular, disminución del metabolismo aeróbico, entre otros (Olla *et al.*, 1995; Lefrancois *et al.*, 2005; Killen *et al.*, 2013; Rupia *et al.*, 2016; Meza *et al.*, 2021). En condiciones de alta temperatura, *O. maya* muestra una limitada cantidad de energía disponible para realizar actividades adicionales a las de mantenimiento, afectando el balance energético (Sokolova *et al.*, 2012) y por tanto el comportamiento caníbal.

La conducta caníbal requiere de características específicas como son detectar (señales visuales y químicas), perseguir, capturar (estructuras alimentarias) y manipular a la presa. La ocurrencia de estas características puede afectar el éxito del ataque (Colchen *et al.*, 2020). En el presente estudio no se encontraron diferencias en el tiempo de latencia, el comienzo del ataque, la duración del ataque y la alimentación entre los individuos aclimatados a 24 y 30°C, a diferencia de lo observado en otros invertebrados como libélulas y cangrejos (*P. triberculatus*) en donde la duración de los ataques incrementa con la temperatura (Gresens *et al.*, 1982; Su *et al.*, 2020). En este sentido Dell *et al.* (2014) observaron que la temperatura solamente tiene un efecto sobre la conducta de depredación cuando la presa y el depredador están aclimatados a diferentes temperaturas (asimetría térmica). En el presente estudio las diadas se aclimataron a la misma temperatura, por lo que es posible esperar que los tiempos de ataque no hayan sido diferentes debido a que la temperatura no tuvo una influencia directa en ese aspecto de la conducta tanto de las presas como de los depredadores.

La temperatura es un factor ambiental que modula el comportamiento y la fisiología de los animales (Su *et al.*, 2020; Schickele *et al.*, 2021), alterando el metabolismo respiratorio y con este los procesos que requieren de energía para su funcionamiento (Pörtner, 2010; Vázquez, 2016). Aunque la temperatura puede ejercer efectos directos sobre la condición fisiológica y conductual de los organismos ectotermos, durante el proceso de aclimatación, los animales acuáticos como los pulpos pueden poner en marcha mecanismos que les permiten mantener (o no) la homeostasis en la condición térmica a la cual son expuestos utilizando la expresión de alozimas, modificaciones en las membranas celulares y cambios fenotípicos (Somero *et al.*, 1996; Angilletta *et al.*, 2002). Los resultados obtenidos en el pusieron en evidencia que la temperatura de 30°C, al estar fuera del óptimo de *O. maya*, tuvo un efecto negativo en la energía fisiológicamente útil de los pulpos juveniles (Angilletta *et al.*, 2002; Pörtner, 2010; Noyola *et al.*, 2013; Noyola *et al.*, 2013) y por tanto en la capacidad de los animales de realizar ataques de canibalismo. En este estudio, la tasa metabólica de rutina baja (MRB) y la tasa metabólica de rutina (MR) resultaron similares en los animales mantenidos en 24 y 30°C, lo que sugiere que los pulpos mantenidos en 30°C no respondieron favorablemente a esa condición térmica ya que, de haberlo hecho deberían de haber mostrado una tasa metabólica de rutina mayor que la registrada en 24°C. Plata (2018) observó que las alteraciones metabólicas de los animales a 30°C están asociadas con la acumulación de radicales

libres y con la incapacidad de los animales de reducir sus efectos deletéreos. La acumulación de los radicales afectó el estado fisiológico general de los pulpos causando una reducción en el consumo de oxígeno. En un trabajo más reciente Meza *et al.* (2021) observaron un aumento de los radicales libres en los corazones branquiales de pulpos expuestos a 30°C, así como a una reducción del consumo de oxígeno seguido de una limitada producción de ATP debido a que no contaban con el suficiente oxígeno en las mitocondrias. Tomando en cuenta lo anterior es posible suponer que la MRB y MR relativamente bajas de los animales aclimatados a 30°C fueron el resultado de una reducción metabólica general asociada a los daños acumulados a nivel celular en los corazones (y posiblemente en otros tejidos) de esos organismos.

Aunque diversos estudios han documentado las implicaciones adaptativas de la conducta de canibalismo (regulación poblacional, acceso a alimento; Calow, 1998; Ibáñez & Keyl, 2010), la influencia del metabolismo aeróbico individual en la expresión de estas conductas ha sido poco explorado. El potencial aeróbico, la diferencia entre las tasas mínima y máxima de metabolismo aeróbico de un animal (Fry 1971; Pörtner & Farrell 2008), se han propuesto recientemente como rasgos importantes que influyen en los comportamientos y las interacciones ecológicas (Killen *et al.* 2007; Pörtner & Farrell 2008). Los animales con un amplio campo aeróbico podrían desarrollar actividades energéticamente demandantes, así como una recuperación más veloz del ejercicio anaeróbico intenso (Briffa & Sneddon 2007). Además, en los animales con un potencial aeróbico relativamente alto, el estrés térmico podría tener un efecto relativamente menor en la proporción de energía que puede ser destinada para otras tareas fisiológicas básicas (e.g., crecimiento, actividad, digestión) después del despliegue de conductas altamente demandantes (Killen *et al.*, 2014). Una manera de cuantificar el potencial aeróbico es a través del potencial metabólico térmico. El PMT es la expresión de la diferencia entre la TM_{max} y la TM_{min} , la cual permite conocer la energía potencial que los organismos pudieran desplegar en una condición térmica particular, es decir es una medida directa de la energía fisiológicamente útil. Los resultados obtenidos en el presente estudio mostraron que la temperatura tuvo un efecto sobre el PMT con los valores más altos en los individuos aclimatados a 24°C y los menores en los pulpos aclimatados a 30°C (Fig. 9). Este resultado se soporta con la hipótesis conocida, por sus siglas en inglés, como OCLTT (Oxygen and Capacity Dependent Thermal Tolerance) donde se plantea que la tolerancia térmica es determinada

por la capacidad de los sistemas circulatorio y respiratorio de llevar oxígeno a las mitocondrias y así poder producir ATP para suplir las demandas metabólicas. El PMT disminuye cuando el organismo está fuera de la temperatura óptima, lo cual se debe a la disminución en la capacidad respiratoria y circulatoria de los sistemas que suministran oxígeno a los tejidos (Pörtner & Knust, 2007; García, 2017). Por ejemplo, el PMT de los peces arrecifales (*Ostorhinchus doederleini* y *Ostorhinchus cyanosoma*; (Munday *et al.*, 2009), apogónidos (*O. cyanosoma* y *O. doederleini*) y peces damiselas (*Dascyllus anuarus*, *Chromis atripectoralis* y *Acanthochromis polyacanthus*; Nilsson *et al.*, 2009) disminuye en temperaturas desfavorables. La aclimatación en altas temperaturas puede incrementar los límites térmicos, ya que puede favorecer diferentes características fisiológicas del organismo como son: la fluidez de las membranas, la vascularización, entre otras (Angilletta *et al.*, 2002; Barua & Heckathorn, 2004). Así, en el presente estudio se observó una reducción de PMT como consecuencia de un incremento del límite térmico inferior de los individuos estudiados lo que causó una reducción de la PMT.

Existe la hipótesis de que la disminución del PMT afecta tanto la tolerancia térmica como el desempeño del organismo dentro del rango de la tolerancia térmica (Healy & Schulte, 2012). En peces y cangrejos (*Neohelice granulata*) una temperatura mayor a la óptima llega a generar una aceleración del metabolismo que impide que el organismo pueda realizar otras actividades (Nilson *et al.*, 2009; Pörtner, 2010; Pörtner *et al.*, 2017; Halal *et al.*, 2020). Probablemente, la temperatura de 30°C redujo el metabolismo de los juveniles de *O. maya*, causando que la energía disponible fuera utilizada para realizar las actividades de reparación de posibles daños, necesarios para su supervivencia (Huey & Stevenson, 1979; Huey, 1982), en lugar de invertir energía en actividades altamente demandantes, como lo es el canibalismo (Sokolova *et al.*, 2012).

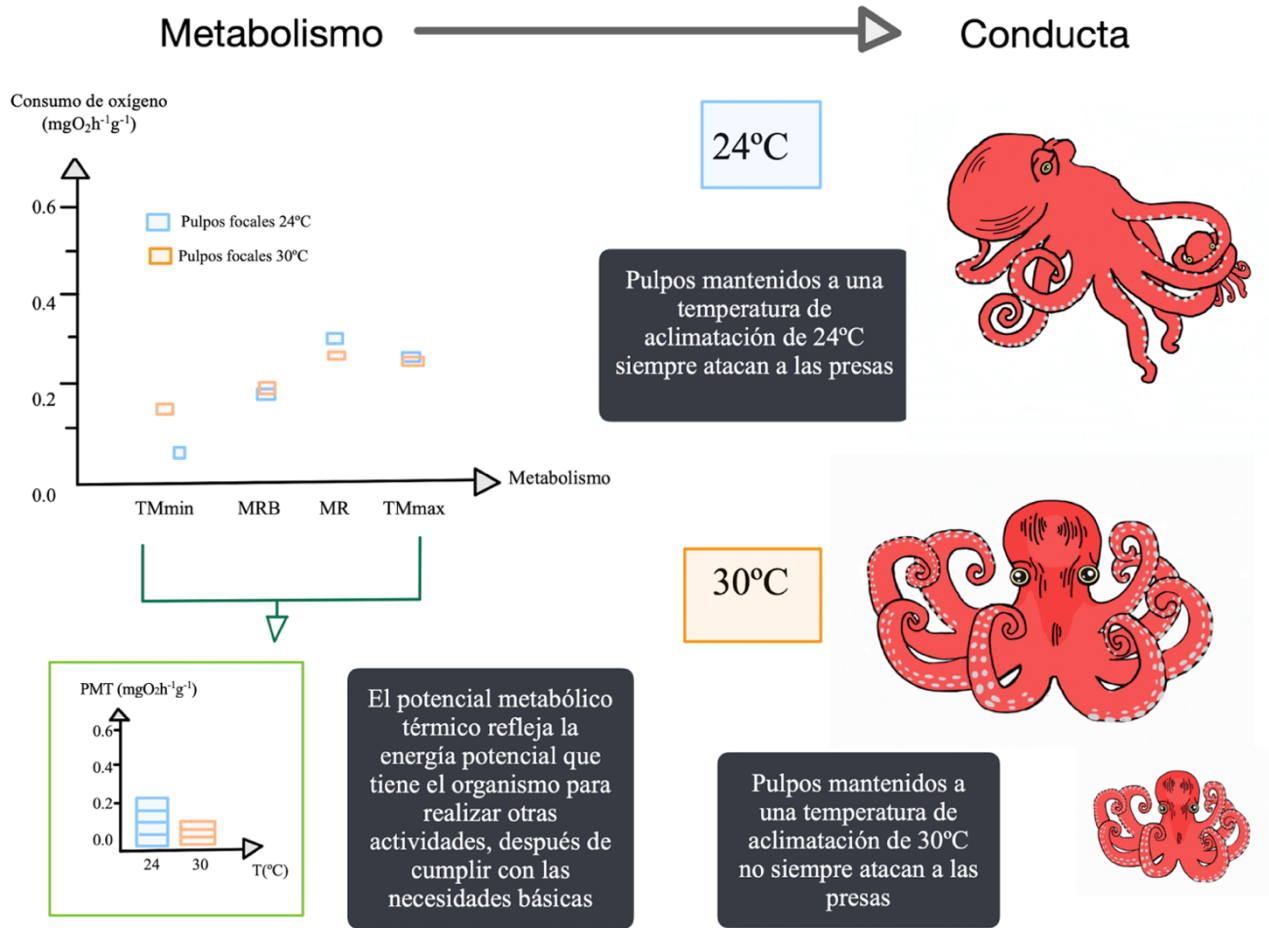


Figura 9. Representación gráfica de las respuestas metabólica y conductual de los pulpos juveniles de *O. maya* mantenidos a las dos temperaturas de aclimatación (24 y 30°C) Nótese que sólo 6 de los pulpos aclimatados a 30°C atacaron a sus presas y que mostraron un potencial metabólico térmico menor al de los animales aclimatados a 24°C. La totalidad de los animales aclimatados a la temperatura menor atacaron y exhibieron canibalismo ingiriendo a su presa.

Aunque en este estudio se evaluó la relación entre el metabolismo de los animales y la conductas desplegada en el canibalismos debido a la complejidad que tiene este comportamiento es posible pensar que estos estudios deberían de abordarse como resultado de la interacción de muchos factores, no sólo los relacionados con el metabolismo energético, sino también con factores genéticos, poblacionales (Purcell *et al.*, 2014) y neuroendocrinos (Chung & Webster, 2005), los cuales se sugiere deben de ser explorados.

Conclusiones

- Los tiempos de reacción estudiados en los juveniles de *O. maya* de ambas temperaturas de aclimatación de 24 y 30°C, durante las pruebas de conducta, no fueron diferentes. Esto indica que los individuos estudiados no presentan asimetrías térmicas que causen un cambio; la temperatura no modifica el tiempo de interacción entre la presa y el depredador en estos dos ambientes térmicos.
- La ocurrencia de la conducta caníbal en los juveniles de *O. maya* mostró diferencias entre ambas temperaturas de aclimatación, teniendo una mayor ocurrencia en lo juveniles aclimatados a 24°C (100%) con respecto a los pulpos aclimatados a 30°C (66%), lo cual pone en evidencia el efecto que tiene la temperatura de 30°C sobre los pulpos juveniles de esta especie.
- El metabolismo de los juveniles se vio afectado de manera negativa por la temperatura de aclimatación de 30°C. Todos los resultados muestran que esta temperatura genera alteraciones fisiológicas en el organismo lo que provocan que los individuos no puedan responder de la misma manera al estrés térmico que los pulpos aclimatados a 24°C.
- La disminución del PMT de los animales aclimatados a temperaturas altas podría deberse a que los juveniles de *O. maya* destinan energía disponible a procesos de mantenimiento, en lugar de actividades altamente demandantes.
- En un escenario de calentamiento global, el aumento de la temperatura oceánica podría tener repercusiones negativas en esta especie, debido a que este incremento en la temperatura genera alteraciones fisiológicas que impiden el correcto funcionamiento en el nivel metabólico, energético y conductual de los pulpos. En un escenario de calentamiento global, el aumento de la temperatura oceánica podría tener repercusiones negativas en esta especie, debido a que este incremento en la temperatura genera alteraciones fisiológicas que impiden el correcto funcionamiento en el nivel metabólico, energético y conductual de los pulpos.

Literatura citada

- Angilletta, M., Niewiarowski, P. & Navas, C. (2002). The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal of Thermal Biology*, 27(4): 249-268. [https://doi.org/10.1016/S0306-4565\(01\)00094-8](https://doi.org/10.1016/S0306-4565(01)00094-8)
- Arreguín, F. (2019). Climate change and the rise of the octopus fishery in the Campeche Banck, México. *Regional Studies in Marine Science*, 32: 1-5. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2019.100852>
- Barua, D. & Heckathorn, S. (2004). Acclimation of the temperature set-points of the heat-shock response. *Journal of Thermal Biology*, 29(3): 185-193. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2004.01.004>
- Bayne, B. & Newell, R. (1983). Physiological energetics of marine molluscs. En: *The Mollusca*. Elsevier, 407-515. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-751404-8.50017-7>
- Beltrán, I., Herculano, S., Sinervo, B. & Whiting, M. (2021). Are ectotherm brains vulnerable to global warming? *Trends in Ecology & Evolution*, 36(8): 691-699. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2021.04.009>
- Boyle, P. & Rodhouse, P. (2005). Cephalopods: Ecology and fisheries. *Blackwell Science*.
- Briffa, M. & Sneddon, L. (2007). Physiological constraints on contest behaviour. *Functional Ecology*, 21(4): 627-637. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2006.01188.x>
- Burraco, P. Orizaolam, G., Monaghan, P. & Metcalfe, N. (2020). Climate change and ageing in ectotherms *Global Change Biology*, 26: 5371-538. <https://doi.org/10.1111/gcb.15305>
- Caamal, C., Uriarte, I., Farias, A., Díaz, F., Sánchez, A., Re, D. & Rosas, C. (2016). Effects of temperature on embryo development and metabolism of *O. maya*. *Aquaculture*, 451: 156-162. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2015.09.011>

Calow, P. (1998). The Encyclopedia of ecology and environmental management. Oxford, UK: *Blackwell Science*.

Christensen, B. (1996). Predator foraging capabilities and prey antipredator behaviours: pre- versus postcapture constraints on size-dependent predator-prey interactions. *Oikos*, 76: 368-380.

Chung, J. & Webster, S. (2005). Dynamics of in vivo release of molt-inhibiting hormone and crustacean hyperglycemic hormone in the shore crab, *Carcinus maenas*. *Endocrinology*, 146(12): 5545-5551.
<https://doi.org/10.1210/en.2005-0859>

Claessen, D. (2000). Dwarfs and giants: cannibalism and competition in size-structured populations. *The American Naturalist*, 55(2): 1-19.

Colchen, T., Gisbert, E., Ledoré, Y., Teletchea, F., Fontaine, P. & Pasquet, A. (2020). Is a cannibal different from its conspecifics? A behavioural, morphological, muscular and retinal structure study with pikeperch juveniles under farming conditions. *Applied Animal Behaviour Science*, 224: 1-10.
<https://doi.org/10.1016/j.applanim.2020.104947>

Dawe, E. (2011). Length–weight relationships for short-finned squid in newfoundland and the effect of diet on condition and growth. *Transactions of the American Fisheries Society*, 117: 591-599.

Dell, A., Pawar, S. & Savage, V. (2014). Temperature dependence of trophic interactions are driven by asymmetry of species responses and foraging strategy. *Journal of Animal Ecology*, 83(1): 70-84.
<https://doi.org/10.1111/1365-2656.12081>

Field, C., Barros, V., Dokken, D., Mach, K. & Mastrandrea, M. (Eds.). (2014). Ocean systems. En *Climate Change 2014 Impacts, Adaptation, and Vulnerability* (pp. 411-484). Cambridge University Press.
<https://doi.org/10.1017/CBO9781107415379.011>

Fry, F. (1971). The effect of environmental factors on the physiology of fish. En *Fish Physiology*, Elsevier, 6: 1-98. [https://doi.org/10.1016/S1546-5098\(08\)60146-6](https://doi.org/10.1016/S1546-5098(08)60146-6)

García, A. (2017). Efecto del tiempo de exposición en el potencial adaptativo de *Octopus maya* (Voss y Solís-Ramírez, 1996) y *Callinectes sapidus* (Rathbun, 1886) a un ambiente cambiante. Tesis para obtener el grado de Maestra en Ciencias, Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología (Biología Marina), Universidad Nacional Autónoma de México. 78 pp.

García, J., López, J. & Castilla, M. (2012). Análisis de la pesquería del pulpo rojo (*Octopus maya*) Frente a la Costa de Sisal, Yucatán. *Proceedings of the 64th Gulf and Caribbean Fisheries Institute*, 501-507.

Gattuso, J., Magnan, A., Billé, R., Cheung, W., Howes, E., Joos, F., Allemand, D., Bopp, L., Cooley, S., Eakin, C., Hoegh, O., Kelly, R., Pörtner, H, Rogers, A., Baxter, J., Laffoley, D., Osborn, D., Rankovic, A., Rochette, J. & Turley, C. (2015). Contrasting futures for ocean and society from different anthropogenic CO₂ emissions scenarios. *Science*, 349(6243): 45-56. <https://doi.org/10.1126/science.aac4722>

Gresens, S., Cothran, M. & Thorp, J. (1982). The influence of temperature on the functional response of the dragonfly *Celithemis fasciata* (Odonata: Libellulidae). *Oecologia*, 53(3): 281-284. <https://doi.org/10.1007/BF00388999>

Halal, L., Ayres, B., Lima, T., Maciel, F. & Nery, L. (2020). High temperature acclimation alters the emersion behavior in the crab *Neohelice granulata*. *Journal of Thermal Biology*, 91: 1-27. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2020.102617>

Hanlon, R. & Forsythe, J. (2008). Sexual cannibalism by *Octopus cyanea* on a pacific coral reef. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 41(1): 19-28. <https://doi.org/10.1080/10236240701661123>

Healy, T. & Schulte, P. (2012). Thermal acclimation is not Necessary to maintain a wide thermal breadth of aerobic scope in the common killifish (*Fundulus heteroclitus*). *Physiological and Biochemical Zoology*, 85(2): 107-119. <https://doi.org/1.1086/664584>

Hill, R., Wyse, G. & Anderson, M. (2006). *Fisiología animal*. Panamericana.

Huey, R. (1982). Temperature, physiology, and the ecology of reptiles. En: Gans, C., Pough, F.H. (Eds.), *Biology of the Reptilia*, Vol. 12. *Academic Press*, New York, 25-74.

Huey, R. & Stevenson, R. (1979). Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: a discussion of approaches. *American Zoologist*, 19: 357-366.

Huffard, C. & Batrick, M. (2015). Wild Wunderpus photogenicus and *Octopus cyanea* employ asphyxiating 'constricting' in interactions with other octopuses. *Molluscan Research*, 35:12-16.

Ibáñez, C. & Chong, J. (2008). Feeding ecology of *Enteroctopus megalocyathus* (Cephalopoda: Octopodidae) in southern Chile. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 88(4): 793-798. <https://doi.org/10.1017/S0025315408001227>

Ibáñez, C. & Keyl, F. (2010). Cannibalism in cephalopods. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 20(1): 123-136. <https://doi.org/10.1007/s11160-009-9129-y>

Jones, M. & Cheung, W. (2015). Multi-model ensemble projections of climate change effects on global marine biodiversity. *ICES Journal of Marine Science*, 72(3): 741-752. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsu172>

Juárez, O., Galindo, C., Díaz, F., Re, D., Sánchez, A., Camaal, C. & Rosas, C. (2015). Is temperature conditioning *Octopus maya* fitness? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 467: 71-76. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2015.02.020>

Killen, S., Marras, S., Metcalfe, N., McKenzie, D. & Domenici, P. (2013). Environmental stressors alter relationships between physiology and behaviour. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(11): 651-658. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.05.005>

Killen, S., Mitchell, M., Rummer, J., Chivers, D., Ferrari, M., Meekan, M. & McCormick, M. (2014). Aerobic scope predicts dominance during early life in a tropical damselfish. *Functional Ecology*, 28(6): 1367-1376. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12296>

Killen, S., Costa, I., Brown, J. & Gamperl, A. (2007). Little left in the tank: Metabolic scaling in marine teleosts and its implications for aerobic scope. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1608): 431-438. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3741>

Kingsolver, J., Diamond, S. & Buckley, L. (2013). Heat stress and the fitness consequences of climate change for terrestrial ectotherms. *Functional Ecology*, 27: 1415-1423. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12145>

Lefrancois, C., Shingles, A. & Domenici, P. (2005). The effect of hypoxia on locomotor performance and behavior during escape in *Liza aurata*. *Journal of Fish Biology*, 67: 1711-1729.

Lovrich, G. & Sainte, B. (1997). Cannibalism in the snow crab, *Chionoecetes opilio* (*O. fabricius*) (Brachyura: Majidae), and its potential importance to recruitment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 211: 225-245.

Lluch, S., Tripp, M., Lluch, D., Bautista, J., Lluch, D., Verbesselt, J. & Herrera, H. (2013). Recent trends in sea surface temperature off Mexico. *Atmósfera*, 26(4): 537-546. [https://doi.org/10.1016/S0187-6236\(13\)71094-4](https://doi.org/10.1016/S0187-6236(13)71094-4)

Lundvall, D., Svanbäck, R., Persson, L. & Byström, P. (1999). Size-dependent predation in piscivores: interactions between predator foraging and prey avoidance abilities. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 56: 1285-1292.

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

Meza, A., Trejo, I., Piu, M., Caamal, C., Rodríguez, G., Díaz, F., Re, A., Galindo, C. & Rosas, C. (2021). Why high temperatures limit reproduction in cephalopods? The case of *Octopus maya*. *Aquaculture Research*, DOI: 10.1111/are.15387.

Miranda, R., Espinoza, V., Dörner, J., Farías, A. & Uriarte, I. (2011). Sibling cannibalism on the small octopus *Robsonella fontaniana* (d'Orbigny, 1834) paralarvae. *Marine Biology Research*, 7(8): 746-756. <https://doi.org/10.1080/17451000.2011.596543>

Munday, P., Crawley, N. & Nilsson, G. (2009). Interacting effects of elevated temperature and ocean acidification on the aerobic performance of coral reef fishes. *Marine Ecology Progress Series*, 388: 235-242. <https://doi.org/10.3354/meps08137>

Naumowicz, K., Pajdak, J., Terech, E. & Szarek, J. (2017). Intracohort cannibalism and methods for its mitigation in cultured freshwater fish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 27(1): 193-208. <https://doi.org/10.1007/s11160-017-9465-2>

Nilsson, G., Crawley, N., Lunde, I. & Munday, P. (2009). Elevated temperature reduces the respiratory scope of coral reef fishes. *Global Change Biology*, 15(6): 1405-1412. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01767.x>

Nilsson, P. & Brönmark, C. (2000). Prey vulnerability to a gape-size limited predator: behavioural and morphological impacts on northern pike piscivory. *Oikos*, 88: 549–546.

Nishimura, K. & Isoda, Y. (2004). Evolution of cannibalism: Referring to costs of cannibalism. *Journal of Theoretical Biology*, 226(3): 293-302. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2003.09.007>

Noyola, J. (2011). Efecto de la temperatura de aclimatación en la capacidad térmica y el balance energético de juveniles tempranos de *Octopus maya*. Tesis para obtener el grado de Maestro en Ciencias, Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. 136 pp.

Noyola, J., Caamal, C., Díaz, F., Re, D., Sánchez, A. & Rosas, C. (2013). Thermopreference, tolerance and metabolic rate of early stages juvenile *Octopus maya* acclimated to different temperatures. *Journal of Thermal Biology*, 38(1): 14-19. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2012.09.001>

Noyola, J., M., Caamal, C., Noreña, E., Díaz, F., Re, D., Sánchez, A. & Rosas, C. (2013). Effect of temperature on energetic balance and fatty acid composition of early juveniles of *Octopus maya*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 445: 156-165. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2013.04.008>

Olla, B., Davis, M. & Schreck, C. (1995). Stress-induced impairment of predator evasion and non-predator mortality in Pacific salmon. *Aquaculture Research*, 26: 393-398.

Ortiz, N. & Ré, M. (2014). *Cephalopoda*. En: Calcagno, J. (Ed.), *Los Invertebrados Marinos* (pp. 173-191). Vazquez Mazzini Editores.

Paschke, K., Agüero, J., Gebauer, P., Díaz, F., Mascaró, M., López, E., Re, D., Caamal, C., Tremblay, N., Pörtner, H. & 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*, 9: 1-24. <https://doi.org/10.3389/fphys.2018.01438>

Pech, D., Cruz, H., Canche, C., Campos, G., García, E., Mascaró, M., Rosas, C., Chávez, D. & Rodríguez, S. (2016). Chemical tools of *Octopus maya* during crab predation are also active on conspecifics. *PLOS ONE*, 11(2): 1-22.

Pereira, L., Agostinho, A. & Winemiller, K. (2017). Revisiting cannibalism in fishes. *Reviews in fish biology and fisheries*, 27(3): 499-513.

Persson, L. (1987). The effects of resource availability and distribution on size class interactions in perch, *Perca fluviatilis*. *Oikos*, 48:148-160.

Pimentel, M., Trübenbach, K., Faleiro, F., Boavida, J., Repolho, T. & Rosa, R. (2012). Impact of ocean warming on the early ontogeny of cephalopods: A metabolic approach. *Marine Biology*, 159(9): 2051-2059. <https://doi.org/10.1007/s00227-012-1991-9>

Plata, A. (2019) Influencia de la temperatura en el metabolismo y su relación con la producción de radicales libres de oxígeno en juveniles *Octopus maya* sometidos a 30°C por un periodo determinado. Tesis profesional, Facultad de Medicina Veterinaria y zootecnia, Universidad Nacional Autónoma de México. 65 pp.

Polis, G. (1981). The evolution and dynamics of intraspecific predation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 12(1): 225-251. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.12.110181.001301>

Pörtner, H. (2002). Climate variations and the physiological basis of temperature dependent biogeography: Systemic to molecular hierarchy of thermal tolerance in animals. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 132(4): 739-761. [https://doi.org/10.1016/S1095-6433\(02\)00045-4](https://doi.org/10.1016/S1095-6433(02)00045-4)

Pörtner, H. & Knust, R. (2007). Climate change affects marine fishes through the oxygen limitation of thermal tolerance. *Science*, 315(5808): 95-97. <https://doi.org/10.1126/science.1135471>

Pörtner, H. & Farrell, A. (2008) Ecology physiology and climate change. *Science*, 322: 690-692.
<http://dx.doi.org/10.1126/science.1163156>

Pörtner, H. (2010). Oxygen- and capacity-limitation of thermal tolerance: A matrix for integrating climate-related stressor effects in marine ecosystems. *Journal of Experimental Biology*, 213(6): 881-893.
<https://doi.org/10.1242/jeb.037523>

Pörtner, H., Bock, C. & Mark, F. (2017). Oxygen- and capacity-limited thermal tolerance: Bridging ecology and physiology. *Journal of Experimental Biology*, 220(15): 2685-2696.
<https://doi.org/10.1242/jeb.134585>

Praetorius, S., Rugenstein, M., Persad, G. & Caldeira, K. (2018). Global and Arctic climate sensitivity enhanced by changes in North Pacific heat flux. *Nature Communications*, 9(1): 1-12.
<https://doi.org/10.1038/s41467-018-05337-8>

Purcell, J., Brelsford, A., Wurm, Y., Perrin, N. & Chapuisat, M. (2014). Convergent genetic architecture underlies social organization in ants. *Current Biology*, 24(22): 2728-2732.

Ritchie, D. & Friesen, R. (2022). Invited review: Thermal effects on oxidative stress in vertebrate ectotherms, *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 263: 1095-6433. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2021.111082>

Rupia, E., Binning, S, Roche, D. & Lu, W. (2016). Fight-flight or freeze-hide? Personality and metabolic phenotype mediate physiological defence responses in flatfish. *Journal of Animal Ecology*, 85(4): 927-937. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12524>

Sheridan, J. & Bickford, D. (2011). Shrinking body size as an ecological response to climate change. *Nature Climate Change*, 1: 401-406.

Schickele, A., Francour, P. & Raybaud, V. (2021). European cephalopods distribution under climate-change scenarios. *Scientific Reports*, 11(1): 1-12. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-83457-w>

Sniegula, S., Golab, M. & Johansson, F. (2019). Size-mediated priority and temperature effects on intra-cohort competition and cannibalism in a damselfly. *Journal of Animal Ecology*, 88(4): 637-648. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12947>

Sokolova, I., Frederich, M., Bagwe, R., Lannig, G. & Sukhotin, A. (2012). Energy homeostasis as an integrative tool for assessing limits of environmental stress tolerance in aquatic invertebrates. *Marine Environmental Research*, 79: 1-15. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2012.04.003>

Somero, G. (2012). The physiology of global Change: Linking patterns to mechanisms. *Annual Review of Marine Science*, 4(1): 39-61. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-120710-100935>

Somero, G., Dahlhoff, E. & Lin, J. (1996). Stenotherms and eurytherms: mechanisms establishing thermal optima and tolerance ranges. In: Johnston, I.A., Bennett, A.F. (Eds.), *Animals and Temperature*. Cambridge University Press, Cambridge, 53-78.

Start, D., Kirk, D., Shea, D. & Gilbert, B. (2017). Cannibalism by damselflies increases with rising temperature. *Biology letters*, 13(5): 1-4.

Su, X., Liu, J., Wang, F., Wang, Q., Zhang, D., Zhu, B. & Liu, D. (2020). Effect of temperature on agonistic behavior and energy metabolism of the swimming crab (*Portunus trituberculatus*). *Aquaculture*, 516: 734-573. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2019.734573>

Tercero, J., Rosas, C., Mascaró, M., Poot, G., Domingues, P., Noreña, E., Caamal, C., Pascual, C., Estefanell, J. & Gallardo, P. (2015). Effects of parental diets supplemented with different lipid sources on *Octopus maya* embryo and hatching quality. *Aquaculture*, 448: 234-242.
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2015.05.023>

Vázquez, D. (2016). Efecto del incremento de la temperatura en el desarrollo y estado fisiológico de embriones de *Octopus maya* (Voss & Solís Ramírez, 1966) y *Octopus vulgaris Cuvier*, 1797. UNAM.

Werner, E. (1974). The fish size, prey size, handling time relation in several sunfishes and some implications. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 31: 1531-1536.