



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

Termorregulación de algunas presas y depredadores de *Octopus maya*

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

PRESENTA:  
Javier Noyola Regil

**TUTORES PRINCIPALES**

Dr. Carlos Rosas Vázquez, UMDI UNAM Sisal, Yucatán

Dra. Gabriela Rodríguez Fuentes UMDI UNAM Sisal, Yucatán

Dr. Fernando Díaz Herrera, Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología

**MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR**

Dr. Manuel Miranda Anaya, Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación  
Juriquilla, Querétaro

Dra. Ruth Cecilia Vanegas Pérez, Facultad de Ciencias, UNAM

MÉXICO, D. F. JUNIO 2015



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.

TERMORREGULACIÓN DE ALGUNAS PRESAS Y DEPREDADORES DE *OCTOPUS*  
MAYA

# TESIS

Que para obtener el grado académico de

**Maestro en ciencias**

(BIOLOGÍA MARINA)

PRESENTA

JAVIER NOYOLA REGIL

Director de tesis: Carlos Rosas Vázquez

Comité tutorial: Fernando Díaz Herrera

Gabriela Rodríguez Fuentes

Manuel Miranda Anaya

Ruth Cecilia Vanegas Perez

México 2015

Este trabajo fue realizado en la Unidad Multidisciplinaria de docencia e Investigación, Facultad de Ciencias UNAM, Sisal Yucatán, bajo la dirección del Dr. Carlos Rosas Vázquez. La tesis fue parcialmente financiada con el apoyo financiero de las siguientes agencias:

1. **Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología de México en su programa de Ciencia Básica 2010-01, 150810, Proyecto “Los procesos fisiológicos, bioquímicos y genéticos involucrados en el mantenimiento de la homeostasis del pulpo *Octopus maya*”** bajo la responsabilidad del Dr. Carlos Rosas Vázquez

2. **Universidad Nacional Autónoma de México, programa PAPIIT - IN 212012 “Tolerancia y preferencia térmicas de tres especies con distribución geográfica y rasgos fisiológicos contrastantes: *Octopus maya*, *Hippocampus erectus* y *Panulirus argus*.”** bajo la responsabilidad del Dr. Carlos Rosas Vázquez

## Termorregulación de algunas presas y depredadores de *Octopus maya*

### Introducción

El hábitat de *Octopus maya* es la plataforma de Yucatán, la cual incluye sitios rocosos, bancos de arena y algunos arrecifes (Solís, 1962). En esta zona ocurren diversas masas de agua que interactúan gracias a las características morfológicas del sitio (plano y somero) y a su ubicación geográfica (entre el mar Caribe y el Golfo de México). En la región este de la plataforma de Yucatán se presenta una surgencia que permite que el agua sub-superficial subtropical del Caribe (a una profundidad de 150 a 200 metros) ingrese a la plataforma de Yucatán con aguas con temperaturas que varían de entre 16 a 22 °C. Esta masa de agua fría, además de servir como un control externo a la temperatura del agua de la plataforma, transporta nutrientes que son utilizados por los productores primarios de la zona. El control de la temperatura que ejerce esta surgencia tiene un efecto muy fuerte en la distribución y ecología de los organismos que habitan la plataforma, entre ellos *Octopus maya* (Enriquez, *et. al*, 2011).

La llamada corriente de Yucatán (Enriquez *et.al* 2010) modula de manera importante a las demás corrientes que ocurren en la plataforma de Yucatán. La dirección que tome la corriente (noroeste, norte o noreste a través del canal de Yucatán), así como su intensidad, tienen una influencia directa sobre las corrientes de la zona y consecuentemente sobre los procesos de dispersión. Cuando esta corriente es bloqueada por corrientes procedentes del norte de Cuba, se mueve hacia el oeste, mejorando la circulación en la plataforma y promoviendo la rápida dispersión de organismos planctónicos como algas rojas (Enriquez, *et al.*, 2011).

Los patrones de circulación de las aguas que bañan la plataforma continental de la Península de Yucatán (PY) varían estacionalmente; en el verano predominan las masas de agua mezcladas con un alto porcentaje de contenido de aguas profundas, lo cual favorece la aparición de surgencias o afloramientos (Arreguín-Sánchez *et al.* 1997a). Estudios recientes han demostrado que esa surgencia afecta la región oriental

de la PY, inundándola con pulsos de agua relativamente fría la cual mantiene una temperatura menor a los 23°C a 4m de profundidad y en un amplio sector de la plataforma continental adyacente a la PY (Enriquez *et al.*, 2013). Esta característica hace que la región oriental de la PY una zona en donde la temperatura del hábitat bentónico donde habita *O. maya* mantenga una temperatura relativamente baja en verano, la cual favorece el crecimiento y desarrollo de esta especie y ha sido reflejado en las relativamente bajas temperaturas seleccionadas por la especie cuando se le ha colocado en un gradiente térmico horizontal (Noyola *et al.*, 2012 a y b).

La península de Yucatán (PY), como sitio de transición entre el Mar Caribe y el Golfo de México, y la vasta plataforma continental que le sigue se encuentran dentro del área más afectada en términos de cambios de temperatura y corrientes según el reporte del Panel intergubernamental sobre cambio climático (IPCC por sus siglas en inglés) (2013). Es precisamente en esta zona que habita el pulpo *Octopus maya*, especie que sostiene una de las pesquerías de cefalópodos más importantes del continente con una producción que oscila entre las 10 y las 20 mil Ton anuales (Instituto Nacional de la Pesca 2012), así como varias de sus presas y depredadores.

La temperatura juega un papel fundamental en la fisiología (Cerezo y García 2005; Melzner *et al.* 2006, Madeira *et al.* 2012), biología reproductiva (Sato *et al.* 2009), alimentación (Quintela y Andrade 2002, Katsanevakis *et al.* 2005a), desarrollo embrionario (Palmelegiano y D'apote 1983, D'Aniello *et al.* 1989, Caveriviere *et al.* 1999), crecimiento (Durholtz y Lipinski 2000, Forsythe *et al.* 2001, Aguado y García 2002), estacionalidad (Domingues *et al.* 2002, Leporati *et al.* 2006) y distribución (Pörtner *et al.* 2007, Bazzino *et al.* 2010, Eme *et al.* 2009, Sokolova *et al.* 2012) de los ectotermos marinos. La temperatura es una variable de suma importancia para los ectotermos acuáticos debido a que estos animales no regulan de forma fisiológica su temperatura corporal, la cual sigue más bien las variaciones de la temperatura ambiental. De este modo, estos organismos están obligados a regular su temperatura de forma conductual. Por estas razones es de esperarse que en un escenario de cambio ambiental en el cual la temperatura aumente, la distribución y relaciones entre estas especies se vea modificada de manera importante. De particular interés son las

especies tropicales, de las cuales el conocimiento es relativamente escaso y que además probablemente viven cerca de su temperatura crítica máxima (Somero, 2010).

En los años recientes se ha puesto énfasis en el hecho de que la temperatura del agua en los océanos se ha incrementado como consecuencia de las actividades humanas. Aunque los modelos predicen que los mayores cambios ocurrirán en latitudes subtropicales y templadas más que en los trópicos, se espera que los límites máximos y mínimos anuales promedio cambien a nivel global en una escala diaria, estacional o interanual. De hecho el grupo 1 del IPCC (2013) ha establecido:

1. Que el calentamiento oceánico más acusado se producirá en la superficie en las regiones tropicales y subtropicales del hemisferio norte. El calentamiento más pronunciado a mayor profundidad se producirá en el océano Austral (nivel de confianza alto). Las mejores estimaciones indican que, al final del siglo XXI, el calentamiento del océano en los primeros 100 metros de profundidad será de aproximadamente entre 0.6°C y 2.0°C;

2. Es muy probable que la circulación de renuevo meridional del Atlántico se debilite durante el siglo XXI. Las mejores estimaciones promedio para la reducción son del 11% (1% a 24%) y del 34% (12% a 54%). Es probable que cerca del año 2050 se produzca un cierto debilitamiento de la circulación, pero puede que haya algunos decenios en los que la circulación se intensifique debido a la larga variabilidad interna natural.

3. Es muy improbable que la circulación de renuevo meridional del Atlántico sufra una transición más abrupta o caída más pronunciada en el siglo XXI para los escenarios considerados. Existe un nivel de confianza bajo en la evaluación de la evolución de esa circulación más allá del siglo XXI, debido al reducido número de análisis realizados y a los resultados equívocos obtenidos. No obstante, no se puede excluir que disminuya la circulación después del siglo XXI en caso de un calentamiento muy sostenido.

Así, por el aumento en las oscilaciones de la temperatura en escala diaria, estacional o interanual, el escenario general establece que tanto en tierra como en las zonas costeras es altamente probable que la temperatura aumente, cambiando los escenarios a los cuales los organismos marinos costeros se han adaptado.

La temperatura de aclimatación de los ectotermos acuáticos afecta de forma directa su tolerancia y preferencia térmica (Ziegeweid *et.al.* 2008, Somero 2010, Reynolds y Casterlin, 1979). Desde los trabajos pioneros de Fry (1947) se han realizado una gran cantidad de investigaciones dedicadas a establecer la ventana térmica de animales acuáticos (Fry 1947; Brett 1971; Beitinger and Fitzpatrick 1979; Brett 1979; Reynolds and Casterlin 1979; Beitinger and Bennet 2000; Beitinger *et al.* 2000). Una síntesis de esos trabajos fue realizada por Reynolds y Casterlin (1979) quienes colocaron, en un solo lugar, todos los elementos que determinan la ventana térmica de un organismo. Dentro de la ventana térmica, estos autores incluyeron al polígono térmico (área total de la ventana térmica dada en °C<sup>2</sup>) de una especie, el cual está determinado por los límites establecidos al determinar la temperatura crítica máxima (TC<sub>max</sub>) y crítica mínima (TC<sub>min</sub>) para individuos aclimatados a diferentes temperaturas (Beitinger y Bennett 2000, Hernández y Bückle 2002, Manush *et.al* 2004, Kumlu *et.al* 2010) (Fig. 1). El polígono o ventana proporciona información sobre las capacidades fisiológicas, distribución y biogeografía de una especie (Pörtner *et.al* 2007). La ventana térmica permite comparar la tolerancia y capacidad adaptativa de distintas especies en relación a su distribución y hábitat. De esta forma, por ejemplo, es de esperar que la ventana y tolerancia térmica de un animal intermareal (ambiente muy variable en cuanto a temperatura) sea significativamente mayor que la de un animal que vive en un ambiente relativamente estable (Eme *et al.* 2009).

Los ectotermos marinos con capacidad de movimiento evitan temperaturas extremas (superiores e inferiores), tendiendo a permanecer en un intervalo estrecho de temperaturas. Este intervalo estará siempre determinado por la historia térmica (aclimatación) y evolutiva de cada organismo. El intervalo de temperaturas resultantes elegidas en la mayor parte del tiempo se define operacionalmente como la temperatura preferida o preferéndum térmico (Fig. 1). Generalmente, esta zona de preferencia térmica se caracteriza utilizando alguna medida de tendencia central, como el promedio y su correspondiente dispersión. Se sabe con certeza que la preferencia térmica y temperaturas críticas agudas (a corto plazo, normalmente dentro de un máximo de las primeras 2 horas o menos después de la entrada al gradiente térmico) está fuertemente determinada por la aclimatación previa (Fig. 1). Sin embargo, si los animales



permanecen por un periodo más largo dentro de un gradiente de temperaturas, “gravitarán” eventualmente a la temperatura preferida por la especie como conjunto y ya sin influencia de la temperatura de aclimatación (Reynolds, *et.al.* 1979).

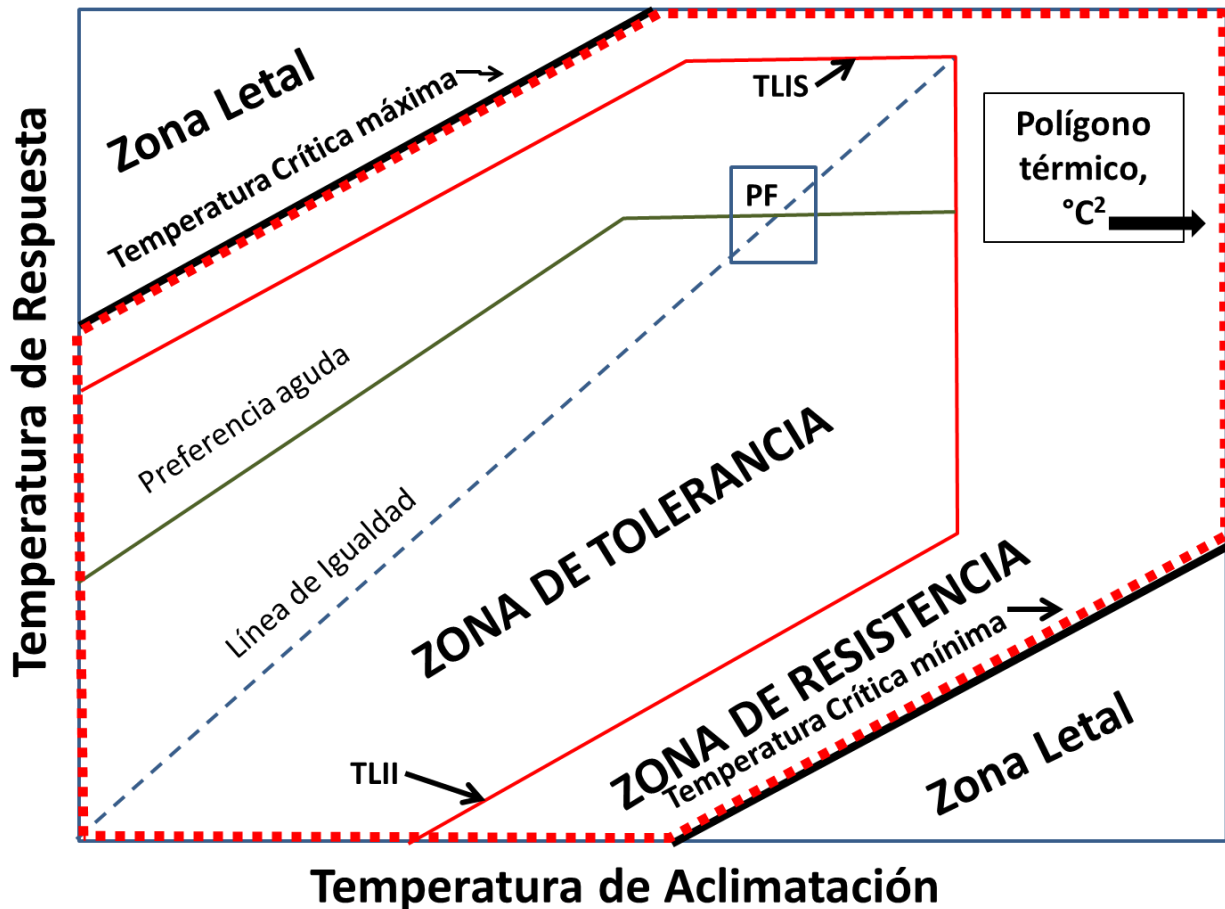


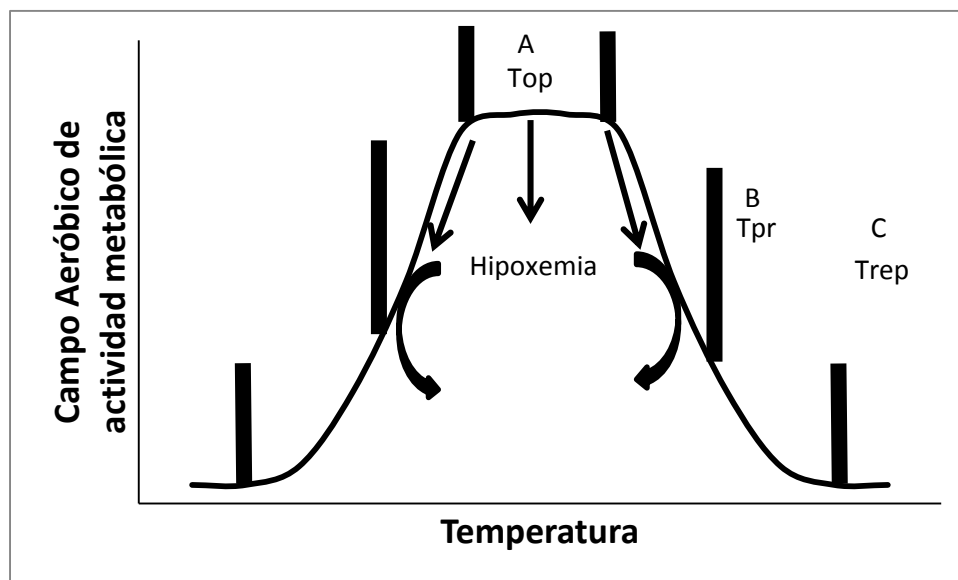
Figura. 1. Polígono térmico propuesto como modelo conceptual para definir la tolerancia térmica de organismos ectotermos y que es el resultado de décadas de investigaciones sobre la tolerancia térmica de animales acuáticos (Tomado de Reynolds y Casterlin 1979). De acuerdo con este concepto, el polígono térmico queda comprendido como una zona en donde la temperatura de aclimatación determina los límites de la zona de resistencia y puede expresarse como un área comprendida entre las temperaturas de respuesta y las temperaturas de aclimatación. Por fuera de ese intervalo los organismos entrarían en la zona letal. Hacia el interior de la ventana térmica se encuentra la zona de tolerancia, la cual está enmarcada por la temperatura letal insipiente superior (TLIS) y la inferior (TLII). Dentro de la zona de tolerancia se encuentran las temperaturas preferidas, las cuales permiten identificar, en su cruce con la línea de igualdad o isoterma, la temperatura final preferida (PF), la cual se propone coincide con un valor teórico en el cual las funciones fisiológicas deberían ser óptimas.

Desde otro punto de vista, y como producto de los estudios realizados en la última década, se han propuesto una serie de hipótesis que explican los mecanismos biológicos involucrados en la tolerancia térmica de los organismos marinos ectotermos

(Gillooly *et al.* 2001; Gillooly *et al.* 2002; Pörtner 2010; Clark *et al.* 2013). Entre éstas, la hipótesis que establece que la tolerancia térmica es limitada por la capacidad de los organismos de llevar suficiente oxígeno a las mitocondrias cuando se incrementan las demandas de energía como consecuencia del aumento en la temperatura (Pörtner 2001; Pörtner 2002; Pörtner 2010) ha sido la más aceptada (Stillman y Somero 2000; Somero 2010; Giomi y Pörtner 2013; Tepolt y Somero 2014). En esta hipótesis se postula que el intervalo óptimo de temperatura corresponde con el máximo valor obtenido de la determinación del campo aeróbico de actividad metabólica (CAAM) (Fig. 2). Esta hipótesis también postula que por fuera de este intervalo la condición fisiológica se deteriora debido a que el CAAM se reduce, reduciendo junto con éste la cantidad de energía disponible para satisfacer todas las demandas que exigen los incrementos de actividad bioquímica ocasionados por el cambio de temperatura. En un primer nivel y por fuera del intervalo óptimo los organismos entran en lo que ha sido definido como pejus (o condición que empeora) y en la cual son puestos en marcha mecanismos de compensación (participación de las moléculas inducidas por la hipoxia HIF-1; participación del metabolismo anaerobio, aumento de la capacidad de suministrar más oxígeno a los tejidos etc.) que reducen el impacto de la disminución en el CAAM por efecto de temperaturas fuera del intervalo óptimo. Por fuera del pejus los organismos entran en una zona de estrés severo en donde los mecanismos de protección (proteínas de shock térmico, participación de moléculas anti-oxidantes, entre otros), podrían participar en aras de mantener a los animales vivos, al menos por un tiempo (Sokolova *et al.* 2012) (Fig. 2).

El consumo de oxígeno de los ectotermos marinos es influido en buena medida por factores fisicoquímicos del agua, principalmente la temperatura y la salinidad. El efecto de la temperatura sobre el consumo de oxígeno se tiene bien documentado (Sander, *et al.* 1978, Noyola *et al.* 2013, Gonzalez-Ortegón, *et al.* 2013, Yin, *et al.* 2013, Re, *et al.* 2013), mostrando en general una tendencia a un mayor consumo de oxígeno al aumentar la temperatura para animales marinos ectotermos. A su vez, se ha revisado extensamente la reducción del campo aeróbico de estos animales al ser sometidos a un estrés térmico (Pörtner, 2002, 2010). Parámetros clave en el balance energético de

una especie, entre ellos el consumo de oxígeno, pueden ser de utilidad para integrar los efectos de varios factores de estrés y por ende predecir las consecuencias de este estrés tanto a nivel orgánico como, en parte, poblacional (siendo otras partes importantes variables bióticas como etapa de desarrollo y abióticas como interacciones con el medio). La medición, identificación y caracterización de parámetros energéticos como el consumo de oxígeno permite determinar la sostenibilidad de un organismo, la cual es útil por sus implicaciones prácticas, ya que puede ayudar a identificar hábitats y condiciones donde toda una población vive en su óptimo, sobrevive (pagando el precio de menor crecimiento y reproducción) o no es capaz de sostener de forma viable a la población (Sokolova *et al.* 2012, Pörtner 2007a).



**Figura 2. Modelo conceptual en el que se muestra la relación entre el campo aeróbico de actividad metabólica y la tolerancia a la temperatura (Tomado de Pörtner 2010). La ventana térmica refleja el desempeño de una especie. Este modelo es válido para una fase específica del ciclo de vida aunque puede ser aplicado a una población. El modelo contempla tres fases de la condición fisiológica, todos ellos en función del efecto que los cambios de temperatura tienen en los organismos: A = Aclimatación funcional máxima en donde el campo aeróbico de actividad metabólica es máximo y por tanto la cantidad de oxígeno que llega a las mitocondrias es el que se requiere para realizar todas las funciones energéticas en forma óptima (Temperatura óptima = Top). B = Aclimatación en protección (Temperatura de aclimatación en protección = Tpr). En este intervalo de temperaturas los organismos pondrán en marcha los mecanismos de protección que les permitan tolerar la hipoxemia, poniendo en marcha el metabolismo anaerobio y otros mecanismos que permiten aumentar el suministro de oxígeno a los tejidos. Se registra una supresión metabólica. Los factores inducibles por la hipoxia (HIF-1 $\alpha$  y  $\beta$ ) como mecanismos de protección celular serán utilizados para la síntesis de la enzima Oxido-Nitroso sintasa (entre**

otros) la cual protege a los tejidos de la hipoxemia al producir óxido nítrico, el cual, a su vez produce iones superóxido que finalmente son utilizados como fuente de oxígeno en el metabolismo celular. C = Acclimatación en reparación (Trep). Este es el límite del intervalo biocinético normal de una especie, o de una fase del ciclo de vida de una especie. En los animales expuestos a estas temperaturas actúan los mecanismos de reparación en los que participan las proteínas de shock térmico (HSP) o las moléculas antioxidantes. El tiempo de permanencia de los organismos en estas condiciones es frecuentemente muy corto ya que debido a la reducción dramática del CAAM el abasto de energía depende de manera muy importante del metabolismo anaerobio. Por fuera de ese límite la muerte es inevitable.

Para establecer los límites del CAAM en relación con los efectos de la temperatura en organismos acuáticos se han utilizado diversos métodos; entre los más frecuentemente utilizados están las evaluaciones realizadas del CAAM a través de la medición del consumo de oxígeno (Fry 1947; Chen y Lai 1993; Manush *et al.* 2004; Nilsson *et al.* 2009; Díaz *et al.* 2013; Magozzi and Calois 2014; Rummer *et al.* 2014), del latido cardíaco (Braby y Somero 2006; Oellermann *et al.* 2012; Tepolt y Somero 2014) y la tolerancia térmica (Beitinger y Fitzpatrick 1979; Reynolds y Casterlin 1979; Noyola *et al.* 2013; Paschke *et al.* 2013; Reiser *et al.* 2014). El límite entre el pejus y el intervalo pésimo ha sido considerado como un umbral crítico (Sokolova *et al.* 2012) el cual determina el paso de una condición con estrés moderado a otra con estrés severo. Tomando en cuenta que la temperatura crítica aguda (CT; determinada a partir de un incremento relativamente abrupto de la temperatura (Terblanche *et al.* 2011) ) marca el límite entre la zona de tolerancia y la zona letal (Reynolds y Casterlin 1979) y con el objeto de estandarizar conceptos, es posible establecer que el umbral crítico entre pejus y condición pésima corresponda con ese umbral, determinando la transición entre una condición de estrés moderado a severo (Sokolova *et al.* 2012) (Fig. 3).

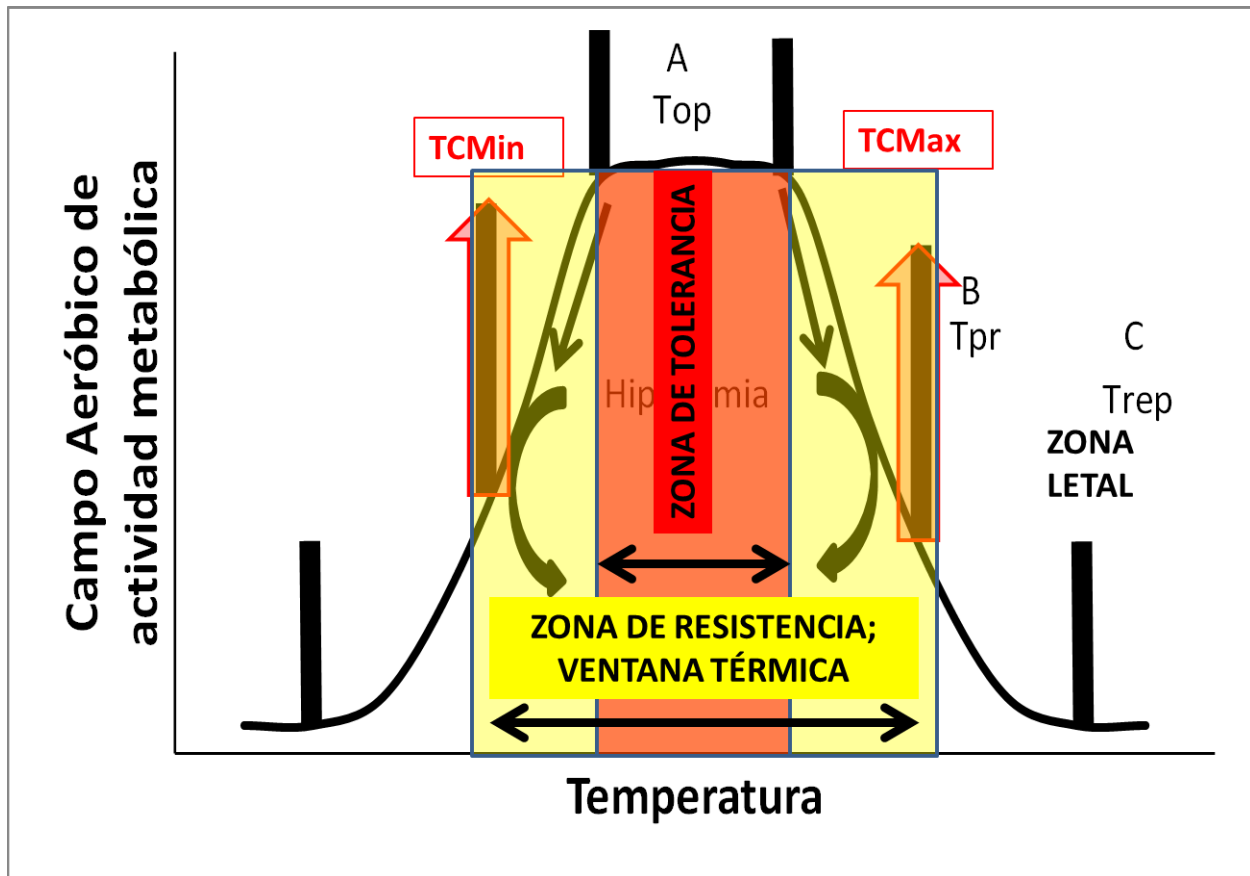


Figura 3. Relación entre los límites de la temperatura de aclimatación en protección (límite superior e inferior del Pujus (Pörtner 2010) y la Temperatura crítica máxima y mínima aguda propuesta por Reynolds y Casterlin (1979).

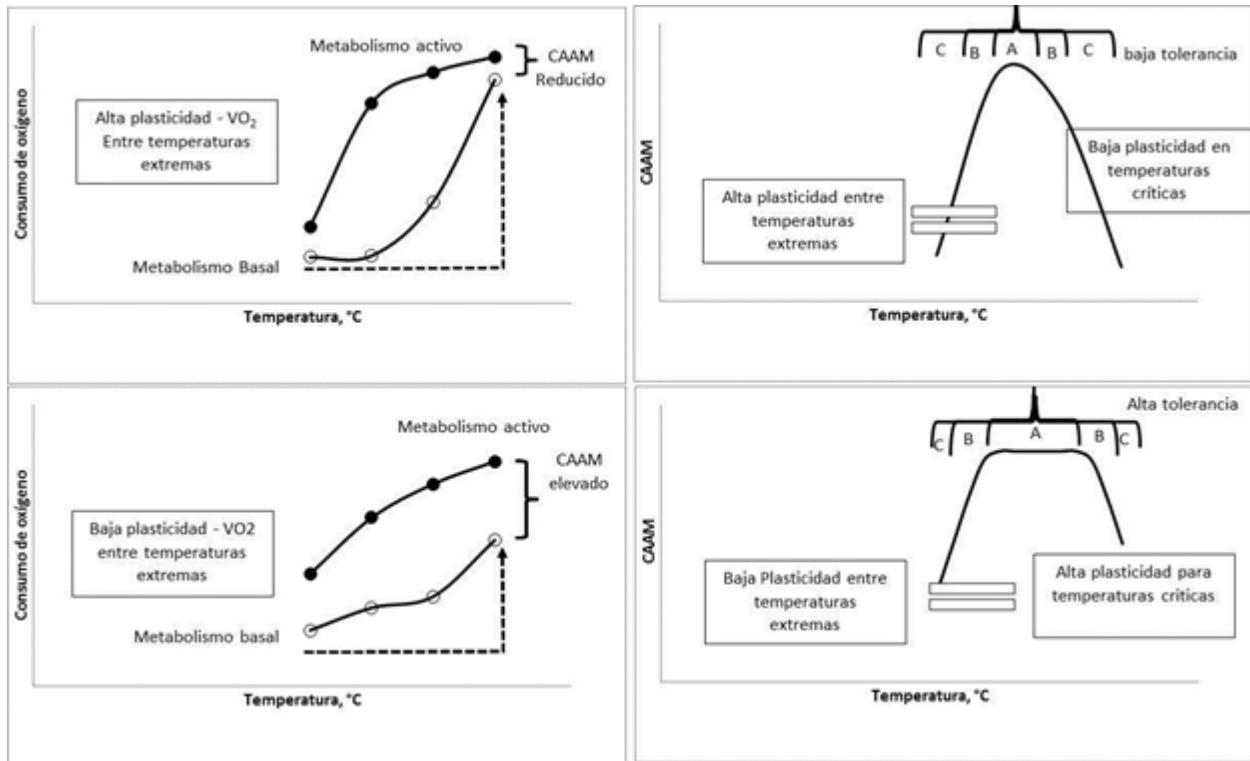
Estudios recientes han demostrado que las especies con resiliencia de corto plazo a los eventos de incremento térmico agudos dependen de la magnitud de sus límites térmicos superiores así como también de su habilidad para ajustarse a los cambios de temperatura. La plasticidad fenotípica, reflejo de las normas de reacción, (Pigliucci *et al.*, 2006) ha sido considerada como una herramienta que permite establecer cuando un ajuste a la temperatura tiene significado adaptativo (Magozzi y Calois 2014). La aclimatación, una forma reversible de la plasticidad fenotípica, es conocida por modificar la tolerancia a la temperatura máxima de muchas especies de organismos acuáticos, tanto vertebrados como invertebrados (Beitinger *et al.* 2000; Díaz *et al.* 2001; Díaz *et al.* 2006; Madeira *et al.* 2012; Díaz *et al.* 2014). Si los cambios ambientales exceden la capacidad de los organismos acuáticos de responder vía la plasticidad

fenotípica (aumento en el consumo de oxígeno, alteración de los límites de temperatura crítica etc.), los organismos estarán expuestos a daños que podrían ser irreversibles, afectando la sobrevivencia de la especie en ese ambiente en particular (Boulding y Hay 2001; Magozzi y Calois 2014).

Por esa razón se considera que la temperatura define los límites en la distribución de los animales marinos y determina, por tanto, la forma en que éstos se desempeñan en un ambiente en particular (Stillman y Somero 2000; Somero 2010; Tepolt y Somero 2014). De acuerdo con el concepto que relaciona el campo aeróbico de actividad metabólica (CAAM) con la tolerancia térmica ya descrito (Pörtner 2010), cada especie se ha adaptado para expresar el máximo desempeño en un intervalo óptimo de temperaturas, donde los niveles de CAAM son máximos. Más allá de este intervalo el crecimiento y la capacidad reproductiva disminuyen incrementando la vulnerabilidad a la temperatura tanto en vertebrados como en invertebrados (Pörtner y Knust 2007; Sokolova *et al.* 2012; Magozzi y Calois 2014). Conocer los límites y su relación con la plasticidad fenotípica (Pigliucci *et al.* 2006) permite establecer de qué manera los posibles cambios climáticos podrían tener efectos adversos en la distribución de las poblaciones marinas estableciendo así los posibles cambios en la estructura de las comunidades. Esta información adquiere especial relevancia cuando se trata de recursos pesqueros de gran importancia.

De acuerdo con Pigliucci *et al.*, (2006) la plasticidad fenotípica es un reflejo de las normas de reacción del genotipo, el cual genera fenotipos capaces de responder a los cambios en las condiciones ambientales gracias a la fijación de caracteres a través de la evolución. Utilizando el consumo de oxígeno y la TCMax (Temperatura crítica máxima) como una medida de los ajustes fenotípicos de un grupo de crustáceos expuestos a diferentes temperaturas Magozzi y Calois (2014) identificaron la vulnerabilidad a partir de la observación de que las especies con TCMax menores y mayor campo metabólico podrían ser menos vulnerables a las altas temperaturas que las especies con TCMax altas y menor campo metabólico. Al asociar estos conceptos con el modelo que relaciona la tolerancia térmica con el campo aeróbico (Pörtner,

2010) (Figura. 4) queda en evidencia que una alta plasticidad metabólica podría estar reflejando una reducción del campo metabólico y por tanto una menor tolerancia que la que podrían tener organismos con una plasticidad metabólica menor (Figura. 4).



**Figura 4. Relación entre la plasticidad fenotípica del consumo de oxígeno, de la tolerancia térmica y el campo aeróbico de actividad calculado a partir de la diferencia entre el metabolismo basal y el activo en organismos ectotermos. Las letras indican: A = Intervalo de temperatura óptimo, B = pejus cuyos límites están establecidos por la TCMax y TCMIn y C = intervalo pésimo.**

Así, cambios en la plasticidad metabólica y de la tolerancia térmica podrían ser utilizados como indicadores de vulnerabilidad ante cambio de temperatura y por ende ser utilizados como una base para predecir los posibles cambios en la estructura de comunidades marinas con diferentes niveles de sensibilidad térmica.

El ensamble de organismos que conforman la ecología trófica del pulpo *O. maya* es extenso y muy probablemente cambia a lo largo de su ciclo de vida. De acuerdo con Célis-Sánchez *et al.*, (2014) los cangrejos del género *Callinectes spp* son los más

abundantes en ese ecosistema, sin embargo otros crustáceos como *Libinia dubia* y los moluscos como *Strombus pugilis* y *Melongena corona bispinosa* forman parte también de la dieta de esta especie de pulpo. Otras especies también forman parte de esta comunidad las cuales a diferencia de los crustáceos y los moluscos son depredadores del pulpo, ejerciendo también un papel importante en la dinámica de sus poblaciones. En este grupo se encuentran el robalo *Centropomus undecimalis* y el pargo canané *Ocyurus chrysurus*, los cuales forman parte de la comunidad de peces de la PY.

### *Ensamble*

#### *Octopus maya*

En estudios previos (Noyola *et al.* 2012, 2013) se determinó la preferencia y tolerancia térmica, consumo de oxígeno y balance energético de juveniles tempranos de *Octopus maya* usando temperaturas de aclimatación correspondientes al intervalo que la especie experimenta en su hábitat natural (18, 22, 26 y 30 °C). Los resultados de preferencia térmica de estos animales coincidieron con el nicho en el cual habitan (23.4 °C), cuya temperatura está regulada por la surgencia estacional que se presenta en la región NO de la Península de Yucatán durante el verano (Zavala-Hidalgo *et.al.* 2003-2006). A su vez, el polígono térmico obtenido mediante los resultados de temperatura crítica mínima y máxima refleja la estrategia de tolerancia térmica que los juveniles tempranos de esta especie presentan en su hábitat. El área calculada para el polígono térmico de *O. maya* (210 °C<sup>2</sup>) permite ubicarlo como un animal con un nivel medio de euritermalidad, relativamente más bajo que aquella reportada por Manush *et al.* (2004) para el camarón *Macrobrachium rosenbergii* (255.01 °C<sup>2</sup>) y la reportada por Chatterjee *et al.* (2004) para la carpa *Labeo rohita* (275°C<sup>2</sup>). Esto implica que, para ser una especie tropical, *O. maya* es una especie particularmente sensible a las altas temperaturas.

Los resultados del consumo de oxígeno y balance energético en juveniles tempranos de *O. maya* aclimatados a diferentes temperaturas demostró que estos animales están adaptados para el cambio de uso de energía propuesto por Pörtner *et al.* (2005), en el cual temperaturas relativamente bajas favorecen el crecimiento al ser mejorados los



mecanismos involucrados en el uso de la energía ingerida. Es muy probable que gracias a la surgencia estacional ya mencionada en esta región *O. maya* no tenga limitaciones alimentarias y a su vez ahorre energía reduciendo el metabolismo basal por la temperatura relativamente baja que se presenta durante este fenómeno oceanográfico. Estos resultados, así como las condiciones oceanográficas ya mencionadas, sugieren que esta especie puede ser usada como monitor de la plataforma de Yucatán en un evento de cambio ambiental (Noyola *et al.*, 2012 y 2013).

Por su importancia pesquera y ecológica hemos considerado a *O. maya* como especie central del ecosistema de la Península de Yucatán en donde los peces juegan el papel de depredadores y los moluscos y los crustáceos el papel de presas. La especie *Ocyurus chrysurus* (pargo canané) es un pez lutjánido asociado a arrecifes y fondos rocosos que habita la zona costera de las plataformas tropicales y subtropicales del Atlántico. Esta especie es de gran importancia pesquera en el sur de Estados Unidos y el Caribe (Saillant, *et al.* 2012, Turano *et al.* 2000). Según Turano *et al.* (2000) *O. chrysurus* posee varias características que lo hacen buen candidato para su cultivo en cautiverio: desoves periódicos sin el uso de hormonas, tolerancia al manejo, aceptación de alimento artificial y buena aceptación por parte de los consumidores. Por otro lado, las desventajas son un crecimiento lento y baja supervivencia de las larvas.



*Callinectes similis* es una especie de cangrejo filogenéticamente cercana a *Callinectes sapidus*, con la cual comparte distribución (las costas del golfo de México y el Atlántico), hábitat (estuarios y aguas costeras), presas (peces, bivalvos, crustáceos y gasterópodos) y por ende nicho ecológico en general, con la diferencia de que los adultos se encuentran en zonas costeras o en partes de estuarios con salinidad relativamente alta (Ogburn *et al.* 2007, Stickle *et al.* 2007). Según observaciones en laboratorio (Stickle *et al.* 2007), los individuos de *Callinectes sapidus* parecen ser más agresivos que *C. similis*, lo cual sugiere que estos últimos son más vulnerables ante la competencia entre ambas especies.



*Libinia dubia*, comúnmente llamado cangrejo decorador o maxquil o maxkil (que significa cangrejo sucio en lengua Maya de Yucatán) es un miembro de los epiálidos (de la superfamilia Majoidea) cuya distribución abarca las costas de Estados Unidos y el Caribe, incluyendo a la península de Yucatán. El uso y demanda comercial de esta especie radica únicamente en su utilización para la pesca como carnada para pulpo, siendo mejor opción que *Callinectes sapidus* ya que el maxkil suele ser más resistente durante las operaciones de pesca. El maxkil es muy abundante en aguas poco profundas y su captura es fácil y económica (Carmona-Osalde y Rodríguez-Serna, 2012). Sin embargo, según la CONABIO (2010) las poblaciones locales han disminuido como producto de la sobreexplotación, dando como resultado un incremento en su costo (igual y a veces mayor que el del pulpo).



*Strombus pugilis* es un molusco gasterópodo de la familia Strombidae que habita en bancos de arena y pastos marinos en donde es presa del pulpo (Rincón 2011). Su distribución abarca el Caribe y partes de Sudamérica. Esta especie es de importancia económica en la Península de Yucatán, donde la pesca puede llegar a ser de más de 1000 toneladas al año. Sin embargo la sobreexplotación y falta de normas han llevado a la destrucción de algunas poblaciones. Esta especie, así como los otros dos gasterópodos importantes en la pesquería de la zona (*Strombus gigas* y *strombus costatus*), se alimentan principalmente de algas en todas sus etapas de desarrollo (Aldana-Aranda, 1998). Según Aldana-Aranda *et al.* (1998), con condiciones de cultivo larval adecuadas, se pueden lograr el cultivo exitoso de la especie.



La especie *Melongena corona bispinosa* es un molusco gasterópodo carnívoro/carroñero presa de *O. maya*. Habita en aguas poco profundas,

especialmente en zonas inter-mareales (Hathaway *et al.* 1961). Según la descripción de Hathaway *et al.* (1961), esta especie tiene la capacidad para soportar variaciones de salinidad de hasta 12 ppm, con rangos en el hábitat natural que van de 20 a 29 ppm. Sus hábitos inter-mareales la hacen una especie muy tolerante al agua dulce. La pesca de este animal se realiza de forma artesanal en los poblados del estado de Yucatán, y a pesar de que no existen datos oficiales se estima que tan solo en Chuburná se extraen hasta 54 toneladas anuales (Zetina, 2000). *Melongena corona bispinosa* es un recurso pesquero importante a nivel local ya que la carne de este animal se utiliza para consumo humano y la concha para artesanías (Tapia *et al.* 2000).



### *La pesca*

Las pesquerías en Yucatán se centran principalmente en la explotación de las poblaciones de peces demersales. La entidad aporta alrededor del 40% de la producción total nacional de estas especies. Si bien las capturas comprenden más de 100 recursos pesqueros (con una o varias especies), solo veinticuatro aportan las mayores capturas y en conjunto superan las 70 t anuales en promedio. Estas comprenden el 86.3% de las descargas totales (Salas *et al.* 2006).

La pesquería de pulpo ocupa el quinto lugar a nivel nacional (y primer lugar a nivel local en Yucatán) por su valor comercial, superada por camarón, atún, mojarra y sardina. La producción en Yucatán para los últimos cinco años ha sido variable y para Campeche estable. Para el periodo 1998-2008, el principal productor de pulpo fue el estado de Yucatán, que aportó el 70% de la producción total a nivel nacional.

En Yucatán participan actualmente 70 permisionarios de flota de mediana altura, con 385 embarcaciones y 220 permisionarios de la flota menor que operan 3,372 embarcaciones, donde participan aproximadamente 15,000 pescadores. El otro productor importante es Campeche, que contribuyó con el 29% de la producción, durante el mismo periodo. El 1% de la producción restante está distribuida entre los estados de Quintana Roo y Veracruz. La captura por unidad de esfuerzo en Yucatán es de 24 kg/pescador/día; en Campeche de 25 kg/pescador/día y en el Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano (PNSAV) es de 7 kg/pescador/día (SAGARPA, 2012).

La pesquería de *Octopus maya* se desarrolló a partir de 1949 (Solís-Ramírez *et al.* 1997) y su valor comercial ha motivado que se establezcan flotas pesqueras en toda la región donde se distribuye. En el período 1998-2007 se han registrado capturas a nivel nacional entre 16,000 a 24,000 t (Anuario Estadístico de Pesca 2004, Subdelegaciones de Pesca en Campeche y Yucatán). Esta actividad genera un total de 15,000 empleos directos y una derrama económica anual de aproximadamente de 360 millones de pesos (SAGARPA 2008). Según la SAGARPA (2012), la especie está aprovechada en el límite del máximo desarrollo sostenible.

La administración de este recurso pesquero está regulada por dos Normas Oficiales Mexicanas en materia pesquera:

1. NOM-008-PESC-1993. Donde se establece la talla mínima de captura en 110 mm de longitud de manto.
2. NOM-009-PESC-1993. Donde se establece un periodo de veda que abarca del 16 de diciembre al 31 de julio. Esta veda tiene como objetivo proteger el principal período de reproducción de *O. maya*. Dentro de éste instrumento de regulación se establece la necesidad de que el Gobierno Federal asigne anualmente una cuota de captura de éste recurso por región, para cada temporada de pesca (SAGARPA 2008).

Según el estudio conducido por SAGARPA (2008), el patrón de distribución de la población de *Octopus maya* es heterogéneo, con los mayores valores estimados en la zona sur de Campeche. La densidad promedio de pulpos se estimó en 1,573 individuos por km<sup>2</sup> (I. C. 95%; 1,187 – 2,083 ind/m<sup>2</sup>). Dado la densidad anterior, el peso promedio

de pulpos reclutados a la pesca (0.673 Kg) y la extensión del área de distribución, la biomasa total estimada de pulpos en la región Península de Yucatán es de 16.219 t con un intervalo de confianza al 95 % de 12,925 a 22,681 t. En 2008, utilizando estos datos, la SAGARPA estimó que la cuota de captura para la temporada fuera de 8,100 toneladas pudiéndose incrementar hasta las 11,300 toneladas.

Según Salas *et al.* (2006), la mayoría de la biomasa pescada en el estado de Yucatán corresponde a *O. maya* y al mero, *Epinephelus morio*. Ambas especies han mostrado una tendencia a la baja desde el periodo 2000-2004. El mero se mantuvo estable en los primeros tres periodos (1976 a 1999) para caer en casi un 30% en el último, mientras el pulpo y tiburón pasaron por un periodo de crecimiento casi constante alcanzando su máxima producción en los 1990s y decreciendo significativamente en el periodo cuatro (2000-2004).

La tendencia de explotación de *O. maya* en Yucatán ha ido creciendo con el tiempo, ya que en 1980 se reportaba que el recurso se encontraba explotado por debajo del nivel de rendimiento óptimo, pero su explotación era llevada a cabo principalmente por la flota menor (menos de 12 m de eslora). En 1982 se concedieron permisos a la flota mayor para la explotación experimental del pulpo, y en solo dos años *O. maya* ya mostraba indicios de sobrepesca. En este periodo, la población de *O. vulgaris* estaba sub-explotada y su aparición en las capturas de la flota mayor se consideraba como pesca incidental, si bien ya se empezaba a contemplar como una alternativa para disminuir la presión de pesca sobre *O. maya* en zonas más someras. Por tanto, en la década de los 90 se sugiere incursionar en aguas más profundas con embarcaciones de mayor autonomía para aliviar la presión de pesca sobre los juveniles tanto de pulpo como de otras especies (Salas, 2006).

Las capturas de pulpo se mantuvieron relativamente estables entre 1980 y 1988 con volúmenes entre 6-8 mil toneladas, registrándose un ligero aumento en 1989 (10,800 t). Marruecos, quien era el principal proveedor de pulpo al mercado español, decretó entre 1996 y 1997 un cierre de su pesquería. Esta situación brindó un nuevo mercado a Yucatán y la captura casi se duplicó (18,725 t) alcanzando un ingreso de \$39.1 millones

de dólares. Durante los últimos años, la captura de pulpo ha fluctuado entre las 10 y 12 mil t, considerando los registros de Campeche y Yucatán, con una derrama económica anual de aproximadamente 360 millones de pesos (Hernández, *et al.* 2000, Solana *et al.* 2005). Los registros históricos muestran indicios de que las variaciones de captura del pulpo (*O. maya* y *O. vulgaris*) parecen estar fuertemente relacionadas con aumentos en el esfuerzo pesquero, variaciones en las condiciones oceanográficas y fluctuaciones del mercado. Los efectos atmosféricos han mostrado una fuerte influencia en las capturas de pulpo, las cuales se han incrementado posteriormente a la ocurrencia de huracanes. Un ejemplo de ello son los huracanes Gilberto en 1988 y Ópalo y Roxana en 1995 (Solís-Ramírez *et al.* 2000).

Estudios biológico-pesqueros han permitido conocer que la dinámica poblacional de *O. maya* está fuertemente influenciada por cambios en el reclutamiento, el cual parece tener un comportamiento oscilatorio (Hernández *et al.* 2004). Es decir, debido a su corto ciclo de vida (18 a 24 meses), las poblaciones de *O. maya* pueden fluctuar de forma importante de acuerdo con las variaciones ambientales locales, las cuales impactan al stock desovante y consecuentemente al reclutamiento. De esa misma forma la sobrepesca sobre la población adulta (stock desovante) en una temporada podría afectar el reclutamiento de la siguiente, pudiendo ocasionar el colapso de la pesquería (Solís-Ramírez *et al.* 1997). Por este motivo surgieron algunas propuestas en las que se planteó recorrer el periodo actual de veda para proteger a este sensible recurso, pero a la fecha esto no ha ocurrido (Solís-Ramírez 1994).

Tomando en cuenta que la plataforma continental adyacente a la Península de Yucatán es un sitio oceanográficamente particular que ofrece condiciones ambientales en los que la temperatura es una de las variables que modulan la distribución y ecología de *O. maya* y especies relacionadas, el presente estudio ha sido dirigido a generar un mosaico térmico de algunas de las especies que conforman el ensamble ecológico alrededor de *O. maya* que permita no sólo entender la capacidad adaptativa de las especies en lo individual sino también proponer las hipótesis que expliquen como la temperatura podría modificar la distribución de estas especies en el caso de un cambio

ambiental (Madeira *et al.* 2012). En este contexto surge la siguiente pregunta de investigación:

### **Pregunta de investigación**

¿Es posible predecir los cambios en la estructura de una comunidad de especies que forman parte del ensamble ecológico de *O. maya* como consecuencia de cambios de temperatura a partir de la evaluación del comportamiento termorregulador de sus depredadores (*O. chrysurus*) o presas (*C. sapidus*, *C. similis*, *L. dubia*, *S. pugilis* y *M. corona bispinosa*) y que permita establecer la vulnerabilidad de los pulpos ante un escenario de cambio climático?

### **Hipótesis**

Teniendo en cuenta el endemismo de *O. maya* y la relativamente alta sensibilidad que esta especie ha demostrado a las altas temperaturas (Noyola *et al.*, 2012 y 2013) es de esperar que la tolerancia térmica de los pulpos sea menor que la de sus depredadores y presas, lo que permitiría predecir que, ante un escenario de cambio ambiental, la población de pulpo resultará ser la más vulnerable en el ecosistema de la Península de Yucatán. Esta condición podría tener como consecuencia cambios en la estructura temporal de algunos componentes de la comunidad asociada a la población de pulpo si esas especies se movilizaran a zonas distintas en un escenario donde la temperatura se incrementa en 2°C.

### **Objetivo**

Establecer el efecto de la temperatura en la tolerancia térmica y en el metabolismo de *O. maya* y de algunas de sus presas y depredadores con el fin de establecer la forma en que se relacionan la amplitud de la zona de tolerancia, la distribución de las poblaciones silvestres en los estadios estudiados y las condiciones oceanográficas que



ofrece la Península de Yucatán, aportando información que permita predecir posibles cambios en la estructura del ecosistema en el que habita esta especie.

## **Materiales y métodos**

### *a. Origen de los organismos*

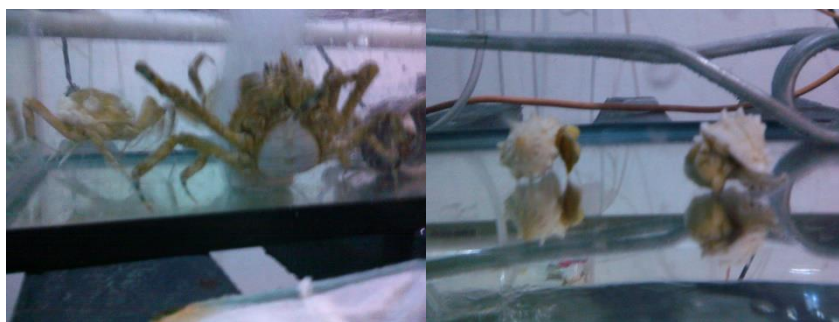
Se utilizaron individuos juveniles de *Ocyurus chrysurus* provenientes de la Unidad de Investigación de peces marinos de la UMDI-UNAM, Sisal (Hunucmá, Yucatán, México). El resto de las especies (*Strombus pugilis*, *Melongena corona bispinosa*, *Libinia dubia* y *Callinectes similis*) fueron obtenidas directamente de las poblaciones silvestres (solamente adultos) que se encuentran en la plataforma continental adyacente al puerto de Sisal, Yucatán.

### *b. Aclimatación*

Para todos los organismos se utilizaron 4 temperaturas de aclimatación: 18, 22, 26 y 30°C con un periodo de 3 semanas (con excepción de *Ocyurus chrysurus*, cuya supervivencia a los 18°C fue de 5%, por lo que se repitió la aclimatación usando 20°C). Los organismos fueron mantenidos en tanques de 60 L (3 tanques por tratamiento) con sistemas de recirculación, filtrado y luz UV. Para lograr la temperatura de 30°C se utilizaron 4 calentadores de 400 watts Boyu y para las temperaturas de 22 y 18°C se utilizaron enfriadores Resun CW1000. Para lograr la temperatura de 26°C se utilizó el aire acondicionado del laboratorio. Todos los animales fueron alimentados con la misma frecuencia (en la mañana y en la tarde en el caso de los peces y caracoles y una vez al día en el caso de los cangrejos), en el caso de *O. chrysurus*, *S. pugilis* y *M. corona bispinosa* se utilizó alimento comercial Otohime EP3, para *L. dubia* y *C. similis* se utilizaron cabezas de pescado congeladas.

### *Polígonos térmicos y ventana térmica*

La temperatura crítica máxima se determinó usando acuarios de 40 L e incrementando la temperatura a una tasa determinada de 1°C/min para *O. chrysurus*, *L. dubia* y *C. similis*, 0.2°C/min para *M. corona bispinosa* y 0.03°C/min para *S. pugilis*. La diferencia de tasas usadas para las diferentes especies se determinó mediante pruebas piloto usando diferentes tasas para observar el tiempo de respuesta y tratando de evitar una aclimatación relativa (especialmente en los casos de los moluscos debido a su concha, en particular *S. pugilis*). En el caso de los caracoles se utilizó una tasa más lenta para dar tiempo a que la temperatura del agua igualara a la del animal debido a la concha (Díaz 2013). Para elevar la temperatura se utilizó una resistencia de 800 watts. Se utilizó una piedra de aireación en el acuario para evitar la estratificación térmica del agua. El criterio para la toma de datos fue en todos los casos la pérdida de equilibrio. Se midieron entre 12 y 15 organismos por cada tratamiento, en grupos de 4, 5 o 7 dependiendo de la especie.



**Ilustración 1.** Ejemplares de *Libinia dubia* y *Melongena corona bispinosa* durante pruebas de temperatura crítica máxima

La temperatura crítica mínima de los peces de la especie *O. chrysurus* se determinó usando acuarios de 10 L sumergidos en un bloque de hielo frappé al que se le adicionaron 2 kg de NaCl. De esa forma se logró reducir la temperatura del agua de los acuarios a una tasa de 1°C/min. Para la evaluación de la TCMIn de los caracoles se utilizaron los acuarios de 40 L. Para bajar la temperatura del agua se utilizaron botellas

con agua de mar congelada. Para determinar la TC<sub>min</sub> de las dos especies de cangrejos se utilizó un serpentín de acero inoxidable acoplado a un equipo de congelación el cual fue colocado dentro del acuario de 40 L logrando así una tasa de disminución de la temperatura de 1°C/min. En todos los casos se utilizó también una piedra de aireación en el acuario para evitar la estratificación térmica. Al igual que en la temperatura crítica máxima, el criterio para tomar los datos también fue la pérdida de equilibrio y de la capacidad de enderezamiento de los organismos. Se midieron entre 12 y 15 organismos por cada tratamiento, en grupos de 4,5 o 7 dependiendo de la especie.



Ilustración 2. Ejemplares de *Melongena corona bispinosa* durante una prueba de temperatura crítica mínima

### *Conductas utilizadas*

En el caso de *O. chrysurus* y *C. undecimalis* (anexo 2) la conducta que indicó la temperatura crítica máxima fue el cese de movimiento y la postura boca arriba de los animales, con un nado rápido y abrupto previo a estos signos. En el caso de la temperatura crítica mínima la conducta fue la misma pero con un aletargamiento previo en lugar del nado rápido.

Para *S. pugilis* se detectó para la temperatura crítica máxima una pérdida de equilibrio manifestada como la imposibilidad de mantenerse en la posición habitual y por ende quedando los animales ladeados y con el pie expuesto. En algunos ejemplares hubo una conducta casual similar al levantamiento al relinchar de un caballo, en el cual se

levantaban aproximadamente 30° y luego se dejaban caer, repitiendo esto de dos a cinco veces pero antes de acercarse a la temperatura crítica registrada. En el caso de temperatura crítica mínima no se observó esta conducta previa sino un aletargamiento general antes de llegar a la pérdida de equilibrio.

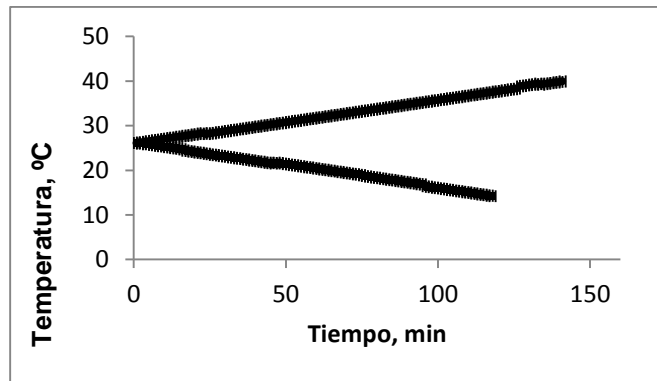
En *M. corona bispinosa* se observó una conducta similar a la de *S. pugilis* en temperatura crítica mínima y máxima, ya que al alcanzar la temperatura crítica los animales perdieron la sujeción del pie al sustrato (el fondo del acuario) y quedaron en una posición ladeada con el pie expuesto.

En los cangrejos de la especie *L. dubia* se observó la pérdida de capacidad de los animales para mantenerse en su posición habitual, quedando así boca arriba al alcanzar la temperatura crítica máxima. Previo a este punto se observó un incremento abrupto de movimiento, tratando probablemente de escapar y temblores en las extremidades. En el caso de la temperatura crítica mínima hubo un aletargamiento previo en lugar de los temblores y movimientos rápidos.

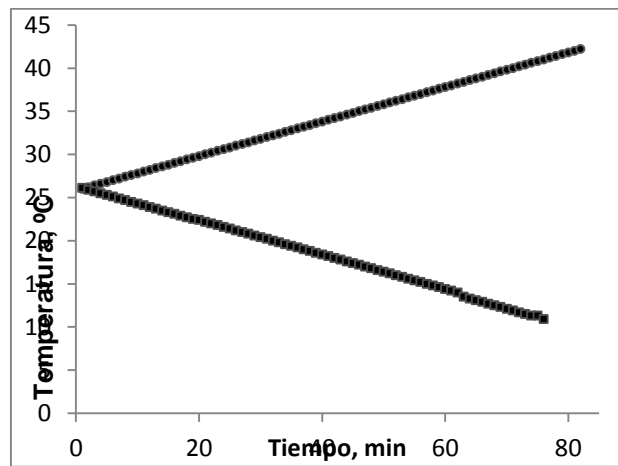
Para *C. similis* se observaron conductas similares para la temperatura crítica máxima, es decir, pérdida de capacidad para mantener su posición boca abajo habitual, con temblor intenso en las extremidades previamente así como un aumento de movimiento intentando escapar del sistema. Para la temperatura crítica mínima se observó un aletargamiento general en lugar de movimientos bruscos y el temblor intenso.

Se eligieron estos criterios para determinar la temperatura crítica mínima y máxima porque estas se definen como aquella temperatura a la cual los organismos pierden la capacidad motriz y nerviosa (Reynolds, 1979), lo cual se observa como una pérdida de equilibrio o falta de capacidad para mantener su posición. Al terminar las pruebas, los animales fueron devueltos de inmediato a sus condiciones de aclimatación pre-experimental. A su vez, fueron observados después de cada prueba durante un periodo de 72 horas para asegurar que se recuperaran y sobrevivieran.

A) *S. pugilis*



B) *M. corona bispinosa*



C) *O. chrysurus*, *C. similis* y *L. dubia*

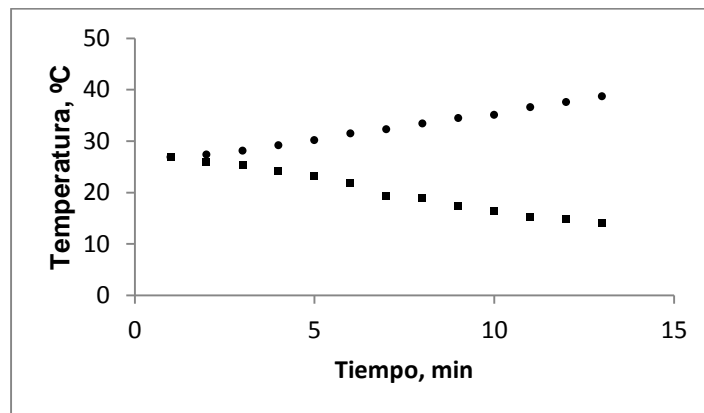
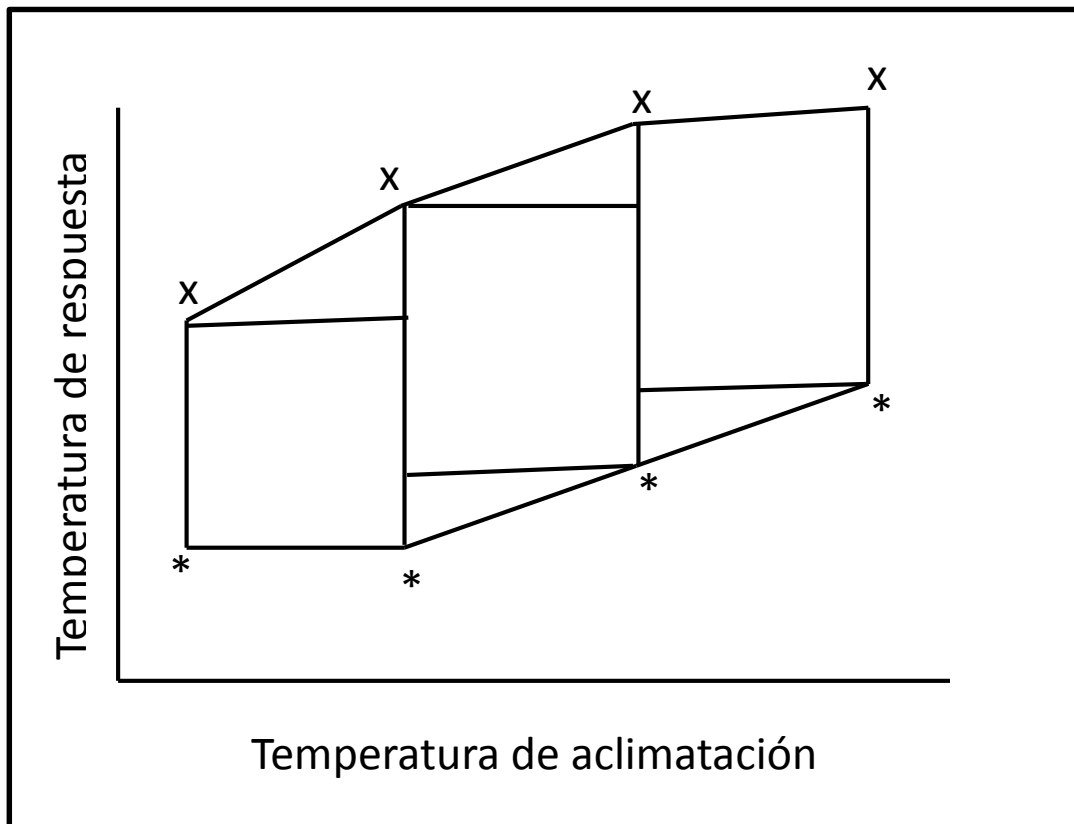


Figura. 5 Tasas de incremento/decremento de temperatura utilizadas para determinar la TCmax y TCmin en A) *S. pugilis*, B) *M. bispinosa* y C) *C. similis*, *L. dubia* y *O. chrysurus*

El área de las ventanas térmicas se obtuvo dividiendo cada polígono en rectángulos y triángulos y sumando las áreas de dichas figuras, resultando un valor numérico con grados centígrados al cuadrado ( $^{\circ}\text{C}^2$ ) como unidad (Fig 6).



**Figura 6.** Muestra de la división de una ventana térmica teórica en polígonos interiores para la posterior suma de sus áreas en el cálculo del área total de la ventana. X=TCMax, \*=TCmin.

#### *Intervalo de tolerancia térmica*

El intervalo de tolerancia térmica (ITT) se calculó para cada tratamiento de aclimatación en cada una de las especies estudiadas de la siguiente manera:

$$\text{ITT} = (\text{TCMax} + \text{D.S.}_{\text{CTMax}}) - (\text{TCMin} + \text{D.S.}_{\text{CTMin}})$$

Donde TCMax es la temperatura crítica máxima, D.S.<sub>TCMax</sub> es la desviación estándar de la TCMax, TCMin es la temperatura crítica mínima y D.S.<sub>CTMin</sub> es la desviación estándar de la TCMin.

### *Razón de la respuesta de aclimatación*

La razón de respuesta de aclimatación (RRA), definida por Claussen (1977) es una medida útil para comparar especies que utiliza las temperaturas críticas y la diferencia entre las temperaturas de aclimatación. Los valores de RRA fueron obtenidos como:

$$RRA = (TC_{Max_{t_2}} - TC_{Max_{t_1}}) / (Ta_{clim_2} - Ta_{clim_1})$$

donde TC<sub>Max</sub> es la temperatura crítica máxima obtenida en la temperatura 1 y 2 ( $t_2$  y  $t_1$ ) en animales mantenidos en dos temperaturas de aclimatación.

### *Preferencia térmica*

La preferencia térmica se determinó usando el método agudo descrito por Reynolds y Casterlin (1979). Para lograrlo, se utilizó un gradiente de temperaturas que consistió de un tubo de PVC de 4.5 m de largo y 20 cm de diámetro lleno de agua de mar, con un enfriador en un extremo y un calentador en el otro.

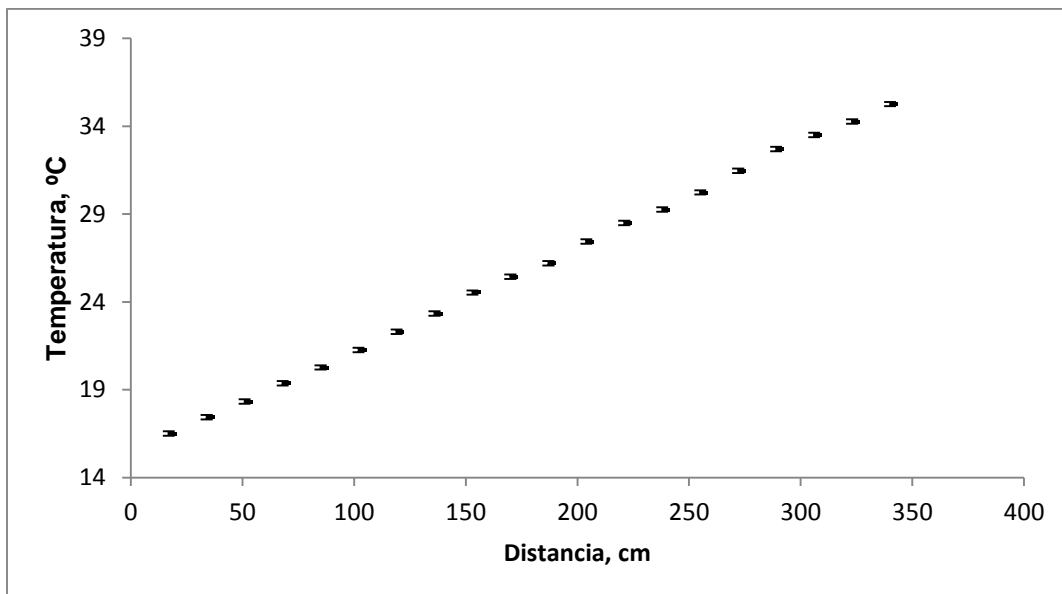


**Ilustración 3.** Dispositivo experimental utilizado para crear un gradiente de temperaturas. Se observan las cámaras virtuales numeradas a lo largo del tubo.

El tubo se dividió en 20 cámaras de 17 cm cada una, en las que se promovió un gradiente cuya temperatura mantuviera una diferencia de 1 °C aproximadamente entre

cámaras y de tal modo que entre la cámara 1 y la 20 hubo 20 °C de diferencia (Figura 3). La temperatura inferior se mantuvo en 15 °C mientras que la superior fue de 35 °C. Para determinar la preferencia se introdujeron al sistema, durante dos horas, de 12 a 15 organismos de cada tratamiento (en grupos de 5 para los caracoles y los peces y en grupos de 3 para los cangrejos, por su mayor tamaño) y se permitió su elección activa de la temperatura dentro del gradiente. La preferencia final de cada especie se determinó gráficamente mediante la intersección de las temperaturas preferidas por los individuos en cada tratamiento de aclimatación con la línea isoterma.

Como control de este experimento para todos los casos se introdujeron 15 organismos aclimatados a 26°C al gradiente con el enfriador y calentador apagados, de modo tal que la temperatura en todo el sistema fue uniforme. Este experimento control permitió descartar que la selección de los organismos fuera por algún lugar en particular del tubo y no por la temperatura ofrecida.



**Figura 3. Distribución de la temperatura promedio a lo largo del gradiente térmico**

### *Consumo de oxígeno*

Para la evaluación del consumo de oxígeno se utilizaron 7 individuos de cada tratamiento. Cada individuo fue colocado en una cámara (de 500 mL para los peces y caracoles y de 2 L para los cangrejos) en un sistema con recirculación de agua a la



temperatura de aclimatación correspondiente. Una octava cámara sirvió como control para corregir el consumo de oxígeno de los animales por las variaciones posibles producidas por respiración bacteriana. El flujo de entrada de agua de mar a cada cámara fue de aproximadamente 1 ml/s para peces y caracoles y de 2 ml/s para ambas especies de cangrejos.

El consumo de oxígeno ( $VO_2$ ) se determinó a partir de la diferencia entre la concentración de oxígeno a la entrada y salida de cada cámara experimental, corregido por el flujo y expresado como miligramos de oxígeno por gramos de peso vivo por hora ( $mgO_2\text{ gpv}^{-1}\text{ h}^{-1}$ ):

$$VO_2 = (([O_2, mg/L]_e - [O_2, mg/L]_s) \times \text{Flujo (L h}^{-1}\text{)})/\text{peso, gpv}$$

La concentración de oxígeno de la salida de cada cámara fue registrada cada minuto utilizando un electrodo fluorométrico de paso el cual estuvo conectado a un amplificador OXY10 (Presens@) y a una computadora. La concentración de oxígeno a la entrada del sistema de distribución de agua de mar fue obtenida a partir de los registros de un electrodo de las mismas características, colocado en el sistema de distribución de agua antes de su ingreso a las cámaras respirométricas. Una vez comenzada la medición, se dio a los peces y crustáceos un periodo de aclimatación a las cámaras de una hora. Para los moluscos no se consideró necesario dicho periodo de aclimatación ya que el consumo de oxígeno registrado fue muy constante desde el inicio hasta el final de las pruebas de estos organismos. Los valores de consumo de oxígeno se tomaron a partir de la estabilización de la tasa respiratoria de los organismos la cual ocurrió una o dos horas después de haber colocado a los organismos en las cámaras experimentales.

Para la elaboración de las tablas comparativas con otras especies de ectotermos acuáticos se ajustaron los datos con el logaritmo natural del consumo de oxígeno  $mg\ O_2/h/gpv$ . Los valores de  $Q_{10}$  calculados se obtuvieron usando la fórmula de Van't Hoff (Lucas, 1996):

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

El  $Q_{10}$  es una medida de los efectos de la temperatura sobre el metabolismo, concretamente sobre el consumo de oxígeno. Es un incremento en la tasa de reacción, en este caso del metabolismo, por el incremento en  $10^{\circ}$  C. Knut Schmidt-Nielsen (1975) establece 3 escalas posibles para los valores de  $Q_{10}$ : de 0 a 1, lo cual indica que hay una sobrecompensación metabólica y que el consumo de  $O_2$  no se modifica de manera significativa al aumentar la temperatura en cierto intervalo; de 1 a 2, que indica que existen mecanismos de compensación fisiológica que permiten al organismo regular la tasa metabólica dentro de un factor de  $\pm 2$  y  $Q_{10}$  mayor a 3, que indica que no hay compensación/control sobre la actividad enzimática que participa en el metabolismo.

#### *Análisis estadístico*

Los resultados obtenidos de la temperatura seleccionada por los organismos en el gradiente térmico fue analizada utilizando una prueba de t en la que las temperaturas seleccionadas fueron comparadas con las temperaturas de aclimatación.

Los efectos de la temperatura de aclimatación sobre las TCM<sub>Max</sub>, TCM<sub>Min</sub> y el consumo de oxígeno fueron analizados utilizando un ANOVA de una sola vía para cada especie.

Se analizaron los datos de TCM<sub>Max</sub>, TCM<sub>Min</sub> y preferencia térmica de todas las especies en conjunto utilizando un análisis de componentes y un permanova.

El consumo de oxígeno se relacionó con la temperatura mediante un modelo exponencial ( $Y = a e^{bx}$ ). Un análisis de co-varianza fue aplicado con el fin de establecer las diferencias estadísticas entre especies del mismo grupo.

La plasticidad fenotípica (PF) fue calculada como la diferencia entre el consumo de oxígeno, la TCM<sub>Max</sub> y la TCM<sub>Min</sub> de los organismos aclimatados a las temperaturas extremas experimentales ( $18 - 30^{\circ}$ C). En el caso de *O. chrysurus* el intervalo de

temperatura para esos cálculos fue de entre 20 y 30°C, y para *S. pugilis* de 18 a 26°C, debido a que esos animales no se aclimataron a las temperaturas de 18 y 30°C, respectivamente. A partir de estos cálculos se construyeron ventanas térmicas integrando la información derivada de las temperaturas críticas, el preferéndum final y la plasticidad fenotípica calculada para el consumo de oxígeno y la tolerancia térmica. Los resultados obtenidos de *C. undecimalis* fueron tomados de Noyola *et al.*, (trabajo enviado a Ecology and Evolution, anexo 2).

En el caso del permanova se utilizó la distancia euclidiana para construir la matriz triangular o de similitudes sin aplicar ningún tratamiento ni transformación previa a los datos (ya que todos están expresados en las mismas unidades), y una exploración de las correlaciones entre variables mostró una dispersión homogénea de los datos en cada una de los pares de variables (pair-plots o draftsman plot). Se utilizaron 999 permutaciones de residuales (usando como base el modelo reducido o sin interacción) y se utilizó la Suma de Cuadrados Tipo I o secuencial. Para todos los análisis se utilizaron los programas Statistica y PRIMER 6.

## **Resultados**

### *Polígonos térmicos y ventana térmica*

En general los polígonos térmicos obtenidos para las distintas especies estudiadas mostraron que la temperatura de aclimatación provocó un aumento de los límites críticos en relación con un aumento de la temperatura de aclimatación (Fig. 8).

En *O. chrysurus* se observó que la TCMax aumentó de 35.2 a 38.7°C en animales aclimatados a 20°C y 30°C, respectivamente. El análisis de varianza mostró que la TCMax de los animales mantenidos a 30°C resultó significativamente mayor que la observada en peces aclimatados a 26°C y a 20 o 22°C ( $P < 0.05$ ) (Fig. 8A). Las TCMin fueron afectadas de forma similar por las temperaturas de aclimatación mostrando los

valores mayores para los animales aclimatados a 26 y 30°C (14.9°C) y los menores para los aclimatados a 20 y 22°C (11.8°C) ( $P < 0.05$ )

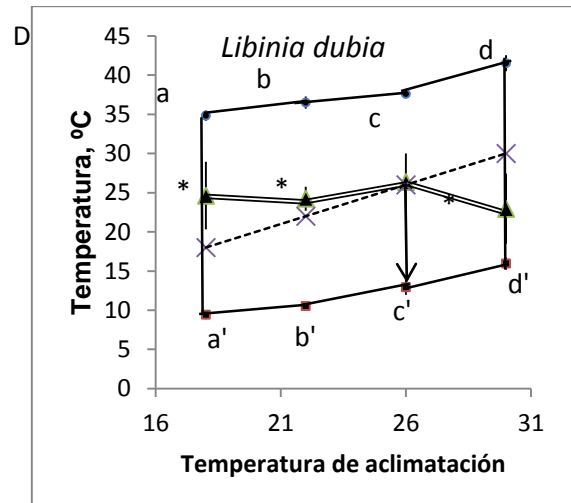
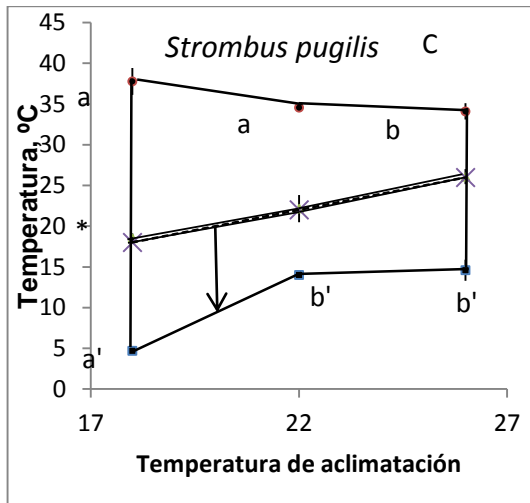
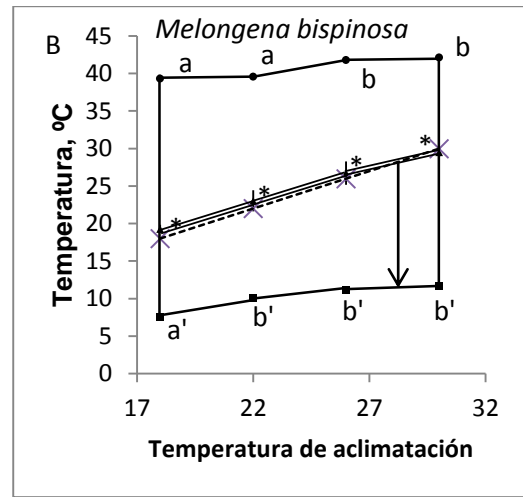
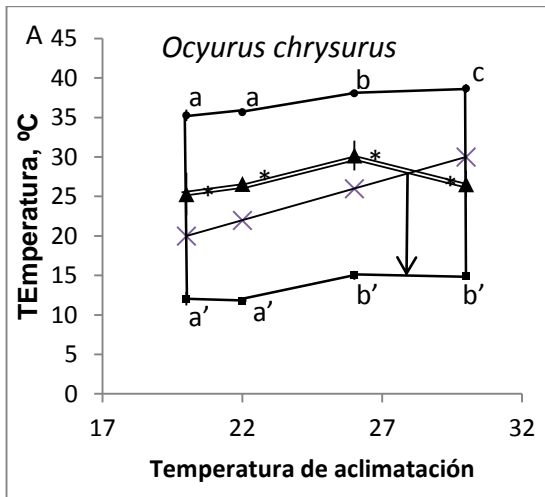
En *M. corona bispinosa* la TCMax aumentó de 39.3 a 42.1 °C en animales aclimatados a 18 y 30°C, respectivamente (Fig. 8B). Según el análisis de varianza esta variable fue significativamente mayor en los animales aclimatados a 26 y 30°C con respecto a aquellos que fueron aclimatados a 18 y 20°C ( $P < 0.05$ ). En el caso de la TCMin hubo un aumento similar de 7.6 a 11.7 °C en los animales aclimatados a 18 y 30 °C, respectivamente, mostrando valores significativamente menores para los caracoles aclimatados a 18 °C (7.6 °C) en comparación de aquellos aclimatados a las temperaturas de 22, 26 y 30°C (11 °C) ( $P < 0.05$ ) (Fig. 8B).

En el caso de *S. pugilis* hubo un aumento significativo en los valores de la TCMax para los animales aclimatados a 26°C en comparación de los aclimatados a 18 y 22°C (37.7 y 34.8 °C, respectivamente) ( $P < 0.05$ ) (Fig. 8C). Los valores de TCmin obtenidos también aumentaron con la temperatura de aclimatación, siendo significativamente diferentes aquellos obtenidos para la temperatura de 18 °C en comparación de los obtenidos a 22 y 26°C (4.67 y 14.3 °C), respectivamente ( $P < 0.05$ ).

Los valores obtenidos para la TCMax de *Libinia dubia* mostraron una tendencia a aumentar con las temperaturas de aclimatación de 18 a 30 °C (de 34.8 a 41.5 °C, respectivamente), siendo todos los valores promedio significativamente diferentes entre sí ( $P < 0.05$ ) (Fig. 8D). De manera similar, los valores obtenidos para las TCMin de esta especie mostraron una tendencia a aumentar con la temperatura de aclimatación de 9.4 a 15.95 °C (para los tratamientos de 18 y 30°C, respectivamente). A su vez, las TCMin obtenidas para cada temperatura de aclimatación fueron diferentes entre sí en todos los casos ( $P < 0.05$ ).

En los valores de TCMax de *C. similis* se notó un incremento con la temperatura de aclimatación, de 38.5 a 41.5 °C para los tratamientos de 18 a 30 °C, respectivamente. El análisis estadístico mostró que los animales aclimatados a 26 y 30°C tuvieron un

valor mayor de TCMax que aquellos aclimatados a 18 y 22 °C (38.6 y 41.1 °C, respectivamente) ( $P < 0.05$ ) (Fig. 8E). Para los valores de TCMin se observó también una tendencia al aumento con la temperatura de aclimatación, siendo significativamente mayor el valor para los cangrejos aclimatados a 30°C (13.15 °C) que el de aquellos aclimatados a 26, 22 o 18 °C ( $P < 0.05$ ).



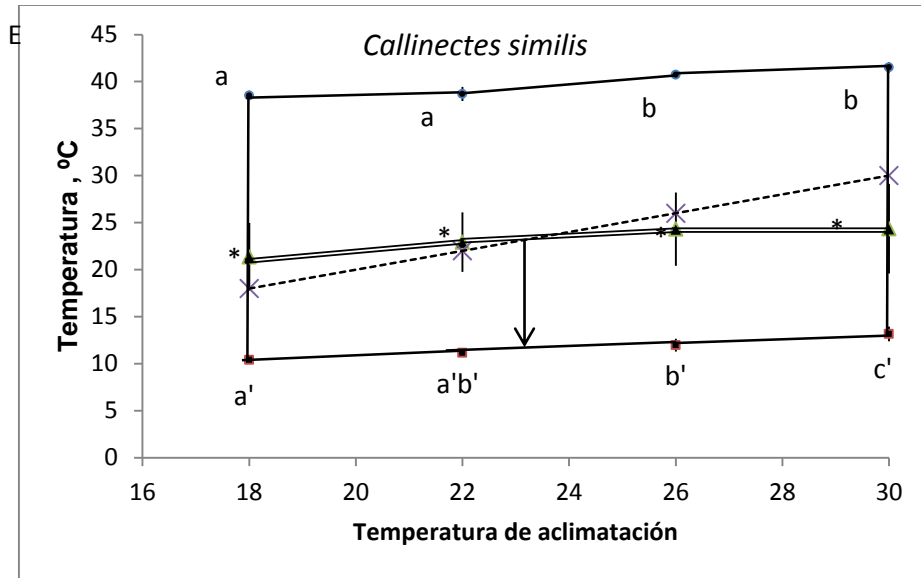
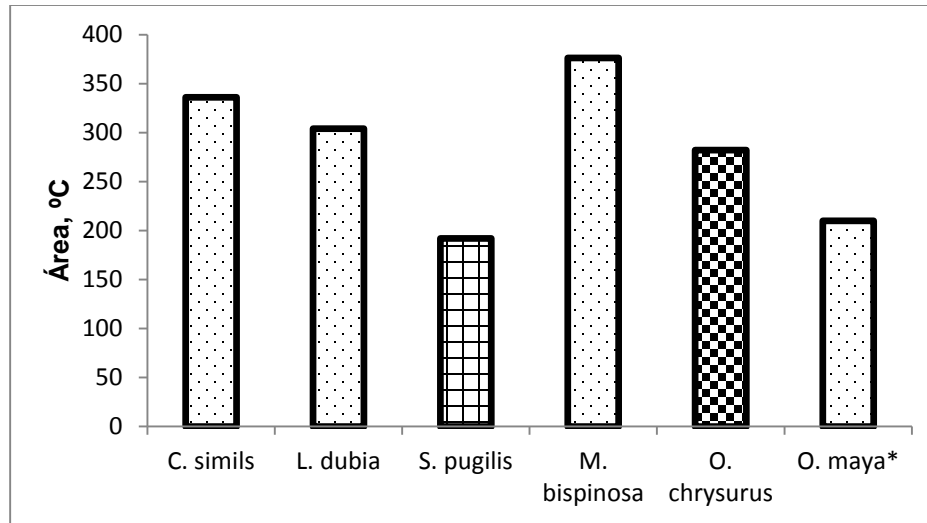


Figura 8. Polígonos térmicos de las especies estudiadas, • = TCMax, ■ =TCmin, ▲ = Temperatura preferida, X= temperatura preferida esperada, a partir de la línea isoterma (punteada), donde  $T_{\text{respuesta}} = T_{\text{aclimatación}}$ . Las barras de error representan una desviación estándar. Los asteriscos indican diferencias significativas entre la temperatura elegida y la temperatura preferida esperada. Letras diferentes indican diferencias significativas entre las respuestas observadas para cada temperatura de aclimatación.

La ventana térmica de *M. corona bispinosa* resultó ser 12 y 24% mayor que la observada en *C. similis* y *L. dubia* (Fig. 9). Es importante hacer notar que las ventanas térmicas de *S. pugilis* y *O. chrysurus* resultaron ser menores que las mencionadas anteriormente. Debido a que *O. chrusurius* y *S. pugilis* no se aclimataron a 18 y 30°C, respectivamente, las ventanas térmicas no fueron comparadas con el resto de las especies estudiadas (Fig. 9).



**Figura 9. Área calculada (°C<sup>2</sup>) para las ventanas térmicas de las especies estudiadas. \* El área para *O. maya* fue obtenida en un estudio previo (Noyola *et.al.* 2012)**

#### *Intervalo de tolerancia de temperatura*

En general se observó que la temperatura de aclimatación afectó el intervalo de tolerancia (ITT) de las especies estudiadas. Así fue posible identificar dos grandes grupos, uno formado por los animales que mantuvieron el ITT casi constante e independiente de la temperatura de aclimatación (*O. chrysurus*, *L. dubia* y *C. similis*) y las que mostraron ITT más amplios en los animales aclimatados a 18°C (Tabla 1). En *O. chrysurus* se observó una ITT de 23.4°C en todas las temperaturas de aclimatación (Tabla 1). En los individuos de *M. corona bispinosa* aclimatados de 22 a 30° C el valor calculado del ITT fue de 29.4 °C, sin embargo, los caracoles aclimatados a 18 °C tuvieron un valor de 32.7 °C. En el caso de *S. pugilis* los individuos aclimatados de 22 a 26° C tuvieron un ITT de 21.6 °C, mientras que para aquellos que fueron aclimatados a 18 °C se calculó un valor mucho mayor de 32 °C. Los individuos de *L. dubia* y *C. similis* mostraron valores de ITT de entre 24 y 26°C y de 28°C, respectivamente, manteniendo este intervalo casi constante en todas las temperaturas de aclimatación (Tabla 1).

Es interesante hacer notar que las especies estudiadas mostraron diferentes valores de ITT con los más amplios en los moluscos (máximo de 32°C), los intermedios en los

crustáceos (máximos entre 26 y 28°C) y los más bajos en los peces (máximo de 24°C) (Tabla 1).

**Tabla 1. Intervalo de tolerancia de temperatura para cada temperatura de aclimatación en cada especie estudiada**

Temperatura de aclimatación	18	22	26	30
<i>Ocyurus chrysurus</i>	23.07*	23.82	22.90	23.92
<i>M. corona bispinosa</i>	32.75	29.63	29.11	29.57
<i>Strombus pugilis</i>	32.03	20.53	22.89	
<i>Libinia dubia</i>	25.53	26.20	24.07	25.79
<i>Callinectes similis</i>	28.36	27.88	28.15	28.12
<i>Octopus maya</i> **	21	20.2	20.3	16.6

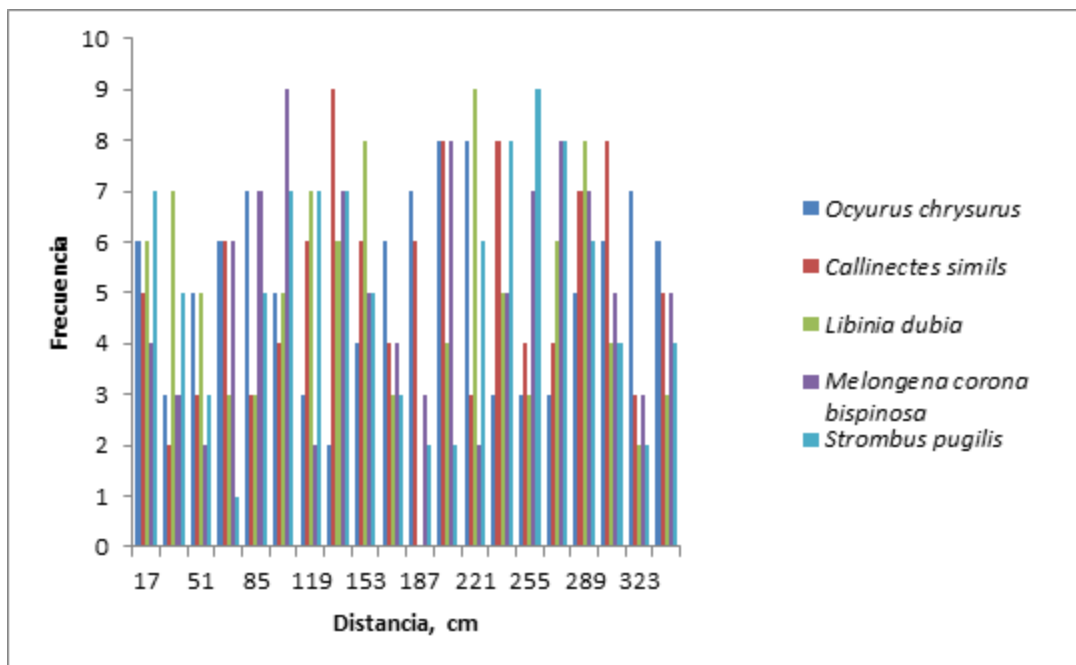
\* Este valor equivale a la temperatura de aclimatación de 20°C para *O. chrysurus* (véase materiales y métodos).

\*\* Valores obtenidos en un estudio previo (Noyola *et al.* 2012)



### Selección activa de temperatura

La frecuencia de elección de las distintas especies a lo largo del dispositivo experimental en ausencia de gradiente mostró que en ninguno de los casos los organismos seleccionaron alguna sección en particular (Fig. 10).



**Figura 10. Frecuencia de distribución de los individuos de cada una de las especies estudiadas a lo largo del gradiente en el experimento control.**

La temperatura elegida por los organismos en el gradiente horizontal resultó ser, en la mayoría de los casos, significativamente diferente de la temperatura de aclimatación (Fig. 8). En el caso de *O. maya*, el preferéndum final fue de 23.4 (Noyola *et al.* 2012).

En *O. chrysurus* la temperatura seleccionada por los peces aumentó conforme aumentó la temperatura de aclimatación con valores que oscilaron entre 25.3 y 30°C para animales aclimatados a entre 22 y 26°C (Fig. 8A). La temperatura elegida por los animales aclimatados a a 30°C resultó ser 3.5°C menor que la temperatura de

aclimatación ( $P < 0.05$ ;  $26.6 \pm 1.69^{\circ}\text{C}$ ). La preferencia final para la especie fue de  $28^{\circ}\text{C}$  (Fig. 8A).

En *M. corona bispinosa* la temperatura elegida por los animales aumentó de  $19.3^{\circ}\text{C}$  a  $29.5^{\circ}\text{C}$  en función del aumento de la temperatura de aclimatación ( $18$  a  $30^{\circ}\text{C}$ ). Hubo diferencias significativas entre la temperatura elegida y la de aclimatación para todos los tratamientos ( $P < 0.05$ ) La preferencia final de esta especie fue de  $28.5^{\circ}\text{C}$  (Fig. 8B).

La temperatura seleccionada por *S. pugilis* aclimatados  $22$  y  $26^{\circ}\text{C}$  no presentó diferencias significativas con respecto a su temperatura de aclimatación, mientras que los animales aclimatados a  $18^{\circ}\text{C}$  eligieron una temperatura significativamente mayor a la de aclimatación ( $18.5^{\circ}\text{C}$ ;  $P < 0.05$ ) Se determinó una preferencia final para *S. pugilis* de  $20^{\circ}\text{C}$  ( Fig 8C).

En el caso de *L. dubia* la temperatura elegida por los animales aclimatados a  $26^{\circ}\text{C}$  no difirió significativamente de su temperatura de aclimatación ( $P < 0.05$ ). Las demás temperaturas preferidas fueron significativamente diferentes a las temperaturas de aclimatación ( $18$ ,  $22$  y  $30^{\circ}\text{C}$ ). Es interesante hacer notar que los animales aclimatados a  $18$  y  $22^{\circ}\text{C}$  tuvieron una temperatura preferida mayor ( $24.5^{\circ}\text{C}$ ) que la preferida por los animales aclimatados a  $30^{\circ}\text{C}$  ( $22.9^{\circ}\text{C}$ , Fig. 8D). Para este crustáceo se obtuvo una preferencia final de  $26^{\circ}\text{C}$ .

La temperatura elegida por *C. similis* mostró una tendencia a aumentar para los animales aclimatados a  $18$  y  $22^{\circ}\text{C}$ , mientras que para aquellos que fueron aclimatados a  $26$  y  $30^{\circ}\text{C}$  los valores de temperatura preferida fueron iguales ( $24.3^{\circ}\text{C}$ ). En todos los casos las temperaturas elegidas registradas difirieron significativamente de las temperaturas de aclimatación ( $P < 0.05$ , Fig. 8E). En esta especie se obtuvo una preferencia final de  $23.3^{\circ}\text{C}$ . ( Fig. 8E).

## Razón de la respuesta de aclimatación

La razón de respuesta de aclimatación (RRA), definida por Claussen (1977) es una medida útil para comparar especies que utiliza las temperaturas críticas y el intervalo de diferencia entre las temperaturas de aclimatación. En general se observa que la respuesta de cambio de temperatura crítica máxima en los distintos intervalos no fue lineal para ninguna especie. En el caso de *O. maya* se observa el mayor valor para el intervalo de 22 a 30 °C, siendo el más bajo el de 18 a 22 °C.

En *O. maya* (estudio previo, Noyola *et al.* 2012) el valor más alto observado fue de 22 a 26 °C y el más bajo de 18 a 22 °C, siendo en general altos los valores de los intervalos correspondientes a 30 °C.

Para *O. chrysurus* el valor más bajo calculado fue para el intervalo de 18 a 22 °C, mientras que el mayor de 22 a 26 °C.

De manera similar, en *M. corona bispinosa* el valor más elevado corresponde al intervalo de 22 a 26 °C, así como el más bajo en el intervalo de 18 a 22 °C.

Para *S. pugilis* los valores más elevado y más bajo correspondieron a los mismos intervalos, 22 a 26 °C y 18 a 22 °C, correspondientemente.

En *L. dubia* se observó una tendencia general al aumento de los valores de RRA en cada intervalo con excepción del valor más bajo, de 22 a 26° C, siendo el más alto de 26 a 30 °C.

De forma interesante, al igual que en los peces y caracoles, en *C. similis* el valor más alto calculado corresponde al intervalo de 22 a 26 °C, mientras que el más bajo al intervalo de 18 a 22 °C.

**Tabla 2. Valores de RRA calculados para las especies estudiadas**

Especie	18 a 22 °C	22 a 26 °C	26 a 30 °C	18 a 26 °C	18 a 30 °C	22 a 30 °C
<i>O. maya</i>	0.22	0.52	0.42	0.37	0.39	0.47
<i>O. chrysurus</i> *	0.09	0.60	0.13	0.35	0.28	0.37
<i>M. corona</i>	0.06	0.54	0.08	0.30	0.23	0.31
<i>bispinosa</i>						
<i>S. pugilis</i>	0.15	0.80	-	0.32	-	-
<i>L. dubia</i>	0.41	0.28	0.97	0.35	0.55	0.62
<i>C. similis</i>	.02	0.52	0.12	0.27	0.25	0.36

\* La temperatura de aclimatación de 18° C en *O. chrysurus* equivale a 20 °C (véase materiales y métodos)

El análisis de componentes realizado mostró que el eje principal, el cual explicó el 59.3% (Tabla 3) de la variación de los datos, tuvo una fuerte contribución (eigenvector=0.793, tabla 3.1) de la variable de preferencia térmica (expresada como preferéndum final). El segundo eje, el cual explicó el 24.2% (Tabla 3) de la variación de los datos, tuvo una aportación fuerte de la variable de temperatura crítica máxima (eigenvector=0.92, tabla 3.1, fig. 11).

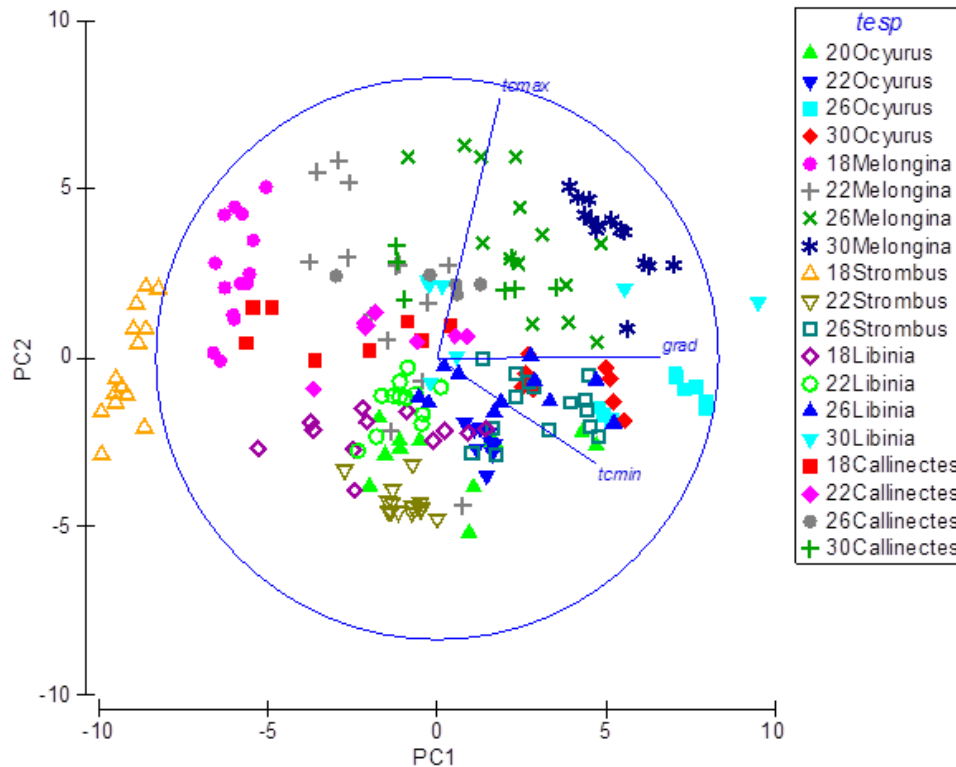


Figura 11. Análisis de componentes principales aplicado a las respuestas térmicas de *O. chrysurus*, *M. corona bispinosa*, *L. dubia*, *C. similis*, y *S. pugilis*.

Como se puede apreciar la variable que mejor explica las diferencias entre las especies es el preferéndum final de la temperatura, seguida de la TCM<sub>ax</sub> y la TCM<sub>in</sub>, respectivamente (Fig. 11).

Tabla 3. Resultados del análisis de componentes principales

Eje	Eigenvalores	Porcentaje de variación explicado	Porcentaje de variación acumulada
1	17.1	59.3	59.3
2	6.98	24.2	83.5
3	4.77	16.5	100.0

**Tabla 3.1 Eigenvectores de las variables del análisis de componentes principales**

Variable/Eje	PC1	PC2	PC3
TCMax	-0.223	0.927	0.300
TCmin	-0.566	-0.374	0.734
Preferencia	-0.793	0.006	-0.609

El permanova realizado mostró que todos los grupos estudiados (cada uno de los tratamientos de temperatura para cada especie) fueron significativamente distintos de todos los grupos (pseudo  $F=18.033$ ,  $p < 0.05$ , permutaciones únicas utilizadas=999, tabla 4).

**Tabla 4. Resultados del permanova**

Variable	g.l.	SS	Cuadrados medios	Pseudo-F	P(perm)	Permutaciones únicas
Temperatura de aclimatación	4	2771.2	692.8	119.15	0.001	996
Especie	4	1074.7	268.67	46.207	0.001	999
Interacción	10	1048.6	104.86	18.033	0.001	999

Res	190	1104.8	5.8145
-----	-----	--------	--------

Total	208	5999.2	
-------	-----	--------	--

---

### *Consumo de oxígeno*

En *O. chrysurus* los valores de consumo de oxígeno mostraron una tendencia a aumentar en relación con el aumento de las temperaturas de aclimatación de 20 a 26 °C (de 0.22 a 0.43 mg/O<sub>2</sub>/h/gpv; Tabla 5). Los animales aclimatados a 30 °C mostraron un decremento en el consumo de oxígeno (0.37 mg/O<sub>2</sub>/h/pv) con respecto a aquellos aclimatados a 26 °C. Hubo diferencias significativas entre los animales aclimatados a 20, 22 y 30 y 26 °C (P < 0.05, Tabla 5).

Los individuos de *M. corona bispinosa* tuvieron una disminución en el consumo de oxígeno en las temperaturas de aclimatación entre el intervalo de 18 a 22 °C (0.17 y 0.11 mg/O<sub>2</sub>/h/pv, respectivamente) y un posterior incremento en las temperaturas de 26 a 30 °C (0.13 y 0.25 mg/O<sub>2</sub>/h/pv, respectivamente, Tabla 5). Es interesante notar que no hubo diferencias significativas entre los valores de consumo de oxígeno para los caracoles aclimatados a las dos temperaturas límite, 18 y 30 °C (P < 0.05, Tabla 5).

Los valores de consumo de oxígeno de los individuos de *S. pugilis* aclimatados a 18, 22 y 26 °C no mostraron diferencias estadísticamente significativas entre sí (P > 0.05, Tabla 5). El consumo de oxígeno mostró una ligera tendencia al decremento entre las temperaturas de aclimatación de 18 y 22 °C (0.05 a 0.04 mg/O<sub>2</sub>/h/pv) y un posterior incremento en los animales aclimatados a 26 °C (0.07, Tabla 5).

En los individuos de *L. dubia* no hubo diferencias estadísticamente significativas para los valores de consumo de oxígeno de las 4 temperaturas de aclimatación (P > 0.05). La tendencia de dichos valores fue a aumentar entre 18 y 22 °C (0.05 y 0.07

mg/O<sub>2</sub>/h/pv, respectivamente), con un ligero decremento en los cangrejos aclimatados a 26 °C (0.06 mg/O<sub>2</sub>/h/pv) y otro incremento para aquellos aclimatados a 30 °C (0.11 mg/O<sub>2</sub>/h/pv) (Tabla 5).

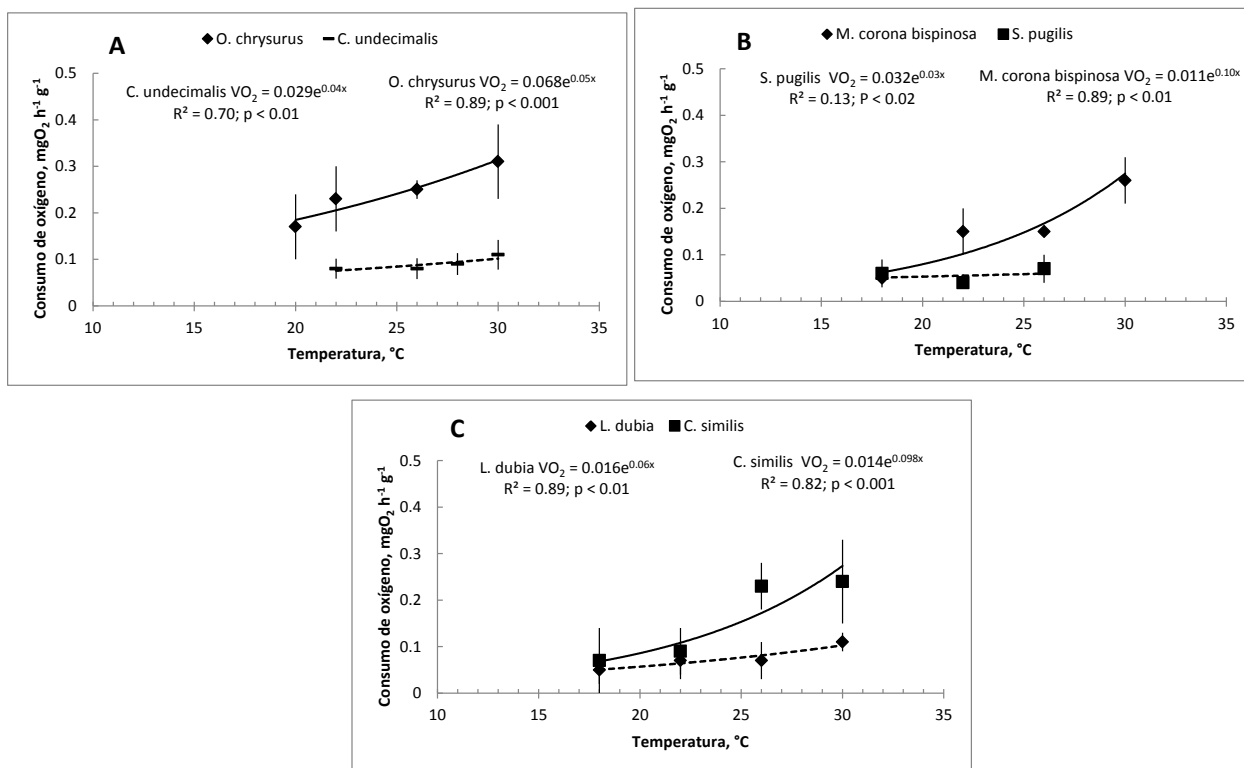
Los valores de consumo de oxígeno de *C. similis* mostraron una tendencia general a aumentar conforme aumentó la temperatura de aclimatación. El análisis estadístico muestra que las temperaturas de 18 y 22 °C se agrupan con valores de 0.07 y 0.08 mg/O<sub>2</sub>/h/pv, mientras que los individuos aclimatados a 26 y 30 °C forman otro grupo con valores de 0.23 mg/O<sub>2</sub>/h/pv (P < 0.05, Tabla 5).

**Tabla 5. Efecto de la temperatura de aclimatación en el Consumo de oxígeno de diferentes especies asociadas al hábitat de O. maya. Valores promedio. DS = desviación estándar. Diferentes letras indican diferencias estadísticas a un nivel de P < 0.05.**

Especie	T	mg O <sub>2</sub> /h/g pv	D.S.	n
<i>Ocyurus chrysurus</i>	20	0.220472 <sup>a</sup>	0.080152	26
	22	0.378181 <sup>ab</sup>	0.088379	
	26	0.438612 <sup>c</sup>	0.219949	
	30	0.379945 <sup>ab</sup>	0.0725	
<i>M. corona bispinosa</i>	18	0.176558 <sup>ab</sup>	0.059836	24
	22	0.113031 <sup>a</sup>	0.051129	
	26	0.138808 <sup>a</sup>	0.035191	
	30	0.256897 <sup>b</sup>	0.110805	
<i>Strombus pugilis</i>	18	0.0585	0.034052	18
	22	0.043726	0.015858	



	26	0.071129	0.025474	
<i>Libinia dubia</i>	18	0.044177	0.034825	26
	22	0.07053	0.043516	
	26	0.067814	0.036359	
	30	0.111449	0.021721	
<i>Callinectes similis</i>	18	0.071197 <sup>a</sup>	0.064376	26
	22	0.089954 <sup>ab</sup>	0.051417	
	26	0.231309 <sup>b</sup>	0.134921	
	30	0.235922 <sup>b</sup>	0.085164	



**Fig. 12.** Efecto de la temperatura en el consumo de oxígeno de de los peces *O. chrysurus* y *C. undecimalis* (anexo 2) (A); los moluscos *M. corona bispinosa* y *S. pugilis* (B); y los crustáceos *L. dubia* y *C. similis* (C).

La mayor pendiente de la relación entre el consumo de oxígeno y la temperatura fue registrada en *C. similis* y *M. corona bispinosa* con valores de 0.10 ( $P < 0.05$ ) seguida

por aquellas observadas en *C. undecimalis* (anexo 2), *O. chrysurus* y *L. dubia* (0.04, 0.05 and 0.06, respectivamente (Fig. 12B y C). La menor pendiente de la relación entre el consumo de oxígeno y la temperatura fue registrada en *S. pugilis* (0.03) ( $P < 0.05$ ; Fig. 12).

Los valores de Q10 calculados para las especies incluidas en este estudio muestran que en general hay mecanismos compensatorios entrando en acción en diferentes temperaturas (Tabla 6). Los valores más bajos en *O. chrysurus* fueron los correspondientes a los intervalos de temperatura de 22 a 26 °C y 26 a 30 °C, lo cual sugiere que hay mecanismos de compensación operando a dichos intervalos (Tabla 6A). Estos valores concuerdan con la preferencia final calculada para la especie (28 °C).

Los valores relativamente bajos de Q10 de *M. corona bispinosa* sugieren que en todos los intervalos de temperatura de aclimatación el animal posee mecanismos de compensación (Tabla 6B). Estos valores concuerdan con el polígono térmico obtenido para esta especie, en el cual se observa que la tolerancia térmica de este animal no se ve comprometida en ninguno de sus dos extremos para ninguna de las temperaturas de aclimatación utilizadas en este estudio.

Los valores de Q10 calculados para *S. pugilis* muestran que probablemente en los intervalos de 18 a 22 °C y 22 a 26 °C hay mecanismos de compensación operando (Tabla 6C). Sin embargo, el valor relativamente mayor de Q10 calculado para el intervalo de 22 a 26 °C indica una posible tendencia hacia la falta de compensación en temperaturas mayores, lo cual concuerda con el hecho de que estos animales no se pudieron aclimatar a la temperatura de 30 °C.

En el caso de *L. dubia* los valores de Q10 mayores a 3 calculados sugieren que sólo en los intervalos de 18 a 22° C y 26 a 30 °C esta especie no cuenta con mecanismos de compensación (Tabla 6D). Estos valores concuerdan con la temperatura preferida final (26 °C) de esta especie y sugieren que a temperaturas mayores a los 30 °C su metabolismo se ve comprometido.

Los valores de Q10 calculados para *C. similis* sugieren que en los intervalos de temperatura de 18 a 22 °C, 22 a 26 °C y 26 a 30 °C estos animales cuentan con mecanismos de compensación en su metabolismo. Es interesante notar que para el intervalo de 18 a 26 °C el valor notoriamente más alto calculado de Q10 concuerda con el hecho de que la temperatura preferida final de esta especie haya sido 23.3 °C (Tabla 6E).

**Tabla 6. Valores de Q10 calculados para las especies estudiadas**

A) *O. chrysurus*

temperatura de aclimatación, °C	20	22	26	30
20	-	14.85	3.14	1.72
22	-	-	1.44	1
26	-	-	-	0.69
30	-	-	-	-

B) *M. corona bispinosa*

temperatura de aclimatación, °C	18	22	26	30
18	-	0.32	0.66	1.36
22	-	-	1.67	2.79
26	-	-	-	4.65
30	-	-	-	-

C) *S. pugilis*

temperatura de aclimatación, °C	18	22	26
18	-	0.48	1.38
22	-	-	3.37
26	-	-	-

D) *L. dubia*

temperatura de aclimatación, °C	18	22	26	30
18	-	3.22	2.04	2.16
22	-	-	0.9	1.77
26	-	-	-	3.46
30	-	-	-	-

E) *C. similis*

temperatura de aclimatación, °C	18	22	26	30
18	-	1.65	7.12	2.71
22	-	-	1.51	3.33
26	-	-	-	1.05
30	-	-	-	-

*Plasticidad fenotípica del metabolismo aerobio y su relación con la tolerancia térmica*

La aclimatación a las temperaturas extremas dentro del rango de distribución ecológica de los juveniles de peces mostró una mayor plasticidad a las TCMax que a las TCMin (Fig. 13A). Así mismo, se pudo notar que mientras que *C. undecimalis* (anexo 2) presentó una mayor plasticidad a la TCMax que *O. chrysurus*, el canané resultó tener una mayor plasticidad a la TCMin que el robalo (Fig. 13). Es interesante hacer notar que la plasticidad metabólica demostrada por *O. chrysurus* en ese rango de temperaturas fue mayor que el registrado para *C. undecimalis* (Fig. 13 A).

Las dos especies de moluscos mostraron una plasticidad mayor a las TCMin que a las TCMax (Fig. 13B). Entre éstas especies *S. pugilis* presentó una plasticidad 2.4 veces mayor que la calculada para *M. corona bispinosa* en bajas temperaturas (Fig. 13B). A la TCMax ambas especies mostraron plasticidades similares, aunque la TCMax de *M. corona bispinosa* resultó ser mayor que la registrada en *S. pugilis*. La plasticidad metabólica de *M. corona bispinosa* resultó ser 21 veces mayor que la registrada en *S. pugilis*.

*Callinectes similis* mostró una plasticidad menor que la observada en *L. dubia* tanto para las TCmin como para las TCMax (Fig. 13C). Se observó que la magnitud de la plasticidad de ambas especies en las dos temperaturas críticas tuvo valores similares

siendo 2.5 veces mayor la plasticidad de *L. dubia* que la de *C. similis* en ambas temperaturas críticas. En contraste la plasticidad del metabolismo aerobio resultó ser 2.8 veces mayor en *C. similis* que en *L. dubia* (Fig. 13C).

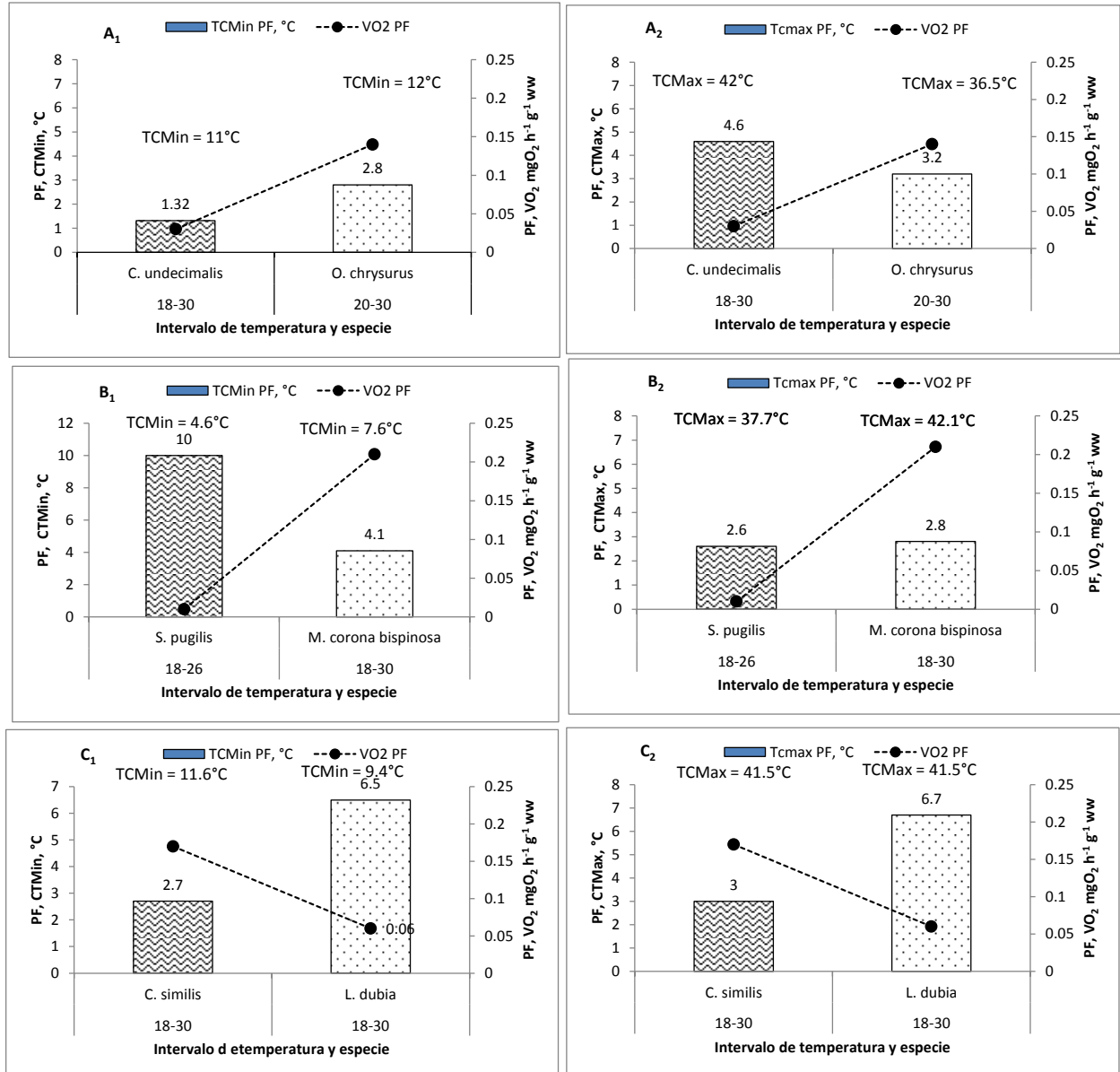


Figura 13. Efecto de la temperatura de aclimatación en el intervalo de distribución ecológica (18 y 30 °C) en la plasticidad fenotípica del consumo de oxígeno y la TCMin y la TCMax de los peces *O. chrysurus* y *C. undecimalis* (anexo 2) (A<sub>1</sub>; A<sub>2</sub>); los moluscos *M. corona bispinosa* y *S. pugilis* (B<sub>1</sub>; B<sub>2</sub>); y los crustáceos *L. dubia* y *C. similis* (C<sub>1</sub>; C<sub>2</sub>).

## Discusión

Los resultados obtenidos en el presente estudio ponen en evidencia que las especies que conforman la ecología trófica alrededor de *O. maya* cuentan con diferentes mecanismos de adaptación a la temperatura, lo cual ha quedado de manifiesto en las áreas de la ventana térmica calculada para éstas y otras especies de crustáceos, moluscos y peces (Tabla 7). De entre las especies estudiadas, *O. chrysurus* mostró la ventana térmica menor ( $376^{\circ}\text{C}^2$ ) seguido por *S. pugilis* ( $384^{\circ}\text{C}^2$ ), *L. dubia* ( $405^{\circ}\text{C}^2$ ), *C. similis* ( $448^{\circ}\text{C}^2$ ) y *M. corona bispinosa* ( $501^{\circ}\text{C}^2$ ).

Al comparar los resultados obtenidos ahora con los reportados en diversos estudios realizados en peces, crustáceos y moluscos se observó que la magnitud de la ventana térmica está más bien relacionada con el tipo de ecosistema en la que habitan las distintas especies (estuarino, intermareal, submareal, costero, etc.) que con las temperaturas que caracterizan a las distintas latitudes en las que éstas se distribuyen. Es decir, animales que habitan en ambientes heterogéneos tienen ventanas térmicas más amplias que aquellos que habitan ambientes estables, independientemente de si la zona de distribución incluye temperaturas de ambientes templados o tropicales (Tabla 7). Esto sugiere la idea de que los mecanismos de adaptación de los animales a la temperatura han respondido a las oscilaciones del ecosistema, conduciendo a los organismos a desplegar estrategias fisiológicas que les permiten tolerar esa heterogeneidad ambiental. Esta tendencia es similar a la observada por Eme *et al.* (2009), en la cual diferentes especies de peces tropicales tuvieron ventanas de diferentes magnitudes dependiendo de su tipo de hábitat (teniendo los animales con ambientes más térmicamente variables ventanas térmicas de mayor magnitud (Tabla 7)). Los resultados de este trabajo también concuerdan también con los de Madeira *et al.* (2012), en donde se obtuvieron valores de TCMax para diversas especies de peces y crustáceos con diferentes tipos de hábitat. En general, Madeira *et al.* (2012) concluyen que las especies intermareales tienen mayor capacidad de adaptación (medida en este caso como TCMax) que aquellas que viven en ambientes más estables (submareal, por ejemplo). Es evidente que en general las adaptaciones de

ectotermos marinos que habitan en áreas con condiciones de temperatura (y otros factores abióticos) relativamente variables se manifiestan en una mayor plasticidad de su ventana térmica y valores asociados, como la TCMax y TCmin (Madeira *et al.* 2012, Sorte, *et al.* 2011, Pörtner, *et al.* 2007a, 2007b, 2010.)

A la luz de estos resultados, es interesante notar que la magnitud de la ventana térmica de *O. maya* es la más pequeña de todas las especies estudiadas y citadas (Tabla 7). Este hecho responde muy probablemente a un conjunto de factores, entre ellos la temperatura relativamente estable de su hábitat y su hábito bentónico (Solís, 1962, Solís-Ramírez, 1997, Solana *et al.* 2005). Las condiciones relativamente favorables en las que habita *O. maya* se deben en buena parte a la oceanografía de la plataforma de Yucatán, en particular a la surgencia estacional que durante el verano reduce la temperatura del agua, sobre todo en las profundidades correspondientes al hábitat de este cefalópodo (Zavala-Hidalgo *et al.* 2003, Zavala-Hidalgo *et al.* 2006, Enriquez *et al.*, 2010). (Noyola *et al.* 2013a; Noyola *et al.* 2013b) han demostrado que *O. maya* podría ser particularmente sensible a temperaturas relativamente altas; ya que mientras que el preferéndum final de los juveniles es 24.3 °C, los animales aclimatados a 30 °C tienen tasas de crecimiento inferiores a las registradas en organismos mantenidos entre 22 y 26°C. Esto se explica a partir de la medición de que temperaturas mayores a 26°C tienen un efecto negativo en el metabolismo, incrementando los costos energéticos generales, lo que conduce a una reducción de la energía disponible para el crecimiento (Sokolova *et al.* 2012). Así, los resultados obtenidos hasta ahora indican que *O. maya* ha evolucionado en un ambiente relativamente estable en donde la especie tiene su máximo desempeño en temperaturas relativamente bajas (por debajo de los 24 °C), gracias a las condiciones oceanográficas previamente mencionadas. En ese ambiente, los pulpos dependen de una gran variedad de organismos bentónicos para su alimentación entre los que se destacan los crustáceos y los moluscos. Aunque a la fecha se sabe poco en general sobre las especies que conforman la ecología trófica de *O. maya*, los resultados de este estudio han demostrado que *Libinia dubia* y *Callinectes similis* prefieren temperaturas menores a los 26 °C cuando son expuestos a un gradiente térmico horizontal. Esto sugiere que una elevación de la temperatura en el



hábitat de esas especies podría provocar que, al igual que *O. maya*, estas especies de cangrejos se desplacen hacia zonas más frías/profundas modificando la estructura del ecosistema y con esto las pesquerías importantes que representan a nivel local (y nacional en el caso del pulpo). En un trabajo reciente (Celis-Sánchez *et al.* 2014) reportaron que la mayor abundancia de los cangrejos del género *Callinectes* spp (principal presa de *O. maya*) es mayor durante los meses fríos del año en la PY, lo que sugiere que, aún con la presencia de la surgencia estacional, la abundancia de estas presas estaría regida por los cambios de la temperatura estacional.

**Tabla 7 .Comparación de áreas de la ventana térmica y preferéndum final de diversas especies**

Especie	Área, °C <sup>2</sup>	Preferéndum final, °C	Habitat	Referencia
<b>Peces</b>				
<i>Dicentrarchus labrax</i>	394.8		costero- estuarino templado	Dülger <i>et al.</i> 2013
<i>Pangasius pangasius</i>	462		estuarino tropical	Debnath <i>et al.</i> 2006
<b><i>Ocyurus chrysurus</i></b>	<b>376</b>	<b>28</b>	<b>costero tropical</b>	<b>presente estudio</b>
<i>Forsterygion lapillum</i>		20.5	intermareal templado	Khan <i>et al.</i> 2012
<i>Bathygobius fuscus</i>	435		intermareal tropical	Eme <i>et al.</i> 2009

<i>Liza viagiensis</i>	444		tropical estuarino	Eme <i>et al.</i> 2009
<i>Bathygobius sp.</i>	441		intermareal tropical	Eme <i>et al.</i> 2009
<i>Dascylus aruanus</i>	358.5		arrecifal tropical	Eme <i>et al.</i> 2009
<i>Apogon novemfasciatus</i>	319.5		arrecifal tropical	Eme <i>et al.</i> 2009
<i>Labeo rohita</i>	416		agua dulce tropical	Das <i>et al.</i> 2005

### **Crustáceos**

<i>Macrobrachium acanthurus</i>	342	29.5	estuarino tropical	Díaz <i>et al.</i> 2002
<i>Macrobrachium rosenbergii</i>	340		estuarino tropical	Manush <i>et al.</i> 2004
<i>Litopenaeus vannamei</i>	434.9	26.3	estuarino- marino tropical	Kumlu <i>et al.</i> 2010, Gonzalez <i>et al</i> 2010
<b><i>Libinia dubia</i></b>	<b>405.3</b>	<b>26</b>	<b>costero tropical</b>	<b>presente estudio</b>
<b><i>C. similis</i></b>	<b>448</b>	<b>23.3</b>	<b>costero tropical</b>	<b>presente estudio</b>

### **Moluscos**

<i>Octopus maya</i>	280	23.4	costero tropical	Noyola <i>et al.</i> 2012
<i>Melongena corona bispinosa</i>	501	28.5	estuarino tropical	presente studio
<i>Strombus pugilis</i>	384	20	costero tropical	presente studio
<i>Megathura creulata</i>		18.6	Templado intermareal	Diaz <i>et al.</i> 2013
<i>Megastrea(Lithopoma) undosa</i>		14.4-16.2	Templado costero	Diaz <i>et al.</i> 2013
<i>Aplysia californica</i>		18.3-20.8	Intermareal templado	Re <i>et al.</i> 2013
<i>Haliotis corrugata</i>		25	Templado costero	Díaz <i>et al.</i> 2006
<i>Haliotis fulgens</i>		25.4	Templado somero	Díaz <i>et al.</i> 2006

---

El preferéndum final de cada especie refleja tanto la historia térmica de cada una como el ambiente al que se han adaptado, siempre dentro de su ventana térmica (Jobling, 1981). Los resultados de las especies estudiadas y citadas en la tabla 3 sugieren que la preferencia térmica de éstas está fuertemente ligada, al igual que la ventana térmica, a la homogeneidad o heterogeneidad y estabilidad térmica del hábitat, así como a la

latitud de este (tropical o templada para las especies mencionadas en este estudio). En *O. chrysurus*, un depredador nectónico, por ejemplo, se obtuvo un preferéndum final cuyo valor es mucho mayor al de especies bentónicas como *O. maya*, *S. pugilis* y *C. similis* (Tabla 7). Valores más elevados, como los observados en *M. corona bispinosa*, se deben a la amplia ventana térmica de estos organismos, producto de su adaptación a un ambiente térmicamente muy variable (intermareal). Según los valores de las especies de la tabla 3, el preferéndum final de los animales templados parece responder más a la latitud del hábitat que a la estabilidad del mismo (*F. lapillum*, *M. creulata*, *M. undosa*, *A. californica*, *H. corrugata* y *H. fulgens*). Esta variable también sugiere fuertemente una segregación de nichos en las especies estudiadas en la plataforma de Yucatán.

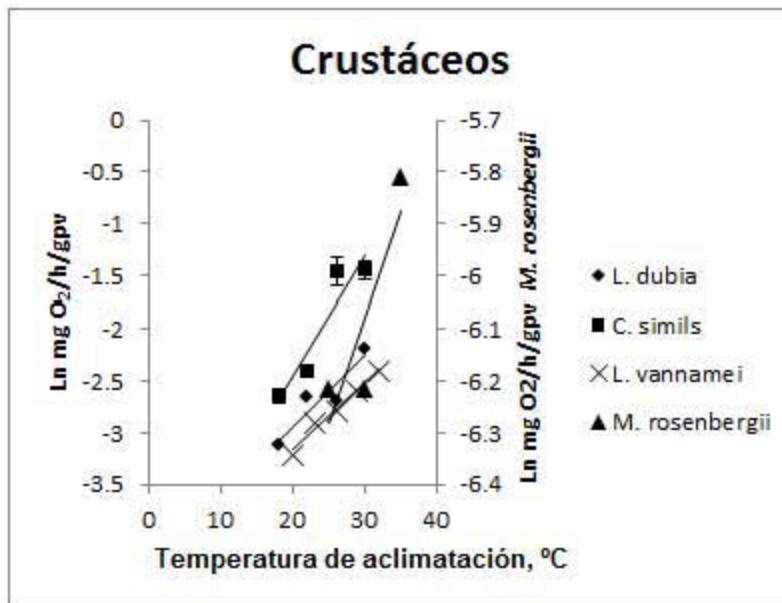
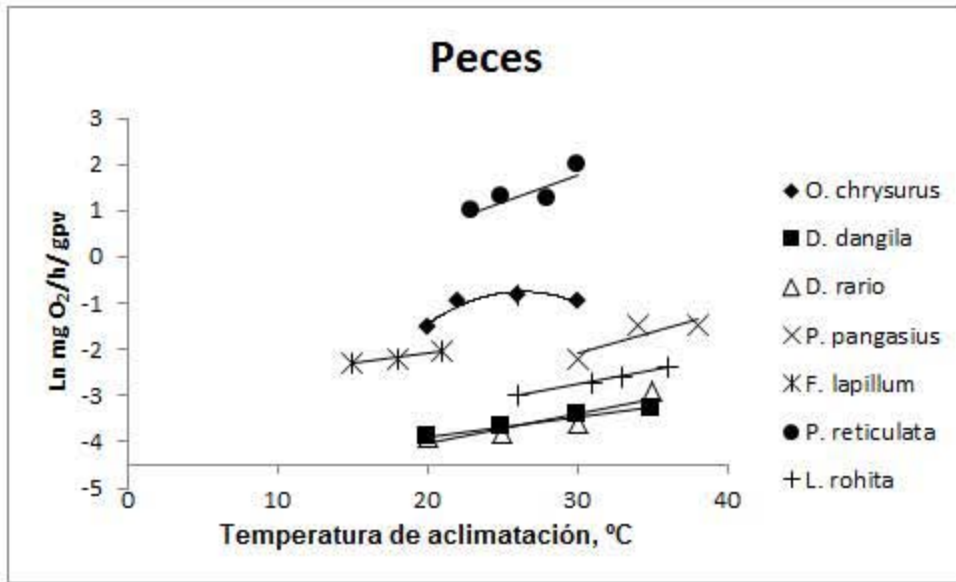
La termorregulación conductual de los ectotermos juega un papel importante en el mantenimiento de los intervalos óptimos del metabolismo aerobio. Cuando una especie experimenta diferentes nichos térmicos, su preferencia responde a la necesidad de evitar extremos desfavorables y procurar temperaturas que maximicen su actividad metabólica (Pörtner, 2002). Los resultados de consumo de oxígeno en este estudio mostraron que los peces, animales nectónicos activos, tuvieron una tasa metabólica evidentemente mayor que la de los moluscos y cangrejos, animales bentónicos (Figura 7). De entre las especies estudiadas, *O. chrysurus* y *O. maya* (Noyola *et al.* 2013) tienen las tasas metabólicas más altas. Es interesante notar que a pesar de que los peces y pulpos tienen tasas de crecimiento de 4.8 %/día (Noyola *et al.* 2013, respectivamente) y 3.4 %/día (Pethybridge *et al.*, 2013) la de los peces es mayor, aún cuando estos animales deben invertir energía en el nado activo y en su crecimiento, mientras que *O. maya* puede destinar la mayor parte de su energía al crecimiento, puesto que no es un nadador activo la gran mayoría del tiempo (Noyola *et al.* 2013).

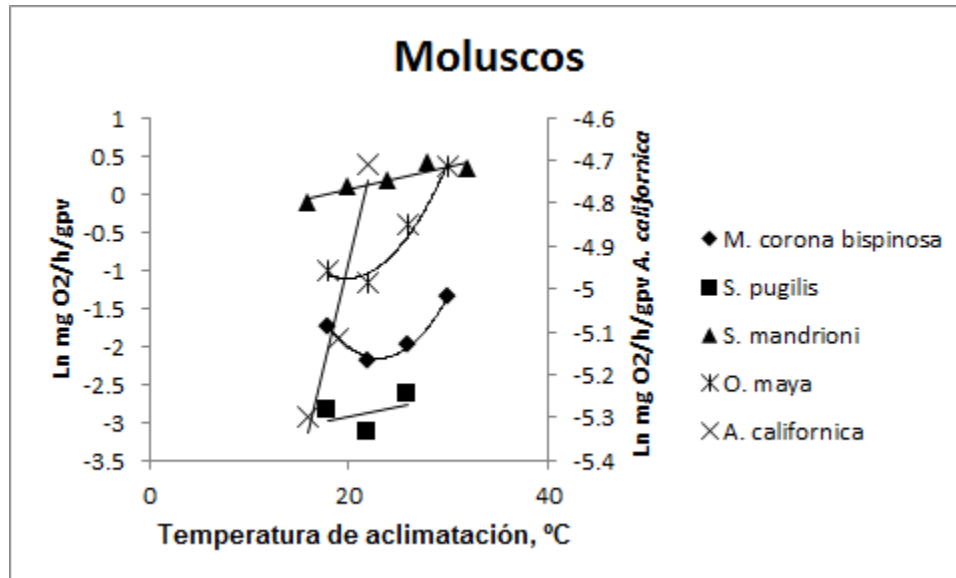
De todos los valores de consumo de oxígeno para peces que se compararon en este estudio, los únicos que no mostraron la capacidad de adaptar su tasa metabólica a la mayor temperatura de aclimatación (30 °C en este caso) fue *O. chrysurus* (Figura 7). Es

interesante notar que *O. chrysurus*, a pesar de ser una especie tropical, presenta esta limitación metabólica al ser aclimatado a 30 °C. En comparación, otras especies tropicales como *P. pangasius*, *F. lapillum*, *P. reticulata* y *L. rohita* no sólo son capaces de aclimatarse a temperaturas considerablemente mayores (hasta 38 °C), sino que mantienen relativamente constantes sus tasas metabólicas respectivas (Figura 14) (Mahji *et.al.* 2013, Debnath *et.al.* 2006, Das *et.al.* 2005). El resultado de *O. chrysurus* parece concordar con la hipótesis de Pörtner (2010) ya que hay una limitación en el consumo de oxígeno de esta especie asociado directamente a una temperatura mayor.

En los crustáceos citados y estudiados se observó una tendencia general marcada al aumento de las tasas metabólicas a la par del aumento de las temperaturas de aclimatación (Figura 14). De las especies incluidas en la comparación, la que presentó un mayor incremento en sus valores de consumo de oxígeno fue *Callinectes similis*, especialmente entre las temperaturas de 22 y 26 °C, aunque el valor de Q10 (1.51) para esas temperaturas muestra que probablemente hay mecanismos de adaptación compensando dicho incremento (Figura 14, Tabla 4).

En los valores de consumo de oxígeno de los moluscos comparados, los cefalópodos, animales asociados al bentos pero con capacidad de nado activo, tuvieron los más altos, con un incremento notable en la temperatura de 30 °C en el caso de *O. maya* pero un ligero decremento en *S. mandrioni* (Noyola *et al.* 2013, Yin *et al.* 2013, Figura 7). Los 3 caracoles comparados tuvieron valores de consumo de oxígeno mucho menores que los cefalópodos, particularmente en el caso de *A. californica* (Re *et al.* 2013, Figura 14).





**Figura 14. Logaritmo del consumo de oxígeno para diversas especies de ectotermos acuáticos. Los datos obtenidos de la bibliografía fueron ajustados a mg O<sub>2</sub>/h/gpv para su comparación.**

Los valores de Q10 calculados sugieren una falta de mecanismos de compensación en intervalos clave de temperatura para algunas de las especies estudiadas. En el caso de *O. chrysurus*, por ejemplo, se obtuvo un valor de 14.85 para el intervalo de 20 a 22 °C, lo cual coincide con el hecho de que esta especie no logró aclimatarse a 18 °C debido a la tasa de mortalidad de prácticamente 100% obtenida en esa temperatura de aclimatación. A su vez, el consumo de oxígeno registrado para su menor temperatura de aclimatación (20 °C), fue el menor a comparación de las demás temperaturas. Esto sugiere que a esta temperatura la especie puede experimentar un reto que a nivel metabólico no tiene gran forma de compensarse.

El Q10 más elevado que se calculó para *M. corona bispinosa* fue para el intervalo de 26 a 30 °C, es decir, hacia las dos mayores temperaturas de aclimatación. A pesar de que el valor no es dramáticamente más elevado que los demás como en el caso de los peces (4.65 para esta especie), sí destaca con respecto a los demás valores calculados para el resto de los intervalos de temperatura y es mayor a 3, lo que sugiere fuertemente que ya no hay una compensación metabólica para este intervalo de

temperaturas. Sin embargo, al mirar el consumo de oxígeno para la temperatura de aclimatación de 30 °C, es evidente que no hubo una elevación descontrolada asociada al aumento de este (el consumo de oxígeno fue mayor en las temperaturas de 22 y 26 °C). Esto concuerda con la hipótesis de que los animales que viven en hábitats más variables tienen mayor capacidad para tolerar cambios en la temperatura así como una mayor ventana térmica.

En el caso de *S. pugilis* el valor más elevado que se calculó para el Q10 fue el intervalo de 22 a 26 °C (3.37). Este dato sugiere, a la par con el hecho de que la especie no fue capaz de aclimatarse a 30 °C como las demás, que temperaturas mayores a 26 °C comprometen su capacidad de sobrevivir. Puede que la presión no ocurra a un nivel metabólico tan profundo, ya que los datos de consumo de oxígeno no muestran diferencias significativas para la temperatura de 26 °C a comparación de 18 y 22 °C.

En *L. dubia* se calcularon dos valores ligeramente mayores a 3 para el Q10, ambos en los intervalos extremos, es decir, para 18 a 22° C y para 26 a 30° C. Este hecho podría sugerir que a esas temperaturas comienza a tambalearse la compensación metabólica de los animales a estas temperaturas. Sin embargo no hay otros resultados que refuercen esta hipótesis, puesto que ni la supervivencia ni los datos de consumo de oxígeno fueron desfavorables ni extremos en ninguna temperatura para esta especie (sin diferencias significativas en el caso de consumo de O<sub>2</sub>).

Para *C. similis* los valores más altos calculados de Q10 fueron para los intervalos de 18 a 26 °C y para 22 a 30 °C (7.12 y 3.33, respectivamente). A pesar de que no se observó una disminución en supervivencia ni en la amplitud de la ventana térmica para estas temperaturas (su ventana térmica es la más grande en las especies estudiadas después de la del caracol *M. corona bispinosa*), estos valores de Q10 parecen coincidir con la observación que se puede hacer con respecto al consumo de oxígeno de esta especie. Este último muestra que los valores para 18 y 22 °C difieren significativamente de aquellos obtenidos para 26 y 30 °C, respectivamente, siendo estos últimos dos más elevados.

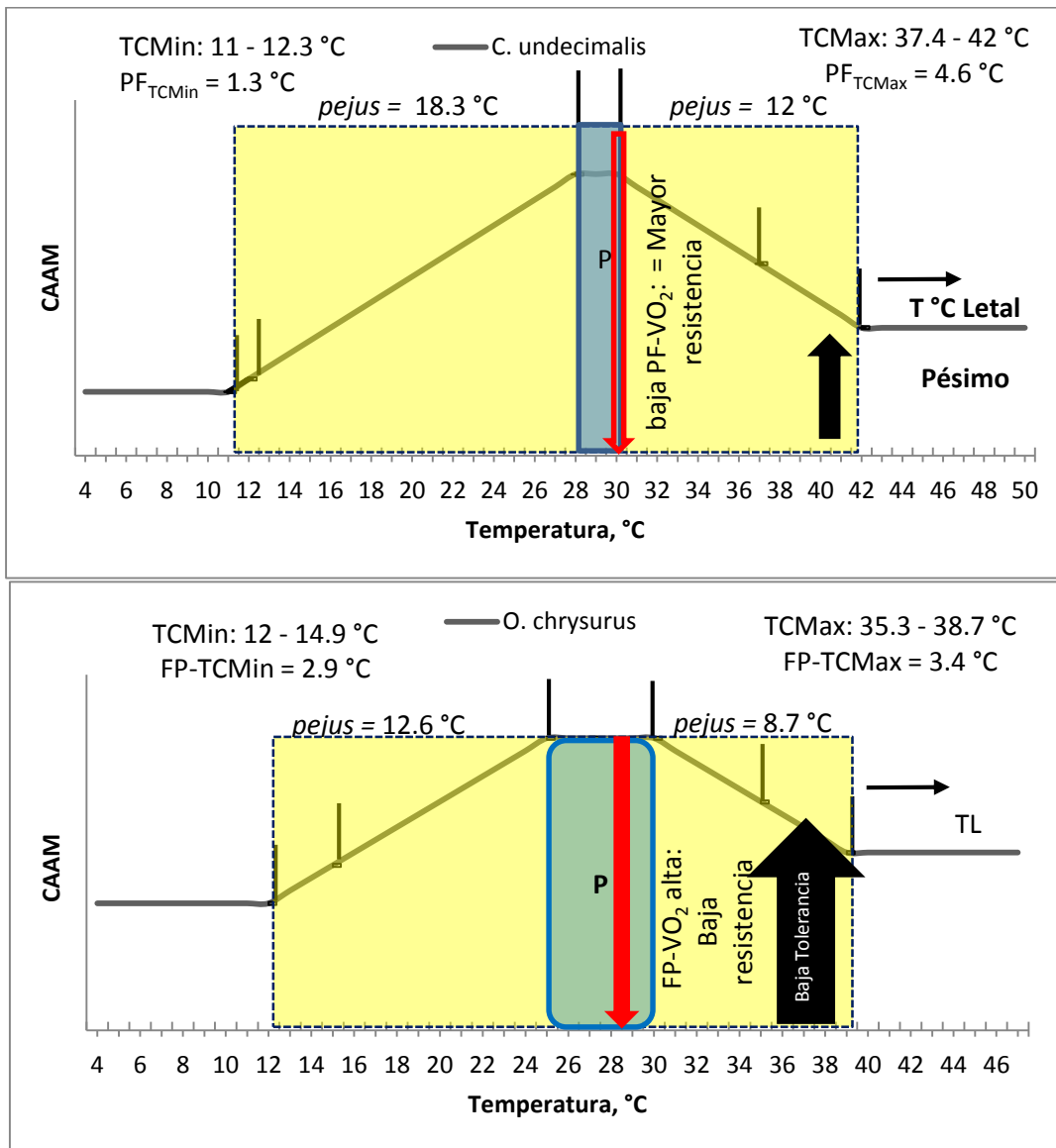


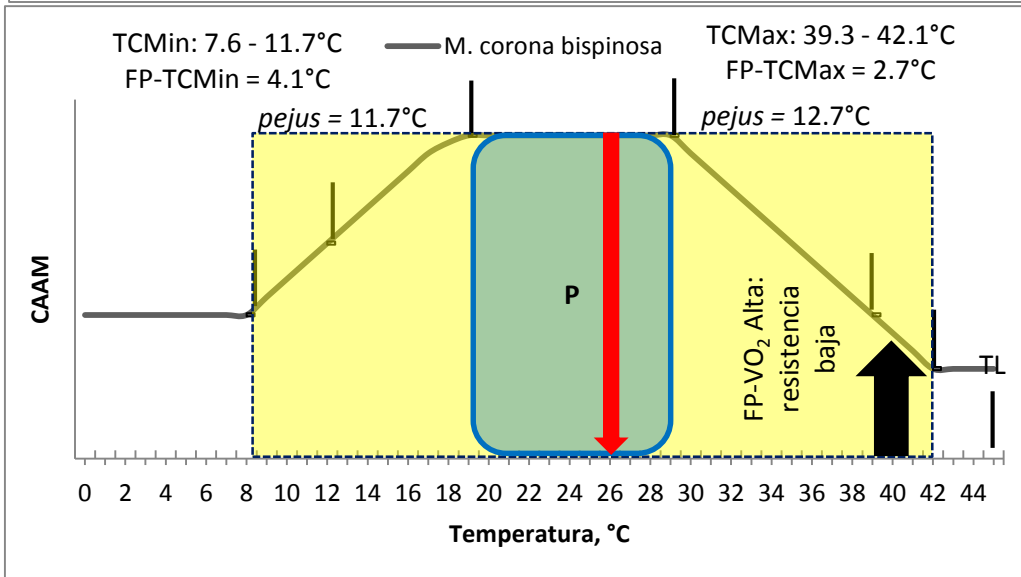
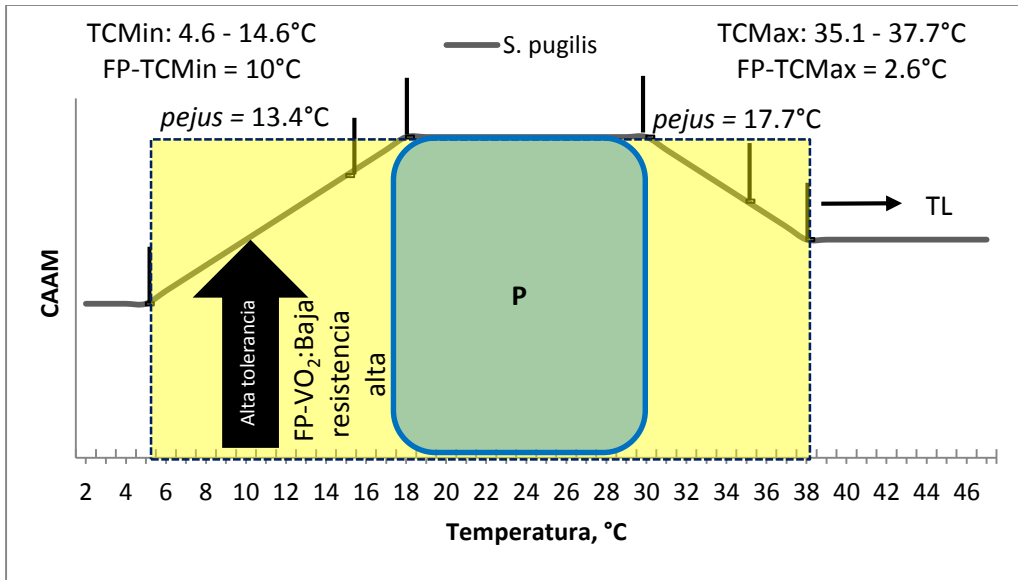
El área de los polígonos, la preferencia térmica final y el consumo de oxígeno de cada una de las especies estudiadas refuerzan la hipótesis de que existe una segregación de sus nichos, en la cual la temperatura, regulada a través de la surgencia estacional de la plataforma de Yucatán, juega un papel fundamental. El presente estudio permite agrupar a estas especies en 3 nichos: el nectónico (*O. chrysurus*), el bentónico submareal (*S. pugilis*, *L. dubia*, *C. similis* y *O. maya*) y el bentónico intermareal (*M. corona bispinosa*).

El conocimiento de los límites de la tolerancia térmica de estas especies es necesario para elaborar los antecedentes de cambios en su abundancia y distribución en un escenario de cambio climático (Pörtner 2007, Magozzi *et al.* 2014, Terblanche, 2011). De acuerdo con esto es posible proponer algunas predicciones asociadas a las consecuencias de diversos factores inductores de estrés tanto a nivel de organismo como poblacional (Sokolova *et al.* 2012). En general, el metabolismo y ventana térmica de los animales está directamente relacionado con el tipo de hábitat: las especies que habitan en nichos térmicos más estrechos y estables son más vulnerables a eventos de cambio de temperatura muy agudos a comparación de especies que habitan los nichos más amplios y variables (Magozzi, *et al.* 2014).

La hipótesis de Pörtner (2010), los conceptos de tolerancia integrados por Reynolds y Casterlin (1979) y los datos obtenidos en el presente estudio permiten la construcción de las curvas de tolerancia asociadas con las temperaturas de aclimatación de las diferentes especies estudiadas (Fig, 15). Como se puede apreciar, la temperatura final preferida de las distintas especies varía de entre 23.5 para *C. similis* y 30 °C para *C. undecimalis* (anexo 2) con valores intermedios de 26 a 28 °C para *M. corona bispinosa*, *L. dubia* y *O. chrysurus*. La zona de tolerancia, delimitada por las temperaturas seleccionadas en los animales aclimatados a las cuatro temperaturas experimentales, mostró también variaciones específicas, con los intervalos más amplios en *S. pugilis* (10 °C, especies que eligió las mismas temperaturas de aclimatación) y los menores en *L. dubia* y *C. similis* (3 °C) y *C. undecimalis* (2 °C). Valores intermedios de tolerancia

fueron registrados en *O. chrysurus* (5.4 °C) y *M. corono bispinosa* (10 °C). Uno de los aspectos interesantes de este esquema es que pone en evidencia que la tolerancia no está relacionada con la resistencia; es decir, animales con tolerancias (y preferencias relativamente estrechas) pueden o no tener intervalos de resistencia amplios o estrechos, lo que sugiere que ésta está ligada más con los mecanismos de protección (Pörtner 2010; Sokolova *et al.*, 2012) que con las adaptaciones conductuales que motivan a los organismos a preferir una condición en particular.





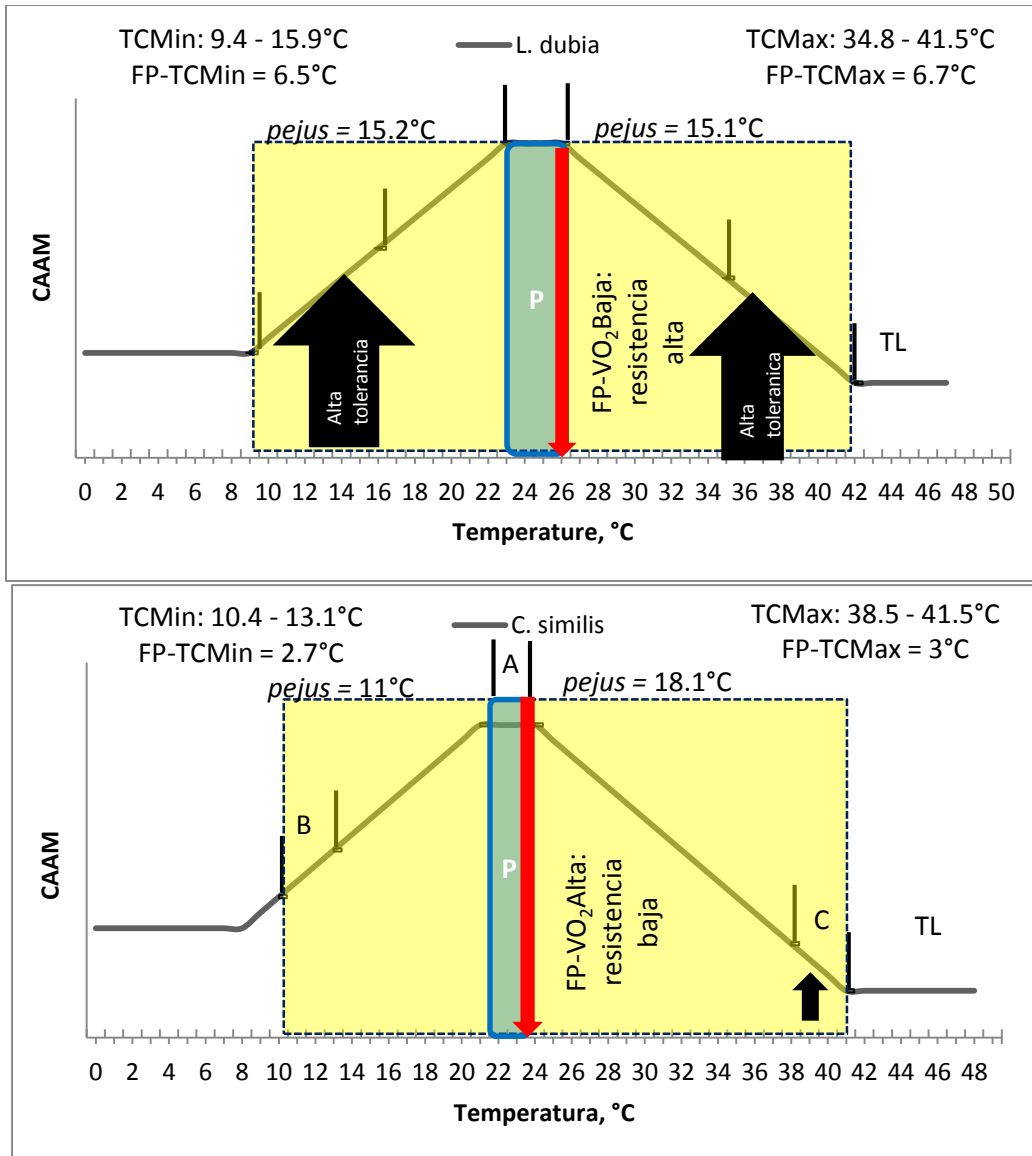
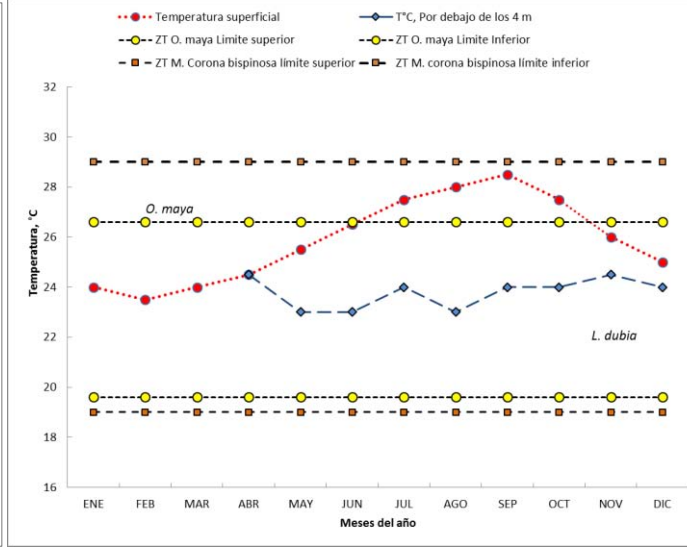
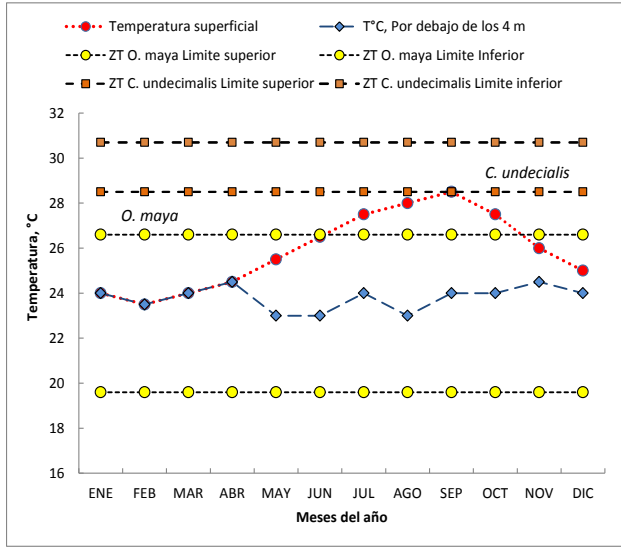
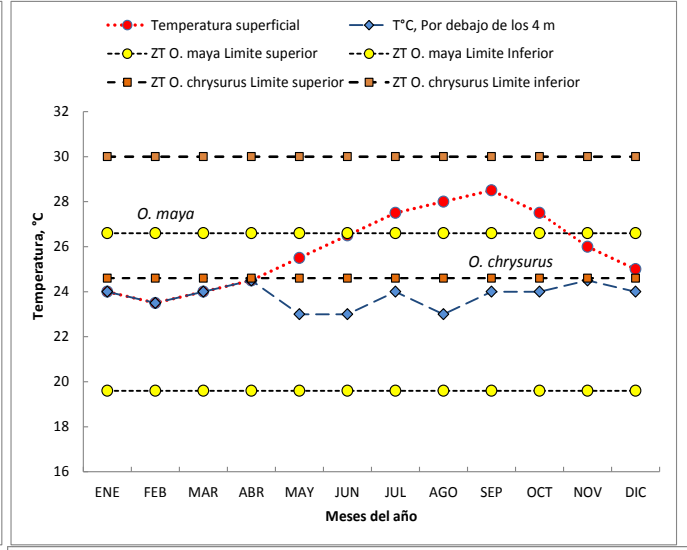
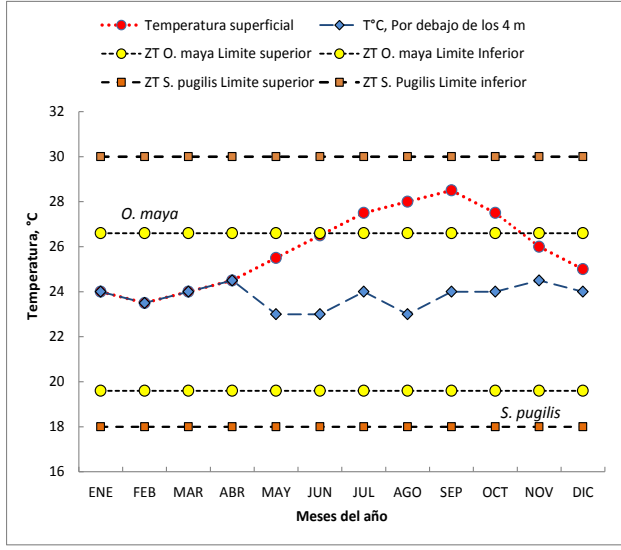
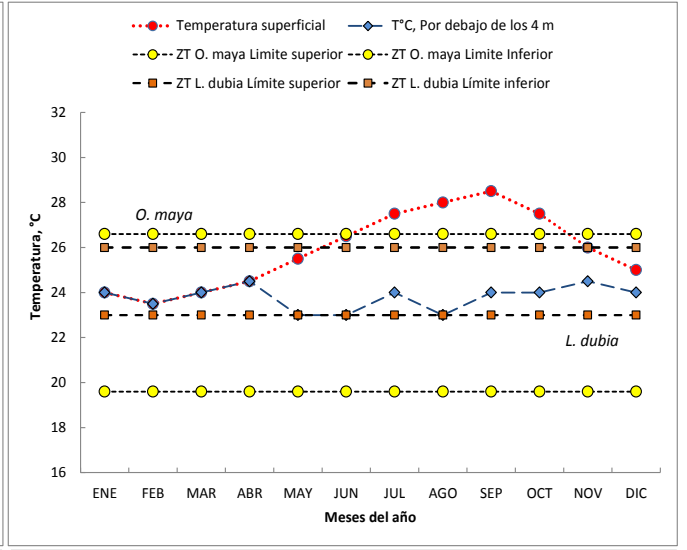
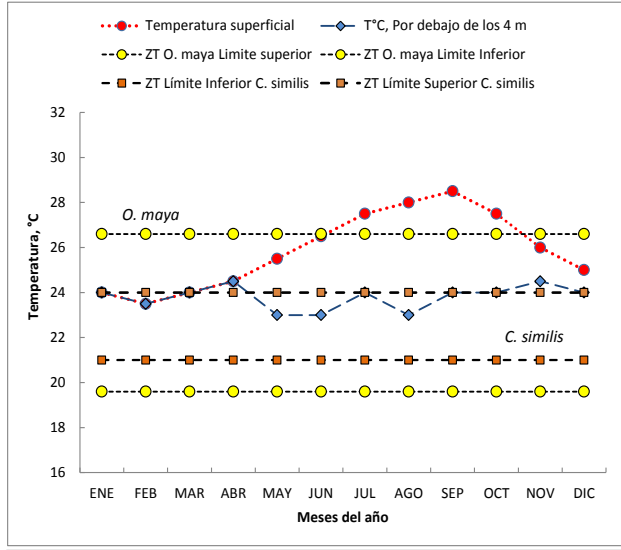


Fig. 15. Intervalos de tolerancia, resistencia y zona de transición (“pejus”) de los peces *O. chrysurus* y *C. undecimalis* (anexo 2), los moluscos *M. corona bispinosa* y *S. pugilis* y los crustáceos *L. dubia* y *C. similis*. La letra P indica las temperaturas preferidas y los límites del intervalo de la zona de tolerancia (A). La flecha roja indica la temperatura final preferida. El cuadro amarillo indica la zona de resistencia delimitada por el “pejus” inferior y el pejus superior, ambos calculados como al diferencia entre el límite inferior y superior de la zona de tolerancia y la TCM<sub>in</sub> y la TCM<sub>ax</sub> obtenidas en los animales aclimatados a 18 °C y 30 °C, respectivamente. Las letras B y C indican el intervalo de variación de la TCM<sub>in</sub> y la TCM<sub>ax</sub> determinados por la tolerancia expresada por los animales aclimatados a 18 y 30 °C. TL = temperatura letal. El CAAM en este esquema está determinado por las temperaturas de respuesta que incluyen los resultados de los experimentos realizados en este estudio: temperatura crítica mínima y máxima, preferendum térmico final y plasticidad fenotípica calculada.



**Fig. 16. Relación entre la zona de tolerancia (medida como el intervalo de temperaturas preferidas por los organismos aclimatados a las temperaturas experimentales) de las especies de peces, crustáceos y moluscos y en relación con la tolerancia de *O. maya* (Noyola *et al.*, 2013), las variaciones de la temperatura superficial del mar (Atlas Climático Nacional, UNAM en línea) y la temperatura registrada a 4 m de profundidad durante los eventos de la surgencia estacional de verano en la PY (Enriquez *et al.*, 2013)**

Usando los datos publicados por la UNAM en el Atlas Climático Digital de México (<http://atlasclimatico.unam.mx/atlas/>), las temperaturas reportadas para el ambiente bentónico de la PY (Enriquez *et al.*, 2013) fueron relacionados con el intervalo de la zona de tolerancia de las especies de peces, crustáceos y moluscos estudiados ahora y con respecto a la tolerancia reportada para *O. maya* (Noyola *et al.*, 2013; Fig. 15). Como se puede apreciar, las variaciones de la temperatura superficial del mar oscilan en la plataforma continental adyacente a la PY entre los 23.5 y 28.5 °C, con las temperaturas más bajas en el mes de febrero y la más alta en el mes de septiembre. De acuerdo con Enriquez *et al.*, (2013), la temperatura tiende a disminuir a partir del mes de Mayo siguiendo las pulsaciones de agua fresca provenientes de las aguas sub superficiales que ingresan al canal de Yucatán, las cuales mantienen la temperatura del fondo (a más de 4 m de profundidad) por debajo de los 24 °C. Al colocar el intervalo de tolerancia de *O. maya* como especie de referencia, es posible observar que entre los meses de Enero y Mayo el límite superior de la zona de tolerancia es mayor que las temperaturas previstas por el modelo, lo que sugiere que para esos meses la población de juveniles no tendría limitaciones asociadas con este factor ambiental. A partir del mes de Junio y hasta Octubre, las temperaturas del modelo resultan mayores al límite de la zona de tolerancia lo que sugiere que, de no presentarse los pulsos de agua fresca de la surgencia, los juveniles de pulpo tenderían a preferir otras zonas, tal vez más profundas, en donde las temperaturas caen dentro del intervalo que éstos prefieren. Así y de acuerdo con las predicciones del IPCC (2013) que indican la posibilidad de la reducción en la velocidad de las corrientes en este siglo, es posible esperar que, de reducirse la intensidad de la surgencia estacional, la población de juveniles de *O. maya* preferirán desplazarse, alterando la dinámica poblacional que sostiene actualmente a la población pesquera de esta especie. Otros factores como la competencia por espacio, la abundancia de alimento, la heterogeneidad ambiental y la

presencia de la población de *O. vulgaris* en aguas más profundas deberán de considerarse con el fin de establecer estrategias futuras de manejo.

De acuerdo con Celis-Sánchez *et al.*, (2014) las jaibas del género *Callinectes spp* son los cangrejos más abundantes en la zona de distribución de *O. maya* en la costa Norte del estado de Yucatán. Los resultados obtenidos ahora indican que *C. similis* es más sensible a la temperatura que *O. maya*, pues *C. similis* presentó un intervalo de tolerancia más estrecho que los pulpos, localizado entre 21 y 24 °C (Fig. 15). De acuerdo con esto, la abundancia de esta especie podría estar estrechamente ligada con la presencia de la surgencia estacional, la cual pareciera ofrecer condiciones apenas propicias para los patrones de selección térmica de esta especie. De hecho, estos autores reportaron que la mayor abundancia de *C. similis* fue registrada en la época de nortes, cuando la temperatura superficial del mar en la zona de muestreo fue de entre 24 y 25°C. Estos resultados ponen en evidencia la alta sensibilidad a la temperatura de esta especie y pone un foco de atención ante los posibles cambios que pudieran llegar a producirse en la estructura de la comunidad de crustáceos, presas del pulpo ante un cambio en este factor ambiental. *Libinia dubia* representa el 11.4% de la población de cangrejos capturados frente a las costas de Sisal (Célis-Sánchez *et al.*, 2014); debido a su atractabilidad, esta especie es utilizada ampliamente como carnada del pulpo durante la época de pesca, lo que hace suponer que es una de las presas favoritas de *O. maya*. Aunque el intervalo de tolerancia de *L. dubia* resultó ser más estrecho que el de *O. maya* (3 y 7°C, respectivamente), el límite superior de ambas especies resultó ser muy similar (26.6 °C para *O. maya* y 26 °C para *L. dubia*). Estos resultados sugieren que, ante una elevación de la temperatura, *L. dubia* seguiría la misma dinámica de las poblaciones de *O. maya* desplazándose hacia otros ambientes que les resultaran favorables. Así, tomando en cuenta los resultados obtenidos ahora queda en evidencia que por lo menos dos de las presas importantes de *O. maya* se verían forzadas a moverse en el caso de un incremento de la temperatura ya sea por la elevación de ésta en el mar o por la reducción de la intensidad de las corrientes que promueven la entrada de aguas frescas desde la surgencia estacional. Ante un escenario de aumento de temperatura, *S. pugilis*, la otra especie que forma parte del ensamble de presas de *O. maya*, mostró un amplio intervalo de tolerancia, tal vez

adquirido desde hace millones de años cuando, en el mar de Tetis los ancestros del género vivieron en ambientes con temperaturas mayores de los 30 °C (Zakharov y Rogov 2003; Bardhan *et al.* 2007).

Los depredadores seleccionados en el presente estudio fueron *O. chrysurus* y *C. undecimalis* (anexo 2). Los límites superiores de la zona de tolerancia de ambas especies resultaron ser varios °C más elevados que la temperatura promedio máxima superficial del mar, aún en ausencia de la surgencia estacional, lo que sugiere que ambas especies, gracias a su adaptación, tolerarían un posible incremento de la temperatura en la zona de distribución de *O. maya*. Es interesante hacer notar que de las dos especies, *C. undecimalis* presentó el intervalo de tolerancia menor (2 °C) que el registrado en *O. chrysurus* (5.4 °C), sugiriendo que los juveniles de *C. undecimalis* en invierno podrían preferir ambientes más cálidos que los registrados en la zona costera de Yucatán, tal vez realizando migraciones hacia la zona de mayor temperatura de las costas de Campeche (<http://atlasclimatico.unam.mx/atlas/>).

Para conocer las posibles consecuencias de esas oscilaciones otros estudios enfocados a las formas embrionarias o larvianas de estas especies deberán de llevarse a cabo con el fin de identificar cómo, por ejemplo, un invierno más intenso y corto seguido de un verano más largo e intenso podrían afectar el reclutamiento de estas mismas especies que forman parte importante del ensamble ecológico del cual depende *O. maya*. Sería interesante, también, en estudios futuros lograr la obtención de organismos cuya historia térmica sea conocida previa a la aclimatación y experimentos (en este estudio se utilizaron en su mayor parte animales adultos capturados en su hábitat y por lo tanto de historia térmica desconocida).

A pesar de que el presente estudio genera un buen marco de referencia, en estudios futuros valdría la pena ampliar el alcance de trabajos como este incluyendo diversos factores y variables. Uno de ellos podría ser la interacción entre presa y depredador a la par de un estrés térmico, consumo de oxígeno y preferencia térmica, así como la obtención de un balance energético completo de cada especie. Otro factor interesante



para incluir sería el estudio de la respuesta de las especies ante un evento térmico crónico (no agudo solamente como en el presente estudio), así como medir el posible efecto de ciclos día-noche y etapa de desarrollo en las variables medidas y la plasticidad de adaptación a la variable temperatura en cada especie. A su vez, la mayor comprensión y estudio más profundo de especies tropicales como las tratadas en este trabajo deberían ayudar a comprender mejor las condiciones y supuestos experimentales (conductas, hábitos alimenticios, desarrollo, etc.) y las consecuencias de éstos (distribución geográfica, ecología, relaciones presa-depredador, migraciones, etc.).

### **Agradecimientos**

Al CONACYT por el apoyo económico en forma de beca para realizar mis estudios de maestría.

Al Dr. Carlos Rosas Vázquez por su infinita bondad y paciencia así como por ser excelente tutor tanto en maestría como licenciatura.

A Claudia Camaal Monsreal, por todo su apoyo logístico y de material en el laboratorio de especies marinas de la UMDI Sisal, Yucatán.

A todos los integrantes del comité tutorial y jurado, por su apoyo, guía y todos los comentarios que me permitieron corregir y mejorar mi trabajo.

A mis padres y hermano por su incondicional apoyo siempre a mi formación y educación antes, durante y después de cursar la maestría.

A Thania González Moreno, por acompañarme en esta enorme travesía de formación académica y personal, por estar siempre e incondicionalmente a mi lado en las buenas y en las malas, por creer en mí, sacar lo mejor de mí y ayudarme a salir adelante para convertirme en lo que soy hoy, con los caminos que hemos recorrido y los logros que hemos alcanzado. Por ser mi pan things.

## Referencias

Aldana-Aranda, D. y Patiño Suárez, V. 1998. Overview of diets used in larviculture of three Caribbean Conchs: Queen Conch *Strombus gigas*, Milk Conch *Strombus costatus* and Fighting Conch *Strombus pugilis*. *Aquaculture* 167 1998. 163–178

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. *Aquaculture International* 10: 361–377

Bazzino, G., Gilly, W.F., Markaida, U., Salinas-Zavala, C.A., y Ramos-Castillejos, J. 2010. Horizontal movements, vertical habitat utilization and diet in the jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the Pacific Ocean off Baja California Sur, Mexico. *Progress in Oceanography* 86: 59-71

Beitinger, T.L. y Bennett, W.A. 2000. Quantification of the role of acclimation temperature in temperature tolerance of fishes. *Environmental Biology of Fishes*. 58:277-288

Beitinger T.L., Bennett W.A., McCauley R.W. (2000) Temperature tolerances of North American freshwater fishes exposed to dynamic changes in temperature. *Environ Biol Fish* 58: 237–275

Beitinger T.L. y Fitzpatrick L.C. (1979) Physiological and ecological correlates of preferred temperature in fish. *AmZool* 19: 319–330.

Boulding E.G. y Hay T. (2001) Genetic and demographic parameters determining population persistence after a discrete change in the environment. *Heredity* 86: 313-324

Braby C.E. y Somero G.N. (2006) Following the heart: temperature and salinity effects on heart rate in native and invasive species of blue mussels (genus *Mytilus*). *J Exp Biol* 209: 2554-2566

Brett J.R., (1971) Energetic responses of salmon to temperature. A study of some thermal relations in the physiology and freshwater ecology of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Am Zool* 11: 99–113.

Brett J.R., (1979) Environmental factors and growth. Academic Press, New York

Carmona-Osalde, C. y Rodríguez-Serna, M. 2012. Reproductive aspects of the spider crab *Libinia dubia* under laboratory conditions. Osalde C. and Rodríguez-Serna M. Hidrobiológica 2012, 22 (1): 58-61

Cerezo, J. y García, B. 2005. Suitable dissolved oxygen levels for common octopus (*Octopus vulgaris* Cuvier, 1797) at different weight and temperatures: analysis of respiratory behavior. Aquaculture 244: 303-314

Chatterjee, N., Pal, A.K., Manush, S.M., Das, T., Mukherjee, S.C., 2004. Thermal tolerance and oxygen consumption of *Labeo rohita* and *Cyprinus carpio* early fingerlings acclimated to three different temperatures. J. Therm. Biol. 29, 265–270.

Chen J.C. y Lai S.H. (1993) Effects of temperature and salinity on oxygen consumption and ammonia-N excretion of juvenile *P. japonicus* Bate. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 165: 161-170

Clark T.D., Sandblom E., Jutfelt F (2013) Aerobic scope measurements of fishes in an era of climate change: respirometry, relevance and recommendations. The Journal of Experimental Biology 216: 2771-2778

Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad (ConaBio). 2010. Ficha técnica para la evaluación de los sitios prioritarios para la conservación de los ambientes costeros y oceánicos de México. Humedales costeros y Plataforma continental de Cabo Catoche. Mesa de Trabajo: Golfo de México (Ecorregión Nivel-I CCA: Golfo de México Sur; Categoría del sitio: Zona costera). 7 p.

Caveriviere, A., Domain, F., and Diallo, A. 1999. Observations of the influence of temperature on the length of embryonic development in *Octopus vulgaris* (Senegal). Aquat. Living. Resour. 12 (2):151-154

Chappon, C. y Seuront, L. 2011. Behavioral thermoregulation in a tropical gastropod: links to climate change scenarios. Global Change Biology (2011) 17, 1740–1749

Claussen, D.L. 1977. Thermal acclimation in ambystomatid salamanders. *Comp. Biochem. Physiol.* 1977. Vol 58A. 333-340

D'Aniello, A., D'Onofrio, G., Pischetola, M., and Denucé, J.M. 1989. Effect of pH, salinity, Ca<sup>+</sup>, Mg<sup>+</sup>, K<sup>+</sup>, and SO<sub>4</sub><sup>+</sup> ions on hatching and viability of *Loligo vulgaris* embryo. *Comp. Biochem. Physiol.* 94A (3): 477-481

Das, T., Pal, A.K., Chakraborty, S.K., Manush, S.M., Sahu, N.P., Mukherjee, S.C. 2005. Thermal tolerance, growth and oxygen consumption of *Labeo rohita* fry (Hamilton, 1822) acclimated to four temperatures. *Journal of Thermal Biology* 30 (2005) 378–383

Debnath, D., Pal, A.K., Sahu, N.P., Baruah, K., Yengkokpam, S., Das, T., Manush, S.M. 2006. Thermal tolerance and metabolic activity of yellowtail catfish *Pangasius pangasius* (Hamilton) advanced fingerlings with emphasis on their culture potential. *Aquaculture* 258 (2006) 606–610

Díaz F., Farfan C., Sierra E., Re A.D. (2001) Effects of temperature and salinity fluctuation on the ammonium excretion and osmoregulation of juveniles of *Penaeus vannamei*, Boone. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology* 34: 93-104

Díaz, F., Sierra, E., Re, A.D., Rodríguez, L. 2002. Behavioural thermoregulation and critical thermal limits of *Macrobrachium acanthurus* (Wiegman). *Journal of Thermal Biology* 27 (2002) 423–428

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). *Aquaculture Research*, 2006, 37, 877-884

Díaz, F., Re, A.D., Salas, A., Galindo-Sanchez, C.E., Gonzalez, M.A., Sanchez, A., Rosas, C. 2013. Behavioral thermoregulation and critical thermal limits of giant keyhole limpet *Megathura crenulata* (Sowerby 1825) (Mollusca; Vetigastropoda). *J. Thermal Biol.* (2013), <http://dx.doi.org/10.1016/j.jtherbio.2013.05.007>

Díaz F., Re A.D., Sánchez A., Cruz H., González R., Sánchez N., Licea N., Ponce-Rivas E., Muñoz-Márquez A.E., Giffard I., Rosas C. (2013) The effects of exposure to

critical thermal maxima on the physiological, metabolic, and immunological responses in adult white shrimp *Litopenaeus vannamei* (Boone). *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology* 45: 365–374

Díaz F, Re AD, Salas A, Galindo-Sanchez CE, Gonzalez M, Sanchez A, Rosas C (2014) Behavioral thermoregulation and critical thermal limits of giant keyhole limpet *Megathura crenulata* (Sowerby1825) (Mollusca; Vetigastropoda). *J Therm Biol* on line first: [dx.doi.org/10.1016/j.jtherbio.2013.05.007](https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2013.05.007)

Domingues, M.P., Sykes, A., Andrade, J.P. 2002. Effects of temperature in the life cycles of two consecutive generations of *Sepia officinalis* (Linnaeus, 1758), cultured in the Algarve (South Portugal). *Aquaculture international*. 10: 207-220

Dülger, N., Kumlu, M., Türkmen, S., Ölcülü, A., Eroldogan, T. Asuman Yilmaz, H. y Öcal, N. 2013. Thermal tolerance of European Sea Bass (*Dicentrarchus labrax*) juveniles acclimated to three temperature levels. *Journal of Thermal Biology* 37 (2012) 79–82

Durholtz, M.D. y Lipinski, M.R. 2000. Influence of the microstructure of statoliths of the stumbstall squid *Loligunculla brevis*. *Marine Biology* 136: 1029-1037

Eme, J. y Bennett, W.A. 2009. Critical thermal tolerance polygons of marine fishes from Sulawesi, Indonesia. *Journal of Thermal Biology* 34: 220-225

Enriquez, C., Marino, I., Tapia, Jeronimo, G., Capurro---Filograsso, L. 2011. Thermohaline processes of the Yucatan Coastal Zone. *Estuarine, Coastal and Shelf Science Manuscript Draft*

Enriquez, C. Mariño-Tapia, I.J., Herrera-Silva, J.A. 2010. Dispersion in the Yucatan coastal zone: Implications for red tide events. *Continental Shelf Research* 30 (2010) 127–137

Forsythe, J.W., Walsh, L.S., Turk, P.E., and Lee, P.G. 2001. Impact of temperature on juvenile growth and age at first egg-laying on the Pacific reef squid *Sepioteuthis lessoniana* reared in captivity. *Marine Biology* 138: 103-112

Fry F.J. (1947) Effects of the environment on animal activity. University of Toronto Studies, Biological Series No55 68: 1-60

Gillooly J.F., Brown J.H., West G.B., Savage V.M., Charnov E.L. (2001) Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science* 293: 2248-2251

Gillooly J.F., Charnov E.L., West G.B., Savage V.M., Brown J.H. (2002) Effect of size and temperature on developmental time. *Nature* 417: 70-73

Giomi F. y Pörtner H.O. (2013) A role for haemolymph oxygen capacity in heat tolerance of eurythermal crabs. *Frontiers in Physiology (Aquatic Physiology)* 4: 1-12

Gonzalez, R.A., Díaz, F., Licea, A., Re, D.A., Sánchez, L.N., García-Esquivel, Zaul.2010. Thermal preference, tolerance and oxygen consumption of adult white shrimp *Litopenaeus vannamei* (Boone) exposed to different acclimation temperatures. *Journal of Thermal Biology* 35(2010)218–224

González-Ortegón, E., Pascual, E. y Drake, P. 2013. Respiratory responses to salinity, temperature and hypoxia of six caridean shrimps from different aquatic habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 445 (2013) 108–115

Hathaway, R.R., Woodburn, K.D. 1961. Studies on the crown conch *Melongena corona* Gmelin. *Bulletin of Marine Science of the Gulf and Caribbean* [11 (1)

Hernández A, Solís-Ramírez MJ, Ramírez-Gil F, Mena R, Mena C. 2000. Aplicación del método de área barrida para obtener un índice de la abundancia relativa de la

población de pulpo (*Octopus maya*) en la Península de Yucatán, México. *XII Congreso Nacional de Oceanografía*.

Hernández, A, Solís-Ramírez MJ, Espinoza JC, Mena R, Aguilar F, Ramírez F. 2004. Pulpo. Páginas 615-630. *En: Secretaria del Medio Ambiente y Recursos Naturales y Pesca (SEMARNAP), editor. Sustentabilidad y Pesca Responsable en México; Evaluación y Manejo, 1999-2000*. Instituto Nacional de Pesca. México (en línea). <<http://inp.semarnat.gob.mx/Publicaciones/Publicaciones.htm>> [Consulta: octubre del 2004].

IPCC, 2013: Summary for Policymakers. In: *Climate Change 2013: The Physical Science Basis*. Contribución del grupo de trabajo 1 para el quinto reporte de evaluación del IPPC [Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P.M. Midgley (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.

Katsanevakis, S., Protopapas, N., Miliou, H. and Verriopoulos, G. 2005a. Effect of temperature on specific dynamic action in common octopus, *Octopus vulgaris* (Cephalopoda). *Marine Biology*. Vol 154 (6): 1085-1095

Katsanevakis, S., Stephanopoulou, S., Miliou, H., Moriatou-Apostolopoulou, M., and Verriopoulos, G. 2005b. Oxygen consumption and ammonia excretion of *Octopus vulgaris* (Cephalopoda) in relation to body mass and temperature. *Marine Biology*. 146, 4: 725-732

Keller, .T.A. y Hazlett, B.A. 2010. Thermal Preferences and Distribution of Northern Michigan Crayfishes. *Northeastern Naturalist* Vol. 17, No. 4

Khan, J.R. y Herbert, N.A. 2012. The behavioural thermal preference of the common triplefin (*Forsterygion lapillum*) tracks aerobic scope optima at the upper thermal limit of its distribution. *Journal of Thermal Biology* 37(2012)118–124

Kumlu, M., Türkmen, S., Kumllu, M. 2010. Thermal tolerance of *Litopenaeus vannamei* (Crustacea:Penaeidae) acclimated to four temperatures. Journal of Thermal Biology. 35: 305-308

Lagerspetz, K.Y.H. y Vainio, L.A. 2006. Thermal behaviour of crustaceans. Biol. Rev. (2006), 81, pp. 237–258.

Leporati, S.C, Pecl, G.T., Semmens J. M. 2006. Cephalopod hatchling growth: the effect of initial size and seasonal temperatures. Mar. Biol. 151 (4): 1375-1383

Lucas, A. 1996. Bioenergetics of Aquatic Animals. Taylor & Francis Ltd. Gunpowder Square, London. 105-106

Madeira, D., Narciso, L., Cabral, H.N. ,Vinagre, C. 2012. Thermal tolerance and potential impacts of climate change on coastal and estuarine organisms. Journal of Sea Research 70 (2012) 32–41

Magozzi, S. y Calosi, P. 2014. Integrating metabolic performance, thermal tolerance, and plasticity enables for more accurate predictions on species vulnerability to acute and chronic effects of global warming. Global Change Biology (2014), doi: 10.1111

Majhi, S. K. y Das, S.K.2013. Thermal Tolerance, Oxygen Consumption and Stress Response in *Danio dangila* and *Brachydanio rerio* (Hamilton, 1822) Acclimated to Four Temperatures. Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 13: 359-365 (2013)

Manush, S.M., Pal, A.K., Chatterjee, N., Das, T., Mukherjee, S.C., 2004. Thermal tolerance and oxygen consumption of *Macrobrachium rosenbergii* acclimated to three temperatures. J. Therm. Biol. 29, 15–19.



Melzner, F., Bock, C., Pörtner H.O. 2006. Temperature-dependent oxygen extraction from the ventilatory current and the costs of ventilation in the cephalopod *Sepia officinalis*. *Journal of Compared Physiology B* 176:207-621

Muñoz, N.J., Breckels, R.D. y Neff, B.D. 2012. The metabolic, locomotor and sex-dependent effects of elevated temperature on Trinidadian guppies: limited capacity for acclimation. *The Journal of Experimental Biology* 215, 3436-3441

Nilsson G.E., Crawley N., I.G. L, Munday P.L. (2009) Elevated temperature reduces the respiratory scope of coral reef fishes. . *Global Change Biology* 15: 1405–1412

Noyola, J., Caamal-Monsreal, C., Díaz, F., Re, D., Sánchez, A., Rosas, C. 2012. Thermopreference, tolerance and metabolic rate of early stages juvenile *Octopus maya* acclimated to different temperatures. *Journal of Thermal Biology* 38 (2013) 14–19

Noyola, J., Caamal-Monsreal, C., 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 (2013) 156–165

Oellermann M., Pörtner H.O., Mark F.C. (2012) Mitochondrial dynamics underlying thermal plasticity of cuttlefish (*Sepia officinalis*) hearts. *The Journal Experimental Biology* 215: 2992-3000

Ogburn, M.B., Jackson, J.L., Forward, R.B. 2007. Comparison of low salinity tolerance in *Callinectes sapidus* Rathbun and *Callinectes similis* Williams postlarvae upon entry into an estuary. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 352 (2007) 343–350

Palmeigiano, G.B. y D'apote, M.P. 1983. Combined effects of temperature and salinity on cuttlefish (*Sepia officinalis* L) hatching. *Aquaculture* 35: 259-264

Paschke K., Cumillaf J.P., Chimal M.E., Díaz F., Gebauer P., 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

Pethybridgea H., Roosb D., Loizeaua V., Pecqueriec L., Bachera C. (2013) Responses of European anchovy vital rates and population growth to environmental fluctuations: An individual-based modeling approach. *Ecological Modelling* 250: 370– 383

Pigliucci M., Murren C.J., Schlichting C.D. (2006) Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation. *The Journal Experimental Biology* 209: 2362-2367

Pörtner, H.O. 2002. Climate variations and the physiological basis of temperature dependent biogeography: systemic to molecular hierarchy of thermal tolerance in animals. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A* 132 (2002) 739–761

Pörtner, H.O., Storch, D., Heilmayer, O., 2005. Constraints and trade-off in climatic dependent adaptation: energy budget and growth in a latitudinal cline. *Sci. Mar.* 69, 271–285.

Pörtner, H.O. y Knust, R. 2007a. Climate Change Affects Marine Fishes Through the Oxygen Limitation of Thermal Tolerance. *Science* vol 315 5 January 2007 5-97

Pörtner, H.O., Peck , L., Somero, G.2007b. Thermal limits and adaptation in marine Antarctic ectotherms: an integrative review. *Philosophical transactions of the Royal Society B* 362: 2233-2258

Pörtner, H.O. 2010. Oxygen- and capacity-limitation of thermal tolerance: a matrix for integrating climate-related stressor effects in marine ecosystems. *The Journal of Experimental Biology* 213, 881-893

Quintela, J. y Andrade, J.P. 2002. Effects of temperature on gastric rates in *Sepia officinalis* (Linnaeus, 1758) in laboratory conditions. *Bulletin of Marine Science* 71(2): 681-689

Re, D., Díaz, F., Salas-Garza, A., Gonzalez, M., Cordero, V., Galindo-Sanchez, C.E., Sanchez-Castrejon, E., Sanchez Zamora, A., Licea-Navarro, A. 2013 Thermal preference, tolerance and temperature-dependent respiration in the California sea hare *Aplysia californica*. *Agricultural Sciences* 2013

Reiser S., Herrman J-S., Temming A. (2014) Thermal preference of the common brown shrimp (*Crangon crangon*, L.) determined by the acute and gravitational method. J Exp Mar Biol Ecol 461: 250-256

Reynolds, W.W., Casterlin, M.E. 1979. Behavioral Thermoregulation and the "Final Preferendum" Paradigm. AMER. ZOOL..19:211-224 (1979).

Rincón, A.M. 2012. Distribución y abundancia del caracol *Strombus pugilis* (Gastropoda: Strombidae) en relación con el hábitat en la guajira, caribe colombiano. Trabajo de investigación presentado como requisito parcial para optar al título de: Magíster en Ciencias-Biología - Línea Biología Marina. Universidad nacional de Colombia Departamento de biología, facultad de ciencias - sede Bogotá Centro de estudios en ciencias del mar, cecimar-sede caribe Convenio universidad nacional de Colombia-invermar.

Rummer J.L., Couturier C.S., Stecyk J.A.W., Gardiner N.M., Kinch J.P., Nilsson G.E., Munday P.L. (2014) Life on the edge: thermal optima for aerobic scope of equatorial reef fishes are close to current day temperatures. Global Change Biology 20: 1055-1066

Saillant, E.A., Renshaw, M.A., Cummings, N.J., Gold, J.R.2012. Conservation genetics and management of yellowtail snapper, *Ocyurus chrysurus*, in the US Caribbean and South Florida. Fisheries Management and Ecology, 2012, 19, 301–312

Salas, S., Mexicano-Cíntora, G., Cabrera, M.A. 2006. ¿Hacia dónde van las pesquerías en Yucatán? Tendencias, retos y perspectivas. CINVESTAV Mérida. Primera edición. ISBN: 968-5480-73-7

SAGARPA. 2003. Anuario Estadístico de Pesca. Secretaria del Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca, Gobierno Federal. México.

SAGARPA 2008. Evaluación de la población de pulpo (*Octopus maya*) en la península de yucatán 2008. Instituto Nacional de Pesca. Centro Regional de Investigación Pesquera Yucalpetén.Centro Regional de Investigación Pesquera Lerma

SAGARPA. 2012. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. Carta Nacional Pesquera. Segunda sección, 119- 120.

Sander, F. y Moore, E.A. 1979. Comparative respiration in the gastropods *Murex pomum* and *Strombus pugilis* at different temperatures and salinities. *Comp. Biochem. Physiol.* 1978. Vol60A.99-105

Sato, N., Awata, S., y Munehara, H. 2009. Seasonal occurrence and sexual maturation of Japanese pygmy squid (*Idiosepius paradoxus*) at the northern limits of their distribution. *Journal of Marine Science*, 66: 811-815

Schmidt-Nielsen Knut. 1975. *Animal Physiology*. Cambridge University Press.

Sokolova, I.M., Frederich, M., Bagwe, R., Lannig, R., Sukhotin A. A. 2012. Energy homeostasis as an integrative tool for assessing limits of environmental stress tolerance in aquatic invertebrates. *Marine Environmental Research* 79 (2012) 1-15

Solana SR, Pérez M, Wakida A, Burgos R, Santos J. 2005. Evaluación de la población de pulpo (*Octopus maya*) en la Península de Yucatán 2005. SAGARPA, INP. CRIP-Yucalpetén, CRIP- Lerma.

Solís R., M.J., 1962. Contribución al estudio del pulpo (*Octopus vulgaris* Lamarck) de la sonda de Campeche. Secretaría de industria y comercio, dirección general de pesca e industrias conexas, departamento de estudios biológicos pesqueros. Serie: Trabajos de divulgación Núm. 24. Vol. 3.

Solís-Ramírez MJ. 1994. Mollusca de la Península de Yucatán. Páginas 13-32. En: Yañez-Arancibia A. (editor). Recursos faunísticos del litoral de la Península de Yucatán. Universidad Autónoma de Campeche. Centro de Ecología, Pesquerías y Oceanografía del Golfo de México (EPOMEX). Serie Científica, 2.

Solís-Ramírez, M.J. 1997. *Octopus maya*: Biology and Fishery in Mexico. P. 105- 113. En: M. Lang, F.G. Hochberg, R. A. Ambrose y J. M. Engle (eds.). Proceedings the fishery and market potential of Octopus in California. Smithsonian Institution. Univ. Of Southern California. Aug.-Sep., 192p.

Solís-Ramírez MJ, Fernández I, Márquez F. 2000. Pulpo. Páginas 521-546. *En: Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales y Pesca (editor). Sustentabilidad y Pesca Responsable en México, Evaluación y Manejo (1997-1998)*. Instituto Nacional de la pesca. México.

Somero, G.N. 2010. The Physiology of climate change: how potentials for acclimatization and genetic adaptation will determine “winners” and “losers”. *The Journal of Experimental Biology*. 213:912-920

Sorte, J.B., Jones, S.J., Miller, L. P. 2011. Geographic variation in temperature tolerance as an indicator of potential population responses to climate change. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* (2011), doi:10.1016/j.jembe.2011.02.009

Stickle, W.B., Wyler, H.J., Dietz, T.H. 2007. Effects of salinity on the juvenile crab physiology and agonistic interactions between two species of blue crabs, *Callinectes sapidus* and *C. similis* from coastal Louisiana. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 352 (2007) 361–370

Stillman J.H. y Somero G.N. (2000) A comparative analysis of the upper thermal tolerance limits of eastern Pacific porcelain crabs, genus *Petrolisthes*: Influences of latitude, vertical zonation, acclimation, and phylogeny. *Physiol Biochem Zool* 73: 200–208.

Tapia Arjona, M.D., Aldana Aranda, D. 2000. Estructura poblacional del gasterópodo marino *Melongena corona bispinosa* (Melongenidae) en la ciénaga de Chuburná, Yucatán, México. Conferencia de evaluación de recursos pesqueros.

Tepolt C.K. y Somero G.N. (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*. *The Journal of Experimental Biology* 217: 1129-1138

Terblanche, J.S., Hoffmann, A. A., Mitchell, K.A., Rako, L., le Roux, P. C., Chown, S. L. 2011. Ecologically relevant measures of tolerance to potentially lethal temperatures. *The Journal of Experimental Biology* 214, 3713-3725.

Turano, M.J., Davis, D.A., Arnold, C.R., 2000. Observations and Techniques for Maturation, Spawning, and Larval Rearing of the Yellowtail Snapper *Ocyurus chrysurus*. JOURNAL OF THE WORLD AQUACULTURE SOCIETY Vol. 31, No. 1. 59-68

Yin, F., Sun, P., Peng, S., Tang, B., Zhang, D., Wang, C., Mu, C., Shi, Z. 2013. The respiration, excretion and biochemical response of the juvenile common Chinese cuttlefish, *Sepiella maindroni* at different temperatures. Aquaculture 402-403 (2013) 127–132

Zakharov V.A. y Rogov M.A. (2003) Boreal-Tethyan Mollusk migration at the Jurassic-Cretaceous boundary time and biogeographic ecotone position in the Northern Hemisphere. Stratigraphy and Geological Correlation 11: 152-171

Zavala-Hidalgo, J., Morey, S.L., OBrien, J.J., 2003. Seasonal circulation on the western shelf of the Gulf of Mexico using a high-resolution numerical model. J. Geophys. Res. 108, 1–19.

Zavala-Hidalgo, J., Gallegos-García, A., Martínez-López, B., Morey, S.L., OBrien, J.J., 2006. Seasonal upwelling on the western and southern shelves of the Gulf of Mexico. Ocean Dyn. 56, 333–338.

Zetina Zárate, A., Aldana Aranda, D., Brule, T., Baqueiro Cárdenas, E. 2000. Ciclo reproductor e índices de condición usados en *Melongena corona* (Mollusca: Gastropoda). Rev. Biol. Trop. 48 Supl. 1: 77-86, 2000.

Ziegeweid J.R., Jennings, C.A., and Peterson, D.L. 2008. Thermal maxima for juvenile shortnose sturgeon acclimated to different temperatures. Environmental Biology of Fishes 82:299-307

**Predicted changes on community structure using reaction norms of aerobic metabolism and thermal tolerance of trophically related marine tropical species**

Journal:	<i>Ecology and Evolution</i>
Manuscript ID:	Draft
Wiley - Manuscript type:	Original Research
Date Submitted by the Author:	n/a
Complete List of Authors:	Noyola, Javier; Universidad Nacional Autónoma de México, Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología Díaz, Fernando; Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Biotecnología Marina Paschke, Kurt; Universidad Austral de Chile, Inst. Acuicultura Galindo, Clara; Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Biotecnología Marina Re, Denisse; Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Biotecnología Marina Mascaro, Maite; Universidad Nacional Autónoma de México, Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación Caamal-Monsreal, Claudia; Universidad Nacional Autónoma de México, Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación Sanchez, Adolfo; Universidad Nacional Autónoma de México, Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación Rosas, Carlos; Universidad Nacional Autónoma de México, Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación
Search Terms:	Animals, Applied Ecology
Abstract:	This study was designed to establish optimal (preferred) temperature, pejus zone, the upper and lower critical thresholds and thermal sensibility of six species (two fish: <i>Ocyurus chrysurus</i> and <i>Centropomus undecimalis</i> ; two molluscs: <i>Melongena corona bispinosa</i> and <i>Strombus pugilis</i> ; and two crabs: <i>Callinectes similis</i> and <i>Libinia dubia</i> ) that share the Yucatan peninsula with <i>Octopus maya</i> . This information was obtained to propose a redistribution model for species based on information about their thermal biology and possible changes in the ecosystem that have been forecasted by the IPPC (2013). Two temperatures were used: 18 and 30°C (except for <i>Ocyurus chrysurus</i> , which was acclimated at 20°C). Preferred temperatures fluctuated between 18 and 29 °C with a wide width of the fundamental thermal niche (FTN) in <i>M. corona bispinosa</i> (10.1 °C) and narrow width for <i>C. undecimalis</i> (0.8°C). Total thermal pejus varied between species, being high in <i>C. undecimalis</i> (34.5°C) and low in <i>C. similis</i> (21.4 °C), whereas a high metabolic rate was obtained in <i>O. chrysurus</i> and a low rate in <i>S. pugilis</i> . Taking into consideration the FTN values a change in community structure could be expected. <i>Strombus pugilis</i> , <i>L. dubia</i> and <i>C. similis</i> could

respond by moving towards cooler regions in the shelf, in which the thermal conditions would favour those species. *Libinia dubia* showed a pejus upper interval below 10 °C, indicating that this species is considerably more sensitive than the rest. The rest of the species showed values between 11 and 18 °C. Metabolic plasticity was not related with thermal limits of the mostly species. A reorganisation pattern of species has been proposed to establish a first hypothesis that guides studies on species distribution and possible ecological consequences of the South Region of Gulf of Mexico.

SCHOLARONE™  
Manuscripts

For Review Only



1 Predicted changes on community structure using reaction norms of aerobic metabolism and  
2 thermal tolerance of trophically related marine tropical species

3 Javier Noyola<sup>1</sup>, Fernando Díaz<sup>2</sup>, Kurt Paschke<sup>3</sup>, Clara Galindo<sup>2</sup>, Denisse Re<sup>2</sup>, Maite Mascaró<sup>4</sup>

4 Claudia Caamal-Monsreal<sup>4</sup>, Adolfo Sánchez<sup>4</sup>, Carlos Rosas<sup>4</sup>

5 1. Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de  
6 México. Ciudad Universitaria, 04510 D.F.

7 2. Departamento de Biotecnología Marina. Centro de Investigación Científica y de  
8 Educación Superior de Ensenada. Carretera Ensenada Tijuana No. 3918, Ensenada BC, México

9 3. Laboratorio de Ecofisiología de Crustáceos, Instituto de Acuicultura, Universidad Austral  
10 de Chile.

11 4. Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación, Facultad de Ciencias,  
12 Universidad Nacional Autónoma de México. Puerto de Abrigo s/n, Sisal, Yucatán, México.

13

14 Corresponding author: Carlos Rosas: [crv@ciencias.unam.mx](mailto:crv@ciencias.unam.mx)

15

16 Running head: Marine community structure changes

17 Keywords: Thermal tolerance, aerobic metabolism, tropical species, ectotherms, reaction norms

18 Paper Type: Primary Research

## 19 Abstract

20 This study was designed to establish optimal (preferred) temperature, pejus zone, the  
21 upper and lower critical thresholds and thermal sensibility of six species (two fish: *Ocyurus*  
22 *chrysurus* and *Centropomus undecimalis*; two molluscs: *Melongena corona bispinosa* and  
23 *Strombus pugilis*; and two crabs: *Callinectes similis* and *Libinia dubia*) that share the Yucatan  
24 peninsula with *Octopus maya*. This information was obtained to propose a redistribution model  
25 for species based on information about their thermal biology and possible changes in the  
26 ecosystem that have been forecasted by the IPCC (2013). Two temperatures were used: 18 and  
27 30°C (except for *Ocyurus chrysurus*, which was acclimated at 20°C). Preferred temperatures  
28 fluctuated between 18 and 29 °C with a wide width of the fundamental thermal niche (FTN) in  
29 *M. corona bispinosa* (10.1 °C) and narrow width for *C. undecimalis* (0.8°C). Total thermal pejus  
30 varied between species, being high in *C. undecimalis* (34.5°C) and low in *C. similis* (21.4 °C),  
31 whereas a high metabolic rate was obtained in *O. chrysurus* and a low rate in *S. pugilis*. Taking  
32 into consideration the FTN values a change in community structure could be expected. *Strombus*  
33 *pugilis*, *L. dubia* and *C. similis* could respond by moving towards cooler regions in the shelf, in  
34 which the thermal conditions would favour those species. *Libinia dubia* showed a pejus upper  
35 interval below 10 °C, indicating that this species is considerably more sensitive than the rest. The  
36 rest of the species showed values between 11 and 18 °C. Metabolic plasticity was not related  
37 with thermal limits of the mostly species. A reorganisation pattern of species has been proposed  
38 to establish a first hypothesis that guides studies on species distribution and possible ecological  
39 consequences of the South Region of Gulf of Mexico.

40 Introduction

41 In recent years, the fact that the water temperature in the ocean has increased, due to human  
42 activity, has been particularly emphasised. Even though models predict greater change at higher  
43 latitudes compared to the tropics, a change in minimal and maximal limits is expected on a daily,  
44 seasonal or inter-annual scale. In fact, group 1 of the IPCC (2013) has established the following:

45 1. The most acute oceanic warming will happen at the surface of the tropical and subtropical  
46 regions in the northern hemisphere. The greatest deep-water warming will happen in the  
47 Southern Ocean (high confidence interval). The best estimations are that, at the end of the 21<sup>st</sup>  
48 century, warming in the first 100 meters will be between 0.6 and 2.0 °C.

49 2. It is very likely that the Atlantic southern renewal current will weaken during the 21<sup>st</sup>  
50 century. The best estimations and for reduction are of 11% (between 1 and 24%) and of 34% (12  
51 to 54%). It is probable that, near the year 2050, the current will be somewhat weakened, but it  
52 could also strengthen in some decades, due to a high natural inner variability.

53 3. It is very unlikely that the Atlantic southern renewal current will suffer any abrupt  
54 transitions or decreases during the 21<sup>st</sup> century for the considered scenarios. There is a low  
55 confidence interval in the evaluation of the current's evolution beyond the 21<sup>st</sup> century due to the  
56 low number of analysis and erroneous results previously obtained. However, a reduction of the  
57 current cannot be excluded after this century if warming remains very constant.

58 Temperature defines the distribution limits of marine animals and determines how they perform  
59 in the ecosystem (Clarke, 1996; Stillman & Somero, 2000; Somero, 2010; Tepolt & Somero,  
60 2014). According to the concept that relates the aerobic scope of metabolic activity (AS) and  
61 temperature (concept of oxygen- and capacity-limited thermal tolerance; OCLTT (Pörtner,  
62 2010), each species has adapted to express maximum performance in an optimal temperature

63 range, where AS levels are at their highest. Beyond this range, growth and reproductive capacity  
64 decrease, thereby increasing the vulnerability both in vertebrates and invertebrates ((Pörtner &  
65 Knust, 2007; Sokolova *et al.*, 2012; Magozzi & Calosi, 2014). Knowing these limits and their  
66 relation with phenotypical plasticity (Pigliucci *et al.*, 2006) allows us to know how possible  
67 climate changes could negatively affect marine populations in their natural distribution zones,  
68 thereby establishing the possible effects in community structure (Clarke, 1996). This information  
69 is particularly relevant when dealing with fishing resources of economic importance.

70 In order to establish the limits of AS in aquatic organisms, different methods have been used,  
71 among which are the measurement of oxygen consumption (Fry, 1947; Chen & Lai, 1993;  
72 Manush *et al.*, 2004; Nilsson *et al.*, 2009; Díaz *et al.*, 2013; Magozzi & Calosi, 2014; Rummer *et*  
73 *al.*, 2014), cardiac activity (Braby & Somero, 2006; Oellermann *et al.*, 2012; Tepolt & Somero,  
74 2014) and thermal preference (Reynolds & Casterlin, 1979; Beitinger & Fitzpatrick, 1979;  
75 Angilletta *et al.*, 2002; Noyola *et al.*, 2013a; Paschke *et al.*, 2013; Reiser *et al.*, 2014). Thermal  
76 preference has been widely used to establish optimal conditions of a given species, because it  
77 confirms the hypothesis of co-adaptation, which predicts that preferred temperatures correspond  
78 to optimal temperatures, due to the fact that the physiological performance in those conditions is  
79 maximal (Angilletta *et al.*, 2002).

80 Outside of the optimal range, there are a variety of terms that have been used indiscriminately  
81 without enough conceptual support, which allows for an adequate comparison between species.  
82 For example, in the review by Reynolds and Casterlin (1979), the zone outside the optimal range  
83 and within the lethal incipient limits is defined as the tolerance zone (TZ). Outside the TZ, a  
84 resistance zone was placed, with its limits being critical temperatures (CTs), be it maximal or  
85 minimal (CTMax or CTMin, respectively). As organisms do not normally survive long beyond

86 the CT, those temperatures above the maxima or below the minima were called the lethal zones  
87 (Reynolds & Casterlin 1979). According to Pörtner (2010), in the OCLTT, outside the optimal  
88 level temperature usually provokes physiological alterations that point to the beginning of  
89 cellular protection mechanisms. These are activated when the aerobic scope is reduced or the  
90 maintenance energy is rerouted (Sokolova *et al.*, 2012). Molecules such as HIF- $\alpha$  and the chain  
91 of production of nitrous-oxide synthase–nitric oxide as well as molecules form the antioxidant  
92 system (SOD, catalase, glutathione peroxidase, among others) favour alternate mechanisms for  
93 oxygen, provisioning towards cells with greater efficiency (Giomi & Pörtner, 2013; Ern *et al.*,  
94 2014;). In this zone, defined as the pejus zone, energetic costs associated with maintenance  
95 become greater, due to the increase in the additional energy demands that organisms require to  
96 set these cellular protection mechanisms in motion (Pörtner, 2010; Pörtner & Knust, 2007). The  
97 pejus zone is limited at its borders with extreme temperatures by another range called the  
98 pessimum zone, in which the ATP requirements and decrease in the aerobic metabolism  
99 overcome energy input through the anaerobic metabolism (Sokolova *et al.*, 2012). Under  
100 pessimum conditions, repair mechanisms become active and energy is channelled to essentially  
101 keep the organism alive for at least a short period of time (Angilletta *et al.*, 2002). The limit  
102 between the pejus zone and the pessimum has been considered a critical threshold (Sokolova *et*  
103 *al.*, 2012), which determines a change between a condition in which stress is moderate to one in  
104 which it is severe. Other recent studies have not distinguished intermediate zones between  
105 tolerance and resistance and have identified the CTs simply as the limits of the tolerance zone,  
106 with the lethal zone located below or above it (Rezende *et al.*, 2014). In this vision, the resistance  
107 zone is not considered, leaving the optimal temperature and all of the temperature-related  
108 alterations (before critical temperatures) inside the tolerance zone.

109 With these basic ideas established, the need to standardise terms is evident in order to unify  
110 concepts and methods. This would allow for more realistic comparisons between both species  
111 and ecosystems. There is the possibility to make equivalences between the different terms,  
112 looking for conceptual support that explains the biological processes that occur in organisms and  
113 that, at the same time, allows us to compare methodologies and finally compare them between  
114 species and ecosystems. The following equivalences could be used in this context: the optimal  
115 interval where AS is maximal equals the preferred temperatures, because, in this interval,  
116 organism responses are maximal and require maximal metabolic energy (Brett, 1971; Beitinger  
117 & Fitzpatrick, 1979; Beitinger & Bennet, 2000; Braby & Somero, 2006; Rummer *et al.*, 2014;  
118 Tepolt & Somero, 2014). If this interval has been obtained in animals that have been acclimatised  
119 at temperatures, corresponding to those in their natural distribution, superior and inferior limits  
120 could be identified with those of the pejus zone, which could equal the resistance zone (Reynolds  
121 & Casterlin, 1979). The critical temperature, identified as the maximal limit of the resistance  
122 zone (*CT* is determined by a rapid temperature increase, usually at a rate of 1 °C min<sup>-1</sup>)  
123 (Reynolds & Casterlin, 1979; Lutterschmidt & Hutchinson, 1997; Angilletta *et al.*, 2002;  
124 Terblanche *et al.*, 2011; that equals the critical threshold or critical temperature of the OCLTT  
125 (Pörtner, 2010; Sokolova *et al.*, 2012), which separates the pejus zone from the pessimum  
126 condition that organisms undergo during extreme conditions (Fig. 1). This final range can be  
127 defined as the lethal zone, because time spent under these conditions is critical and survival is  
128 limited (Rezende *et al.*, 2014).

129 An additional element that can help interpret thermal tolerance in an evolutionary sense is  
130 phenotypical plasticity. According to Pigliucci *et al.* (2006), phenotypical plasticity is a result of  
131 the genotype reaction norms. The genotype generates phenotypes, which are capable of

132 responding to changes in environmental conditions, due to the fixation of characters during the  
133 evolutionary history of an organism. According to Clarke (1996), examining the effects of  
134 temperature on the variation of a phenotype allows us to explore the interactions between the  
135 environmental change rate, performance scope and genetic variance of a population. Recently,  
136 Magozzi and Calosi (2014) used routine oxygen consumption and the critical thermal maxima as  
137 a way of measuring the phenotypical adjustments of a group of crustaceans exposed to different  
138 temperatures. Plasticity ( $P_t$ ) values were calculated as the observed difference between oxygen  
139 consumption and CTMax at extreme temperatures (10 and 25 °C, respectively) and inside  
140 different acclimation temperatures. Magozzi and Calosi (2014) identified vulnerability to  
141 extreme temperatures from the fact that species with lower CTMax values and high metabolic  
142 plasticity values were less vulnerable to high temperatures than species with high CTMax and  
143 lower metabolic plasticity values. This happens because the basal metabolic rate at extreme  
144 temperatures for species with high CTMax values is close to the active metabolic rate, thus  
145 reducing the aerobic scope and thermal tolerance (Fig. 2). Recently, Rezende *et al.* (2014)  
146 established that species living in relatively constant environments are favoured by a lower  
147 CTMax than those living in thermally variable environments. This difference is inversely  
148 proportional to the time of resistance to extreme temperatures, because, as previously proposed  
149 (Pörtner & Knust, 2007; Sokolova *et al.*, 2012), at these temperatures, organisms are at a  
150 physiological limit that cannot be maintained for long time. From the point of view of the  
151 concept of oxygen- and capacity-limited thermal tolerance OCLTT Pörtner (2010), metabolic  
152 plasticity ( $P_t$ ) could be considered as a way to measure the aerobic scope of ectothermic  
153 organisms. This is true, because, through the relationship between both, it is possible to identify  
154 the magnitude of the effect of temperature changes and their metabolic consequences in terms of

155 ectothermic organisms (Fig. 2). Until now, the relationship between  $P_t$  and the OCLTT has not  
156 been established for tropical species. Using species with different sensibilities could be a way to  
157 prove these hypotheses, mostly for those with a tropical distribution that has a wide range of  
158 adaptations to environmental changes (Clarke, 1996; Morley *et al.*, 2012; Ern *et al.*, 2014)

159 The Yucatan Peninsula (YP), located in the northern hemisphere of the American continent, is a  
160 transition site between the Caribbean Sea and the Gulf of Mexico. Oceanographic studies carried  
161 out in this region show that the temperature of the adjacent continental shelf is regulated, at least  
162 partially, by the presence of a seasonal upwelling in the summer. This upwelling has an influence  
163 on wide zones of the Gulf of México, providing a habitat in which temperatures are below 23 °C  
164 during the summer ( Zavala-Hidalgo *et al.*, 2006; Enriquez *et al.*, 2013). If IPCC's (2013)  
165 predictions become true, it is possible that the circulation patterns will change, thus altering the  
166 pulses that make the upwelling and its role in regulating the temperature in the YP possible.

167 *Octopus maya* (Solis & Voss, 1967), which inhabits the YP, is an octopus species that sustain  
168 one of the American continent's most important cephalopod fisheries. Annual production of  
169 *Octopus maya* is estimated to be between 10 and 20 thousand tons (Instituto Nacional de la  
170 Pesca, 2012). Noyola and co-workers (Noyola *et al.*, 2013a; Noyola *et al.*, 2013b) have  
171 demonstrated that *O. maya* could be particularly sensitive to relatively high temperatures.  
172 Although the final preference for early juveniles is 24.3 °C, animals exposed to 30 °C have lower  
173 growth rates compared to those exposed to temperatures between 22 and 26 °C. This response is  
174 explained by the fact that temperatures above 26 °C have a negative effect on metabolism,  
175 which, in turn, increase energetic costs and decrease the amount of energy available for growth.  
176 Thus, until now, the obtained results have pointed to an evolutionary history for *O. maya* in  
177 which the environment has been relatively stable and the species presents its maximal



178 performance at relatively low temperatures. In this environment, octopuses require a variety of  
179 benthic organisms to feed on. Among these are crustaceans and molluscs, of which the thermal  
180 biology is almost unknown. In a recent study (Celis-Sánchez *et al.*, 2014), it was reported that  
181 the abundance of *Callinectes spp* is greater during the colder months in the YP, which suggests  
182 that this species' abundance is ruled by changes in seasonal temperature.

183 The group of organisms that comprise the trophic ecology of the octopus *O. maya* is large and  
184 probably changes during its lifetime. Besides species *Callinectes similis* (Williams, 1966), other  
185 crustaceans such as *Libinia dubia* (H. Milne-Edwards, 1834) and molluscs like *Strombus pugilis*  
186 (Linnaeus, 1758) and *Melongena corona bispinosa* (Philippi, 1844) also form part of this  
187 octopus' diet. On the other hand, the common snook *Centropomus undecimalis* (Bloch, 1792)  
188 and the yellowtail snapper *Ocyurus chrysurus*, (Bloch, 1791) which are part of this region's fish  
189 community and of the greater Gulf of Mexico ecosystem, are both predators of the *O. maya*.

190 When challenged with a temperature change, ectothermic organisms only have two options, that  
191 is, to move or to stay and face the new conditions. In mobile organisms, this response will be  
192 determined by an arrangement of phenotypical adjustments, which are intimately related to  
193 ecological conditions such as food abundance and refuge availability, among others (Clarke,  
194 1996). Through thermal biology, it is possible to know the ectotherms' sensibility to temperature  
195 changes and the effects on their community structure and shared habitat.

196 Using the vulnerability criteria proposed by Magozzi and Calosi (2014) and considering that the  
197 magnitude of the aerobic scope is related to thermal preference and the limits that define the  
198 tolerance and pejus zone (Pörtner, 2010), the current study was designed to establish the thermal  
199 biology of a diverse community of marine species acclimatised to temperatures that are frequent  
200 at its natural habitat in the south-eastern part of the Gulf of Mexico (between 18 and 30 °C).

201 Parting from the study of six marine ectothermic species that share their ecosystem with *O.*  
202 *maya*, this study has been conducted to specifically i) establish optimal intervals for the pejus  
203 zone and the upper and lower thresholds in some species that share the Yucatan peninsula as a  
204 habitat with *O. maya*, ii) to know the effects of temperature on the respiratory metabolism's  
205 phenotypical plasticity (measured as oxygen consumption, CTMax and CTMin) in order to  
206 establish thermal sensibility of these species using previously defined criteria by Magozzi and  
207 Calosi (2014) and Morley *et al.* (2012) and iii) to provide information that allows us to explain  
208 how phenotypical plasticity can be used to determine ectothermic vulnerability to temperature  
209 changes in global warming scenarios, proposing a redistribution model for species based on  
210 information on their thermal biology and possible changes in the ecosystem that have been  
211 forecasted by the IPCC (2013).

212 Materials and methods

213 Origin of organisms

214 *Ocyurus chrysurus* and *C. undecimalis* juveniles from the UMDI-UNAM's Marine Fish  
215 Research Unit (Hunucmá, Yucatan, Mexico) were used. The rest of the species (*Strombus*  
216 *pugilis*, *Melongena corona bispinosa*, *Libinia dubia* and *Callinectes similis*) were obtained  
217 directly from the local populations in the continental shelf located next to the port of Sisal,  
218 Yucatan. Data for *O. maya* were obtained from Noyola et al. (2013)

219

220 Acclimation

221 Two temperatures were used for all species involved in the study, that is, 18 and 30 °C (except  
222 for *O. chrysurus*, which presented a 5% survival rate at 18 °C and was, therefore, given a  
223 different temperature group at the lower end of 20 °C). The acclimation period lasted for 3 weeks  
224 in all cases. All of the organisms were kept in 60 L tanks (three per temperature group) with a  
225 water recirculation system, filter and UV light. To achieve the 30 °C water temperature, 4400  
226 watt Boyu water heaters were used, whereas a Resun chiller (model CW1000) was used to  
227 achieve 18 °C water temperatures. All treatments were fed with the same frequency (twice a day  
228 for the fishes and snails and once for the crabs). Otohime EP3 commercial feed was used for *O.*  
229 *chrysurus*, *C. undecimalis*, *S. pugilis* and *M. corona bispinosa*, whereas frozen fish heads were  
230 given to both species of crab.

231

232 Thermal preferences

233 Thermal preferences were determined using the acute method described by Reynolds and  
234 Casterlin (1979). To achieve this, we used a temperature gradient made out of a PVC tube (4.5 m

235 long and with a 20 cm diameter) and filled it with sea water. In one end, it had a water chiller  
236 and in the other a heater. The tube was divided (externally only for measuring purposes) in 20  
237 chambers, each of which was 17 cm long. The difference in temperature between each chamber  
238 was approximately 1 °C, so that the difference between the first and last chambers was 20 °C.  
239 The lowest temperature at one end was 15 °C, whereas the highest temperature at the other end  
240 was 35 °C. In order to determine the thermal preference, a total of between 12 and 15 organisms  
241 from each treatment were introduced in the gradient and allowed to actively select their preferred  
242 temperature.

243 As a control for this experiment and to discard preference for any particular spot in the gradient,  
244 15 organisms from the 26 °C (ambient temperature in the laboratory) acclimation treatment of  
245 each species were inserted in the gradient, with both the chiller and heater turned off (thus giving  
246 the animals no difference in temperatures in the whole system). This allowed us to discard any  
247 effects of the physical characteristics of the gradient over the temperatures. Temperatures  
248 preferred by animals acclimated at 18 and 30 °C were assumed as the interval of optimum  
249 temperature of each species, following the optimum zone of the model proposed by Pörtner  
250 (2010).

#### 251 Critical temperatures

252 The system used to determine the endpoint for CTMax and CTMin in all the species studied was  
253 a 40 L aquarium, divided in two sections, which was used as a thermo-regulated bath. In one of  
254 the aquarium sections, a 1000 W immersion heater attached to an aeration stone, was used to  
255 maintain a uniform temperature. In the other section, the experimental organisms were placed.  
256 To determine CTMin, this bath was conditioned as a recirculation systems connected to an  
257 Isotemp Refrigerated Circulator Model 900 (Fisher Scientific). Each chamber contained a

258 thermometer for measuring temperature and an aeration system to avoid stratification in water  
259 column. Determinations of CTMax and CTMin were performed between 9:00 and 14:00 h.  
260  
261 To evaluate the critical thermal maximum, the rate of temperature increase was  $1\text{ }^{\circ}\text{C min}^{-1}$  for *O.*  
262 *chrysurus* and *C. undecimalis* (Lutterschmidt & Hutchison 1997). For *L. dubia* and *C. similis*,  
263 the heating rate was  $0.2\text{ }^{\circ}\text{C min}^{-1}$  (Cuculescu *et al.*, 1998), for molluscs the heating rate was  $0.2$   
264  $^{\circ}\text{C min}^{-1}$  for *M. corona bispinosa*, and  $0.065\text{ }^{\circ}\text{C min}^{-1}$  for *S. pugilis* (Tomanek & Somero, 1999;  
265 Stenseng *et al.*, 2005). The criteria for determining the end point for crustaceans CTMax was the  
266 completed loss of righting response (CLRR) (Gonzalez *et al.*, 2010; Re *et al.*, 2012). For  
267 molluscs, it was used the criteria of loss of attachment (LA) to the substrate (Salas *et al.*, 2014;  
268 Morley *et al.*, 2014) and for fish it was the loss of equilibrium (LOE) (Mora & Ospina 2001; Li  
269 *et al.*, 2014). In each evaluation, a total of 12–15 organisms per species and treatment were used.  
270 When organisms reached the end point, they were returned to their acclimation temperature. The  
271 organisms were used only once and survival was monitored for 96 h. Data of the animals that did  
272 not recover after returning to their acclimation temperature were discarded.  
273 Thermal tolerance to low temperatures (CTMin) in fish *O. chrysurus* and *C. undecimalis* was  
274 determined by decreasing the temperature at a rate of  $1\text{ }^{\circ}\text{C min}^{-1}$ , whereas, in molluscs, a descent  
275 rate of  $0.2\text{ }^{\circ}\text{C min}^{-1}$  for *M. corona bispinosa* and  $0.065\text{ }^{\circ}\text{C min}^{-1}$  for *S. pugilis* was used. To  
276 determine the CTmin of the two species of crab, one stainless-steel coil coupled to a cooler was  
277 used (PolyScience IP-35), which was placed inside the 40 L aquarium to allow a rate of  
278 temperature decrease of  $0.2\text{ }^{\circ}\text{C min}^{-1}$ . An aeration stone was used in the aquarium in all cases to  
279 avoid thermal stratification. The criteria for determining the end point of the CTMin were the  
280 same as those used for determining the CTMax. The organisms were used only once and survival

281 was monitored for 96 h; data for the animals that did not recover after returning to their  
282 acclimation temperature were discarded. CTMin and CTMax values obtained in animals  
283 acclimated at 18 and 30 °C were assumed as the values of critical threshold (Zokolova *et al.*,  
284 2012), which separate the pejus and the lethal zone. The pejus interval (Pörtner, 2010) was  
285 calculated as the difference between CT (maxima or minima) and temperature preferred by  
286 animals acclimated at 18 and 30 °C. Phenotypic plasticity of CT maxima and minima were  
287 calculated as the difference between the mean CT values obtained from animals acclimated at 30  
288 °C less that obtained for animals acclimated at 18 °C.

289

290 Oxygen consumption

291 To evaluate the oxygen consumption, seven organisms of each species were used. To do that,  
292 groups of ten animals of each species were acclimated for 3 weeks at 18, 22, 26 and 30 °C with  
293 the aim to obtain the curve that describe the relationship between oxygen consumption and  
294 temperature. Individualised animals were placed inside a 500 mL (for fish and molluscs) and 2 L  
295 (for crabs) sealed chamber filled with recirculating sea water at their acclimation temperature.  
296 An eighth chamber was used as a control to take into consideration bacterial activity. The entry  
297 flow for each chamber was set at approximately 1 mL<sup>-1</sup> s for fish and molluscs and 2 mL<sup>-1</sup> s for  
298 both species of crab. The oxygen consumption (VO<sub>2</sub>) was determined by the difference in  
299 oxygen concentration between the entry and exits of each chamber, corrected by the flow and  
300 expressed in mg O<sub>2</sub> g<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup>, as follows:

$$301 \quad VO_2 = (([O_2, \text{mg/L}] E - [O_2, \text{mg/L}] S) \times \text{Flow (L h}^{-1}\text{)}) / \text{weight, g}$$

302 The oxygen concentration exiting each chamber was registered once a minute using a flow  
303 fluorometric electrode, which was connected to an OXY10 (Presens®) amplifier and a

304 computer. The oxygen concentration at the system entry was obtained with the same type of  
305 electrode, which was simply used to measure the water before entering the chambers. Once the  
306 measurement started, fish and crabs were given a 1 h acclimation period to this system. This  
307 wasn't the case for both species of molluscs, because constant oxygen consumption values were  
308 measured from the beginning of the experiments. Once the oxygen consumption for animals in  
309 the chambers stabilised, the readings were taken for 3–4 h. In order to make a comparison with  
310 other species of aquatic ectotherms, data were adjusted using the natural logarithm of oxygen  
311 consumption. Metabolic plasticity ( $P_{Tot}$ ) was calculated as the difference between oxygen  
312 consumption values obtained in animals acclimated at 30 and 18 °C.

313

314 Statistical analysis

315 Thermal preference, CTMax and CTMin were analysed using a one-way ANOVA test, in which  
316 the selected and critical temperatures were compared between species, both in animals  
317 acclimated at 18 and 30 °C. A co-variance test was used to test statistical differences between  
318 slopes of the relationship between oxygen consumption and temperature.

## 319 Results

## 320 Oxygen consumption

321 The acclimation temperature had a significant effect on the routine oxygen consumption of the  
322 organisms used in this study (Fig. 3). The most notorious slope registered between oxygen  
323 consumption and temperature was observed in *C. similis* and *M. corona bispinosa* (0.10 value),  
324 followed by the ones observed in *C. undecimalis*, *O. chrysurus* and *L. dubia* (0.04, 0.05 and 0.06,  
325 respectively) (Fig. 3). The lowest slope value for these variables was observed for *S. pugilis*  
326 (0.03) ( $P < 0.05$ ; Fig. 3). The results obtained in this study show that *C. undecimalis* juveniles that  
327 acclimated between 18 and 30°C preferred a relatively narrow temperature interval (between 28  
328  $\pm 1$  °C and 29  $\pm 2$  °C, respectively) (Fig. 4). This fish species showed CTMin values between 11  
329 and 12.3 °C, whereas CTMax values were between 37.4 and 42 °C for animals acclimated at 18  
330 and 30 °C, respectively. Maximum and minimum plasticity values of 1.3 and 4.6 °C were  
331 obtained (Fig. 5). In this model, the pessimum condition was considered to be below 11 °C and  
332 above 42 °C. A total pejus zone of 30.2 °C was calculated for this species. *O. chrysurus* showed a  
333 preferred temperature interval of 24  $\pm 2$  °C to 27  $\pm 2$  °C, a lower pejus (CTMin) of 12 °C and an  
334 upper limit of 38.7 °C. The total pejus value of 24.7 °C was calculated for this species (Fig. 4).  
335 The lower lethal temperature was estimated to be below 12 °C, whereas the upper lethal  
336 temperature was estimated to be above 38.7 °C (Fig. 4).

337 *S. pugilis*, one of the mollusc species, could not acclimate to 30 °C, so thermal biology of this  
338 species is considered for animals acclimated between 18 and 26 °C. The snails that acclimated to  
339 these temperatures showed a preferred temperature similar to that of acclimation, and, therefore,  
340 an interval of 18–26 °C was considered to be equal to the preferred temperature in this species  
341 (Fig. 4). *Strombus pugilis* showed a wide tolerance interval towards lower temperatures with a



342 lower pejus limit of 4.6 °C and an upper limit of 37.7 °C. The total pejus for this species is,  
343 therefore, 25.1 °C. According to this fact, the lower pessimum temperature was considered to be  
344 below 4.6 °C and the upper limit was above 37.7 °C. *Melongena corona bispinosa* showed a  
345 close preference to acclimation temperatures with values of  $19 \pm 1^\circ\text{C}$  and  $29 \pm 0.5^\circ\text{C}$  for animals  
346 acclimated to 18 and 30 °C, respectively (Fig. 4). The lower pejus limit was 7.6 °C, whereas the  
347 upper limit was 42.1 °C. Above and below these limits, the pessimum temperatures are  
348 considered to initial. A total pejus of 24.5 °C was calculated for *M. corona bispinosa* (Fig. 4).

349 *L. dubia* preferred temperatures were between  $25 \pm 2$  and  $23 \pm 3^\circ\text{C}$  for animals acclimated to 18  
350 and 30 °C, respectively (Fig. 4). The lower critical limit of this crab was 9.4 °C, whereas the  
351 upper limit was 41.5 °C; above and below these limits, the organisms could enter a pessimum  
352 condition for a limited time. A total pejus of 30.5 °C was calculated for this species (Fig 4.).

353 *Callinectes similis* showed preferred temperatures of  $21 \pm 3^\circ\text{C}$  and  $23 \pm 3^\circ\text{C}$  in animals  
354 acclimated between 18 and 30 °C, respectively (Fig. 4). The lower pejus limit was 10 °C and the  
355 upper limit was 41.5 °C. Above and below these limits, there could be a pessimum condition for  
356 a limited time. A total pejus of 29.1 °C was calculated for this species.

357

358 Aerobic metabolism phenotypical plasticity and its relation with thermal tolerance

359 Acclimation showed an effect on oxygen consumption and pejus magnitude in all studied species  
360 (Fig. 5; Table 1). As expected, oxygen consumption increased with acclimation temperature,  
361 with the greatest increase being registered in *C. similis* (275%) and *M. corona bispinosa* (214%),  
362 followed by *L. dubia* (100%), *O. chrysurus* (82%), *C. undecimalis* (66%) and *S. pugilis* (16%).  
363 The calculated pejus at 30 was lower than that at 18 °C (except in the case of *M. corona*  
364 *bispinosa*), with values 53% lower in *L. dubia*, 15% in *S. pugilis*, 12% in *C. undecimalis* and 7%

365 in *O. chrysurus* and *C. similis* (Fig. 5, Table 1), which resulted in negative plasticity (pejus) in all  
366 species (Fig. 6). The pejus registered for *M. corona bispinosa* individuals acclimated at 18 °C  
367 was 51% higher than that of those acclimated at 30 °C, which produced a positive plasticity  
368 (pejus) for this element of the thermal window (Fig. 6).

369 Fish were the only animals that showed a PCTMax values greater than PCTMin. Values of 250  
370 and 21% greater were calculated for *C. undecimalis* and *O. chrysurus*, respectively. PCTMax  
371 was virtually the same as PCTMin for the crustaceans, whereas in molluscs the PCTMax was 74  
372 and 31% lower than PCTMin in *S. pugilis* and *M. corona bispinosa*, respectively (Fig. 6).

373 Discussion

374 Results obtained in this study show that the species assembly that share the ecosystem with *O.*  
375 *maya* in the Yucatan Peninsula have different thermal intervals, even when they were acclimated  
376 to the same temperatures. Angilletta *et al.* (2002) proposed that the evolution of thermal  
377 sensitivity in ectothermic organisms relates the body temperature with the environment. This  
378 relationship is no coincidence, as the environment has selected organisms that have acquired the  
379 capacity to select those temperatures in which their performance is maximal. Therefore, it is  
380 possible to consider that when chosen body temperature matches with the naturally occurring in  
381 an experimental gradient, that temperature is the optimal one (Brett, 1971; Beitinger &  
382 Fitzpatrick, 1979; Magnuson *et al.*, 1979; Hochachka & Somero, 1984; Noyola *et al.*, 2013b;  
383 Angilletta *et al.*, 2002).

384 In order to establish when selected temperatures match optimal temperatures, it is necessary to  
385 determine what advantages these selected temperatures could have on organisms. Between fish,  
386 *C. undecimalis* juveniles selected temperatures of 28.5 and 29.3 °C, whereas *O. chrysurus*  
387 selected 24.6 and 26.6 °C. The temperature preferred by *C. undecimalis* in a horizontal gradient  
388 had a range between 27 and 28 °C registered during maximal peaks of reproductive aggregation  
389 in its natural habitat in the Florida Peninsula in the USA (Young *et al.*, 2014). It also matches the  
390 greatest growth temperature registered between 26 and 29°C in cultured juveniles in northern  
391 Brazil (Bendhack *et al.*, 2013). Temperatures preferred by *O. chrysurus* also coincide with  
392 temperatures at which reproduction is promoted (24 to 27 °C), as well as larval development and  
393 juvenile growth (26 °C) in culture conditions (Turano *et al.*, 2000). A recent study has also  
394 shown that the presence of *O. chrysurus* in the northern coast of the Gulf of Mexico has been the

395 result of a temperature increase in the zone in the last 30 years, in which sea surface temperature  
396 was from 20.5 to 25.5 °C (Fodrie *et al.*, 2010).

397 Among the gastropods, selected temperatures in the gradient by *S. pugilis* coincide as the  
398 observed maximal of 27 °C observed in oxygen consumption (Sandres & Moore, 1978) and the  
399 registered temperature in the gametogenesis peaks in wild populations (26 °C) (Baqueiro-  
400 Cárdenas *et al.*, 2005).

401 For the studied crabs, *C. similis* preferred temperatures between 21 and 23 °C, which are below  
402 the average temperature in the continental shelf adjacent to the YP in which they were captured.  
403 These temperatures coincide with those that favour the development of megalopae and early  
404 juveniles of greater size in wild populations (20 to 23 °C) (Ogburn *et al.*, 2011). Also,  
405 temperatures preferred by *L. dubia* (23 to 24.6 °C) coincided with greater detected abundance in  
406 the continental shelf of Yucatán Peninsula (Celis-Sánchez *et al.*, 2014) and with temperature that  
407 favours the embryonic development in females maintained in laboratory conditions (Carmona-  
408 Osalde & Rodríguez-Serna, 2012).

409 Our current results have shown that thermal preferences of the all species studied now coincide  
410 with their body temperature, which is manifested through growth, reproduction or colonisation of  
411 new spaces. Magnuson *et al.* (1979) argued that the defining interval for preferred temperatures  
412 by animals acclimated to different temperatures and measured in a gradient could also define the  
413 fundamental thermal niche (FTN) (Hutchinson, 1957) (FTN obtained in laboratory conditions).  
414 In their work, these authors defined the preferred temperature inside the “fundamental” niche  
415 when this value is not compared to other elements that conform the multidimensional niche (for  
416 example food abundance, refuge search, etc.). In their review, Magnuson *et al.* (1979) reported  
417 that the FTN of 24 freshwater fish species showed an average value of 4 °C with a range between

418 3.4 and 4.7 °C, regardless of preferred temperature, which suggested that this central trend value  
419 for FTN could be a constant among aquatic ectothermic organisms. In the current study, even if  
420 an average value of the FTN amplitude of the six studied species was 4.5 °C, some of them, like  
421 *C. undecimalis*, showed a value of 0.8 °C, whereas *S. pugilis* and *M. corona bispinosa* had values  
422 of 8 and 10 °C, respectively. This wide variability for the FTN amplitude value has been  
423 observed in other tropical and subtropical species of marine ectotherms. Although in the tropical  
424 penaeid shrimp *Litopenaeus vannamei* (Gonzalez *et al.* 2010) and *Haliotis corrugate*, FTN  
425 values of 4 and 4.3 were registered, lower values were reported for *L. stylirostris* (FTN = 1.4°C)  
426 (Re *et al.*, 2006), *H. fulgens* (FTN= 2.7 °C) (Díaz *et al.*, 2006), and *Micropterus salmoides* (FTN  
427 = 2.7 °C) (Díaz *et al.*, 2007). This suggests that the relative consistency observed in some species  
428 could be more of an evolutionary convergence than a general characteristic among aquatic  
429 organisms.

430 Preferred temperatures obtained in this study were independent of the pejus magnitude. As  
431 previously established, thermal preference represents an integration of physiological conditions  
432 in which organisms experiment certain degree of well-being (Clarke, 1996; Angilletta *et al.*,  
433 2002; Pörtner, 2010). Although it is true that the fundamental niche obtained in a laboratory  
434 should be separated from the true ecological niche, the current results allow us to establish that  
435 selected temperatures in the experimental gradient are very close to optimal conditions. To  
436 establish the niche of these species, other factors should be measured, such as food, refuge,  
437 competition, among others that, along with temperature, determine the distribution of organisms  
438 in nature.

439 With this definition of niches and trying to formulate a hypothesis, we have used oceanographic  
440 models and the FTN amplitude to infer the way in which temperature modulates the current

441 distribution of organisms and the effects that a 2 °C (IPPC, 2013) increase in the YP would have.  
442 In order to accomplish this, we have used the annual average temperature interval (23.5 to 28.5  
443 °C) as an indicator of the natural environmental conditions (Centro de Ciencias de la Atmósfera  
444 2014). We have also used the FTN of these species and its overlap as a measurement of the  
445 potential competition of the thermal niche region, before and after the temperature increase  
446 forecasted by the IPCC (2013). We have also included the amplitude of the FTN of *O. maya*  
447 (Noyola *et al.*, 2013a) in order to establish how the current thermal niche and the modified one  
448 could affect octopus populations and to verify if this could have repercussions in the species  
449 assembly, which, at least partially, conforms to the trophic ecology of this species, which is one  
450 of the most important cephalopod fisheries in the American continent (Fig. 7).

451 The FTN values for the seven species showed different magnitudes as a consequence of narrower  
452 or wider intervals of the selected temperature in the horizontal gradient. Not all the FTN intervals  
453 overlap, because, as shown previously, species such as *C. undecimalis* preferred higher  
454 temperatures than the rest of the studied animals. The lowest interval (0.8 °C) was shown by *C.*  
455 *undecimalis* followed by *L. dubia* (1.6 °C), *O. chrysurus* and *C. similis* (2 °C). High FTN values  
456 were registered in *O. maya* (7 °C), *S. pugilis* (8 °C) and *M. corona bispinosa* (10 °C). It is  
457 particularly interesting to notice that the FTN of *O. maya* (Noyola *et al.* 2013a) overlaps with  
458 that of its preys, which, without a doubt, is evidence of the way temperature contributes, through  
459 preference, to the exploitation of available resources in the ecosystem, in this, case favouring *O.*  
460 *maya*.

461 Fundamental temperature niche values of both fish species show that they share the same thermal  
462 niche as *O. maya* in the YP. Even when they are predators of *O. maya*, the FTN values obtained  
463 for *C. undecimalis* suggest that interaction with the octopus could only take place when the

464 ecosystem offers the highest surface temperatures in July through September, when reproductive  
465 octopus populations are near the coast at the beginning of the reproductive stage (Centro de  
466 Ciencias de la Atmósfera, 2014). In this interaction, *C. undecimalis* would have to prey on *O.*  
467 *maya* by entering its benthic habitat where temperatures are below 24 °C, due to the seasonal  
468 summer upwelling (Enriquez *et al.*, 2013). In other months, when temperatures are lower, due to  
469 polar north winds, *C. undecimalis* could prefer to move to other regions inside the Gulf of  
470 Mexico where temperatures are higher, near the coastal zone in which temperatures are higher  
471 and other prey abound.

472 In a 2 °C temperature-rise scenario in the continental shelf adjacent to the YP, a change in  
473 community structure could be expected (Fig. 7). Due to their thermal preference, *S. pugilis*, *L.*  
474 *dubia* and *C. similis* could respond by moving towards cooler regions in the shelf, perhaps to  
475 deeper water in which thermal conditions would favour them. However, this movement would be  
476 require that in the new environment these organisms could be able to find adequate ecological  
477 conditions (food, refuge, sediment type) that would allow them to survive successfully, at least  
478 while temperatures in the zone decrease during winter. In this situation, it is possible to assume  
479 that *O. maya*, with a greater FTN, could move towards deeper waters to look for its favourite  
480 preys in the warm months of the year, assuming that, in the coolest months, adults would return  
481 to more shallow water to look for adequate spawning sites.

482 Nowadays, the *O. maya* fishery is done in shallow water of the YP. Artisan fishing accounts for  
483 captures of around 10 thousand tons a year and is the economic engine of 17 thousand families.  
484 This activity uses *C. similis* and *L. dubia*, among other species, as bait. Even though we cannot  
485 know the way in which the octopus population's dynamics could be restructured (as well as its  
486 prey's) in a scenario in which the water temperature rose by 2 °C, the current results show the

487 urgent need to include these data in fishing models in order to establish predictions that allow us  
488 to propose strategies to handle these and other species in the southern part of the greater Gulf of  
489 Mexico ecosystem.

490 Based on reaction norms, Morley *et al.* (2013) and Magozzi & Calosi (2014), among others,  
491 have shown that plasticity can be used as a measurement of sensitivity to temperature changes,  
492 because it is a component of the genotype reaction norms. In this study, we used plasticity as a  
493 measurement of sensitivity of seven species of marine tropical ectotherms (the six included in  
494 this study plus *O. maya*; Noyola *et al.*, 2013a) and we linked this with metabolism in order to  
495 establish the capacity that these species have acquired to live in temperatures between 18 and 30  
496 °C. Taking into account that the thermal window of species is formed by different elements  
497 (pejus, critical threshold and lethal zone), we first link the plasticity of the pejus with  
498 metabolism. This analysis came from the hypothesis that organisms with wide metabolic  
499 plasticity could have greater sensibility to temperature changes, due to a possible reduction in  
500 their aerobic scope (Pörtner, 2010). If the opposite was true, we would expect lower sensitivity to  
501 temperature changes in organisms that have minor metabolic alterations related to a temperature  
502 increase (Fig. 2). In order to establish these effects with greater precision, it is necessary to make  
503 a detailed analysis of the relationship between temperature and pejus amplitude. As observed, all  
504 animals studied here, except *M. corona bispinosa*, presented a lower pejus at 30 °C than those at  
505 18 °C. Similar results have already been obtained in other studies, in which the upper limits of  
506 the tolerance zone were near the critical limits of the species (Brett, 1971; Clarke, 1996;  
507 Reynolds & Casterlin, 1979; Beitinger *et al.*, 2000; Braby & Somero, 2006; Díaz *et al.*, 2006;  
508 Díaz *et al.*, 2007; Pörtner, 2010; Terblanche *et al.*, 2011). The proximity between the upper



509 limits and pejus amplitude has been interpreted as evidence of the limited evolutionary potential  
510 that heat tolerance has among ectotherms (Rezende *et al.*, 2014).

511 The pejus amplitude is also a good tolerance indicator, because it is possible to establish a  
512 thermal frame inside of which species can initiate protection and repair mechanisms when faced  
513 with temperature increases (Pörtner, 2010; Sokolova *et al.*, 2012). Among the studied species,  
514 the ones that presented a pejus upper interval below 10 °C were *L. dubia* (7.2 °C) and *O. maya*  
515 (7.6 °C), indicating that both are considerably more sensitive to quick increases in temperature  
516 than the rest. An interesting fact is that *O. maya* was the only species that presented a lower pejus  
517 interval below 8 °C (Noyola *et al.*, 2013a); the rest of the species showed values between 11 and  
518 18 °C, indicating that *O. maya*, unlike the others, could also be sensitive to low temperatures.

519 This difference between *O. maya* and the other species could possibly be explained because of  
520 their endemism, which could have caused specific adaptive adjustments for the YP habitat. Even  
521 though we do not have information related to the environmental conditions of the YP during its  
522 geological history, our current results make it clear that *O. maya* shows characteristics of a  
523 species that has adapted to a relatively stable environment, probably because of the seasonal  
524 upwelling that controls temperature (and possibly also nutrients, food availability, etc.) in the  
525 whole Gulf of Mexico region (Enriquez *et al.*, 2013). In this context, it is possible to conclude  
526 that, compared to other species, *O. maya* meets our expectations, which is a strong temperature  
527 effect on its metabolism reduces the aerobic scope, limiting tolerance to temperature changes. In  
528 the currently studied species, at least concerning pejus magnitude, a direct relationship between  
529 tolerance and metabolism cannot be seen. A possible hypothesis is that in tropical species  
530 metabolic reorganisation induced by temperature, added to oxygen diffusion mechanisms, could  
531 be more efficient (Giomi & Pörtner 2013; Ern *et al.*, 2014), allowing greater energy investment

532 in basal metabolism, in which pejus activated protection mechanisms are included (Pörtner,  
533 2010; Sokolova *et al.*, 2012). This would allow species to keep their physiological responses  
534 within pejus without a noticeable reduction of oxygen consumption, as has been observed in  
535 *Macrobrachium rosenbergii* (Ern *et al.*, 2014). Other studies should be done in order to assess  
536 the aerobic scope of metabolic activity and how it is linked to protection and repair mechanisms  
537 that are activated when temperatures change in species that share their thermal niche with *O.*  
538 *maya*.

539 Magozzi and Calosi (2014) postulated that species that live in variable thermal environments  
540 should have i) higher upper thermal limits, ii) lower plasticity at those limits, iii) high metabolic  
541 rates, iv) high metabolic plasticity and v) higher metabolic costs at high temperatures than  
542 species that inhabit more stable environments. These hypotheses, according to the authors, could  
543 be particularly valid in the context of climate change, where severe and frequent increases in  
544 temperature are expected (IPPC, 2013).

545 Species that inhabit more variable environments could be less vulnerable to extreme thermal  
546 events, but, at the same time, have a great risk when chronically exposed to high-temperature  
547 scenarios. With our current results, we have elaborated Table 2 as a basis to prove hypothesis 1–  
548 3 by Magozzi and Calosi (2014) as well as the hypothesis from this study (hypothesis 4; Fig. 2).  
549 In hypothesis 4, we postulate that animals that inhabit thermally heterogeneous environments  
550 should have a total plasticity ( $P_{tot}$ ) lower than those that inhabit more stable environments and  
551 should, therefore, be more sensitive to high temperatures (Fig. 2; Table 2). We have also added  
552 two sensitivity criteria, which evaluate heat tolerance and allow us to visualise the safety frame  
553 of organisms with a single indicator, according to their critical temperature tolerance as well as  
554 optimal temperature (Morley *et al.*, 2012).

555 From this analysis, we can conclude that the expected physiological reactions were not met  
556 100% by all species (Table 2). The fact that there are species that do not adjust to expected  
557 patterns was also observed by Magozzi and Calosi (2014), who found that among six studied  
558 species of caridean shrimp, the invasive species *Palaemon macrodactylus* (Rathbun, 1902) did  
559 not satisfied the expected pattern. To explain these results, Magozzi and Calosi (2014) argued  
560 that it is possible that the adaptation this species has developed, to better tolerate extreme thermal  
561 events, and has facilitated the invasion of new ecosystems. Our current results indicate that the  
562 two fish species, the gastropod *M. corona bispinosa* and *O. maya* have a relationship between the  
563 AS and the aerobic metabolism's plasticity, both for the pejus magnitude and the critical  
564 threshold. By exploring sensitivity indicators (Table 2) (Morley *et al.*, 2012), we found that the  
565 species with greatest heat tolerance (HT) were *C. similis* and *C. undecimalis*, followed by *L.*  
566 *dubia*, *M. corona bispinosa* and *O. chrysurus* and finally by *S. pugilis* and *O. maya*. As HT is a  
567 measure of the difference between the critical temperature and the maximal habitat temperature,  
568 it allows us to establish the potential that each species should have acquired through evolution in  
569 order to tolerate exposition to an extreme temperature. It is also interesting that the three species  
570 that inhabit variable environments had high HT values (Table 2). This makes it evident that there  
571 is a relationship between the habitat of the studied species and their tolerance. Among the species  
572 that do not inhabit variable environments but showed high HT values is *L. dubia*. This matches  
573 their wide distribution, which has been documented on the southern coast of Texas, the  
574 Bahamas, Cuba and Florida (1984), suggesting that the HT value is sensitive to both the wide  
575 thermal variations that species go through in contrasting environments (such as marine and  
576 estuarine) and to thermal latitudinal variations. In this study, critical upper and lower thresholds  
577 of 41.5 and 9.5 °C for *L. dubia* were documented. This indicates that the species have

578 physiological adaptations that allow it to be present in tropical and subtropical zones in the  
579 American Atlantic, thus making it tolerant. The HT index is also sensitive to less tolerant species  
580 by presenting lower values for *S. pugilis* and *O. maya*. The *Strombus pugilis* used in the  
581 experiments were not able to acclimatise to 30 °C (all of them died within a few days) and, even  
582 if *O. maya* was able to indeed be acclimatised at this temperature, the negative value for pejus  
583 plasticity showed that this acclimation is not adaptive. This confirms the previously obtained  
584 information, in which a particular sensitivity was shown for this species (Noyola *et al.*, 2013a;  
585 2013b).

586 All species, except *C. undecimalis*, showed a negative thermal safety margin between 3 and 8 °C  
587 (Table 2). This margin suggests that, in response to a thermal increase of this magnitude, the  
588 species are presumably well-adapted to face it, at least temporarily. The case of *C. undecimalis*,  
589 however, is different. All of our current results seem to show that, even if this species is the most  
590 tolerant to extreme temperatures, it is also the one with the biggest risks in an environmental-  
591 change scenario. As foretold by Magozzi and Calosi (2014), the most tolerant species are often at  
592 greater risk when facing sudden thermal changes. This is the case for *C. undecimalis*.

593 This study, in addition to equalising the nomenclature and terms used, has made it clear that it is  
594 possible to obtain the thermal sensitivity of the six species that coexist with *O. maya* in the YP  
595 through phenotypical plasticity, thermal tolerance and safety margin assessments. The use of the  
596 fundamental thermal niche as a measurement of the capacity of organisms to preferred an  
597 optimal environment in which metabolic capacity is maximal has allowed us to establish the  
598 possible effects of an increase in temperature in the southern Gulf of Mexico. A reorganisation  
599 pattern of species has been proposed to establish a first hypothesis that guides studies on species  
600 distribution and possible ecological consequences of such ecological reorganisation. Due to its

601 abundance and fishing importance, *O. maya* is one of the most outstanding species of the YP.  
602 However, studies should also be concerned with others that like *C. undecimalis*, which, besides  
603 being part of the fisheries in the Gulf of Mexico, are at a thermal risk for apparently being near  
604 their tolerance limits. In this context and taking into account abundance criteria, thermal  
605 sensitivity and the ease to study natural populations, it is possible to propose *O. maya* and *C.*  
606 *undecimalis* as monitor species for temperature changes that occur in the southern Gulf of  
607 Mexico, which could possibly influence other sectors inside this great ecosystem.

608

#### 609 Acknowledgments

610 This study was possible thanks to financing by the PAPIIT IN 212012 program. We would like  
611 to thank CONACYT for the scholarship granted to Javier Noyola Regil for studying the graduate  
612 program and the UNAM's Marine Sciences and Limnology graduate program as well for its  
613 support to the student. We also thank CONACYT for funding CB 241690 and CONACYT  
614 infrastructure I010/186/2014. We thank CONACYT for the scholarship granted to FDH, number  
615 232 974, for performing the national sabbatical stay.

## 616 References

- 617 Angilletta MJ, Niewiarowski PH, Navas CA (2002) The evolution of thermal physiology in  
618 ectotherms. *Journal of Thermal Biology*, **27**, 249–268.
- 619 Baqueiro-Cárdenas E, Aldana D, Martínez-Olivares G (2005) Gonad developmpen and  
620 reproductive pattern of the fighting conch *Strombus pugilis* (Linnaeus, 1758) (Gastropoda,  
621 Prosobranchia) from Campeche, México. *Journal of Shellfish Research* **24**, 1127–1133.
- 622 Beitinger TL, Bennet WA (2000) Quantification of the role of acclimation temperature in  
623 temperature tolerance of fishes. *Environmental Biology of Fishes* **58**, 277–288.
- 624 Beitinger TL, Bennett WA, McCauley RW (2000) Temperature tolerances of North American  
625 freshwater fishes exposed to dynamic changes in temperature. *Environmental Biology of*  
626 *Fishes* **58**, 237–275.
- 627 Beitinger TL, Fitzpatrick LC (1979) Physiological and ecological correlates of preferred  
628 temperature in fish. *American Zoologist* **19**, 319–330.
- 629 Braby CE, Somero GN (2006) Following the heart: Temperature and salinity effects on heart rate  
630 in native and invasive species of blue mussels (genus *Mytilus*). *Journal of Experimental*  
631 *Biology* **209**, 2554–2566.
- 632 Brett JR (1971) Energetic responses of salmon to temperature. A study of some thermal relations  
633 in the physiology and freshwater ecology of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*).  
634 *American Zoologist* **11**, 99–113.
- 635 Carmona-Osalde C, Rodríguez-Serna M (2012) Reproductive aspects of the spider crab *Libinia*  
636 *dubia* under laboratory conditions. *Hidrobiológica* **22**, 58–61.
- 637 Celis-Sánchez JA, Estrella-Canto AJ, Poot-López GR, González-Salas C, López-Rocha JA  
638 (2014) Seasonal abundance of crustaceans associated with artisanal fishery of blue crab

- 639 (*Callinectes sapidus*) in Sisal, Yucatan, Mexico. *Revista Ciencias Marinas Costeras* **6**, 75–  
640 89.
- 641 Clarke A (1996) The influence of climate change on the distribution and evolution of organisms,  
642 in: Johnston IA, Benett, AF (Eds.), *Animals and temperatures: Phenotypic and evolutionary*  
643 *adaptations*. Cambridge University Press, New York, pp. 379–408.
- 644 Cuculescu M, Hyde D, Bowler K (1998) Thermal tolerance of two species of marine crab,  
645 *Cancer pagurus* and *Carcinus maenas*. *Journal of Thermal Biology* **23**, 107–110
- 646 Chen JC, Lai SH (1993) Effects of temperature and salinity on oxygen consumption and  
647 ammonia-N excretion of juvenile *Penaeus japonicus* Bate. *Journal of Experimental Marine*  
648 *Biology and Ecology* **165**, 161–170.
- 649 Díaz F, Re AD, González RA, Sánchez N, Leyva G, Valenzuela F (2007) Temperature  
650 preference and oxygen consumption of the largemouth bass *Micropterus salmoides*  
651 (Lacépède) acclimated to different temperatures. *Aquaculture Research* **38**, 1387–1394.
- 652 Díaz F, Re AD, Medina Z, Re G, Valdez G, Valenzuela F (2006) Thermal preference and  
653 tolerance of green abalone *Haliotis fulgens* (Philippi, 1845) and pink abalone *Haliotis*  
654 *corrugata* (Gray, 1828). *Aquaculture Research* **37**, 877–884.
- 655 Díaz F, Re AD, Sánchez A, Cruz H, González R, Sánchez N, Licea N, Ponce-Rivas E, Muñoz-  
656 Márquez AE, Giffard I, Rosas C (2013) The effects of exposure to critical thermal maxima on  
657 the physiological, metabolic, and immunological responses in adult white shrimp *Litopenaeus*  
658 *vannamei* (Boone). *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology* **45**, 365–374.
- 659 Enriquez C, Mariño-Tapia IJ, Jerónimo G, Capurro-Filograsso L (2013) Thermohaline processes  
660 in a tropical coastal zone. *Continental Shelf Research* **69**, 101–109.

- 661 Ern R, Huong DT, Phugon NT, Wang T, Bayley M (2014) Oxygen delivery does not limit  
662 thermal tolerance in a tropical eurythermal crustacean. *The Journal Experimental Biology*  
663 **217**, 809–814.
- 664 Fry FJ (1947) *Effects of the environment on animal activity*. University of Toronto Studies,  
665 Biological Series No. 55 **68**, 1–60.
- 666 Giomi F, Pörtner HO (2013) A role for haemolymph oxygen capacity in heat tolerance of  
667 eurythermal crabs. *Frontiers in Physiology (Aquatic Physiology)* **4**, 1–12.
- 668 Gonzalez RA, Díaz F, Licea A, Re AD, Sánchez LN, García-Esquivel Z (2010) Thermal  
669 preference, tolerance and oxygen consumption of adult white shrimp *Litopenaeus vannamei*  
670 (Boone) exposed to different acclimation temperatures. *Journal of Thermal Biology* **35**, 218–  
671 224
- 672 Hochachka PW, Somero GN (1984) *Biochemical Adaptation*. Princeton University Press, New  
673 York.
- 674 Instituto Nacional de la Pesca (2012) Evaluación de la población del pulpo (*Octopus maya*) en la  
675 Península de Yucatán 2012.  
676 [http://www.conapesca.sagarpa.gob.mx/wb/cona/anuario\\_2012\\_zip](http://www.conapesca.sagarpa.gob.mx/wb/cona/anuario_2012_zip), 1–9.
- 677 Li AJ, Leun, PTY, Bao VWW, Lui GSC, Leung KMY (2014) Temperature dependent  
678 physiological and biochemical responses of the marine medaka *Oryzias melastigma* with  
679 considerations of both low and high thermal extremes. *Journal of Thermal Biology*,  
680 [doi:10.1016/j.jtherbio.2014.09.011](https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2014.09.011)
- 681 Lutterschmidt WJ, Hutchinson VH (1997) The critical thermal maximum: History and critique.  
682 *Canadian Journal of Zoology* **75**, 1561–1574.



- 683 Magnuson JJ, Crowder LB, Medvick PA (1979) Temperature as a ecological resource. *American*  
684 *Zoologist* **19**, 331–343.
- 685 Magozzi S, Calosi P (2015) Integrating metabolic performance, thermal tolerance, and plasticity  
686 enables for more accurate predictions on species vulnerability to acute and chronic effects of  
687 global warming. *Global Change Biology* **21**, 181-194.
- 688 Manush SM, Pal AK, Chatterjee N, Das T, Mukherjee SC (2004) Thermal tolerance and oxygen  
689 consumption of *Macrobrachium rosenbergii* acclimated to three temperatures. *Journal of*  
690 *Thermal Biology* **29**, 15–19.
- 691 Mora C, Ospina AF (2001) Tolerance to high temperatures and potential impact of sea warming  
692 on reef fishes of Gorgona Island (tropical Eastern Pacific). *Marine Biology* **139**, 765-769.
- 693 Morley SA, Martin SM, Day RW, Ericson J, Chien-Houng L, Lamare M, Tan K-S, Thorne  
694 MAS, Peck LS (2012) Thermal reaction norms and the scale of temperature variation:  
695 latitudinal vulnerability of intertidal nacellid Limpets to climate change. *Plos one* **7**, e52818.
- 696 Morley, S.A., Bates A.E., Lamare, M., Richard, J., Nguyen, K.D., Brown, J and Peck, L.S. 2014.  
697 Rates of warming and the global sensitivity of shallow water marine invertebrates to elevated  
698 temperature. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom*,  
699 [dx.doi.org/10.1017/S0025315414000307](https://doi.org/10.1017/S0025315414000307)
- 700 Nilsson GE, Crawley NIGL, Munday PL (2009) Elevated temperature reduces the respiratory  
701 scope of coral reef fishes. *Global Change Biology* **15**, 1405–1412.
- 702 Noyola J, Caamal-Monsreal C, Díaz F, Re AD, Sánchez A, Rosas C (2013a) Thermal preference,  
703 tolerance and metabolic rate of early juveniles of *Octopus maya* exposed to different  
704 acclimation temperatures. *Journal of Thermal Biology* **38**, 14–19.

- 705 Noyola J, Mascaró M, Caamal C, Noreña-Barroso E, Díaz F, Re AD, Sanchez A, Rosas C  
706 (2013b) Effect of temperature on energetic balance and fatty acid composition of early  
707 juveniles of *Octopus maya*. *Journal Experimental Marine Biology and Ecology* **445**, 156–165.
- 708 Oellermann M, Pörtner HO, Mark FC (2012) Mitochondrial dynamics underlying thermal  
709 plasticity of cuttlefish (*Sepia officinalis*) hearts. *The Journal Experimental Biology* **215**,  
710 2992–3000.
- 711 Paschke K, Cumillaf JP, Chimal ME, Díaz F, Gebauer P, Rosas C (2013) Relationship between  
712 age and thermoregulatory behaviour of *Lithodes santolla* (Molina, 1782) (Decapoda,  
713 Lithodidae) juveniles. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **448**, 141–145.
- 714 Pigliucci M, Murren CJ, Schlichting CD (2006) Phenotypic plasticity and evolution by genetic  
715 assimilation. *The Journal Experimental Biology* **209**, 2362–2367.
- 716 Pörtner HO (2010) Oxygen- and capacity-limitation of thermal tolerance: a matrix for integrating  
717 climate-related stressor effects in marine ecosystems. *The Journal of Experimental Biology*  
718 **213**, 881–893.
- 719 Pörtner HO, Knust R (2007) Climate change affects marine fishes through the oxygen limitation  
720 of thermal tolerance. *Science* **315**, 95–97.
- 721 Re AD, Díaz F, Ponce-Rivas E, Giffard I, Marquez-Muñoz ME, Sigala-Andrade HM (2012)  
722 Combined effects of temperature and salinity on thermotolerance and osmotic pressure of  
723 juvenile shrimp *Litopenaeus vannamei* (Boone). *Journal of Thermal Biology* **37**, 413–418.
- 724 Reiser S, Herrman J-S, Temming A (2014) Thermal preference of the common brown shrimp  
725 (*Crangon crangon*, L.) determined by the acute and gravitational method. *Journal of*  
726 *Experimental Marine Biology and Ecology* **461**, 250–256.

- 727 Reynolds WW, Casterlin ME (1979) Behavioral thermoregulation and the "final preferendum"  
728 paradigm. *American Zoologist* **19**, 211–224.
- 729 Rezende EL, Castañeda LE, Santos M (2014) Tolerance landscape in thermal ecology.  
730 *Functional Ecology* **28**, 799–809.
- 731 Rummer JL, Couturier CS, Stecyk JAW, Gardiner NM, Kinch JP, Nilsson GE, Munday PL  
732 (2014) Life on the edge: thermal optima for aerobic scope of equatorial reef fishes are close to  
733 current day temperatures. *Global Change Biology* **20**, 1055–1066.
- 734 Salas A, Re AD, Galindo-Sanchez CE, Sanchez-Castrejon E, Gonzalez M, Licea A, Sanchez-  
735 Zamora A, Rosas C (2014) Preferred temperature, thermal tolerance and metabolic response  
736 of *Tegula regina* (Stearns, 1892). *Journal of Shellfish Research* **33**, 339–243.
- 737 Sokolova IM, Frederich M, Bagwe R, Lannig G, Sukhotin AA (2012) Energy homeostasis as an  
738 integrative tool for assesing limits of environmental stress tolerance in aquatic invertebrates.  
739 *Marine Environmental Research* **79**, 1–15.
- 740 Somero GN (2010) The physiology of climate change: how potentials for acclimatization and  
741 genetic adaptation will determine ‘winners’ and ‘losers’. *The Journal of Experimental Biology*  
742 **213**, 912–920.
- 743 Stenseng EM, Braby CE, Somero GN (2005) Evolutionary and acclimation-induced variation in  
744 the thermal limits of heart function in congeneric marine snails (genus *Tegula*): Implications  
745 for vertical zonation. *Biological Bulletin* **208**, 138–144.
- 746 Stillman JH, Somero GN (2000) A comparative analysis of the upper thermal tolerance limits of  
747 eastern Pacific porcelain crabs, genus *Petrolisthes*: Influences of latitude, vertical zonation,  
748 acclimation, and phylogeny. *Physiological and Biochemical Zoology* **73**, 200–208.

- 749 Tepolt CK, Somero GN (2014) Master of all trades: thermal acclimation and adaptation of  
750 cardiac function in a broadly distributed marine invasive species, the European green crab,  
751 *Carcinus maenas*. *The Journal of Experimental Biology* **217**, 1129–1138.
- 752 Terblanche JS, Hoffman AA, Mitchell KA, Rako L, le Roux PC, Chown LS (2011) Ecologically  
753 relevant measures of tolerance to potentially lethal temperatures. *The Journal of Experimental*  
754 *Biology* **214**, 3713–3725.
- 755 Tomanek L, Somero GN (1999) Evolutionary and acclimation-induced variation in the heat-  
756 shock responses of congeneric marine snails (genus *Tegula*) from different thermal habitats:  
757 Implications for limits of thermotolerance and biogeography. *The Journal of Experimental*  
758 *Biology* **202**, 2925-2936
- 759 Zavala-Hidalgo J, Gallegos-García A, Martínez-López B, Morey SL, O'Brien JJ (2006) Seasonal  
760 upwelling on the Western and Southern Shelves of the Gulf of Mexico. *Ocean Dynamics* **56**,  
761 333–338.

762 Figure Captions

763 **Fig. 1.** A model that unifies thermal biology terms, using the concepts proposed by Reynolds and  
764 Casterlin (1979), Angilleta *et al.* (2002), Pörtner (2010) and Sokolova *et al.* (2012).

765 **Fig. 2.** Relationship between phenotypical plasticity for oxygen consumption and thermal  
766 tolerance with the aerobic scope for activity calculated from the difference between basal and  
767 active metabolism in ectothermic organisms. A: optimal temperature interval, B: pejus, whose  
768 limits are defined by  $CT_{Max}$  and  $CT_{Min}$  and C: pessimum range.

769 **Fig. 3.** Temperature effect on the oxygen consumption of fish *O. chrysurus* and *C. undecimalis*  
770 (A); molluscs *M. corona bispinosa* and *S. pugilis* (B); and crustaceans *L. dubia* and *C. similis*  
771 (C).

772 **Fig. 4.** Thermal biology of fish species *O. chrysurus* and *C. undecimalis*, mollusc species *M.*  
773 *corona bispinosa* and *S. pugilis* and crustacean species *L. dubia* y *C. similis*, which live in the  
774 adjacent continental shelf to the Yucatan peninsula in Mexico. Data were superimposed to the  
775 conceptual model OCLTT proposed by Pörtner (2010). Maximum and minimum pejus values  
776 (yellow boxes) were calculated from the differences between preferred temperatures ( $P$ , blue  
777 box) that determine the optimal temperature range (A). Letters B and C show the difference  
778 between critical maximal and minimal temperatures, registered in animals acclimated to 18 and  
779 30 °C, respectively.

780 **Fig. 5.** Acclimation temperature (18 and 30 °C) effect on oxygen consumption and pejus for all  
781 species studied. Data for *O. maya* was obtained from Noyola *et al.* (2013a).

782 **Fig. 6.** Phenotypical plasticity for minimal and maximal critical temperatures as well as pejus for  
783 all studied species. *O. maya* data were obtained from Noyola *et al.* (2013a).

784 **Fig. 7.** Thermal niche amplitude (FTN: arrows) for the six species that forms part of the *O. maya*  
785 ecosystem, be it as prey (*S. pugilis*, *M. corona bispinosa*, *L. dubia*, *C. similis*) or predators (*O.*  
786 *chrysurus*, *C. undecimalis*). The grey box shows the average variation interval of the annual  
787 temperature in the continental shelf adjacent to the YP, which, according to currently available  
788 models (Centro de Ciencias de la Atmósfera, 2014), oscillates between 23.5 and 28.5 °C in the  
789 zones in which the studied species are captured. The red box shows the average variation interval  
790 in the YP, considering a possible 2 °C increase over the current interval (grey box; IPCC, 2013).  
791

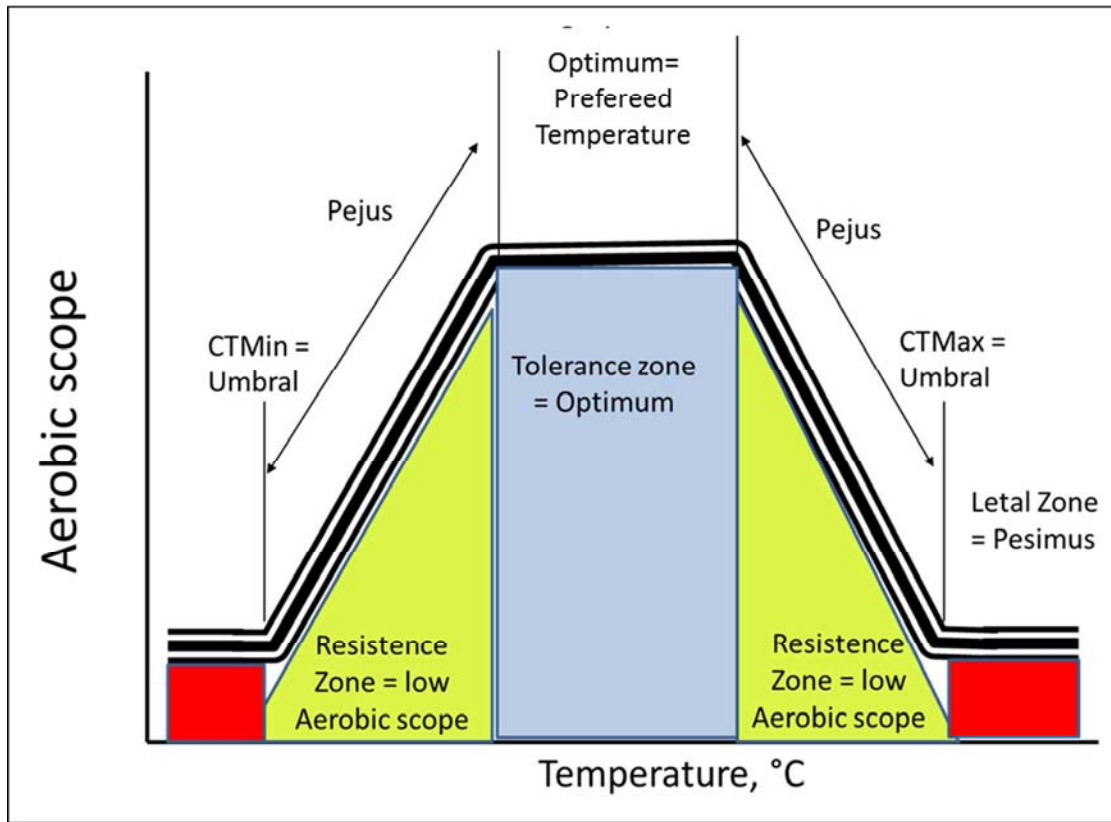


Fig. 1.

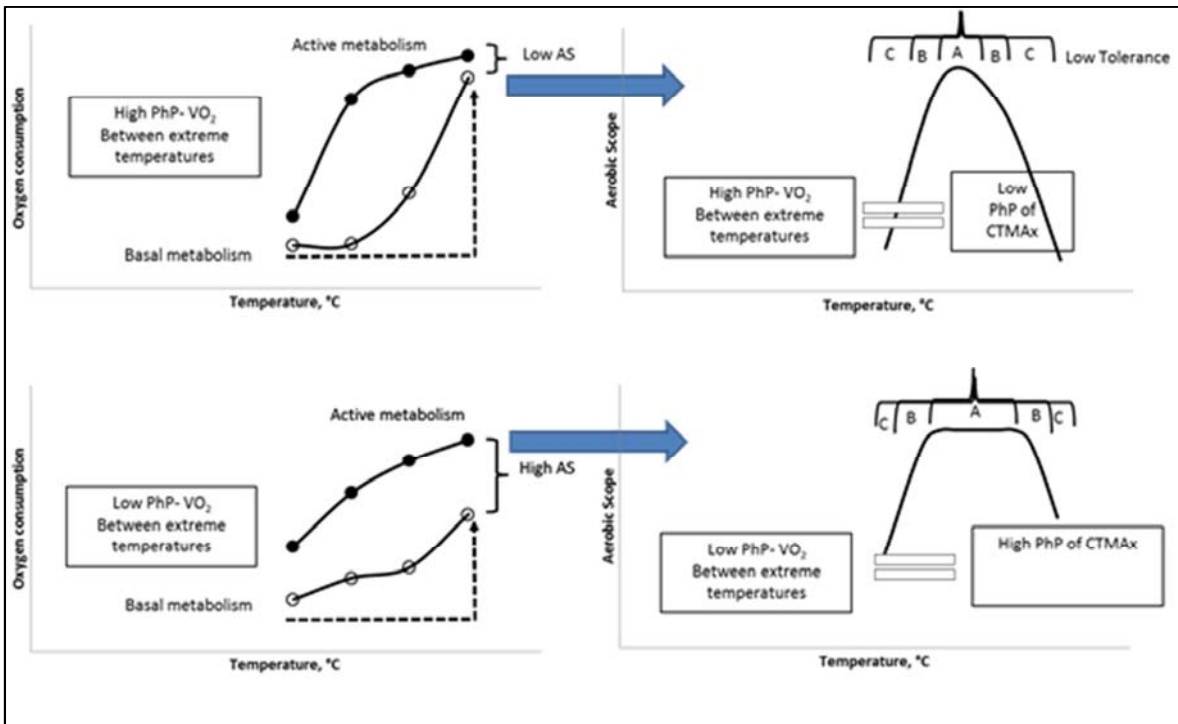
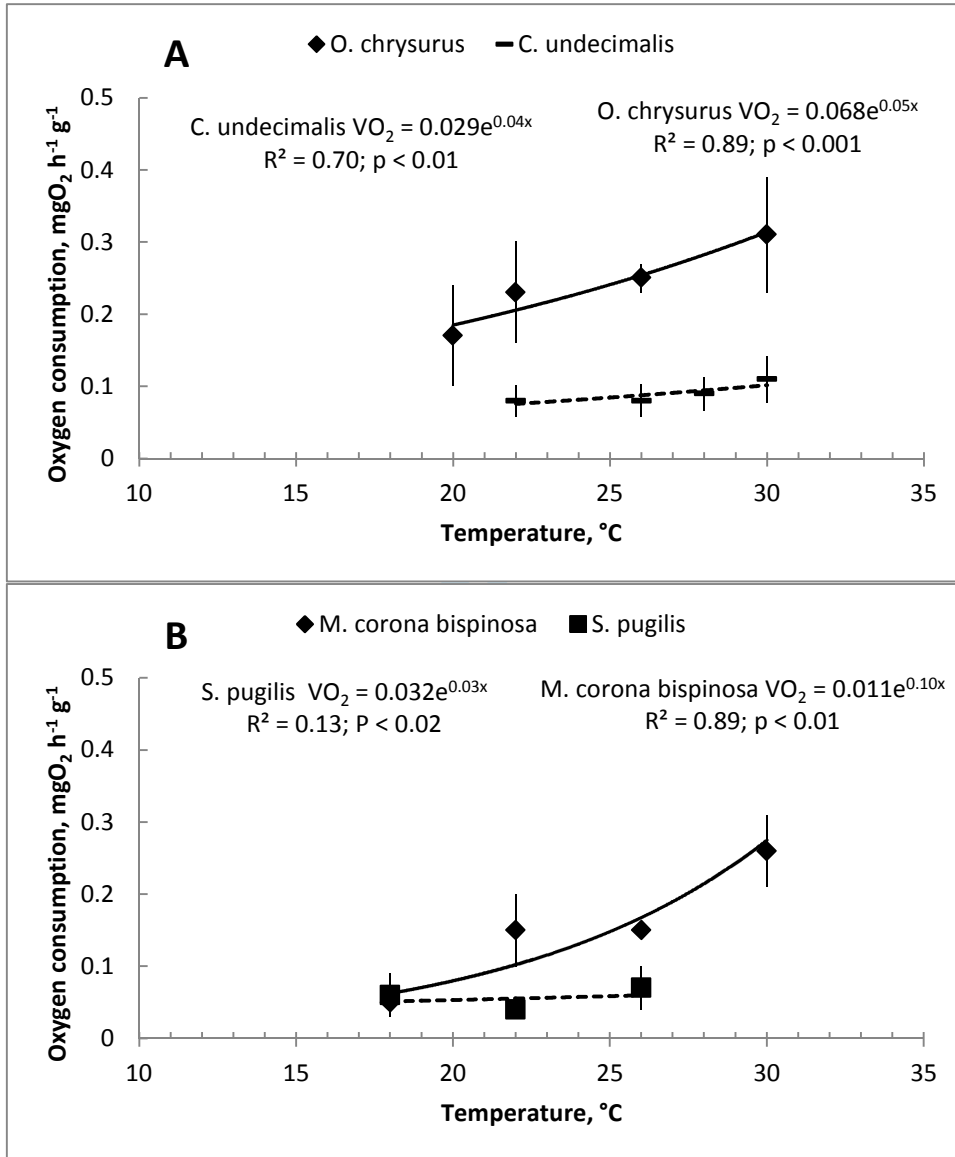


Fig. 2

Review Only





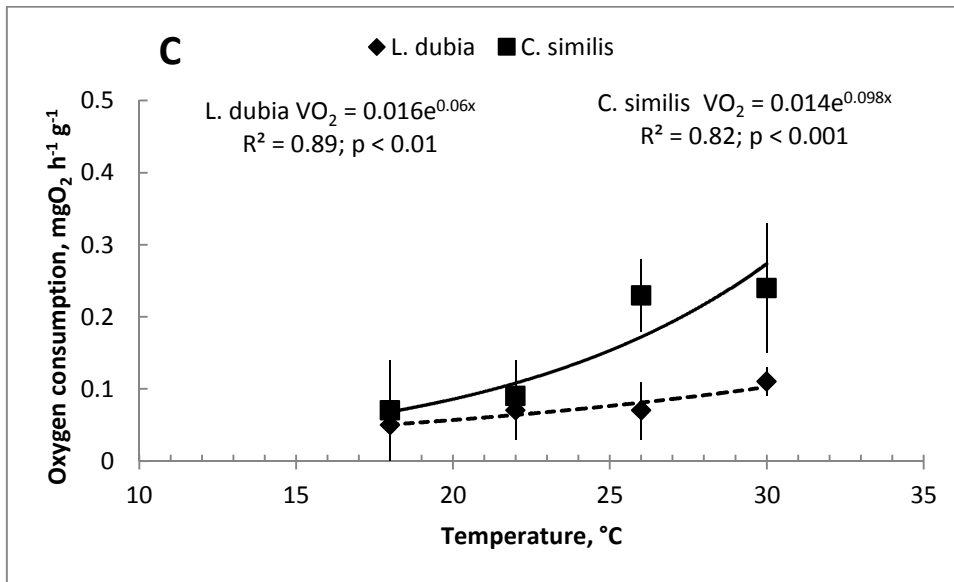


Fig. 3.

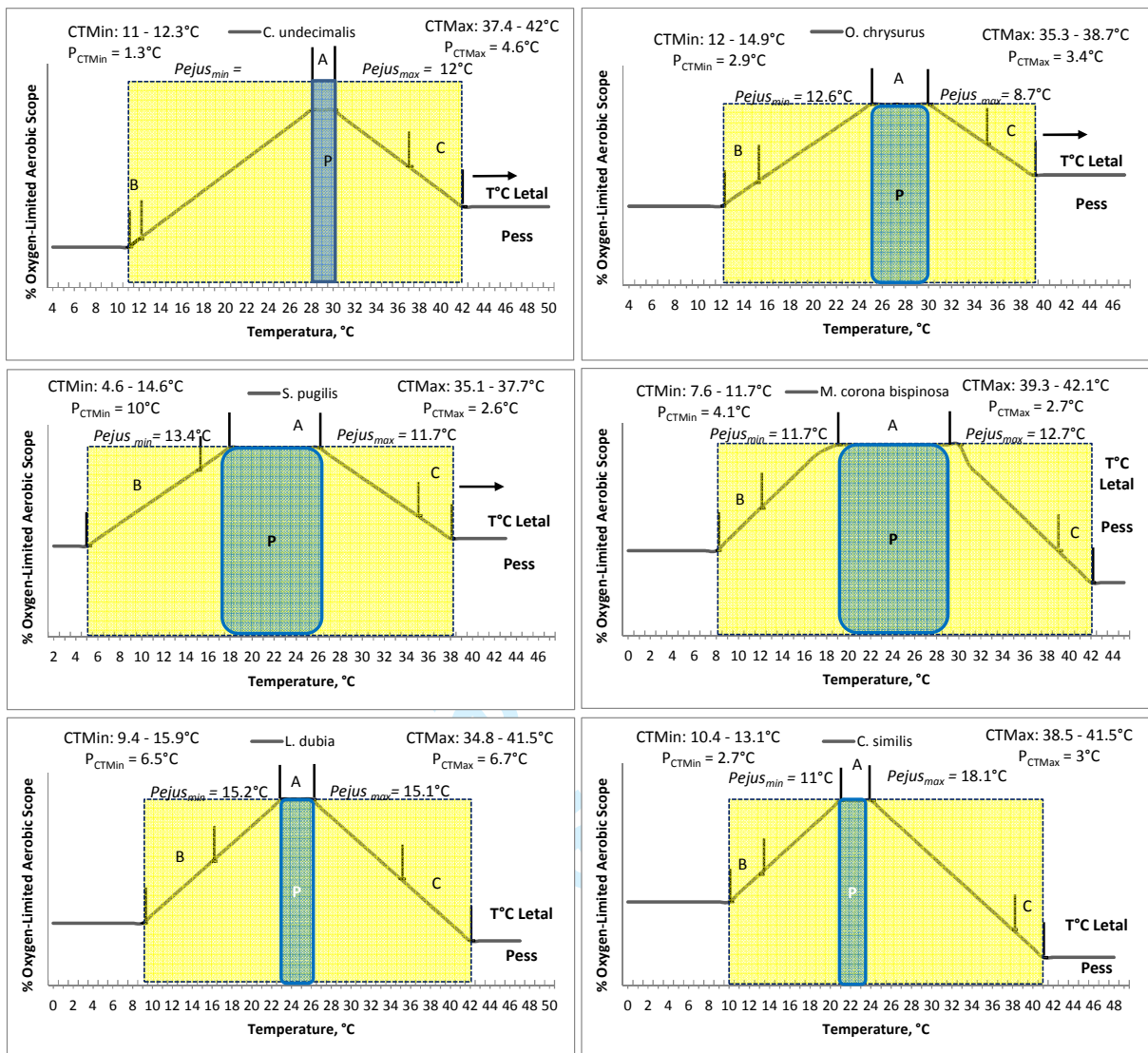


Fig. 4.

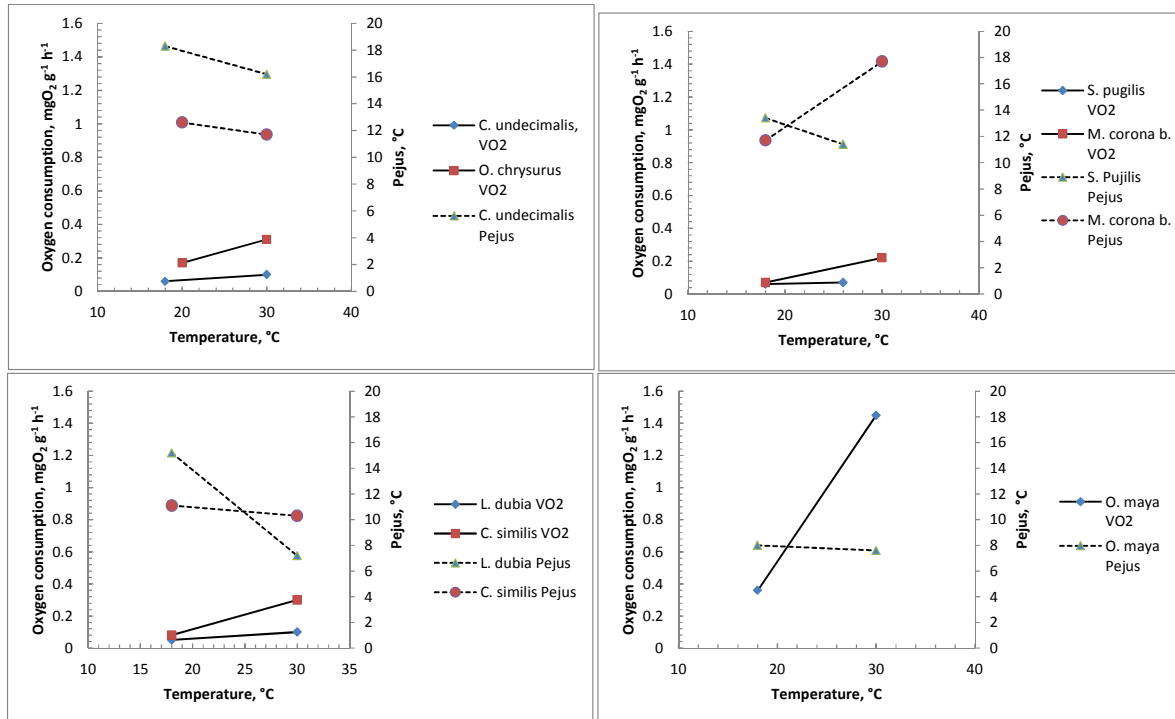


Fig. 5.

Review Only

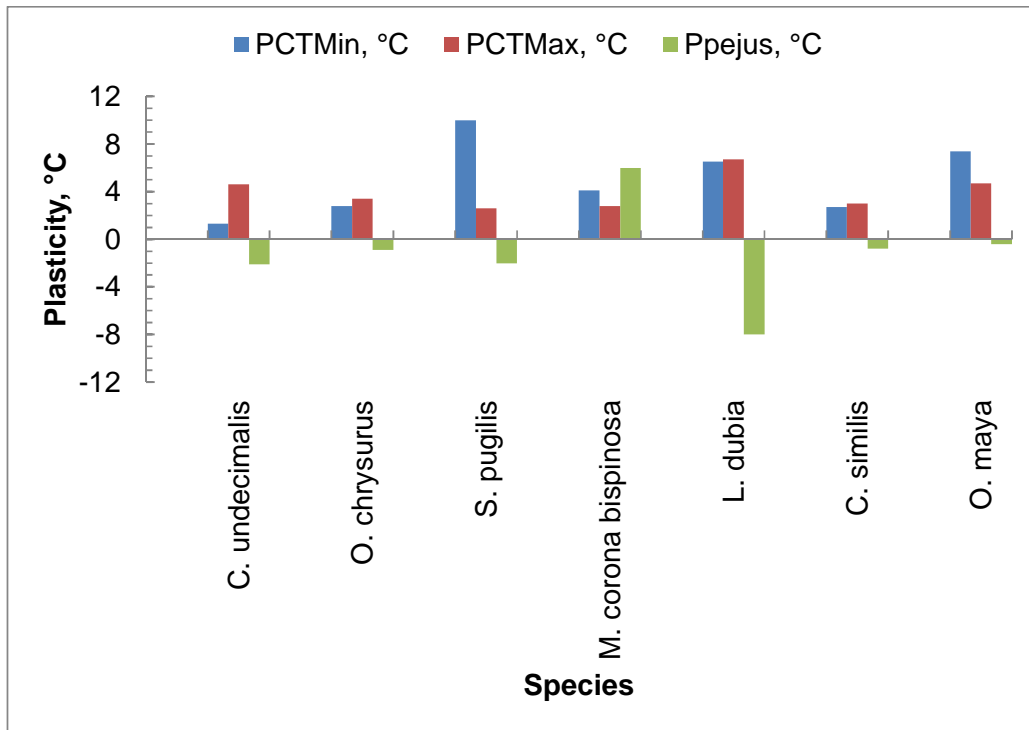


Fig. 6.

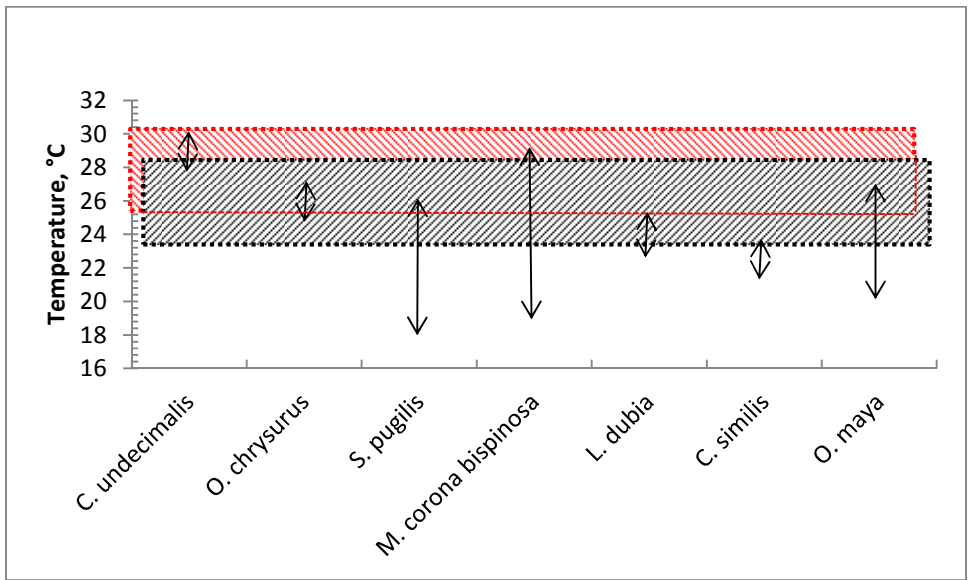


Fig. 7.

Review Only

Table 1. Effect of temperature of thermal biology, oxygen consumption and plasticity (P) of tropical ectotherms of Yucatan peninsula that share the ecosystem with *Octopus maya*. Values as Mean  $\pm$  SD

	Acclimation				Pejus <sup>a</sup>	Total Pejus <sup>b</sup>	Width of the fundamental thermal niche <sup>c</sup>	Oxygen consumption <sup>d</sup>	Plasticity (P)			
	T, °C	Preferred, °C	CTMin, °C	CTMax, °C					°C	°C	°C	mgO <sub>2</sub> g <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup>
<i>C. undecimalis</i>	18	29.3 $\pm$ 2.1	11 $\pm$ 0.6	37.4 $\pm$ 1.9	18.3	34.5	0.8	0.06	1.3	4.6	-2.1	0.04
	30	28.5 $\pm$ 1.9	12.3 $\pm$ 0.4	42 $\pm$ 1.3	16.2			0.10				
<i>O. chrysurus</i>	20	24.7 $\pm$ 1.9	12.1 $\pm$ 0.9	35.3 $\pm$ 0.8	12.6	24.3	1.9	0.17	2.8	3.4	-0.9	0.14
	30	26.6 $\pm$ 1.7	14.9 $\pm$ 0.4	38.7 $\pm$ 0.5	11.7			0.31				
<i>S. pugilis</i>	18	18.0 $\pm$ 0.5	4.6 $\pm$ 0.1	35.1 $\pm$ 1.7	13.4	24.8	8.0	0.06	10	2.6	-2	0.01
	26	26.0 $\pm$ 0.5	14.6 $\pm$ 1.3	37.7 $\pm$ 1.0	11.4			0.07				
<i>M. corona b.</i>	18	19.3 $\pm$ 0.7	7.6 $\pm$ 0.5	39.3 $\pm$ 1.6	11.7	29.4	10.1	0.07	4.1	2.8	6	0.15
	30	29.4 $\pm$ 0.5	11.7 $\pm$ 1.6	42.1 $\pm$ 0.7	17.7			0.22				
<i>L. dubia</i>	18	24.6 $\pm$ 2.8	9.4 $\pm$ 0.6	34.8 $\pm$ 0.6	15.2	22.4	1.5	0.05	6.5	6.7	-8	0.05
	30	23.1 $\pm$ 3.8	15.9 $\pm$ 0.8	41.5 $\pm$ 1.0	7.2			0.10				
<i>C. similis</i>	18	21.5 $\pm$ 2.9	10.4 $\pm$ 0.3	38.5 $\pm$ 0.5	11.1	21.4	1.9	0.08	2.7	3	-0.8	0.22
	30	23.4 $\pm$ 2.8	13.1 $\pm$ 1.0	41.5 $\pm$ 0.6	10.3			0.30				
<i>O. maya</i> *	18	19.6 $\pm$ 1.6	11.6 $\pm$ 0.6	31.8 $\pm$ 1.6	8	15.6	7	0.36	7.4	4.7	-0.4	1.09
	30	26.6 $\pm$ 1.9	19.0 $\pm$ 0.6	36.5 $\pm$ 1.1	7.6			1.45				

a: Pejus = CT (min or max) – Preferred temperature obtained at 18 or 30°C, respectively; b: Total Pejus = Pejus<sub>18°C</sub> + Pejus<sub>30°C</sub>; c: Width of fundamental niche = Preferred temperature<sub>30°C</sub> - Preferred temperature<sub>18°C</sub>; d = Oxygen consumption values obtained from equations on figure 3. \* Data of *O. maya* from Noyola et al., (2013b)

**Table 2.** Physiological reactions (after Magozzi & Calosi, 2014), and thermal sensitivity (after Morley *et al.*, 2012) that species occupying stable and variable thermal environments should possess when exposed to acute thermal events (used to CTMAX measurements). If an animal response is as expected, it is indicated by (10), and (1) indicates otherwise (not expected).

Physiological Reactions Variable/stable	Species						
	<i>C. undecimalis</i>	<i>O. chrysurus</i> <sup>a</sup>	<i>M. corona bispinosa</i>	<i>S. pugilis</i> <sup>b</sup>	<i>L. dubia</i>	<i>C. similis</i>	<i>O. maya</i>
Higher/lower upper thermal limits	42 °C (10)	38 °C (10)	42 °C (10)	38 °C (10)	42 °C (1)	42 °C (1)	36 °C (10)
Lower/higher plasticity of these limits	5 °C (1)	3 °C (10)	3 °C (10)	3 °C (1)	7 °C (10)	3 °C (1)	5 °C (10)
Higher/lower metabolic rates (mg O <sub>2</sub> g <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> )	0.31 (10)	0.31 (10)	0.26 (10)	0.07 (10)	0.11 (10)	0.24 (1)	1.4 (1)
Lower/higher metabolic plasticity (mg O <sub>2</sub> g <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> ) <sup>c</sup>	0.036 (10)	0.12 (1)	0.15 (1)	0.015 (1)	0.05 (1)	0.19 (10)	1.1 (10)
Higher/lower metabolic costs at high temperatures	?	?	?	?	?	?	Yes, Noyola <i>et al.</i> , (2013a)
Score obtained	31	31	31	22	22	13	31
Score expected	40	40	40	40	40	40	40
Score as a % of maximum score expected	75	75	75	50	50	25	75
Warming Tolerance (WT) <sup>d</sup> , °C	11.2	8.5	8.7	6.4	9.7	11.5	5.7
Thermal safety margin <sup>e</sup> (TSM), °C	0.4	-2.9	-8	-6	-4.7	-6.1	-5.4
Habitat	Marine and Estuarine (Habitat Variable) 28.5 °C*	Marine (Habitat Variable) 28.5 °C*	Marine and estuarine (Habitat Variable) 30 °C*	Marine (Habitat Stable) 30 °C	Marine (Habitat Stable) 28.5 °C	Marine (Habitat Stable) 28.5 °C	Marine (Habitat Stable) 28.5 °C

a: Acclimation temperatures 20 and 30 °C. b: Acclimation temperatures 18 and 26 °C c: This physiological reaction is not from Magozzi & Calosi (2014), but was hypothesised in the present study and is shown in Figure 2 d: WT = CTmax (mean value of animals acclimated at 18 and 30 °C) – temperature of the habitat: T<sub>hab</sub> (mean value of surface seawater temperature in zone of distribution of each species (\*)); data from UNIATMOS, 2014. e: TSM = optimum temperature T<sub>opt</sub> – T<sub>hab</sub>. T<sub>opt</sub> was calculated as a mean value of temperature selected by animals acclimated at 18 and 30 °C.