



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología
(Biología Marina)

**Efecto del tiempo de exposición en el potencial adaptativo de *Octopus maya* (Voss y Solís-Ramírez, 1966) y *Callinectes sapidus* (Rathbun, 1886)
a un ambiente cambiante**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRA EN CIENCIAS

PRESENTA:

ADRIANA LUCÍA GARCÍA RUEDA

TUTOR PRINCIPAL:

Dr. Carlos Rosas Vázquez – UAS, UNAM

COMITÉ TUTOR:

Dra. Gabriela Rodríguez Fuentes – UAS, UNAM

Dr. Fernando Díaz Herrera - CICESE

Dra. Maite Mascaró Miquelajauregui – UAS, UNAM

Dr. José Jaime Zúñiga Vega – Facultad de Ciencias, UNAM

Unidad Académica Sisal, 2017



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



Efecto del tiempo de exposición en el potencial adaptativo de *Octopus maya* (Voss y Solís-Ramírez, 1966) y *Callinectes sapidus* (Rathbun, 1886) a un ambiente cambiante

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO EN:

MAESTRA EN CIENCIAS

PRESENTA:

ADRIANA LUCÍA GARCÍA RUEDA

TUTOR PRINCIPAL:

Dr. Carlos Rosas Vázquez – UAS, UNAM

COMITÉ TUTOR:

Dra. Gabriela Rodríguez Fuentes – UAS, UNAM

Dr. Fernando Díaz Herrera - CICESE

Dra. Maite Mascaró Miquelajauregui – UAS, UNAM

Dr. José Jaime Zúñiga Vega – Facultad de Ciencias, UNAM

MÉXICO 2017

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Autónoma de México y al Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología (PCMyL-UNAM) por las oportunidades y facilidades que recibí para continuar con mi formación académica. Mil gracias al personal encargado por el inmenso apoyo brindado, por estar siempre dispuestos a resolver dudas y encontrar soluciones.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por otorgarme la beca que durante dos hizo posible mi estancia en México como estudiante de maestría.

Al proyecto PAPIIT-UNAM IN219116 que, bajo la responsabilidad del Dr. Carlos Rosas Vázquez, proporcionó recursos económicos para financiar parcialmente este trabajo.

A mi tutor principal, el Dr. Carlos Rosas Vázquez. Las palabras se quedan cortas ante un sentimiento de agradecimiento tan grande. Gracias por sembrar en mí tanto interés y motivación por la ecofisiología, por enseñarme a descubrir la belleza que se esconde detrás de lo aparentemente complejo. Gracias por la disposición para resolver dudas y contribuir a mi proceso, por estar presente, por el valioso tiempo. Gracias por esa calidez humana que contribuyó a que me sintiera en casa, por los consejos académicos e incluso personales que siempre llegaron en el momento adecuado. Mil gracias por demostrarme que lo que se quiere, se alcanza, y sobretodo por depositar en mí esa confianza incondicional que me da un fuerte impulso para seguir día a día en el camino de la ciencia, proyectándome a futuro llena de metas.

A mi comité tutorial, el Dr. Fernando, la Dra. Maite, la Dra. Gabriela y el Dr. José Jaime. Gracias a cada uno de ustedes por contribuir desde su especialidad al desarrollo de este trabajo, por ser siempre una fuente de apoyo y ser testigos directos de mi proceso como tesista. Infinitas gracias por el tiempo dedicado.

A Nelly Tremblay, por ser un eslabón fundamental en la realización de este trabajo en cada una de sus etapas. Muchas gracias por compartir conmigo las experiencias académicas y el conocimiento que siempre fue oportuno a la hora de tomar decisiones. Gracias por tanta constancia, por el valioso tiempo, por vivir en primera persona los pequeños fracasos (porque la ciencia no es perfecta, por supuesto) y ser una gran razón de las victorias. Gracias por hacer más liviana esta travesía, por inculcarme rigurosidad y puntualidad, y por todo el apoyo humano que recibí fuera del laboratorio. Gracias por eso y mucho más.

A Claudia Caamal, por el apoyo durante el montaje de experimentos y la realización de muestreos, por la disposición, eficacia y creatividad para resolver los inconvenientes técnicos que surgieron. Mil gracias también por ser la persona incondicional que puso su granito de arena para que México se sintiera como casa, por ser familia.

A las M. en C. Ariadna Berenice Sánchez y Karla Escalante, por el apoyo recibido en la realización de las pruebas bioquímicas y suministrar el material requerido.

A doña Silvia, don Antonio, Andre, Adriano y el resto de la familia sisaleña. Gracias por convertirse en un gran motor, por ser incondicionales en todos los aspectos, por ser mi compañía en tierras que ya no son tan ajenas por personas como ustedes. Gracias por tener siempre los brazos abiertos para mí, por darme energía con rica comida y fuertes abrazos que me motivaron en más de una ocasión a seguir adelante. Los quiero con el alma.

A mis amigos, por hacer tan amenos estos años en Sisal, por las risas que ayudaban a despejar la mente y por brindarme ánimos cuando lo necesitaba. A Lili, Eri, Pau, Ainho, Rober, Serg, Xur. Se quedaron en mi corazón.

A Estefy, por ser un gran apoyo desde el primer día en México, por estar siempre dispuesta a contribuir en los experimentos, por vivir conmigo los momentos duros de este proceso. Gracias por las experiencias compartidas, la complicidad, por entenderme más que nadie y darme fuerza cuando hacía falta. Gracias por los paseos, los pequeños viajes que me permitieron conocer un poco más de México lindo. Siempre estarás en mi corazón.

A mi familia, en especial a mi mamá, mi papá y mi hermano, los más grandes motores de mis logros, mi razón de ser. Jamás podré decir con palabras cuánto les agradezco, cuanto los amo y cuánto los extraño. Gracias por mantenerme fuerte, por demostrarme día a día que apoyan mis decisiones y me acompañan en ellas, por la preocupación, por estar presente a pesar de la distancia. Gracias por enseñarme lo valioso de la vida, por inculcarme lo mejor que hay en mí, por impulsarme a cumplir mis sueños y no rendirme ante las circunstancias. Por ustedes, todo.

En memoria de Ángela, mi ángel.

CONTENIDO

LISTA DE ABREVIATURAS FRECUENTES	ii
RESUMEN	iii
INTRODUCCIÓN	1
PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN	11
HIPÓTESIS	11
OBJETIVOS	11
Objetivo general.....	11
Objetivos específicos	12
MATERIALES Y MÉTODOS	13
Origen y mantenimiento de los organismos	13
Aclimatación	13
<input type="checkbox"/> <i>Octopus maya</i>	13
<input type="checkbox"/> <i>Callinectes sapidus</i>	15
Sobrevivencia y crecimiento.....	16
Tolerancia térmica	17
<input type="checkbox"/> Temperaturas preferidas.....	17
<input type="checkbox"/> Temperaturas críticas máximas y mínimas (TCMax y TCMIn)	18
Medición del consumo de oxígeno de rutina	20
Estimación del campo del potencial metabólico para actividad (PMA)	23
Estimación de metabolitos en sangre y tejidos.....	25
Análisis estadístico	26
RESULTADOS	28
Temperaturas preferidas.....	28
Temperaturas críticas	31
Sobrevivencia y crecimiento	34
Consumo de oxígeno de rutina	37
Estimación del PMA.....	41
Metabolitos	44
DISCUSIÓN	49
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	66

LISTA DE ABREVIATURAS FRECUENTES

ATP: adenosín trifosfato

CAM: campo del metabolismo aeróbico

DE: desviación estándar

HSPs: proteínas de *shock* térmico

IBR: respuesta integrada de los biomarcadores

IPCC: Panel Intergubernamental del Cambio Climático

IQR: rango intercuartil

ITT: intervalo de tolerancia térmica

PMA: potencial metabólico para actividad

TC: temperatura crítica

TCE: tasa de crecimiento relativa diaria

TCMin: temperatura crítica mínima

TCMax: temperatura crítica máxima

TIMR-max: Temperature Induced Minumum Metabolic Rate

TIMR-mim: Temperature Induced Maximum Metabolic Rate

TMM: tasa metabólica máxima

TMR: tasa metabólica de rutina

TP: temperatura preferida

PY: península de Yucatán

RESUMEN

Dentro de las variables ambientales que modulan la biología de los organismos acuáticos, la temperatura es una de las más relevantes, desde el nivel molecular al biogeográfico. De manera particular, los ectotermos, que son componentes fundamentales de las redes tróficas en los ecosistemas acuáticos, son susceptibles a las alteraciones en los regímenes térmicos por la manera en que su temperatura corporal responde a la temperatura del medio. El presente estudio evaluó la tolerancia térmica del pulpo rojo *Octopus maya* y la jaiba azul *Callinectes sapidus*. Durante 30 días, los organismos experimentales se aclimataron a temperaturas consideradas óptimas y sub-óptimas: 22 y 30 °C para *O. maya*, y 25, 29 y 34 °C para *C. sapidus* en régimen constante, además de 22 a 26 °C y 22 a 30 °C en el caso de *O. maya*, y 25 a 29 °C y 25 a 34 °C en el caso de *C. sapidus* en régimen fluctuante. Tras la aclimatación, se evaluó la sobrevivencia, la preferencia térmica, las temperaturas críticas mínima y máxima (TCMin y TCMax) el consumo de oxígeno de rutina, el PMA, la concentración de metabolitos y, en el caso de *O. maya*, se midió la tasa de crecimiento relativa diaria (TCE). Los resultados indicaron que un régimen de temperatura fluctuante puede ampliar o no los límites térmicos dependiendo de la plasticidad fenotípica. En *O. maya*, los intervalos de tolerancia térmica (ITT) más amplios correspondieron a los organismos aclimatados a las temperaturas constantes, con el valor más alto a 26 °C. En contraste, los individuos adultos de *C. sapidus* exhibieron los mayores valores para el ITT tras la aclimatación a los regímenes térmicos fluctuantes. Se corroboró que *O. maya*, para ser una especie tropical, presenta una sensibilidad pronunciada a las altas temperaturas, con temperaturas preferidas que van de los 19 a los 26 °C. Mientras tanto, *C. sapidus* demostró ser una especie euritérmica con afinidad por temperaturas más altas que *O. maya*, con temperaturas preferidas en el rango de los 25 a los 33 °C, un *preferendum* final de 30.3 °C y el mayor PMA a 34 °C en condición constante. Con respecto a la utilización de la energía, los resultados de crecimiento y sobrevivencia obtenidos en *O. maya* señalaron que la exposición a 30 °C durante la fase inicial del crecimiento, promovió las mayores TCE y la mayor sobrevivencia, sin embargo, tal tendencia está ligada al tiempo de exposición, ya que el PMA fue menor a esa temperatura, sugiriendo que el desempeño fisiológico es pobre. Por otro lado, la movilización de distintos metabolitos en función del régimen térmico reflejó que las respuestas bioquímicas desencadenadas por el estrés térmico difieren entre especies. El carácter endémico de *O. maya* estaría implicado en una mayor vulnerabilidad ante el escenario del calentamiento global. Mientras tanto, la tolerancia de *C. sapidus* a las temperaturas altas, derivada probablemente de su historia evolutiva como especie cosmopolita, supone una vulnerabilidad reducida ante el escenario de un ambiente térmicamente modificado.

INTRODUCCIÓN

La temperatura ambiental modula la biología de los organismos acuáticos, desde la escala molecular a la biogeográfica (Hochachka y Somero, 2002). Esto se debe a que están adaptados para tolerar intervalos térmicos más o menos específicos, asociados a la forma en que la temperatura del agua varía a lo largo de los ciclos diarios y estacionales en las zonas en las que se distribuyen (Zuo *et al.*, 2012). Dependiendo de esas adaptaciones, las especies exhiben cierta vulnerabilidad frente al cambio climático global, dado por variaciones naturales en la dinámica climática, reforzadas por el efecto de las actividades humanas en el pasado, presente y futuro. En general, las proyecciones apuntan a que el cambio climático afecta a los organismos, así como a las poblaciones que estos conforman y, en una instancia mayor, influye sobre la composición y función de los ecosistemas (IPCC, 2002). De manera particular, se sabe que los ectotermos acuáticos son componentes fundamentales de las redes tróficas acuáticas, fungiendo como productores primarios, así como consumidores de alto nivel, por lo que modificaciones en las abundancias y en la dinámica interespecífica supone efectos en las tramas tróficas a escala ecosistémica (Hochachka y Somero, 2002; Begon *et al.*, 2006). En ese sentido, entender y estimar el impacto del calentamiento global en la biodiversidad de estos animales como consecuencia de las alteraciones en los regímenes térmicos es uno de los mayores desafíos que enfrenta la comunidad científica mundial, que actualmente estudia la sensibilidad térmica desde la perspectiva fisiológica (Vinagre *et al.*, 2016).

Las historias de vida y la evolución han dotado a los ectotermos acuáticos con características morfológicas, fisiológicas y comportamentales que les permiten sobrevivir dentro de ciertos límites térmicos, definidos como la zona de tolerancia (Lutterschmidt y Hutchison, 1997; Deutsch *et al.*, 2008; Angilletta, 2009). La habilidad de estos animales para persistir en ambientes que experimentan variaciones de temperatura corresponde a la combinación de la tolerancia intrínseca a las fluctuaciones agudas de la temperatura ambiental, con una alta capacidad de aclimatación durante la exposición prolongada al nuevo régimen térmico (Pigliucci *et al.*, 2006; Simons, 2011; Healy y Schulte, 2012). Lo anterior define qué tan euriterma es una especie y se refleja en el concepto de la ventana térmica, que a grandes rasgos incluye los límites térmicos y la preferencia (temperatura preferida – TP).

Según la definición clásica, los límites térmicos o temperaturas críticas mínima y máxima (TCMin y TCMax), marcan la zona de tolerancia y son los “puntos en que la actividad locomotora se torna desorganizada y el animal pierde la capacidad de escapar de una cierta condición térmica que eventualmente causaría su muerte” (Terblanche *et al.*, 2011). En esa temperatura, los organismos

experimentan el desacople entre el sistema nervioso y el sistema motor (Lutterschmidt y Hutchison, 1997). En términos experimentales, tal condición se observa al exponer a los animales a un aumento o disminución de la temperatura del agua a una tasa constante, ubicada comúnmente en el rango de 0.5 a 1.5 °C min⁻¹. Por otro lado, la temperatura corporal, la TP y la temperatura a la cual el desempeño es máximo son características importantes que han sido documentadas en una serie de estudios realizados en una amplia gama de especies, desde insectos hasta mamíferos (May, 1979; Angilletta *et al.*, 2002; Angilletta *et al.*, 2011). De hecho, estudios previos han destacado la relevancia de integrar estos conceptos para comprender la ecología térmica de los organismos en función del ambiente en el que se desarrollan (e.g. Huey y Bennett, 1987; Angilletta *et al.*, 2006; Angilletta, 2009). En ellos, el óptimo térmico ha sido considerado como la temperatura corporal en la que el desempeño es máximo, resaltando que debe coincidir con la temperatura corporal cuando ocurre en el ambiente, por lo que la TP obtenida en un sistema experimental puede ser interpretada como la temperatura óptima de una especie (Angilletta *et al.*, 2002). En laboratorio, es posible cuantificar la TP a través de dos métodos: el método agudo y el método gravitacional. Ambos métodos se basan en la exposición de los animales a un gradiente térmico en el que son monitoreados en intervalos regulares de tiempo, sin embargo, el método agudo es particularmente útil para conocer los efectos de la temperatura de aclimatación sobre la TP, mientras que el método gravitacional se emplea comúnmente para evaluar la preferencia térmica en organismos procedentes del medio natural, por lo que permite profundizar en el conocimiento sobre su historia térmica (Reynolds y Casterlin, 1979).

Con base en los postulados de Fry (1947), algunos trabajos sugieren que la tolerancia térmica está determinada por la capacidad de los organismos, y sus sistemas circulatorio y ventilatorio, de llevar oxígeno a las mitocondrias para producir el ATP que suple las demandas metabólicas (Pörtner, 2001; Pörtner, 2002; Pörtner, 2010). A esta hipótesis se le conoce, por sus siglas en inglés, como la hipótesis OCLTT (*oxygen-and capacity-limited thermal tolerance*). Partiendo de esta premisa, a la interpretación de la ventana térmica medida a partir de la evaluación de las temperaturas críticas y de la preferencia térmica, se incorporó el concepto del campo del metabolismo aeróbico (CAM) como indicador del desempeño fisiológico general del animal. El CAM es la diferencia entre la tasa metabólica mínima (o de rutina - TMR) y la tasa metabólica máxima (TMM) (Clark *et al.*, 2013). La TMR hace referencia a la demanda energética implicada en el mantenimiento celular y de las funciones básicas generales del organismo: la regulación iónica, el anabolismo, el balance proteico, así como actividades sistémicas asociadas a la ventilación, la circulación y la excreción. Mientras tanto, la TMM es fundamental en la ejecución de procesos mayores como el movimiento, el crecimiento y la reproducción (Sokolova *et al.*, 2012). Teniendo esto en cuenta, el CAM es la porción

de energía restante tras cubrir los costos del mantenimiento del metabolismo basal, la cual puede invertirse en funciones relacionadas con el desempeño fisiológico del animal.

Considerando el fundamento de la hipótesis OCLTT, la capacidad (o incapacidad) de un organismo para mantener el CAM constituye un criterio clave para reconocer si se enfrenta a condiciones de estrés moderado o extremo (Pörtner, 2002; Pörtner, 2010). Para comprender esta afirmación, hace falta mencionar que gráficamente el CAM está representado por una curva en forma de campana modulada, en este caso, por la temperatura (Figura 1). Esta curva puede dividirse en una serie de intervalos ecológicos y fisiológicamente relevantes (Pörtner y Knust, 2007; Pörtner y Farrell, 2008; Sokolova *et al.*, 2012): 1) el intervalo óptimo donde el balance energético es positivo y el CAM máximo está disponible para realizar actividades como crecer, reproducirse y generar reservas; 2) el intervalo *pejus* (o “condición que empeora”) donde el CAM aún es positivo pero ha disminuido en comparación con el intervalo óptimo debido al aumento en los costos de mantenimiento del metabolismo basal; 3) el intervalo pésimo donde el CAM desaparece y el metabolismo anaerobio comienza a suplir parte del costo energético del metabolismo basal; y 4) el intervalo letal donde la homeostasis se interrumpe y la sobrevivencia a corto plazo depende de ciertos mecanismos de protección o reparación como la actividad antioxidante. A partir de esta caracterización, frecuentemente el CAM es utilizado para explicar la abundancia de una especie en condiciones que exceden al intervalo óptimo de su ventana térmica (Pörtner y Farrell, 2008). Las variaciones del CAM a nivel interespecífico y entre poblaciones se han asociado comúnmente a diferencias en la distribución geográfica (Naya *et al.*, 2012), a la habilidad para sobrevivir bajo condiciones medioambientales extremas (Pörtner y Knust, 2007), y al esfuerzo que supone migrar (Eliason *et al.*, 2011). Esto sugiere que efectivamente es una característica ecológicamente relevante, por lo que son numerosos los estudios que ahondan en los procedimientos metodológicos.

Las metodologías actuales para estimar el CAM se han desarrollado y estandarizado principalmente en investigaciones hechas en especies de peces (Norin y Clark, 2016). En estas, la TMM suele medirse como el consumo de oxígeno máximo de un organismo durante o inmediatamente después de experimentar un ejercicio físico intenso inducido por 1) un flujo de agua que obliga al pez a nadar a contracorriente hasta alcanzar una velocidad crítica que causa fatiga (Farrell, 2007), o bien por 2) persecución manual (Roche *et al.*, 2013). No obstante, algunos datos generados (e.g. Roche *et al.*, 2013) sugieren cierta variabilidad intrínseca asociada al diseño metodológico, especialmente en el caso de la persecución manual, pues implica una mayor intervención del observador. Sumado a esto, la implementación de ambos protocolos resulta ser menos adecuada cuando se trata de otros grupos de organismos ectotermos con baja actividad

(Gvoždík y Kristín, 2017). Por tal razón en especies con hábitos sedentarios, que no despliegan una actividad atlética, es común utilizar técnicas de provocación basadas en tocar o pinchar al organismo experimental, sin embargo, este método no garantiza la aplicación de un estímulo externo estandarizado (Ern *et al.*, 2015). Teniendo en cuenta que existe una relación fuerte y predecible entre la actividad y la temperatura en los ectotermos, una parte de dicha actividad puede llegar a ser inducida a través de la exposición a una condición térmica particular. Halsey *et al.* (2015) reportó que en el crustáceo *Carcinus maenas* la TMM fue afectada por la temperatura de aclimatación puesto que moduló las reacciones bioquímicas involucradas en la locomoción. Esto sugiere que la temperatura puede usarse como un *proxy* del CAM, particularmente en organismos que no exhiben un comportamiento propio de animales nadadores (Rodríguez-Fuentes *et al.*, 2017). Actualmente, a la porción del CAM que es inducida a partir de la exposición a condiciones de temperatura promotoras de la TMR y la TMM se le denomina potencial metabólico para actividad (PMA), el cual está principalmente asociado a la respuesta de escape.

En términos generales, el desarrollo de la hipótesis OCLTT refleja en gran medida los resultados obtenidos para especies propias de ambientes oceánicos (Frederich y Pörtner, 2000; Pörtner y Knust, 2007), donde las fluctuaciones de la temperatura son mitigadas por las masas de agua y el calentamiento es gradual. Sin embargo, esta dinámica térmica contrasta con la de ecosistemas acuáticos epicontinentales, estuarinos y costeros, caracterizados por variaciones drásticas de la temperatura en escalas temporales cortas, de días e incluso horas (Trenberth, 2012), lo que supone la exposición de los animales ectotermos a cambios agudos sin tener la oportunidad de aclimatarse. Estos ecosistemas, considerados altamente productivos, son los más susceptibles a los impactos del calentamiento global, por causas tanto naturales como antropogénicas, razón por la que en los últimos años entraron en auge los estudios que involucran especies marino-costeras con el fin de profundizar en cómo se relacionan el CAM y la tolerancia térmica (Clark, 2011). Con el fin de estimar los efectos de la exposición aguda a la temperatura, Norin y Malte (2011) evaluaron el desempeño aeróbico en individuos juveniles del pez *Lates calcarifer*. Los resultados mostraron un incremento continuo de la TMM y del CAM en los organismos experimentales conforme la temperatura se aproximó de manera aguda a los límites térmicos letales, lo cual demuestra que el CAM puede ser máximo a temperaturas altas por fuera del intervalo de relevancia ecológica. Adicionalmente, Claësson *et al.* (2016) analizaron la influencia de la actividad cardíaca en la tolerancia térmica de la anguila europea (*Anguilla anguilla*). Los datos generados revelaron que la capacidad aeróbica no estuvo limitada por el incremento agudo de la temperatura, puesto que la demanda de oxígeno fue suplida por un aumento en la frecuencia cardíaca y la extracción arteriovenosa. En otras palabras, la capacidad de transporte de oxígeno no determinó la tolerancia y, por el contrario, un mecanismo

fisiológico diferente cumplió un rol aún más relevante al respecto. Otras investigaciones desarrolladas en ectotermos distribuidos en ecosistemas costeros y dulceacuícolas (e.g. Clark *et al.*, 2011; Ern *et al.*, 2014; Rodríguez-Fuentes *et al.*, 2017) soportan estas observaciones al reportar CAM máximos a temperaturas distantes del intervalo óptimo, arrojando curvas que no siguen el patrón teórico en forma de campana (Figura 1; Pörtner y Farrell, 2008; Pörtner, 2010).

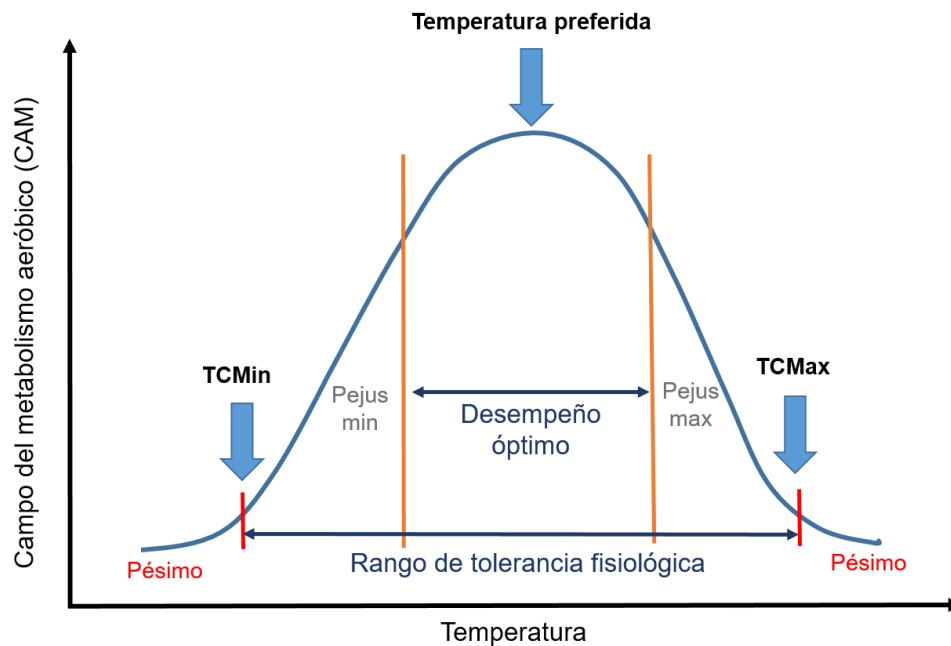


Figura 1. Integración de los conceptos de ventana térmica y campo del metabolismo aeróbico (CAM) bajo la hipótesis OCLTT (*oxygen-and capacity-limited thermal tolerance*). La TCMin representa el límite térmico hacia las bajas temperaturas y la TCMax hacia las altas, delimitando el rango de tolerancia fisiológica (modificado de Reynolds and Casterlin, 1979).

La información recopilada hasta el momento en el ámbito de la biología térmica y de la fisiología de los ectotermos acuáticos, demuestra cómo el metabolismo energético influye en la sobrevivencia de un organismo, así como en la adaptación al estrés ambiental. La cantidad de energía disponible, la tasa en la que puede obtenerse y transformarse, así como la capacidad de almacenarla son características inevitablemente limitadas y condicionan la tolerancia térmica de las especies. De ese modo, la cuantificación de ciertos indicadores bioquímicos de la actividad metabólica arroja información sobre el estado fisiológico de los ectotermos, lo cual contribuye a la evaluación de la magnitud de los efectos inducidos por una determinada condición térmica (Halsey *et al.*, 2015). Al respecto, algunos metabolitos sanguíneos (como la glucosa, el lactato, los acigliceridos, el colesterol y las proteínas) han sido medidos en especies de crustáceos en su ambiente natural o en cultivo como indicadores de la constitución de las membranas celulares, del mantenimiento de los tejidos y de la degradación de los carbohidratos y lípidos, entre otros procesos (Rosas *et al.*, 2004).

El conjunto de herramientas teóricas, metodológicas y experimentales mencionadas, es clave en el debate sobre qué tipo de ecosistemas, entre templados y tropicales, es más vulnerable a la pérdida de biodiversidad por cuenta de los desafíos actuales y potenciales impuestos por el cambio climático (Ghalambor et al., 2006; Tewksbury *et al.*, 2008). El Panel Intergubernamental del Cambio Climático – IPCC – (2013) predice que las olas de calor y las fluctuaciones térmicas incrementarán en frecuencia, duración, intensidad y cobertura espacio-temporal a nivel global, así mismo, los modelos recientes estiman un incremento del 0.2 °C en la temperatura por década en los próximos 20 años, además del aumento de 1.8 a 4 °C para el año 2100. Si bien las predicciones apuntan a que la tasa de calentamiento será menor en las regiones tropicales que en las templadas (IPCC, 2007), las evidencias reportadas para distintos taxa (e.g. insectos terrestres, anfibios e invertebrados marinos) sugieren que la vulnerabilidad de las especies ectotermas tropicales es mayor ante el aumento de la temperatura. Esto se debe a que han evolucionado como especialistas térmicos en ambientes relativamente constantes (sin variaciones estacionales) y a que viven en condiciones cercanas a sus límites térmicos (Stillman, 2003; Tewksbury *et al.*, 2008; Buckley y Huey, 2016; Vinagre *et al.*, 2016). Al respecto, algunos estudios han demostrado que la tolerancia de los ectotermos depende de la temperatura de aclimatación y que una alta plasticidad fenotípica facilita la adaptación a nuevos ambientes.

La aclimatación puede describirse como “cualquier respuesta fenotípica a la temperatura ambiental que altera y potencialmente mejora el desempeño” (Angilletta *et al.*, 2006). Este proceso, considerado reversible, implica la detección de una señal ambiental, su traducción en una respuesta celular y la subsecuente activación de moléculas, como genes, ribosomas o enzimas, que modulan al fenotipo (Angilletta *et al.*, 2006; Angilletta, 2009). De acuerdo con Clark *et al.* (2013), en los ectotermos acuáticos la aclimatación a una condición térmica dada ocurre comúnmente en el intervalo de una a tres semanas de exposición, una vez que los mecanismos fisiológicos asociados a la temperatura responden a la nueva historia térmica, de manera que la posibilidad de sobrevivir aumenta y los umbrales térmicos pueden modificarse. En ese sentido, una mayor vulnerabilidad al cambio climático también es producto de una capacidad de aclimatación limitada (Pörtner y Farrell, 2008). Esto se refleja en los resultados obtenidos por investigadores como Stillman (2003), quien encontró que aquellas especies del género *Petrolisthes* (cangrejos de porcelana) con una mayor tolerancia a las altas temperaturas exhibían las menores capacidades de aclimatación. Comúnmente los estudios que involucran procesos de aclimatación para definir la tolerancia térmica se basan en condiciones artificiales de temperatura constante, sin embargo, en los ambientes naturales es común observar ciclos de temperatura fluctuante que pueden variar entre los 5 y 20 °C por día (Peng *et al.*, 2014), lo que refleja la necesidad de incorporar a los diseños metodológicos la utilización de

regímenes fluctuantes, teniendo en cuenta las características térmicas propias de la región geográfica de interés y, por ende, la historia térmica de la especie experimental.

Descripción del área y de las especies de estudio

En México se espera que los mares circundantes exhiban de manera particular diversas tendencias térmicas en el escenario del calentamiento, fundamentalmente por la proximidad de dos cuencas oceánicas independientes (Atlántica y Pacífica) con diferentes características oceanográficas. En cuanto a la porción que corresponde al Atlántico (Caribe occidental y parte del Golfo de México), la temperatura superficial del mar (TSM) ha disminuido durante los últimos 10 a 20 años en el norte del Golfo (parte de Estados Unidos), mientras que el sector occidental se ha vuelto más cálido en las últimas tres décadas (Lluch-Cota *et al.*, 2013). Pese a esto, la Península de Yucatán (PY), que funge como sitio de transición con el Mar Caribe, presenta una dinámica oceanográfica más compleja por la acción de la corriente de Yucatán (Enriquez *et al.*, 2010).

La región oriental de la PY está sujeta al comportamiento de una surgencia que hace posible el ascenso de agua sub-superficial subtropical del Caribe. Esta masa de agua fría funciona como control externo de la temperatura del agua en la plataforma al inundarla con pulsos de agua relativamente fría que mantiene una temperatura menor a los 23 °C a los cuatro metros de profundidad (Enriquez *et al.*, 2013). Gracias a esa dinámica, la temperatura es relativamente baja en verano, lo que favorece el crecimiento y desarrollo del pulpo rojo (*Octopus maya*), una especie endémica de la PY que sostiene una de las pesquerías de cefalópodos más importantes del continente (Avila-Poveda *et al.*, 2016). Así mismo, las características termohalinas de la PY soportan todo un ensamblaje de organismos que conforman la ecología trófica de *O. maya*, dentro del cual los crustáceos del género *Callinectes* son los más abundantes (Celis-Sánchez *et al.*, 2014). Tal es el caso de la jaiba azul (*Callinectes sapidus*), una especie que habita tanto ecosistemas estuarinos como costeros y cuya distribución, en contraste con la de *O. maya*, incluye principalmente la mayor parte de la costa oriental del continente Americano (Bauer y Miller, 2006; Lacerda *et al.*, 2016). Esto resulta interesante, pues si bien ambas especies comparten el ecosistema marino-costero de la plataforma continental adyacente a la PY, guardando una importante relación predador-presa, su distribución actual implica diferencias en las historias térmicas; mientras *O. maya* ha evolucionado como un especialista térmico, persistiendo en un intervalo relativamente estrecho de temperaturas, *C. sapidus* lo ha hecho en una amplia gama de ecosistemas con temperaturas contrastantes.

Estudios previos demuestran que *O. maya* (Figura 2a) tiene una historia térmica que varía de acuerdo a cada etapa del ciclo de vida (Noyola *et al.*, 2015; Juárez *et al.*, 2015, Caamal-Monsreal *et*

al., 2016), presentándose comúnmente en un intervalo de temperaturas que van de los 24 a los 30 °C, el cual es característico de su zona de distribución (Enríquez *et al.*, 2013) (Figura 2b). Aunado a esto, se reportó que las hembras adultas son capaces de desovar a una temperatura máxima de 27 °C (Juárez *et al.*, 2015; Juárez *et al.*, 2016), y que el intervalo térmico óptimo de los embriones aclimatados a temperaturas constantes está entre los 24 y los 26 °C (Caamal-Monsreal *et al.*, 2016). La amplitud de la ventana térmica descrita por Noyola *et al.* (2013) para juveniles expuestos a cuatro temperaturas de aclimatación (18, 22, 26 y 30 °C) permitió definir un nivel medio de euritermalidad de la especie. En otras palabras, a pesar de ser una especie tropical, es particularmente sensible a las altas temperaturas. Por otro lado, los resultados de consumo de oxígeno reportados en el mismo estudio sugieren que estos animales están adaptados para el modelo de cambio en el uso de energía propuesto por Pörtner *et al.* (2005), que establece que las temperaturas relativamente bajas favorecen el crecimiento al ser mejorados los mecanismos involucrados en el uso de la energía ingerida.

Las mayores abundancias para *O. maya* se registran en los sitios rocosos, bancos de arena y algunos arrecifes de la plataforma adyacente a la PY (Angeles-Gonzalez *et al.*, 2017), que se divide en cuatro sub-zonas (Enriquez *et al.*, 2013): 1) áreas cuya columna de agua presenta estratificación vertical, con un gradiente de temperatura horizontal mínimo o ausente entre la costa y en mar adentro; 2) áreas del este, con aguas más cálidas y de mayor salinidad cerca de la costa y donde la columna de agua es verticalmente homogénea; 3) la región central, caracterizada por pronunciados gradientes de salinidad cerca a la costa; y 4) el extremo occidental, que presenta una columna de agua verticalmente homogénea, con un leve gradiente horizontal de temperatura desde la costa hacia mar adentro. Estas condiciones explican por qué el estado de Yucatán representa el 53 % de la producción pesquera de pulpo a nivel nacional (CONAPESCA, 2013).

Por otro lado, *C. sapidus* (Figura 3a) habita aguas relativamente poco profundas de las costas y los estuarios. Típicamente, se encuentra en ambientes con temperaturas cálidas desde Cape Cod (Estados Unidos) hasta Mar del Plata (Argentina) (Figura 3b). Sin embargo, esta especie ha sido introducida en latitudes nórdicas de Asia y Europa, lo que demuestra su capacidad para persistir en una amplia gama de condiciones medioambientales. De hecho, las evidencias actuales indican que la dinámica climática a lo largo del Atlántico oriental ha promovido su expansión en dirección norte, hacia el Golfo de Maine. Pese a este interesante panorama de éxito en ambientes térmicamente modificados, la información disponible sobre las características térmicas y la tolerancia de esta especie es limitada, aun cuando soporta importantes pesquerías comerciales y domésticas por su valor económico (Johnson, 2015). En México, por su volumen, la jaiba azul se encuentra posicionada

en el lugar 10 de la producción pesquera, y por su valor se ubica en el lugar 12 (CONAPESCA, 2013). De manera más puntual, en Yucatán, la captura de la jaiba azul ocurre durante todo el año (Celis-Sánchez *et al.*, 2014) y debido al incremento constante en el esfuerzo pesquero, las estadísticas recientes señalan una disminución progresiva en la captura, de un máximo de 127.31 ton en 2003 a 37.87 ton en 2011 (CONAPESCA, 2013).

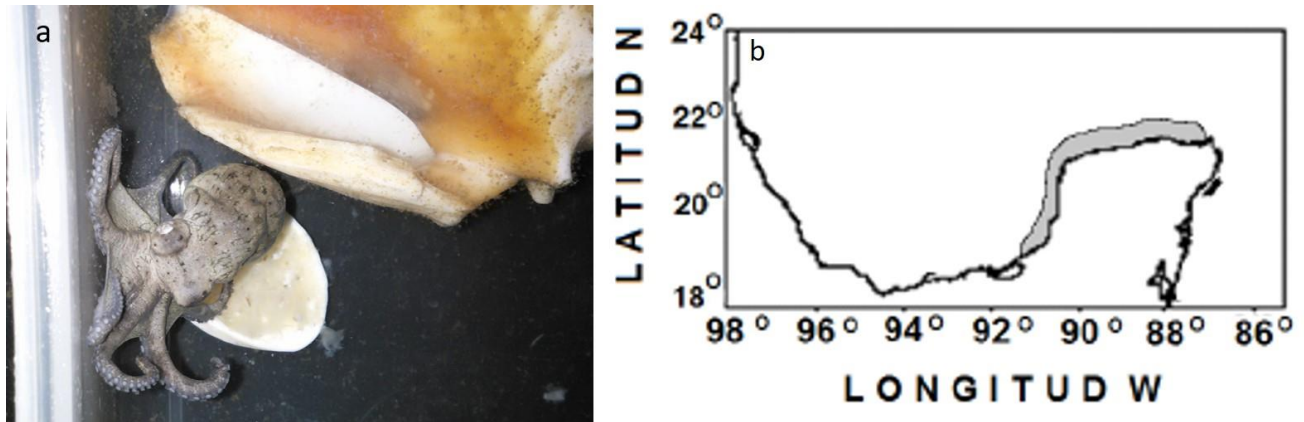


Figura 2. Características de *Octopus maya*. a) juvenil de pulpo, b) rango de distribución geográfica (fuente: <http://dof.gob.mx>).

En Yucatán, como en el resto de la PY, la abundancia del pulpo rojo y la jaiba azul está sujeta al efecto combinado de la presión pesquera y el cambio climático. Ante el posible cambio en la distribución de estas especies a nivel local como resultado del calentamiento, se prevé que es poco probable que las pesquerías a pequeña escala estén en la capacidad de adaptarse porque su infraestructura artesanal implica una movilidad limitada (Badjeck *et al.*, 2010). Por esta razón, es relevante profundizar en la biología térmica de ambas especies, así como evaluar su vulnerabilidad ante el panorama de cambio climático a través de la medición de respuestas fisiológicas de acuerdo al tiempo y régimen de exposición a diferentes condiciones de temperatura ambiental, aplicando las bases conceptuales y experimentales de la relación dada entre temperatura, oxígeno y aclimatación.



Figura 3. Características de *Callinectes sapidus*. a) jaiba adulta, b) rango de distribución geográfica (fuente: <http://ref.data.fao.org>).

Teniendo en cuenta lo anterior, el presente estudio estuvo dirigido a evaluar la tolerancia térmica de *O. maya* y *C. sapidus* a través de la aclimatación a condiciones constantes y fluctuantes, buscando recopilar información acerca del alcance de las variaciones de la temperatura en términos de la activación de mecanismos de compensación que promuevan la capacidad adaptativa de estas especies bajo el escenario del cambio climático.

PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

¿Se modificará la tolerancia térmica de *Octopus maya* y *Callinectes sapidus* ante la exposición a una condición térmica fluctuante que incluya temperaturas fuera de su intervalo óptimo?

¿Serán los cambios en la tolerancia térmica diferentes dependiendo de la magnitud de la temperatura de exposición y de si ésta es constante o fluctuante?

¿Cuáles son los mecanismos fisiológicos involucrados en los cambios de tolerancia térmica observados?

¿Cómo está asociada la zona de tolerancia establecida a partir de los resultados experimentales a la potencial vulnerabilidad de *O. maya* y *C. sapidus* ante el escenario de cambio climático?

HIPÓTESIS

La tolerancia térmica de los organismos experimentales de las especies *Octopus maya* y *Callinectes sapidus* modificará sus límites de acuerdo con la temperatura y el régimen de aclimatación (constante o fluctuante). El intervalo de tolerancia a la temperatura se ampliará en los animales expuestos a los tratamientos fluctuantes. Por otro lado, en aquellos ejemplares aclimatados a las temperaturas constantes más elevadas, los límites superior e inferior de la tolerancia se recorrerán indicando procesos de especialización térmica.

Teniendo en cuenta el carácter endémico de *O. maya* y la distribución cosmopolita de *C. sapidus*, se infiere que el comportamiento de las diferentes variables evaluadas reflejará la tendencia de *C. sapidus* a presentar una mayor capacidad termorreguladora. Esta capacidad le permitirá mantener el metabolismo aeróbico en un intervalo de temperatura más amplio que *O. maya*. Esto implicaría que, ante el escenario de cambio climático, en el ecosistema de la península de Yucatán, la población de *O. maya* podría llegar a ser más vulnerable que la de *C. sapidus*.

OBJETIVOS

Objetivo general

Evaluar los efectos de la exposición a distintos regímenes de temperatura en la tolerancia térmica, el metabolismo aeróbico y el estado fisiológico de individuos juveniles de *Octopus maya* y adultos de *Callinectes sapidus*.

Objetivos específicos

- Estimar el potencial metabólico para actividad (PMA) en organismos juveniles de *Octopus maya* y adultos de *Callinectes sapidus* aclimatados en un intervalo de temperaturas consideradas óptimas y sub-óptimas para su desempeño fisiológico.
- Conocer los efectos de fluctuaciones cotidianas artificiales de la temperatura en el comportamiento termorregulador y la tolerancia térmica en organismos juveniles de *O. maya* y adultos de *C. sapidus*.
- Comparar el metabolismo aeróbico de los individuos aclimatados a regimenes constantes de temperaturas óptimas y sub-óptimas con el de los organismos expuestos a las fluctuaciones cotidianas en términos de consumo de oxígeno de rutina.
- Conocer la magnitud de la plasticidad fenotípica en los juveniles de *O. maya* expuestos a cada condición experimental utilizando la tasa de crecimiento como indicador.
- Evaluar el estado fisiológico y comparar los mecanismos desplegados por los organismos de ambas especies aclimatados a los distintos regimenes térmicos ante condiciones térmicas extremas (tanto mínimas como máximas) a través del análisis de indicadores bioquímicos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Origen y mantenimiento de los organismos

Los individuos experimentales de la especie *Callinectes sapidus* fueron colectados con nasas de pesca en la plataforma continental adyacente al puerto de Sisal (Yucatán, México). Los organismos de *Octopus maya* provinieron de embriones incubados bajo condiciones controladas (temperatura: 25 ± 1 °C; salinidad: 35) en la Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México (UMDI-UNAM), ubicada en Sisal. Los datos experimentales fueron generados entre diciembre de 2015 y marzo de 2017.

Los pulpos se alimentaron dos veces al día, a las 9:00 am y a las 5:00 pm. El alimento consistió en una pasta producida a base de calamar (*Dosidiscus gigas*) y jaiba azul (*C. sapidus*), adicionada con vitaminas y minerales y aglutinada con grenetina. La ración correspondiente a cada pulpo se suministró en conchas para facilitar su precipitación al fondo del recipiente de individualización (Figura 4c). Se siguió una rutina de limpieza y mantenimiento diaria antes de alimentar a las 9:00 am en la que se removieron los restos de alimento, organismos menores como copépodos y el exceso de materia orgánica retenido en las mallas de las cajas.

En el caso de las jaibas, estas fueron alimentadas una vez al día en horas de la tarde con trozos de calamar (un trozo de aproximadamente 2 cm² por organismo). Periodicamente se midió el oxígeno y el amonio disuelto en el agua, procurando que ambas variables oscilaran dentro de un intervalo adecuado para los organismos mantenidos en sistemas de cultivo. Para mantener la calidad del agua se llevó a cabo una rutina de limpieza que incluyó la remoción de restos de materia orgánica en el fondo de los estanques y de los recipientes de individualización a través de la succión con manguera delgada y el posterior recambio de pequeños volúmenes de agua.

Aclimatación

- ***Octopus maya***

El proceso de aclimatación térmica de *O. maya* se llevó a cabo en dos periodos: en diciembre de 2015 y en febrero de 2016. En diciembre, los pulpos se individualizaron inmediatamente después de la eclosión y se distribuyeron en estanques con agua de mar en recirculación y filtración constante, donde permanecieron durante un mes a temperatura ambiente (25 ± 1 °C). Esto se llevó a cabo con el fin de asegurar el correcto desarrollo de su sistema digestivo antes de exponerlos a las

temperaturas de aclimatación experimentales (Figura 4a; Moguel *et al.*, 2010). En febrero, tras la eclosión, los pulpos fueron trasladados a estanques exteriores de 6 m de diámetro donde transcurrieron los primeros 30 días. La individualización ocurrió una vez que finalizó este periodo de desarrollo previo. La razón de esta modificación fue la necesidad de descartar que la individualización temprana afectara la sobrevivencia. En ambos casos, se utilizaron recipientes de plástico para individualizar los pulpos, dotados con ventanas cubiertas con malla que permitían el paso libre del agua. En el interior de cada recipiente se dispuso una concha de caracol vacía (de la especie *Melongena corona bispinosa*) a manera de refugio (Figura 4b).

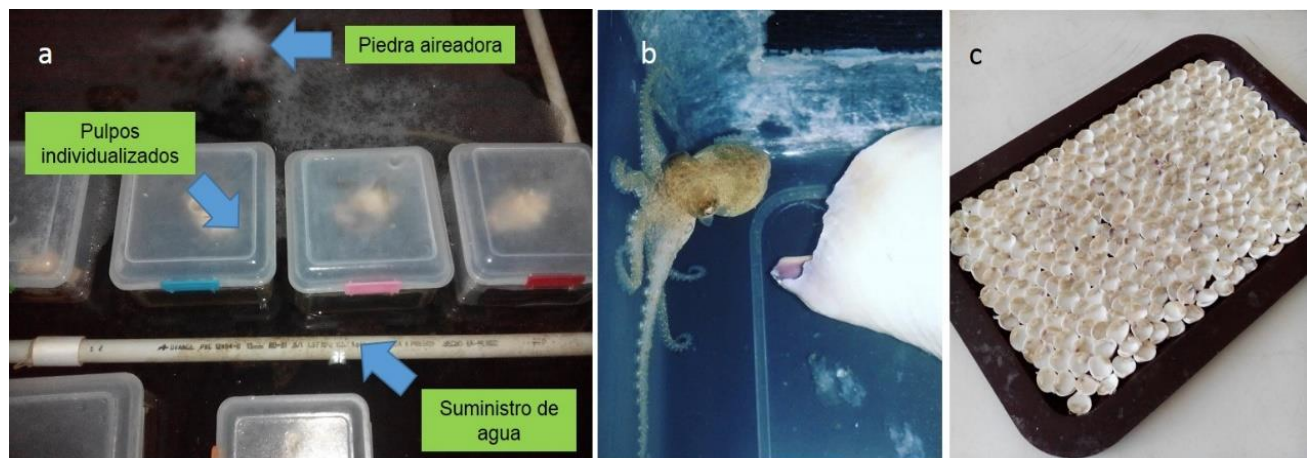


Figura 4. Mantenimiento de los organismos durante la fase preliminar de desarrollo digestivo y durante la aclimatación. a) disposición de las cajas en el sistema de recirculación, b) pulpo individualizado con su refugio, c) método de alimentación (conchas con la porción de pasta para cada pulpo).

Los tratamientos térmicos implementados consistieron en dos fluctuaciones térmicas cotidianas, de 22 a 26 °C (1°C h⁻¹; n=24) y de 22 a 30 °C (1°C h⁻¹; n=24) (Figura 5; **Error! No se encuentra el origen de la referencia.**), y en dos temperaturas constantes, 22 °C (n=30) y 30 °C (n=30), que correspondieron a los extremos térmicos mínimo y máximo de la fluctuación más extensa. La primera fluctuación térmica representó el intervalo óptimo reportado por Noyola *et al.* (2013), mientras que la segunda abarcó temperaturas sub-óptimas, considerando que >27 °C las hembras adultas no desovan (Juárez *et al.*, 2015). Tanto en los tratamientos constantes como en los fluctuantes la temperatura se controló utilizando calentadores digitales de 120 voltios (Process Technology, Estados Unidos de América). Considerando el diseño de los regímenes fluctuantes y la tasa de incremento de la temperatura en cada uno de ellos (1°C h⁻¹), fue necesario cambiar de forma regular y manual el parámetro de temperatura en el dispositivo controlador de los calentadores. Los pulpos fueron aclimatados de 30 a 35 días a los cuatro tratamientos.

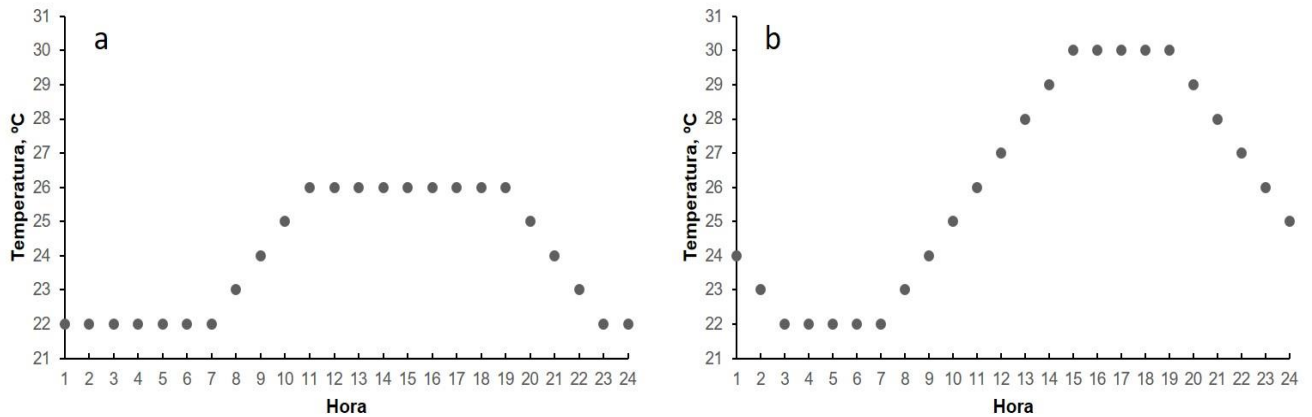


Figura 5. Esquema diario de las fluctuaciones térmicas de *Octopus maya*. a) tratamiento de 22 a 26 °C, b) tratamiento de 22 a 30 °C. En ambos casos, la tasa de incremento y disminución de la temperatura fue de 1°C h⁻¹.

- ***Callinectes sapidus***

Debido a que las jaibas provinieron del medio natural, fue necesario mantenerlas temporalmente (alrededor de una semana) en sistemas donde el agua no retornara al reservorio principal, evitando introducir posibles patógenos y otros factores de riesgo potencial para los demás organismos experimentales del laboratorio. Esto a su vez permitió eliminar del grupo a aquellos organismos visiblemente afectados por el proceso de pesca. Al cumplirse esta primera fase, se implementaron tres tratamientos térmicos constantes, 25 (n=60), 29 (n=30), y 34 °C (n=48). Las jaibas mantenidas bajo estas condiciones térmicas constantes se individualizaron en canastas plásticas con rendijas para permitir el paso de agua. La razón de la individualización de los organismos experimentales fue la presencia de conductas caníbales. Las canastas se ubicaron dentro de sistemas equipados con filtración y recirculación de agua de mar (Figura 6a). El amplio intervalo térmico cubierto por la distribución de la jaiba azul en los ambientes tropicales de la península de Yucatán, tanto en ecosistemas marinos como estuarinos, fue clave para definir los intervalos de temperatura abarcados por los tratamientos fluctuantes: de 25 a 29 °C (n=48) y de 25 a 34 °C (n=36) (1°C h⁻¹; Figura 7). En este caso, la aclimatación se llevó a cabo empleando el sistema “Multi-stressor” desarrollado por AQUABIOTECH INC (Coaticook, Canadá) (Figura 6b). Este sistema cuenta con un computador (Monitron) que permite el incremento y decremento de la temperatura a una tasa controlada. La programación del incremento y decremento se hizo de forma manual a las 7:00 am y 7:00 pm, respectivamente. Un ordenador conectado al sistema registró los datos de la temperatura y del oxígeno cada 20 min. La duración del periodo de aclimatación fue de 30 a 35 días.

Es importante mencionar que la diferencia marcada entre el número de individuos expuestos a

las diferentes condiciones térmicas, especialmente en el caso del tratamiento a 25 °C, radicó en la alta mortalidad observada durante el inicio de la aclimatación, lo que dejó en evidencia la necesidad de contar con una cantidad mayor de animales para lograr completar las pruebas experimentales.

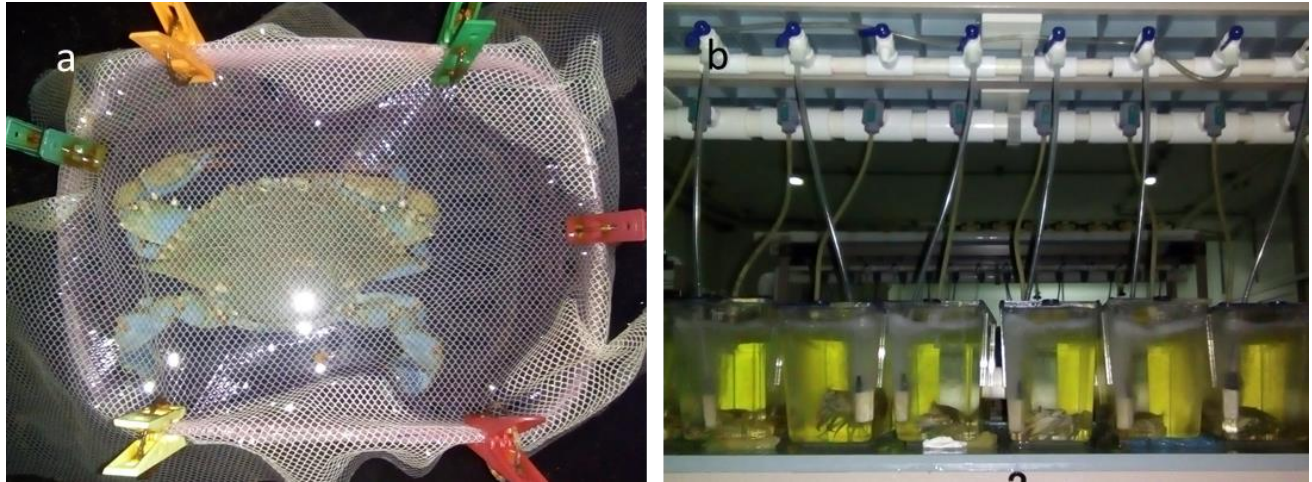


Figura 6. Individualización de los organismos para evitar conductas caníbales. a) jaibas dispuestas en cestas plásticas dentro de los estanques a temperaturas constantes, b) jaibas dispuestas en reservorios individuales conectados al sistema “Multi-stressor” con parámetros ajustados a las fluctuaciones térmicas cotidianas.

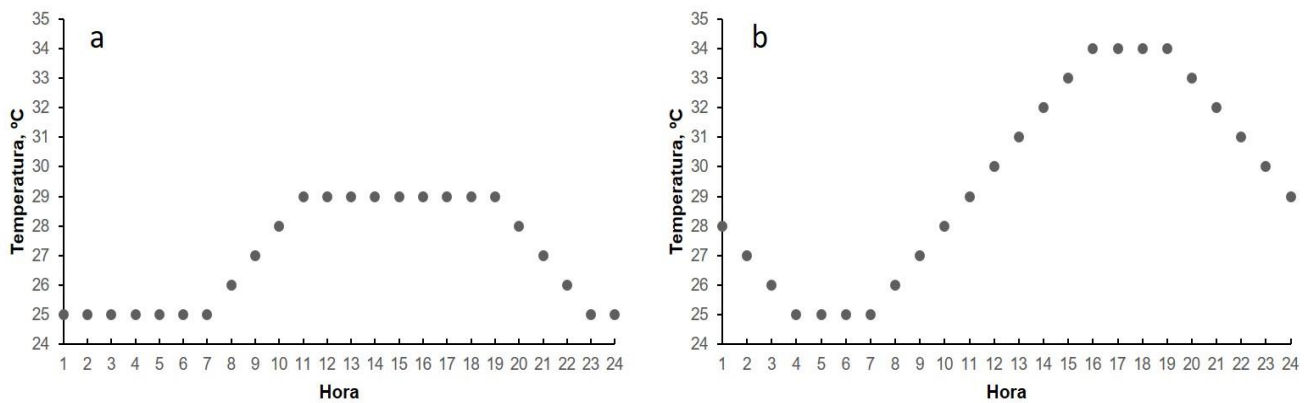


Figura 7. Esquema diario de las fluctuaciones térmicas de *C. sapidus*. a) tratamiento de 25 a 29 °C, b) tratamiento de 25 a 34 °C. En ambos casos, la tasa de incremento de la temperatura fue de 1°C h⁻¹.

Sobrevivencia y crecimiento

La sobrevivencia (%) se estimó para ambas especies en cada uno de los tratamientos implementados, considerando la duración total del periodo de aclimatación, es decir, desde el momento en que comenzó la exposición a la condición térmica hasta el inicio de las pruebas fisiológicas.

El crecimiento fue medido únicamente en juveniles *Octopus maya* ya que se trabajó con la fase

adulta de *Callinectes sapidus*, de manera que no se observaron casos de muda. La tasa de crecimiento relativa diaria (TCE % día⁻¹) se estimó utilizando la siguiente fórmula:

$$\text{TCE, \% día}^{-1} = \left(\frac{\text{LnPF} - \text{LnPI}}{t} \right) * 100$$

donde PF y PI representan el peso final e inicial de cada individuo, respectivamente (determinado usando una balanza electrónica Velab VE-1000, precisión = 10 mg), y t corresponde al tiempo de aclimatación en días. La TCE se calculó únicamente para los individuos que completaron el periodo de aclimatación.

Tolerancia térmica

- **Temperaturas preferidas**

A juzgar por la intención de evaluar el efecto de la aclimatación sobre la preferencia térmica, se implementó el método agudo descrito por Reynolds y Casterlin (1979). Por cada tratamiento térmico se eligieron al azar nueve organismos de cada especie que fueron dispuestos en tandas de tres al interior de un sistema de gradiente térmico horizontal que consistió en un tubo de PVC, con 450 cm de largo y 20 cm de diámetro. Este gradiente contó con un extremo frío regulado por un enfriador (“dedo frío”, PolyScience FT25) y un extremo caliente controlado por un calentador digital y se acondicionó con aireación y flujo de agua constantes a lo largo de 20 posiciones virtuales (Figura 8) (Díaz *et al.*, 2006). Entre posiciones se mantuvo una diferencia en temperatura de aproximadamente 1 °C. Las temperaturas mantenidas en cada extremo dependieron del tratamiento de aclimatación, teniendo como criterio que la temperatura de aclimatación correspondiera a la posición situada en la mitad del sistema (entre las posiciones 10 y 11). Los animales ingresaron al sistema en el punto donde se midió el valor de su temperatura de aclimatación. En el caso de los organismos provenientes de las fluctuaciones cotidianas, ingresaron al gradiente horizontal después de haber alcanzado el valor máximo de la fluctuación. La ubicación de cada organismo experimental al interior del gradiente se monitoreó regularmente. Las posiciones y temperaturas seleccionadas al final del experimento se consideraron como las temperaturas preferidas (TP). Una vez registradas las distintas temperaturas seleccionadas por los organismos experimentales de manera activa por tratamiento de aclimatación, se determinó el *preferendum* de cada especie de manera gráfica teniendo en cuenta la intersección de la línea construida a partir de las temperaturas preferidas con la línea isoterma.

En el caso de *O. maya* la exposición al gradiente duró 30 min por cada corrida (un pulpo por

corrida). La decisión de prolongar la prueba experimental por ese periodo de tiempo respondió a los hallazgos hechos por Noyola (2011) en pulpos de tamaño similar; el lapso de acondicionamiento de los juveniles al sistema de preferencia es de 20 min aproximadamente. Para complementar, se tomaron en cuenta los datos de preferencia obtenidos por Noyola *et al.*, 2013a para 26 °C.

Los organismos de la especie *C. sapidus* permanecieron en el gradiente durante 110 min (las jaibas fueron identificadas con una marca pintada en el caparazon). De acuerdo con los resultados reportados previamente por otros investigadores, esta duración abarcó el periodo de “exploración” (alrededor de 40 min), sumado al de “elección” (alrededor de 20 min), con el fin de garantizar que se estuviera evaluando la preferencia.

Como control de este experimento se introdujeron al gradiente seis organismos de la especie *O. maya* aclimatados a 22 °C (entraron al sistema en tandas de tres) y tres de la especie *C. sapidus* aclimatados a 29 °C. Para estas corridas el enfriador y el calentador fueron configurados para mantener una temperatura uniforme a lo largo del sistema, cercana a la condición térmica de procedencia ($\pm 1^\circ\text{C}$). Esto permitió descartar que la selección de una posición en particular respondió a factores ajenos a la temperatura, como la presencia de sombra.

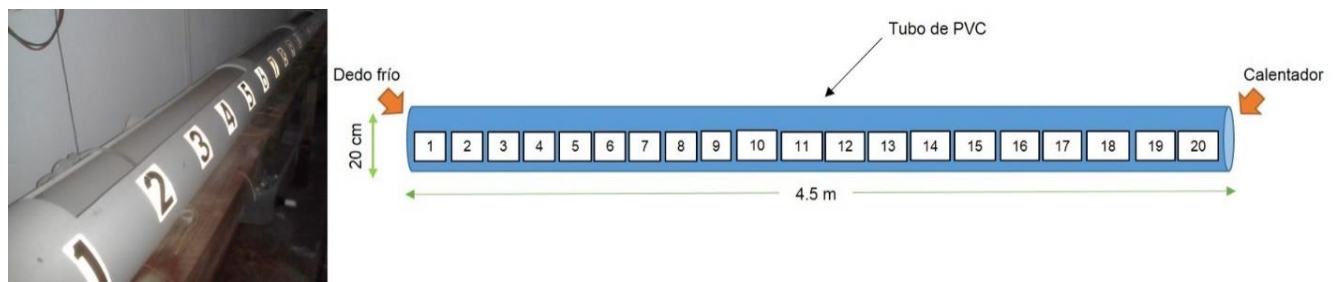


Figura 8. Esquema del sistema de gradiente térmico horizontal. El sistema consistió en un tubo de PVC acoplado a una fuente de frío y una de calor para mantener la temperatura en un gradiente de aproximadamente 1 °C de diferencia por posición, a lo largo de 20 posiciones virtuales.

- **Temperaturas críticas máximas y mínimas (TCMax y TCMin)**

Los límites de la tolerancia térmica en términos de TCMax y TCMin hace referencia a las temperaturas a las cuales los organismos pierden la capacidad motriz y nerviosa. Su estimación se llevó a cabo exponiendo a los organismos a un aumento (TCMax) o disminución (TCMin) progresiva de temperatura a una tasa de $1^\circ\text{C}\cdot\text{min}^{-1}$, con el fin de no causar el despliegue de mecanismos fisiológicos que permitieran su aclimatación al régimen térmico (Lutterschmidt y Hutchison, 1997). Para ambas especies se seleccionaron al azar de cinco a ocho individuos (dependiendo del número final de organismos al final del periodo de aclimatación) provenientes de cada temperatura de

aclimatación, sometiendo de manera simultánea máximo a tres de ellos a la prueba experimental, hasta completar el número total de organismos seleccionados. Los pulpos permanecieron en su caja de plástico para la prueba y las jaibas fueron marcadas con barniz sobre el caparazón para diferenciarlas.

Es importante mencionar que, a partir de la investigación desarrollada por Noyola *et al.* (2013a), existen datos previos de TC para juveniles de *Octopus maya* aclimatados por 20 días a 22, 26 y 30 °C en régimen constante, por tal razón se priorizó la evaluación de las TC en los organismos provenientes de los tratamientos térmicos fluctuantes. Sin embargo, no fue posible hacer la medición de la TCMin en pulpos aclimatados a la fluctuación de 22 a 26 °C.

Ambas TC se determinaron utilizando un acuario (capacidad de 40 L) con 8 L de agua de mar acoplado a una fuente de frío (chiller) o calor (resistencia de 800 watts), aireación constante, una bomba de recirculación para evitar la estratificación térmica del agua y a un termómetro digital (Checktemp1, HANNA Instruments, Estados Unidos de América) (Figura 9). En el caso de *Octopus maya* se tuvieron en cuenta diferentes respuestas: la TCMax correspondió a aquella temperatura en que los especímenes liberaron tinta, mientras que la TCMin se tomó como la temperatura a la cual estos enroscaron los brazos (Noyola *et al.*, 2013). En cuanto a *Callinectes sapidus*, los límites térmicos fueron identificados como el punto en el que los individuos perdieron la capacidad de recuperar su posición tras ser volteados sobre su caparazón (Paschke *et al.*, 2013). Al finalizar las pruebas, los animales empleados se extrajeron del sistema para su recuperación y retornaron a su respectivo tratamiento de aclimatación, donde fueron monitoreados durante las 96 h siguientes para corroborar su sobrevivencia.

En el caso de las fluctuaciones térmicas cotidianas implementadas en ambas especies, con la intención de estandarizar la medición, las TC se evaluaron una vez los organismos alcanzaron el periodo de estabilidad térmica, es decir, mientras estuvieron expuestos a la mayor temperatura de la fluctuación.

- **Intervalo de tolerancia térmica (ITT)**

El intervalo de tolerancia térmica refleja la amplitud de la tolerancia térmica. Este se calculó en ambas especies para cada tratamiento de aclimatación utilizando la siguiente ecuación:

$$ITT = (TCMax + DE_{TCMax}) - (TCMin - DE_{TCMin})$$

donde TCMax es la temperatura crítica máxima promedio, DETCMax es la desviación estándar de la TCMax, TCMin es la temperatura crítica mínima promedio y DETCMin es la desviación estándar de la TCMin.

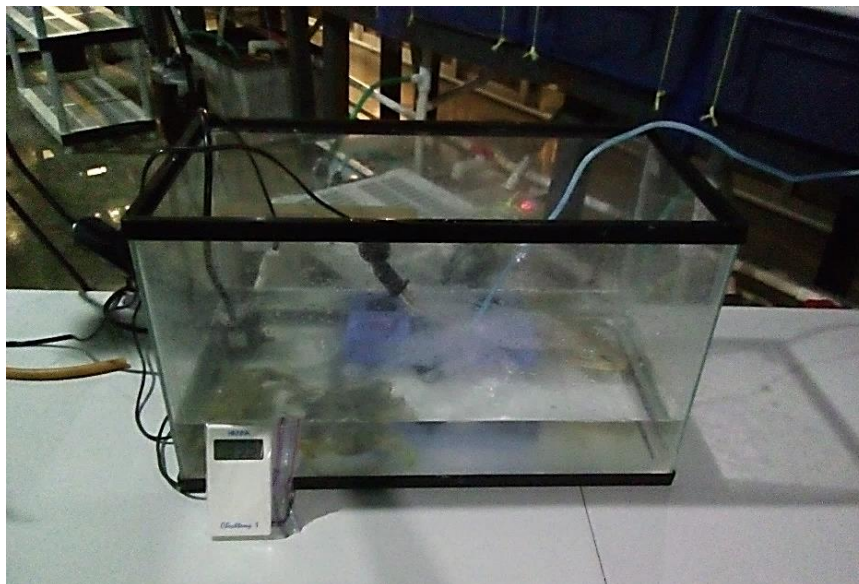


Figura 9. Montaje experimental para la evaluación de las temperaturas críticas. El sistema implementado consistió en una pecera de 40 L con 8 L de agua de mar filtrada. La temperatura se reguló empleando una resistencia y se suministró aireación para evitar la estratificación térmica, así como la disminución en el oxígeno disuelto por efecto de aumento progresivo de la temperatura. El valor de temperatura del agua durante el proceso experimental se registró utilizando un termómetro digital.

- **Áreas de la ventana térmica**

A partir de las curvas generadas con los datos medidos de TCMin y TCMax, se calculó el área de la zona de tolerancia térmica (área total de la ventana térmica). El concepto de área térmica y la unidad “ $^{\circ}\text{C}^2$ ” son utilizados como medida comparativa entre especies.

Estas estimaciones se realizaron con base en el algoritmo Schoelace, que permite determinar el área de un polígono simple cuyos vértices son conocidos y están descritos por sus coordenadas cartesianas (eje X: temperaturas de aclimatación; eje Y: temperaturas de respuesta, es decir TC). Con el objetivo de hacer cálculos estandarizados por especie, se tuvo en cuenta el mismo número de temperaturas de aclimatación, en este caso se consideró un intervalo de 12 $^{\circ}\text{C}$. Para ello en el caso de los pulpos se integró a polígono los datos de TC relativos a las temperaturas de aclimatación de 18 a 30 $^{\circ}\text{C}$ evaluadas por Noyola *et al.* (2013a), mientras tanto, para las jaibas se tuvo en cuenta la información recopilada en este estudio para dos temperaturas complementarias, 20 y 32 $^{\circ}\text{C}$, además de los datos obtenidos a 25 y 29 $^{\circ}\text{C}$.

Medición del consumo de oxígeno de rutina

El consumo de oxígeno se evaluó utilizando un respirómetro de flujo continuo, compuesto por cámaras respirométricas conectadas a un sistema de recirculación de agua (Figura 10) **Error! No se**

encuentra el origen de la referencia.). Los animales se colocaron individualmente al interior de cámaras acopladas a sensores ópticos (Loligo Systems, Copenhagen, Dinamarca), conectados a su vez al instrumento de medición Witrox 4. Con el programa WitroxCTRL se determinaron y almacenaron los valores de concentración de oxígeno disuelto relativos a los flujos de entrada y salida de cada cámara. Siguiendo el protocolo de manejo de este equipo, los sensores se calibraron previamente con agua de mar saturada en oxígeno disuelto (utilizando una piedra de aireación) y con una solución de sulfito de sodio (0.1 g de reactivo por cada 10 ml de agua de mar) cuyo porcentaje de saturación fue 0 %. El flujo de salida se controló empleando un nebulizador portátil antes de comenzar las mediciones; en el caso de *Octopus maya* este se fijó en $7.2 \text{ L}\cdot\text{h}^{-1}$ por cámara, mientras para *Callinectes sapidus* osciló alrededor de $16.0 \text{ L}\cdot\text{h}^{-1}$. Como control para ambas especies, por cada medición realizada por tratamiento térmico se registró el consumo de oxígeno en el interior de una cámara respirométrica vacía (sin animal), esto con el fin de estimar el valor del consumo de oxígeno de los micro-organismos del sistema.

Para los organismos provenientes de tratamientos fluctuantes, con el fin de observar la respuesta en el consumo ante el incremento y/o decremento de temperatura a la tasa de 1°C h^{-1} , se replicó la dinámica térmica a la que fueron sometidos previamente. Las mediciones realizadas con los pulpos expuestos a estos tratamientos correspondieron a un periodo de 12 h (solo incremento y fase constante a la temperatura máxima), mientras tanto, cada sesión respirométrica efectuada con las jaibas tomó 24 h (incremento, fase constante y decremento). La diferencia en los periodos de medición respondió a razones metodológicas, ya que, en el caso de los pulpos, si bien la prueba se prolongó por 24 h, hubo fallas en el registro de los datos relativos a la fase de descenso de la temperatura. Los organismos de ambas especies aclimatados a temperaturas constantes permanecieron en las cámaras respirométricas por un periodo de 12 h, estando expuestos a su condición térmica de aclimatación durante la medición. Por cada tratamiento térmico se utilizaron de cinco a siete individuos.

Una vez finalizada cada corrida, los organismos fueron secados con toallas de papel absorbente y pesados empleando las balanzas electrónicas Ohaus Adventurer ARA520 y Velab VE-1000 (precisión = 10 mg) para jaibas y pulpos, respectivamente. Posteriormente, los animales retornaron al sistema de aclimatación correspondiente. Debido a que el procedimiento descrito no deteriora el estado fisiológico de los organismos, una vez recuperados de la manipulación, estos pudieron someterse a pruebas posteriores, una vez transcurrido un periodo no menor a 24 h horas para eliminar el efecto de la manipulación previa.

Se calculó el consumo de oxígeno de rutina para cada individuo empleando la siguiente fórmula:

$$\text{Consumo de } O_2 = \frac{([O_2 \text{ mg/l}]E - [O_2 \text{ mg/l}]S) \times F}{PC}$$

donde $[O_2 \text{ mg/l}]E$ y $[O_2 \text{ mg/l}]S$ representan las concentraciones de oxígeno de entrada y salida de cada cámara respirométrica expresadas en $\text{mgO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$, F es el flujo (Lh^{-1}) y PC corresponde al peso corporal de cada individuo en g. El consumo de oxígeno se graficó para toda la duración de la medición para observar a que momento se estabilizó. Al valor obtenido se le restó el consumo calculado para el respectivo control.

Para cada temperatura de aclimatación, este periodo estable se utilizó para calcular el consumo de oxígeno promedio de los organismos. Este periodo de estabilidad se determinó comparando visualmente la tendencia del consumo promedio por temperatura de aclimatación, graficado como se mencionó anteriormente para toda la medición, buscando un intervalo de variación mínima común a todos los tratamientos (mismo número de datos, en momentos similares del día).

Para permitir la comparación con los resultados reportados para otras especies de ectotermos acuáticos, se calcularon los valores de Q_{10} usando la fórmula de Van't Hoff (Lucas, 1996):

$$Q_{10} = (\text{consumo de } O_2 T2 / \text{consumo de } O_2 T1)^{(10/(T2-T1))}$$

donde $T1$ y $T2$ representan las temperaturas de aclimatación de interés.

El Q_{10} es una medida de los efectos de la temperatura sobre el consumo de oxígeno. Corresponde a un incremento en la tasa de reacción, en este caso del metabolismo, por el incremento en 10°C . De acuerdo con Schmidt-Nielsen (1975), existen tres escalas para los valores de Q_{10} : 1) de 0 a 1, que indica una sobrecompensación metabólica y que el consumo de O_2 no fue afectado significativamente al aumentar la temperatura en cierto intervalo; 2) de 1 a 2, que responde a la presencia de mecanismos de compensación fisiológica que permiten al organismo regular la tasa metabólica dentro de un factor de ± 2 ; y 3) mayor a 3, señal de la ausencia de compensación o control sobre la actividad enzimática que participa en el metabolismo y que repercute en el consumo de oxígeno.

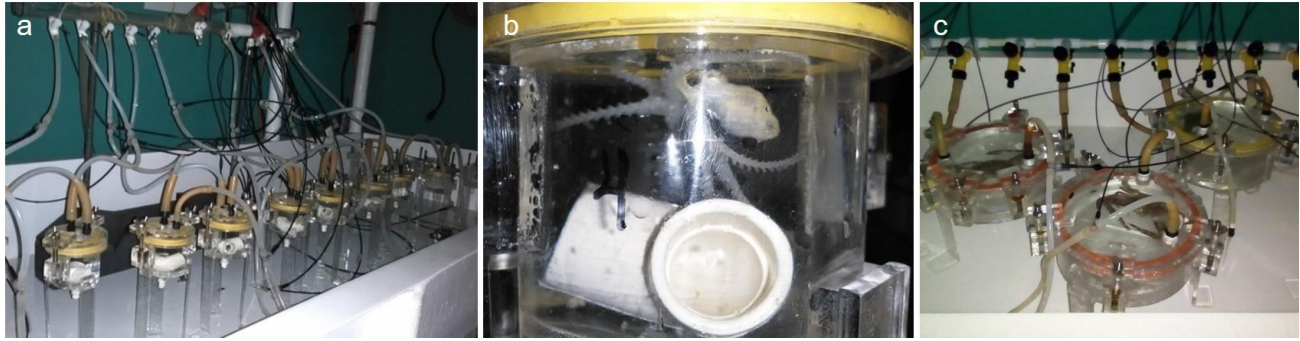


Figura 10. Sistema respirométrico. a) cámaras respirométricas acopladas a mangueras de entrada y salida de agua y sensores ópticos, b) juvenil de pulpo en el interior de la cámara respirométrica acondicionada con una estructura de PVC como refugio, c) jaibas en el interior de las cámaras respirométricas.

Estimación del campo del potencial metabólico para actividad (PMA)

Se utilizó a la temperatura como inductor de la tasa metabólica de rutina (TMR) y la tasa metabólica máxima (TMM) a través del método TIMR (*Temperatura Induced Metabolic Rate*) (Halsey *et al.*, 2015; Rodríguez-Fuentes *et al.*, 2017). El metabolismo respiratorio se midió en términos de consumo de oxígeno cuando los animales fueron expuestos a una temperatura que representa el 105 % de la TCM_{min} (promueve a la TMR) y el 95 % de la TCM_{max} (promueve a la TMM), según la temperatura de aclimatación (Tabla 1,

). La duración de la exposición aguda a estas condiciones térmicas fue de 5 min, teniendo en cuenta que una exposición más prolongada puede causar fatiga e inducir al metabolismo anaerobio (Norin y Clark, 2016).

Tabla 1. Temperaturas promedio utilizadas para inducir la TMM y la TMR en organismos juveniles de *Octopus maya*.

Aclimatación (°C)	Temperatura TMM (°C)	Temperatura TMR (°C)
22	36.9	13.69
30	39.28	13.75
22 a 26	38.79	14.03
22 a 30	40.07	15.44

El sistema experimental empleado consistió en un acuario lleno de agua de mar filtrada cuya temperatura se ajustó al valor calculado para evaluar la TMR o la TMM, dependiendo del caso. Para medir el consumo de oxígeno de cada organismo, se utilizó un recipiente hermético a manera de cámara respirométrica. Antes de introducir al animal en la cámara, el oxígeno disuelto en el interior

(oxígeno inicial) fue medido usando un oxímetro YSI Pro20 (YSI Incorporated, Estados Unidos), la medición también tuvo lugar tan pronto el animal fue extraído (oxígeno final). Siguiendo el mismo diseño experimental, con una cámara respirométrica vacía, se efectuó el ensayo tres veces por temperatura de aclimatación para corregir con el control (cámara vacía). El oxímetro se mantuvo en el acuario al menos una hora antes del inicio de las mediciones y entre las mediciones para su estabilización a la temperatura de medición.

Tabla 2. Temperaturas promedio utilizadas para inducir la TMM y la TMR en organismos adultos de *C. sapidus*.

Aclimatación (°C)	Temperatura TMM (°C)	Temperatura TMR (°C)
25	36.9	13.69
29	39.28	13.75
34	39.3	19.62
25 a 29	38.79	14.03
25 a 34	40.07	15.44

El volumen real de los recipientes utilizados como cámaras respirométricas se estimó como el volumen desplazado por cada organismo experimental a partir de un volumen conocido. El dato obtenido para el volumen desplazado se restó al del recipiente empleado. Se registró el peso de cada animal utilizando las balanzas electrónicas Ohaus Adventurer ARA520 (jaibas) y Velab VE-1000 con precisión de 10 mg) (pulpos).

La TMR y la TMM se calcularon aplicando la siguiente ecuación:

$$\text{Consumo de } O_2 \text{ (TMR o TMM)} = (O_{2(A)} - O_{2(B)}) * ((V/t)/PC)$$

donde el consumo de oxígeno corresponde a la tasa respiratoria ($\text{mgO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$), $O_{2(A)}$ es la concentración de oxígeno inicial en la cámara, $O_{2(B)}$ es la concentración de oxígeno final en la cámara, V es el volumen real de agua en el recipiente utilizado como cámara respirométrica (volumen total menos el volumen desplazado por el animal), t es el tiempo transcurrido durante la medición y PC es el peso corporal del animal en g.

Posteriormente el PMA absoluto se calculó como consumo de oxígeno ($\text{mgO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$) por temperatura de aclimatación utilizando la siguiente ecuación:

$$\text{PMA absoluto} = \text{TMM} - \text{TMR}$$

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

$$\text{PMA factorial} = \text{TMM}/\text{TMR}$$

Mientras el PMA absoluto proporciona información acerca del incremento absoluto en la tasa metabólica respecto a una condición de partida, el PMA factorial refleja el aumento proporcional de la misma y funciona como una medida estandarizada para realizar comparaciones entre especies de estudio (Clark et al., 2013).

Para evaluar la magnitud del efecto causado por la temperatura de inducción sobre la TMR y la TMM se estimó el valor de Q_{10} para cada temperatura de aclimatación. Esta medida describe mejor el efecto de la temperatura en la actividad de las enzimas metabólicas y el costo energético de la actividad provocada. Se empleó la siguiente ecuación por temperatura de aclimatación:

$$Q_{10} = (\text{consumo de O}_2\text{TMM}/\text{consumo de O}_2\text{TMR})^{(10/(T_2-T_1))}$$

donde T_1 y T_2 representan las temperaturas de inducción de la TMR (105 % de la TCMin) y de la TMM (95 % de la TCMax) por temperatura de aclimatación, respectivamente.

En el contexto de estos experimentos, se espera que en las temperaturas altas aumente la proporción de enzimas que han alcanzado su energía de activación, acelerando las reacciones bioquímicas involucradas en la producción de energía mitocondrial (incluyendo el consumo de oxígeno) que hace posible la actividad muscular (Halsey et al., 2015; Rodríguez-Fuentes et al., 2017).

Estimación de metabolitos en sangre y tejidos

Los organismos muestreados fueron aquellos que se emplearon previamente en la evaluación de la tasa metabólica de rutina (TMR) y de la tasa metabólica máxima (TMM). En cuanto a *O. maya*, se extrajeron muestras de músculo que se introdujeron en tubos Eppendorf debidamente marcados. Las muestras se mantuvieron en congelación a -80 °C hasta su posterior análisis. Para esta especie no fue posible realizar el análisis de metabolitos a partir de muestras provenientes del régimen fluctuante de 22 a 26 °C en el caso de la exposición a la temperatura que promueve la TMM, esto se debió a que se priorizó la disponibilidad de muestras para futuros análisis de estrés oxidativo.

A los individuos de *C. sapidus* se les extrajo 100 µl de hemolinfa cerca de la coxa, en uno de los apéndices natatorios preferiblemente. La muestra de hemolinfa se depositó en tubos Eppendorf previamente marcados y preparados con solución anticoagulante SIC (dos partes de SIC por una de hemolinfa). Estas muestras se preservaron en refrigeración hasta el momento de su análisis en laboratorio, el cual se realizó dentro de las siguientes 24 h. Para esta especie no fue posible realizar el análisis de la concentración de lactato en la hemolinfa a partir de muestras provenientes del

régimen fluctuante de 25 a 34 °C en ninguno de los casos (tras la inducción de la TMR y de la TMM mediante la temperatura). Esto se debió a que las muestras de hemolinfa se coagularon.

El análisis de los metabolitos se efectuó con base en el protocolo elaborado por Pascual *et al.* (2003) para la evaluación de componentes sanguíneos en camarones peneidos. Se tuvieron en cuenta las indicaciones relativas a la elaboración de las curvas patrón, la proporción de muestra y reactivo, las temperaturas y tiempos de incubación dependiendo de cada metabolito analizado, así como los cálculos necesarios para llegar a los valores de concentración. En el caso de los pulpos, se pesaron e introdujeron en tubos de homogenización entre 50 y 70 mg de cada muestra de músculo, junto con perlas y 150 µl de agua libre de pirógenos con el fin de preparar el tejido en tres rondas de trituración y homogenización (cada una de 15 s). Después, se centrifugaron las muestras y se recolectó el sobrenadante bajo las mismas condiciones mencionadas a continuación para la hemolinfa de las jaibas. En el caso de la de las jaibas, la cuantificación de los metabolitos solubles se llevó a cabo en el plasma. Para ello, fue necesario centrifugar la hemolinfa diluida (centrífuga IEC Centra MP4R, International Equipment Company, Estados Unidos de América; 800 g a 4 °C por 5 min) y tomar el sobrenadante utilizando una micropipeta.

Los metabolitos fueron cuantificados a través del uso de kits comerciales de lactato (Trinity 735-10), glucosa (ELITech GPSL-5505), acilglicéridos (ELITech TGML-5415), colesterol (ELITech CHSL-5505) y proteínas (Proteína BIO-RAD-500-0006), siguiendo las instrucciones de manufactura. Las absorbancias fueron medidas utilizando un lector de microplacas (Benchmark Plus, Bio-Rad, Estados Unidos) tras haber colocado 10 µl de la muestra (sobrenadante) y 200 µl de la solución reactiva (kit). Las concentraciones se expresaron en mg mL⁻¹ y se calcularon a partir de la regresión lineal de las curvas de calibración, obtenidas en cada ocasión para cada metabolito empleando soluciones sustrato estandarizadas.

Análisis estadístico

Previo al análisis de cada variable de respuesta considerada, se realizó un análisis exploratorio con el fin de detectar posibles datos extremos, evaluar desvíos de la normalidad y heterogeneidad de varianzas. Para ello se graficaron boxplot utilizando como criterio de rango (extensión de los “bigotes” a partir de las “cajas”) al valor 1.5. Sumado a esto, se llevó a cabo una inspección visual (Zuur *et al.*, 2007) de los residuales en los casos en los que se aplicaron análisis de varianza (ANOVA), con el fin de evaluar los supuestos de los modelos lineales (normalidad, homogeneidad de varianzas, independencia estadística).

La preferencia térmica de cada especie se evaluó comparando la distribución, y en particular la dispersión, de los datos en cada uno de los tratamientos. Para cada tratamiento térmico se calculó el rango intercuartil (IQR) (Zar, 1999). Con el fin de identificar las posibles diferencias estadísticas entre tratamientos, se tuvo en cuenta el criterio de solapamiento de las muescas en el diagrama de cajas y bigotes. Las muescas de las cajas marcan los intervalos de confianza al 95 % para la mediana; si estas no se solapan, se asumen diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos.

Para comparar las temperaturas críticas de cada especie ante los diferentes tratamientos térmicos, se utilizó un modelo ANOVA. La comparación de medias se efectuó mediante pruebas de Tukey para modelos desbalanceados. En el caso de los pulpos para el análisis estadístico se excluyó el tratamiento complementario a 18 °C, considerado en este trabajo únicamente para fines de la zona de tolerancia térmica. Lo mismo ocurrió con los tratamientos complementarios a 20 y 32 °C en el caso de las jaibas. Debido a que el número de datos de TC obtenidos por Noyola *et al.* (2013a) para las temperaturas de aclimatación constante superaron por más del doble a los recopilados en este trabajo para las fluctuaciones (diferencia en la "n"), se utilizó la técnica de remuestreo aleatorio para tratar de equiparar el diseño.

El crecimiento de los juveniles de *Octopus maya*, el consumo de oxígeno de rutina y el potencial metabólico para actividad (PMA) de ambas especies experimentales, también se analizaron utilizando un modelo ANOVA con el fin de identificar las posibles diferencias entre tratamientos. La comparación entre medias se llevó a cabo aplicando la prueba Tukey para modelos desbalanceados.

El efecto de la temperatura en las características bioquímicas (metabolitos) de los juveniles de pulpo y las jaibas adultas fueron analizados con base en los métodos propuestos por Beliaff y Burgeot (2002) para efectuar el cálculo de las áreas, que reflejan el nivel de movilización de cada metabolito y permiten estimar el índice de la respuesta integrada de los mismos (IBR). Estos valores se representaron gráficamente a través de la elaboración de gráficos de estrella.

Tanto los procedimientos de análisis estadístico como los gráficos, se realizaron en el lenguaje de programación estadística R.

RESULTADOS

Preferencia y tolerancia térmica

Temperaturas preferidas

- ***Octopus maya***

Esta sección integra, como información complementaria, los resultados reportados por Noyola *et al.* (2013) para pulpos juveniles aclimatados a 26 °C durante 20 días.

La menor preferencia térmica (21.73 ± 1.8 °C; promedio \pm DE) se obtuvo en los organismos sometidos a la aclimatación de 22 °C, mientras que el mayor valor correspondió al tratamiento a 30 °C (24.90 ± 1.92 °C; promedio \pm DE) (Tabla 3).

Para cada condición térmica constante evaluada, la media de la preferencia fue inferior al valor de la temperatura de aclimatación, ubicándose 0.27 (tratamiento a 22 °C), 1.38 (tratamiento a 26 °C) y 5.10 °C (tratamiento a 30 °C) por debajo de esta (Tabla 3; Figura 11). Así mismo, se observó que estos valores promedio fueron cercanos al dato reportado por Noyola *et al.* (2013) como el *preferendum* final de juveniles aclimatados a varias temperaturas, el cual fue equivalente a 23.4 °C. Cuando los animales fueron aclimatados a un régimen fluctuante, la preferencia promedio también tendió hacia temperaturas bajas (23.90 ± 1.36 °C y 23.63 ± 4.41 °C; Tabla 3), próximas a los 22°C que marcaron el límite inferior del intervalo de temperaturas experimentado por los organismos durante el periodo de aclimatación (Figura 11a).

Al considerar el total de los tratamientos térmicos implementados, la fluctuación de 22 a 26 °C presentó el rango intercuartil (IQR) de menor amplitud (1.45°C), de modo que el 50 % de las temperaturas seleccionadas por los pulpos expuestos a esta condición térmica se encontró en un rango más estrecho de valores que el observado en el resto de los tratamientos (Tabla 3). En contraste, la mayor amplitud del IQR (6.22°C) se obtuvo en los animales aclimatados al régimen fluctuante de 22 a 30 °C indicando que la selección de temperaturas por parte de estos organismos fue más variable (Tabla 3). A través de una exploración visual (Figura 11a), se advierte que las diferencias en la altura de las muescas que representan los intervalos de confianza al 95 % para la mediana por tratamiento térmico, soportan la afirmación de que el régimen y temperatura de aclimatación alteró la dispersión de la preferencia térmica. Sin embargo, siguiendo el criterio de

presencia o ausencia de solapamiento de esas muescas, es posible decir que solo hubo diferencias significativas en la TP entre los tratamientos constantes a 22 y 30 °C, puesto que son las únicas que no alcanzan a solaparse.

Tabla 3. Medidas de dispersión relativas a la preferencia térmica (°C) de los juveniles de *Octopus maya* expuestos a cada tratamiento térmico (°C).

Tratamiento térmico	Preferencia promedio \pm DE	IQR	Amplitud IQR
22	21.73 \pm 1.78 (n=6)	21.00 – 22.60	1.60
26	24.62 \pm 2.92 (n=6)	21.94 – 25.78	3.83
30	24.90 \pm 1.92 (n=6)	23.30 – 25.35	2.05
22 a 26	23.90 \pm 1.36 (n=6)	22.70 – 24.15	1.45
22 a 30	23.63 \pm 4.41 (n=6)	20.65 – 26.88	6.22

- ***Callinectes sapidus***

La menor preferencia térmica promedio se obtuvo en los organismos experimentales aclimatados al tratamiento térmico constante a 25 °C (27.25 \pm 3.37°C), mientras que el mayor valor promedio calculado correspondió a los animales aclimatados a 34 °C en régimen constante (32.79 \pm 2.08°C; Tabla 4).

Al considerar únicamente los organismos mantenidos en temperaturas constantes, se observó que la media de la preferencia de los tratamientos constantes a 25 y 29 °C superó el valor de la temperatura de aclimatación por 2.25 y 0.75 °C, respectivamente (Figura 11). En contraste, los animales aclimatados a 34 °C exhibieron una preferencia 1.11 °C por debajo de la temperatura de aclimatación (Figura 11). Los animales aclimatados a un régimen fluctuante de 25 a 29 °C mostraron una preferencia térmica promedio que superó por 0.68 °C al valor intermedio (27 °C) del intervalo de variación térmica diaria (Tabla 4). Por el contrario, la preferencia térmica promedio de las jaidas aclimatadas a la fluctuación de 25 a 34°C fue 0.7°C inferior al valor intermedio (29.5 °C) del intervalo mencionado. De manera similar a como ocurrió con los pulpos, se observó que la tanto la media como la mediana calculadas por tratamiento térmico, se situaron alrededor de la línea del *preferendum* final de la especie, equivalente a 30.3 °C (Figura 11b).

La menor amplitud del IQR (3.32 °C) se obtuvo en el tratamiento constante a 29 °C, de modo que el 50 % de las temperaturas seleccionadas por las jaidas expuestas a esta condición térmica se encontró en un intervalo más estrecho de valores que el observado en el resto de los tratamientos, mientras que la mayor amplitud (7.20 °C) fue registrada en los animales expuestos al régimen fluctuante de 25 a 29°C (Tabla 4). La exploración visual de los resultados de preferencia (Figura 11b)

demonstró que las muescas que representan el intervalo de confianza al 95 % para la mediana por tratamiento térmico presentaron alturas diferentes, lo cuál una vez más soporta la afirmación de que el régimen y temperatura de aclimatación alteró la dispersión de los datos registrados. Teniendo en cuenta el criterio de presencia o ausencia de superlapiamiento de las muescas, es posible decir que solo hubo diferencias significativas entre los tratamientos constantes a 25 y 34 °C, puesto son las únicas que no alcanzan a superlapiarse.

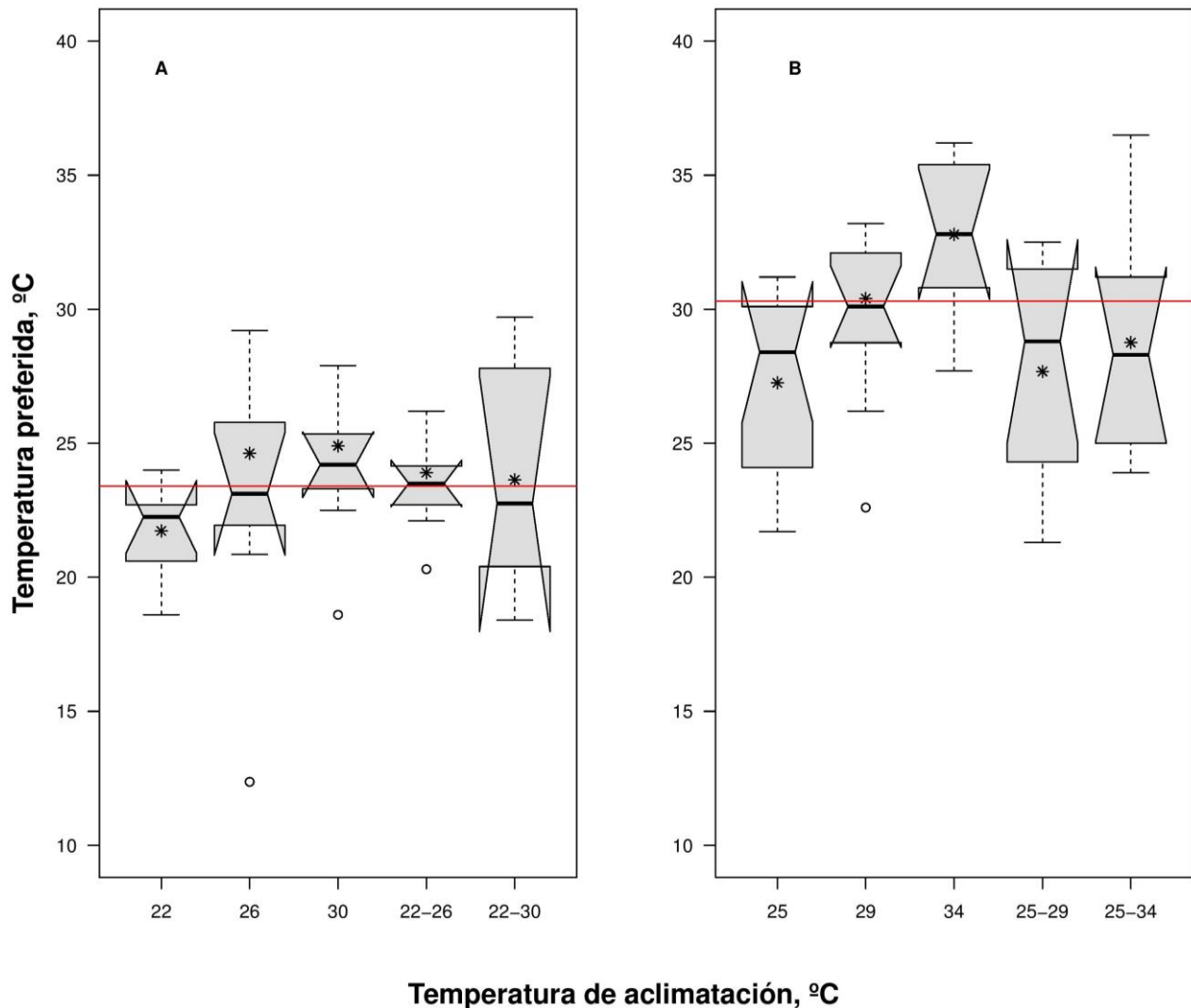


Figura 11. Preferencia térmica de a) *Octopus maya* y b) *Callinectes sapidus* por tratamiento térmico implementado. Dentro de cada caja, la mediana está indicada por la línea horizontal, y la media está representada por el asterisco. Los círculos ubicados fuera de los bigotes señalan los datos definidos como atípicos por superar 1.5 veces o más al valor del rango intercuartil, estos valores no fueron incluidos en la estimación de la media. El *preferendum* final de los pulpos (utilizando los valores a 26°C de Noyola *et al.*, 2013) y las jaibas se muestra como una línea roja horizontal. Las muescas de las cajas marcan los intervalos de confianza al 95 % para la mediana; si estas no se superlapan, se asumen diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos.

Tabla 4. Medidas de dispersión relativas a la preferencia térmica (°C) de los individuos adultos de *Callinectes sapidus* expuestos a cada tratamiento térmico (°C).

Tratamiento térmico	Preferencia promedio \pm DE	IQR	Amplitud IQR
25	27.25 \pm 3.37 (n=13)	24.10 – 30.10	6.00
29	30.4 \pm 2.08 (n=11)	28.78 – 32.10	3.32
34	32.79 \pm 2.80 (n=9)	30.80 – 35.40	4.60
25 a 29	27.68 \pm 4.27 (n=9)	20.30 – 31.50	7.20
25 a 34	28.76 \pm 4.09 (n=9)	25.00 – 31.20	6.20

Temperaturas críticas

- ***Octopus maya***

Esta sección integra, como información complementaria, los resultados reportados por Noyola *et al.* (2013) para pulpos juveniles aclimatados a 18, 22, 26 y 30 °C durante 20 días.

Se observó que el menor valor promedio de TCM_{max} correspondió al tratamiento constante a 22 °C, mientras el mayor valor se obtuvo en los individuos expuestos a la fluctuación de 22 a 30 °C (Tabla 5). El ANOVA reveló que hubo diferencias significativas entre los tratamientos térmicos ($F = 25.67$, $p < 0.05$). De acuerdo con la prueba de Tukey, la TCM_{max} fue similar en los tratamientos constantes a 22 y 26 °C y aumentó significativamente en los organismos aclimatados a 30 °C ($p < 0.05$), por otro lado, el valor medido en los pulpos expuestos a la fluctuación de 22 a 26 °C fue similar al de aquellos expuestos a los tratamientos constantes a 26 y 30 °C ($p > 0.05$), y significativamente menor al obtenido para los animales provenientes de la fluctuación de 22 a 30 °C ($p < 0.05$). (Figura 12).

El menor valor promedio calculado para la TCM_{min} también se registró en los pulpos aclimatados a 22 °C, sin embargo, esta vez el mayor valor correspondió al tratamiento constante a 30 °C (Tabla 5). Los valores de la TCM_{min} de los organismos expuestos al tratamiento constante a 30 °C y a la fluctuación térmica de 22 a 30 °C fueron significativamente mayores que los de aquellos aclimatados a los tratamientos constantes a 22 y 26 °C (ANOVA; $F = 120.27$, $p < 0.05$) (Figura 12).

El ITT fue menor en el tratamiento constante a 30 °C (20.71 °C), y alcanzó la mayor amplitud a 26 °C (27.95 °C). Un valor intermedio de 25.17 °C fue registrado en los animales mantenidos en el régimen fluctuante de 22 a 30 °C (Figura 12).

Al incluir los datos de TC medidos por Noyola *et al.* (2013) a 18 °C, se completó la información relativa a los límites de la ventana térmica en las temperaturas de aclimatación constante reportadas

hasta el momento. A partir del polígono irregular formado, se calculó un área de 284.5 C² para la zona de tolerancia térmica de los juveniles de *O. maya* (Figura 12).

Tabla 5. Valores promedio \pm DE de las temperaturas críticas máximas y mínimas (TCMax y TCMin, °C) calculados para los juveniles de *Octopus maya* por tratamiento térmico.

Tratamiento térmico	TCMax promedio \pm DE	TCMin promedio \pm DE
22	32.17 \pm 0.35 (n=7)	10.13 \pm 0.90 (n=6)
26	33.74 \pm 1.03 (n=7)	10.63 \pm 0.80 (n=6)
30	36.41 \pm 0.75 (n=7)	17.77 \pm 1.32 (n=7)
22 a 26	35.08 \pm 1.18 (n=6)	-
22 a 30	39.52 \pm 2.73 (n=6)	17.73 \pm 0.65 (n=6)

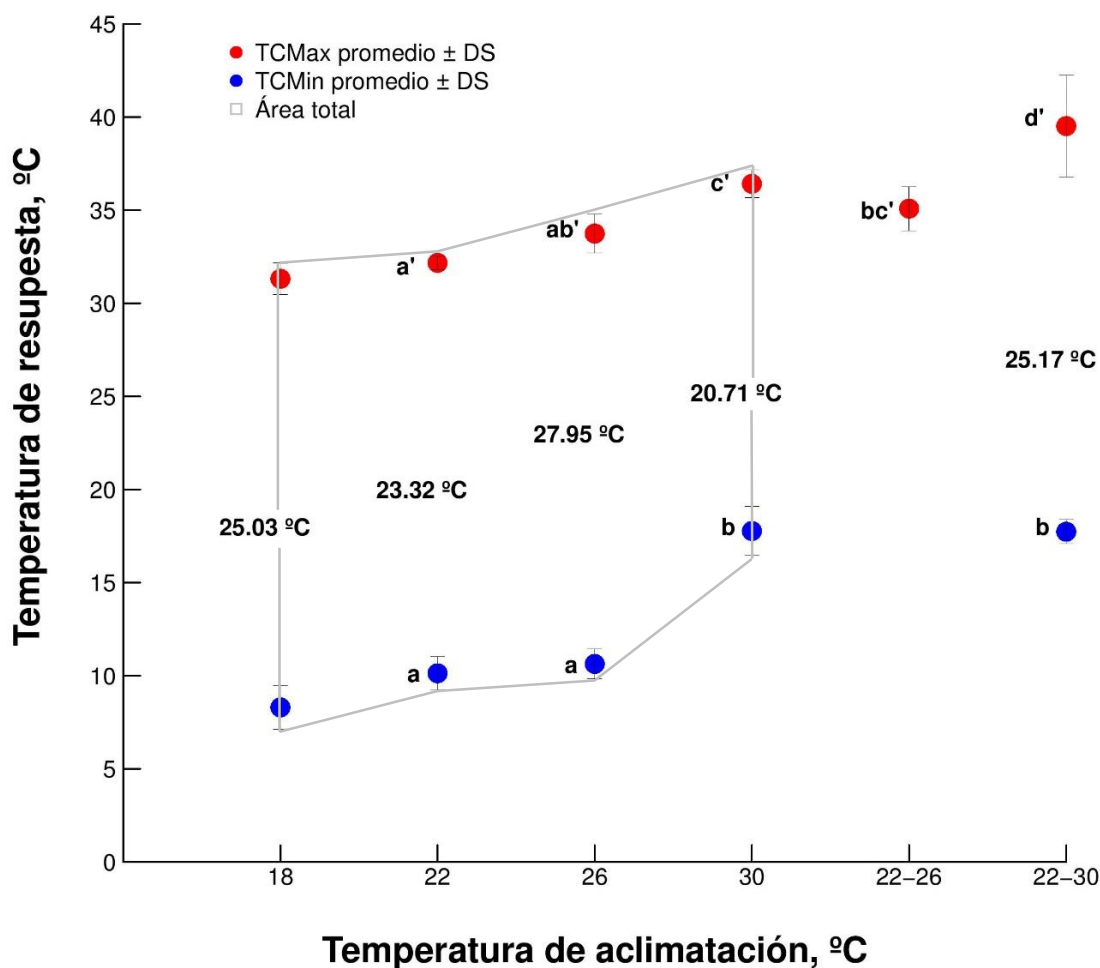


Figura 12. Temperaturas críticas de organismos juveniles de la especie *Octopus maya* y parámetros de la ventana térmica calculados a partir de estos valores. Los valores relativos a las temperaturas de aclimatación constante corresponden a los obtenidos por Noyola *et al.* (2013). Los datos térmicos situados en medio de los límites de la tolerancia indican los ITT de cada tratamiento, para la fluctuación de 22 a 26 °C no se muestra este valor puesto que no se cuenta con las TCMin de ese tratamiento en particular. Las letras distintas señalan

diferencias significativas teniendo en cuenta únicamente los tratamientos de interés en este estudio (22, 26, 30 °C y las dos fluctuaciones térmicas), los resultados reportados a 18 °C solamente son relevantes para el cálculo del área total de la ventana térmica: 284.5 C².

- ***Callinectes sapidus***

El menor valor promedio de TCMax correspondió al de los animales aclimatados al tratamiento térmico constante de 25 °C, mientras el mayor valor se registró en las jaibas mantenidas en el régimen fluctuante de 25 a 34 °C (Tabla 6). El ANOVA reveló que hubo diferencias significativas en al menos uno de los tratamientos térmicos (F = 24.73, p < 0.05). De acuerdo con la prueba de Tukey, la única diferencia correspondió a las jaibas aclimatadas a 25 °C frente al resto de tratamientos (p < 0.05) (Figura 13).

Con respecto a la TCMin, los menores valores promedio tuvieron lugar en el tratamiento constante a 25 °C, mientras el mayor valor promedio se obtuvo en los individuos expuestos al tratamiento constante a 34 °C (Tabla 6). De hecho, los valores de TCMin de este último tratamiento fueron significativamente más altos respecto a los otros tratamientos, tanto constantes como fluctuantes (ANOVA; F = 32.46, p < 0.05) (Figura 13).

El intervalo de tolerancia térmica de las jaibas fue menor en el tratamiento constante a 34 °C (25.23 °C), y alcanzó la mayor amplitud en la fluctuación de 25 a 29 °C (29.42 °C). Cabe mencionar que el intervalo calculado para el tratamiento fluctuante de 25 a 34 °C también fue uno de los más amplios (29.20 °C), lo cual indicó que la exposición a regímenes térmicos fluctuantes promovió la ampliación de la tolerancia térmica de estos organismos (Figura 13).

Al incluir los datos de TC medidos durante el presente estudio tras la aclimatación a temperaturas complementarias (20 y 32 °C), se obtuvo la información relativa a los límites de la ventana térmica en una serie de temperaturas constantes. A partir de este polígono irregular se determinó que el área correspondiente a la tolerancia térmica de *C. sapidus* es de 327.5 C² (Figura 13).

Tabla 6. Valores promedio ± DE de las temperaturas críticas máximas y mínimas (TCMax y TCMin, °C) calculados para los organismos adultos de *Callinectes sapidus* por tratamiento térmico.

Tratamiento térmico	TCMax promedio ± DE	TCMin promedio ± DE
25	38.12 ± 0.12 (n=4)	12.76 ± 1.17 (n=5)
29	41.02 ± 0.40 (n=6)	12.97 ± 0.44 (n=6)
34	41.40 ± 1.18 (n=6)	18.70 ± 1.35 (n=5)
25 a 29	40.98 ± 0.45 (n=6)	12.96 ± 0.95 (n=10)
25 a 34	42.13 ± 0.36 (n=6)	14.42 ± 1.13 (n=5)

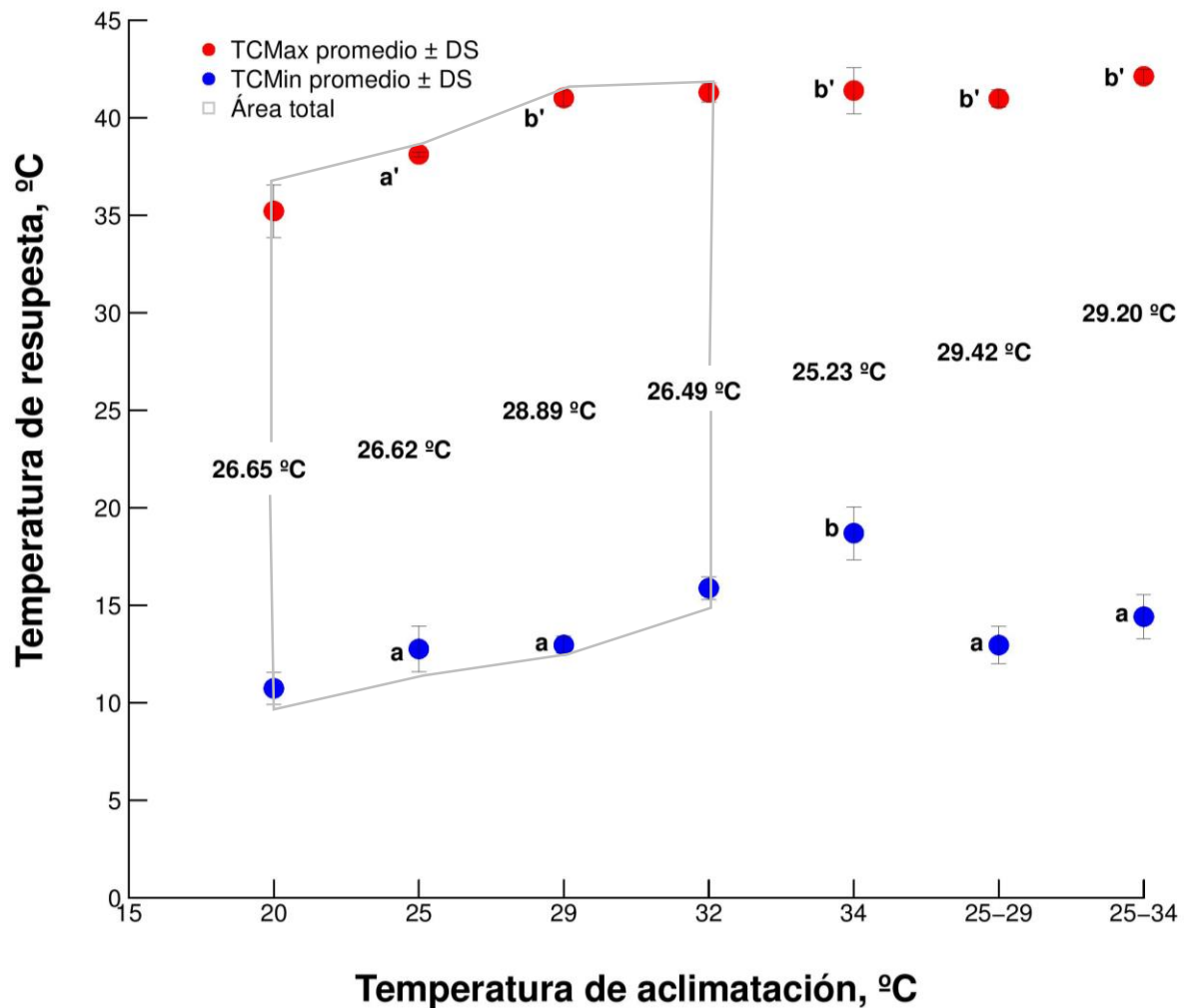


Figura 13. Temperaturas críticas de organismos juveniles de la especie *C. sapidus* y parámetros de la ventana térmica calculados a partir de estos valores. Los datos térmicos situados en medio de los límites de la tolerancia indican los ITT de cada tratamiento. Las letras distintas señalan diferencias estadísticamente significativas teniendo en cuenta únicamente los tratamientos de interés en este estudio (25, 29, 34 °C y las dos fluctuaciones térmicas), los resultados reportados a 20 y 32 °C solamente son relevantes para el cálculo del área total de la ventana térmica: 327.5 C².

Sobrevivencia y crecimiento

- ***Octopus maya***

La sobrevivencia observada en el periodo de aclimatación fue menor en el tratamiento fluctuante de 22 a 26 °C (49.15 %) y mayor en el tratamiento constante a 30 °C (79.17 %). Valores intermedios de 70.83 y 64.91 % fueron observados en los tratamientos de 22°C constante y 22 a 30°C fluctuante, respectivamente (Figura 14a).

La tasa de crecimiento relativa diaria (TCE) fue mayor en el tratamiento constante a 30°C y menor en los pulpos expuestos a 22°C y a ambos regímenes fluctuantes (ANOVA; F=23.57, p<0.05; Tabla 7, Figura 14b).

Tabla 7. Pesos iniciales y finales (g) y TCE (% día⁻¹) promedio de los pulpos expuestos a los tratamientos térmicos (°C).

Tratamiento térmico	Intervalo inicial	Media inicial ± DE	Intervalo final	Media final ± DE	TCE promedio ± DE
22	0.1 – 0.65	0.27 ± 0.16	0.13 – 1.40	0.54 ± 0.33	2.24 ± 1.11 (n=29)
30	0.15 – 0.99	0.33 ± 0.16	0.46 – 2.73	1.21 ± 0.62	4.18 ± 0.97 (n=38)
22 a 26	0.15 – 1.31	0.41 ± 0.23	0.17 – 1.88	0.83 ± 0.47	2.24 ± 1.21 (n=29)
22 a 30	0.17 – 0.82	0.36 ± 0.16	0.29 – 1.71	0.88 ± 0.37	2.97 ± 1.16 (n=37)

- ***Callinectes sapidus***

La sobrevivencia fue menor en el tratamiento térmico a 25 °C (56.67 %), mayor en el tratamiento a 29 °C (90.00 %), e intermedia a 34 °C (75.00 %), así como en los regímenes fluctuantes de 25 a 29°C (81.25%) y 25 a 34°C (72.22%) (Figura 15).

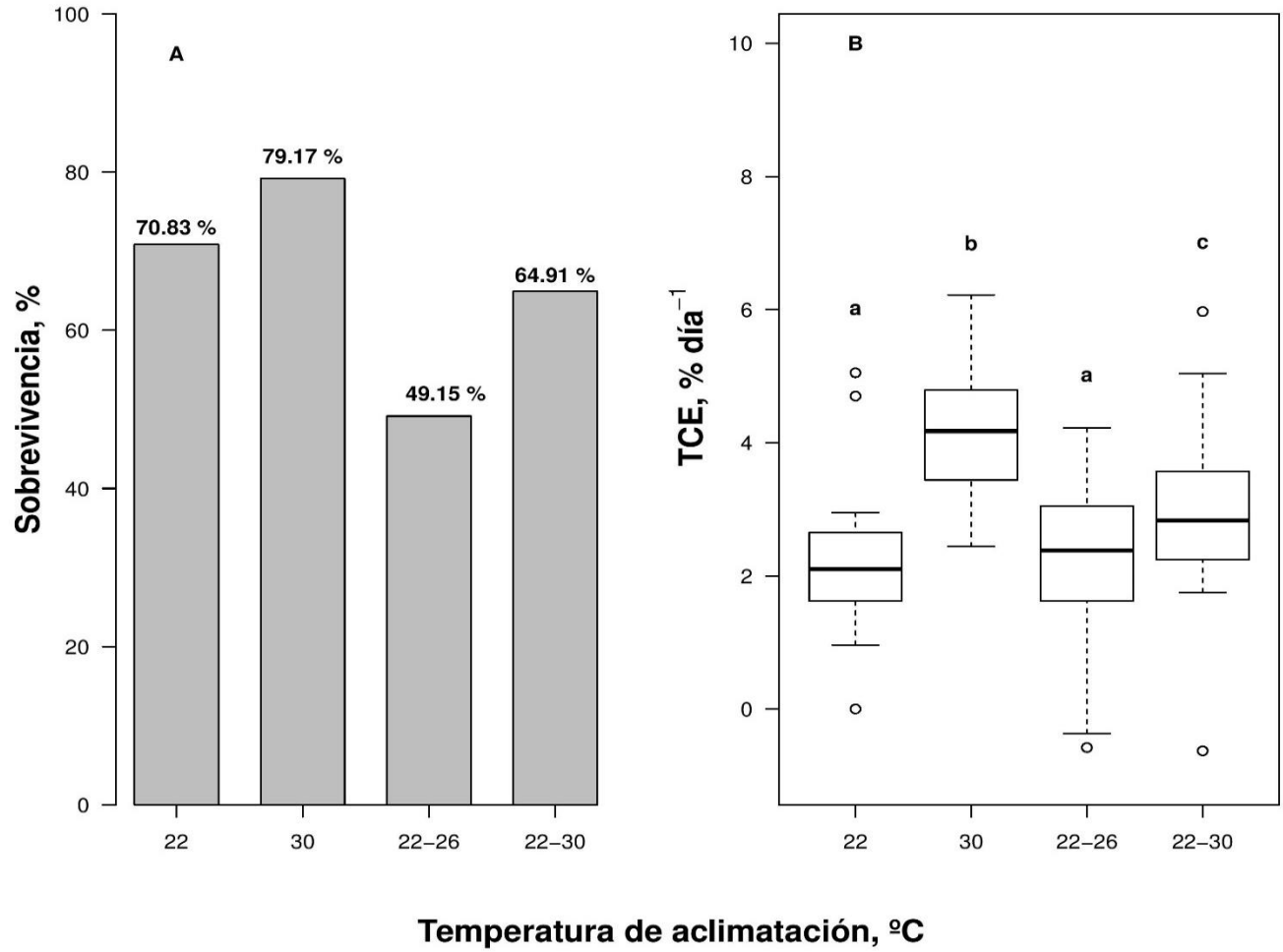


Figura 14. a) Sobrevivencia (en %) de los juveniles de *O. maya* por tratamiento térmico, b) tasa de crecimiento relativa diaria calculada para el periodo total de aclimatación. Los círculos ubicados fuera de los bigotes señalan los datos definidos como atípicos por superar 1.5 veces o más al valor del rango intercuartil, sin embargo, bajo el criterio estadístico de la distancia de Cook estos valores no son lo suficientemente relevantes en el ajuste lineal aplicado a los datos de crecimiento para evaluar las posibles diferencias entre tratamientos, por lo cual no fueron eliminados. Las letras distintas señalan diferencias significativas.

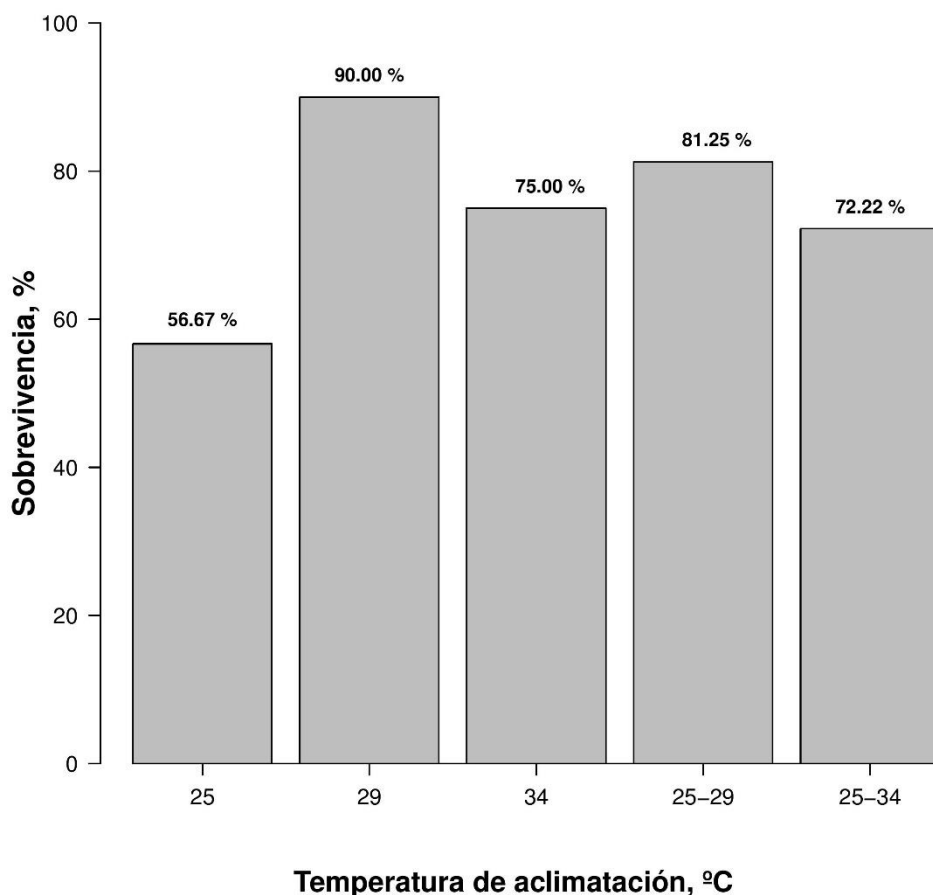


Figura 15. Sobrevivencia (en %) de los organismos de la especie *Callinectes sapidus* por temperatura de aclimatación.

Consumo de oxígeno de rutina

- ***Octopus maya***

La temperatura y el régimen de aclimatación afectó de manera significativa el consumo de oxígeno de rutina en los juveniles de pulpo (ANOVA; $F = 4.71$, $p < 0.05$). De acuerdo con la prueba de Tukey, la media registrada para el tratamiento constante a 22 °C fue significativamente menor que la calculada para el intervalo estable de ambas fluctuaciones térmicas a 22 °C y el intervalo estable a 22 °C de la fluctuación más extrema ($p < 0.05$) (Figura 16). Se observó que el grado de dispersión fue considerablemente alto en la mayoría de casos, lo cual influyó sobre los resultados estadísticos. Si bien las diferencias significativas fueron escasas, con base en los resultados promedio se destacó que los pulpos expuestos a la fluctuación térmica de 22 a 26 °C presentaron el mayor consumo de oxígeno de rutina durante la fase estable a 22 °C (Tabla 8). No obstante, respecto a esto último es importante mencionar que los pulpos provenientes de la fluctuación térmica de 22 a 26 °C que fueron

sometidos a la prueba de respirometría, no permanecieron en las cámaras respirométricas durante 24 h, lo hicieron por 12 h, lo que implicó la utilización de los valores de consumo de oxígeno durante la primera hora de respirometría para calcular el promedio relativo a la fase a 22 °C.

Los valores de Q_{10} fueron superiores a 3 en el caso de las comparaciones realizadas incluyendo la tasa de consumo de oxígeno de los animales aclimatados al tratamiento térmico constante a 22 °C. El mayor valor (34.31) se observó cuando se comparó el metabolismo de rutina inducido por el tratamiento constante a 22 °C con el consumo de oxígeno del régimen fluctuante de 22 a 26 °C cuando los pulpos alcanzaron la máxima temperatura. Los demás intervalos térmicos considerados arrojaron valores entre 0 y 2 (Tabla 9).

Tabla 8. Consumo de oxígeno de rutina promedio \pm DE de los pulpos juveniles *Octopus maya* sometidos a los diferentes tratamientos térmicos experimentales. Const = constante; op = fluctuación óptima; ext = fluctuación que incluye temperaturas extremas.

Temperatura de aclimatación (°C)	Consumo de oxígeno de rutina promedio \pm DE
22_const	1.18 \pm 0.54 (n=5)
22_op	6.09 \pm 0.83 (n=6)
22_ext	4.66 \pm 2.33 (n=6)
26_op	4.84 \pm 0.72 (n=6)
30_const	3.30 \pm 2.03 (n=12)
30_ext	5.19 \pm 2.73 (n=6)

Tabla 9. Valores de Q_{10} calculados para *Octopus maya* en los tratamientos térmicos constantes y las temperaturas estables dentro de los ciclos de fluctuación implementados. Const = constante; op = fluctuación óptima; ext = fluctuación que incluye temperaturas extremas.

Temperatura	22_const	22_op	22_ext	26_op
26_op	34.31	0.56	1.10	-
30_const	3.63	0.46	0.65	0.38
30_ext	6.39	0.82	1.14	1.19

- ***Callinectes sapidus***

La temperatura y régimen de aclimatación afectó de manera significativa el consumo de oxígeno de rutina en las jaibas adultas (ANOVA; $F = 8.38$, $p < 0.05$; Figura 16). La prueba de Tukey efectuada reveló que la media registrada para la fluctuación térmica de 25 a 29 °C provocó un consumo de oxígeno de rutina significativamente menor cuando los organismos se encontraron expuestos a 25 °C durante esa fluctuación (Figura 16). De manera similar a como ocurrió en *O. maya*, se observó que el grado de dispersión fue considerablemente alto en la mayoría de casos, lo cual influyó sobre los resultados estadísticos. Pese a que las diferencias significativas fueron escasas, con base en los resultados promedio se destacó que las jaibas expuestas al tratamiento térmico constante a 34 °C y

a la fluctuación de 25 a 34 °C durante el periodo estable a 34 °C, presentaron el mayor consumo de oxígeno de rutina (Tabla 10).

Los mayores índices de Q_{10} se calcularon en comparaciones realizadas incluyendo la tasa de consumo de oxígeno del periodo estable a 25 °C durante el régimen fluctuante de 25 a 29 °C, frente al resto de tratamientos térmicos e intervalos constantes, con valores máximos superiores a 3 (6.54 y 4.98). El resto de comparaciones consideradas arrojó resultados entre 0 y 2 (Tabla 11).

Tabla 10. Consumo de oxígeno de rutina promedio \pm DS de las jaibas sometidas a los diferentes tratamientos térmicos experimentales. Const = constante; op = fluctuación óptima; ext = fluctuación que incluye temperaturas extremas.

Temperatura de aclimatación	Consumo de oxígeno de rutina promedio \pm DS
25_const	0.11 \pm 0.02 (n=5)
25_op	0.06 \pm 0.01 (n=6)
25_ext	0.09 \pm 0.02 (n=5)
29_const	0.10 \pm 0.01 (n=6)
29_op	0.11 \pm 0.03 (n=6)
34_const	0.12 \pm 0.01 (n=5)
34_ext	0.12 \pm 0.03 (n=5)

Tabla 11. Valores de Q_{10} calculados para *C. sapidus* los tratamientos térmicos constantes y las temperaturas estables dentro de los ciclos de fluctuación implementados. Const = constante; op = fluctuación óptima; ext = fluctuación que incluye temperaturas extremas.

Temperatura	25_const	25_op	25_ext	29_const
29_cons	0.83	4.98	1.19	-
29_op	1.09	6.54	1.56	-
34_const	1.16	2.57	1.36	1.52
34_ext	1.14	2.58	1.34	1.47

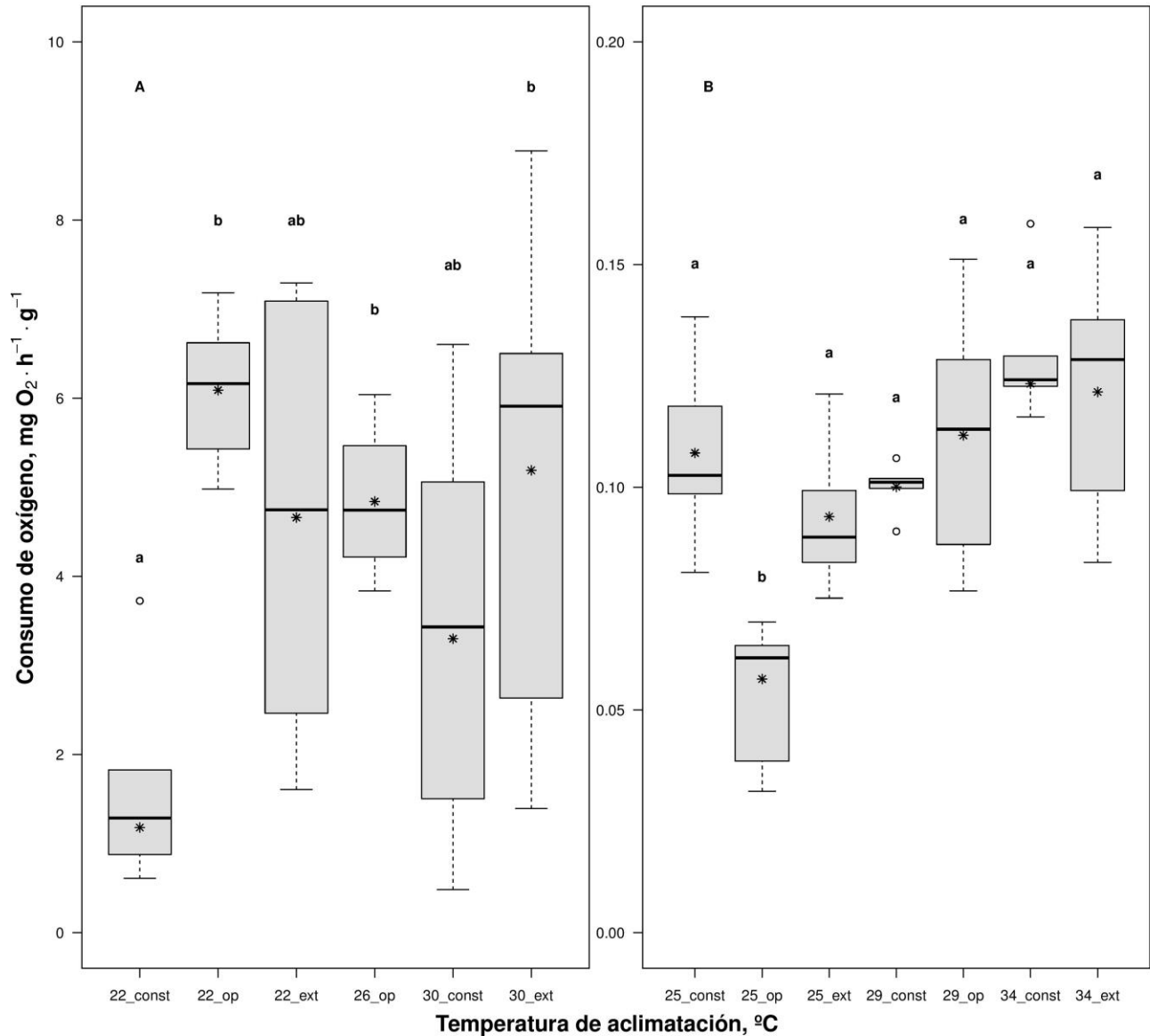


Figura 16. Consumo de oxígeno de rutina de a) los juveniles de *Octopus maya* y b) adultos de *Callinectes sapidus* aclimatados a regímenes de temperatura constantes y fluctuantes. Las abreviaturas hacen referencia al tratamiento térmico: const = aclimatación constante, op = fluctuación considerada óptima, ext = fluctuación considerada extrema. Dentro de cada caja, la mediana está indicada por la línea horizontal, y la media está representada por el asterisco. Los círculos ubicados fuera de los bigotes señalan los datos definidos como atípicos por superar 1.5 veces o más al valor del rango intercuartil, bajo el criterio estadístico de la distancia de Cook estos valores no son lo suficientemente relevantes en el ajuste lineal aplicado para evaluar las posibles diferencias entre tratamientos, por lo cual no fueron eliminados. Los datos atípicos se incluyeron en el cálculo de la media.

Estimación del PMA

- *Octopus maya*

El análisis estadístico reveló que la temperatura de aclimatación afectó la tasa metabólica de rutina (TMR) (ANOVA; $F = 9.21$, $p < 0.05$; Figura 17 a y b, Tabla 12). De acuerdo con la prueba de Tukey, se formaron dos grupos: la TMR de los pulpos sometidos al tratamiento constante de 22 °C fue similar a la de aquellos mantenidos en la fluctuación de 22 a 26 °C, mientras la TMR de los pulpos provenientes del tratamiento constante a 30 °C fue similar a la de aquellos provenientes de la fluctuación de 22 a 30 °C (Figura 17 a y b, Tabla 12). Por el contrario, el análisis aplicado a la tasa metabólica máxima (TMM) mostró que no hubo diferencias significativas entre tratamientos (Figura 17a y b, Tabla 12). No obstante, con base en los valores promedio, se observó que la TMM fue mayor en los pulpos provenientes de la fluctuación térmica de 22 a 26 °C, y menor en los pulpos aclimatados a 30 °C (Tabla 12). Esto explica por qué el cálculo del PMA absoluto arrojó el menor valor para el tratamiento térmico constante a 30 °C, además es la razón de su aumento en la fluctuación de 22 a 26 °C, cuyo valor resultó ser cercano al del tratamiento constante a 22 °C (Figura 17c).

El PMA factorial y el Q_{10} presentaron su valor más alto en el tratamiento constante a 22 °C, mientras que en ambos casos el menor valor correspondió al tratamiento constante a 30 °C. Al observar de manera puntual los resultados obtenidos para ambas fluctuaciones térmicas implementadas se resaltó que el PMA factorial y el Q_{10} fueron mayores en el tratamiento de 22 a 26 °C respecto al tratamiento de 22 a 30 °C (Figura 17d, Tabla 12).

Tabla 12. Valores promedio \pm DE de la TMR y TMM, PMA absoluto ($\text{mgO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$) e índices comparativos obtenidos para los juveniles de *O. maya* por tratamiento de aclimatación.

Tratamiento térmico	TMR promedio \pm DE (n)	TMM promedio \pm DE (n)	PMA absoluto	PMA factorial	Q_{10}
22	19.84 \pm 5.36 (n=10)	96.27 \pm 35.65 (n=11)	76.42	4.85	2.57
30	42.10 \pm 14.41 (n=18)	74.06 \pm 17.02 (n=15)	31.96	1.75	1.53
22 a 26	25.17 \pm 13.56 (n=9)	98.38 \pm 17.11 (n=4)	73.20	3.91	2.12
22 a 30	32.46 \pm 8.98 (n=13)	91.94 \pm 32.45 (n=12)	59.48	2.83	1.89

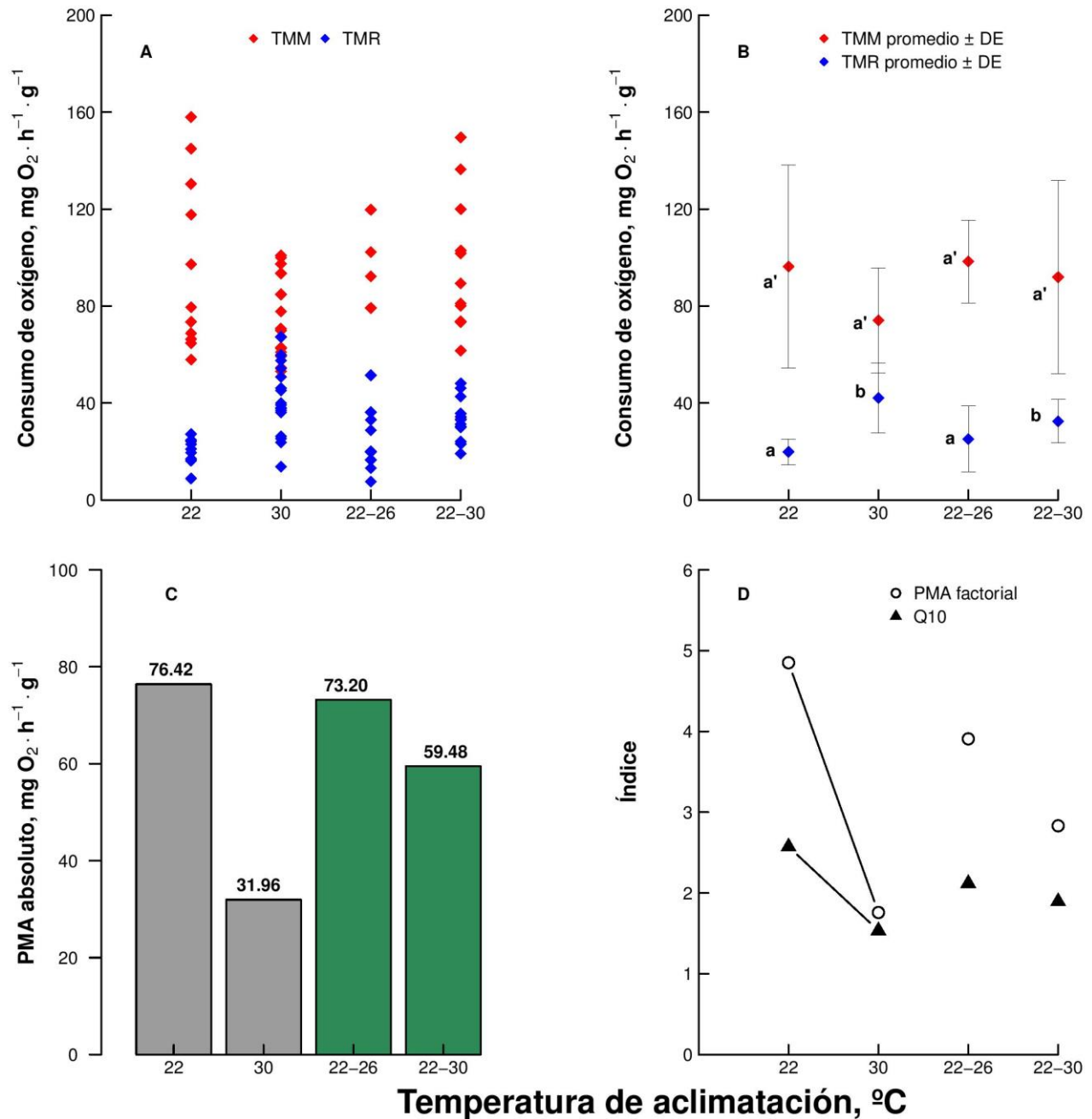


Figura 17. Efecto de la temperatura en: a y b) la TMM y la TMR; c) el PMA absoluto; d) el PMA factorial y el Q₁₀ de juveniles de *Octopus maya*. Las líneas relacionan únicamente a los tratamientos constantes, por ser consecutivos en el eje de las temperaturas de aclimatación.

- ***Callinectes sapidus***

La temperatura de aclimatación afectó la TMR de los organismos experimentales de esta especie (ANOVA; $F = 8.28$, $p < 0.05$; Figura 18 a y b, Tabla 13). La prueba de Tukey aplicada demostró que la mayor TMR promedio, provocada por el tratamiento térmico constante a 34 °C, difirió

significativamente de aquella medida en los organismos aclimatados a la fluctuación térmica de 25 a 29 °C ($p < 0.05$). Así mismo, la TMM fue afectada de manera significativa por el factor temperatura de aclimatación ($F = 2.95$, $p < 0.05$; Figura 18 a y b). La prueba Tukey realizada mostró que el resultado obtenido para el tratamiento térmico constante a 25 °C fue mayor al registrado para el resto de tratamientos térmicos (Figura 18 a y b, Tabla 13). El PMA absoluto aumentó conforme lo hizo la temperatura de aclimatación en términos de aclimatación constante. Sumado a esto, la fluctuación de 25 a 29 °C provocó el menor PMA absoluto (Figura 18c, Tabla 13).

El PMA factorial y el Q_{10} presentaron su valor más alto en el tratamiento constante a 34 °C, mientras que en ambos casos el menor valor correspondió al tratamiento constante a 25 °C (Figura 18d, Tabla 13). Se pudo observar que el PMA factorial y el Q_{10} fueron mayores en el tratamiento fluctuante de 25 a 34 °C respecto al tratamiento fluctuante de 25 a 29 °C (Figura 18d, Tabla 13).

Tabla 13. Valores promedio \pm DE de la TMR y TMR, PMA absoluto ($\text{mgO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$) e índices comparativos obtenidos para los juveniles de *C. sapidus* por tratamiento de aclimatación.

Tratamiento térmico	TMR promedio \pm DE	TMM promedio \pm DE	PMA absoluto	PMA factorial	Q_{10}
25	0.05 \pm 0.01 (n=5)	0.09 \pm 0.01 (n=6)	0.04	1.76	1.28
29	0.04 \pm 0.01 (n=7)	0.08 \pm 0.01 (n=8)	0.04	2.12	1.34
34	0.04 \pm 0.01 (n=10)	0.09 \pm 0.01 (n=9)	0.05	2.38	1.55
25 a 29	0.03 \pm 0.01 (n=9)	0.07 \pm 0.02 (n=7)	0.04	2.15	1.36
25 a 34	0.04 \pm 0.01 (n=9)	0.08 \pm 0.02 (n=7)	0.04	2.23	1.39

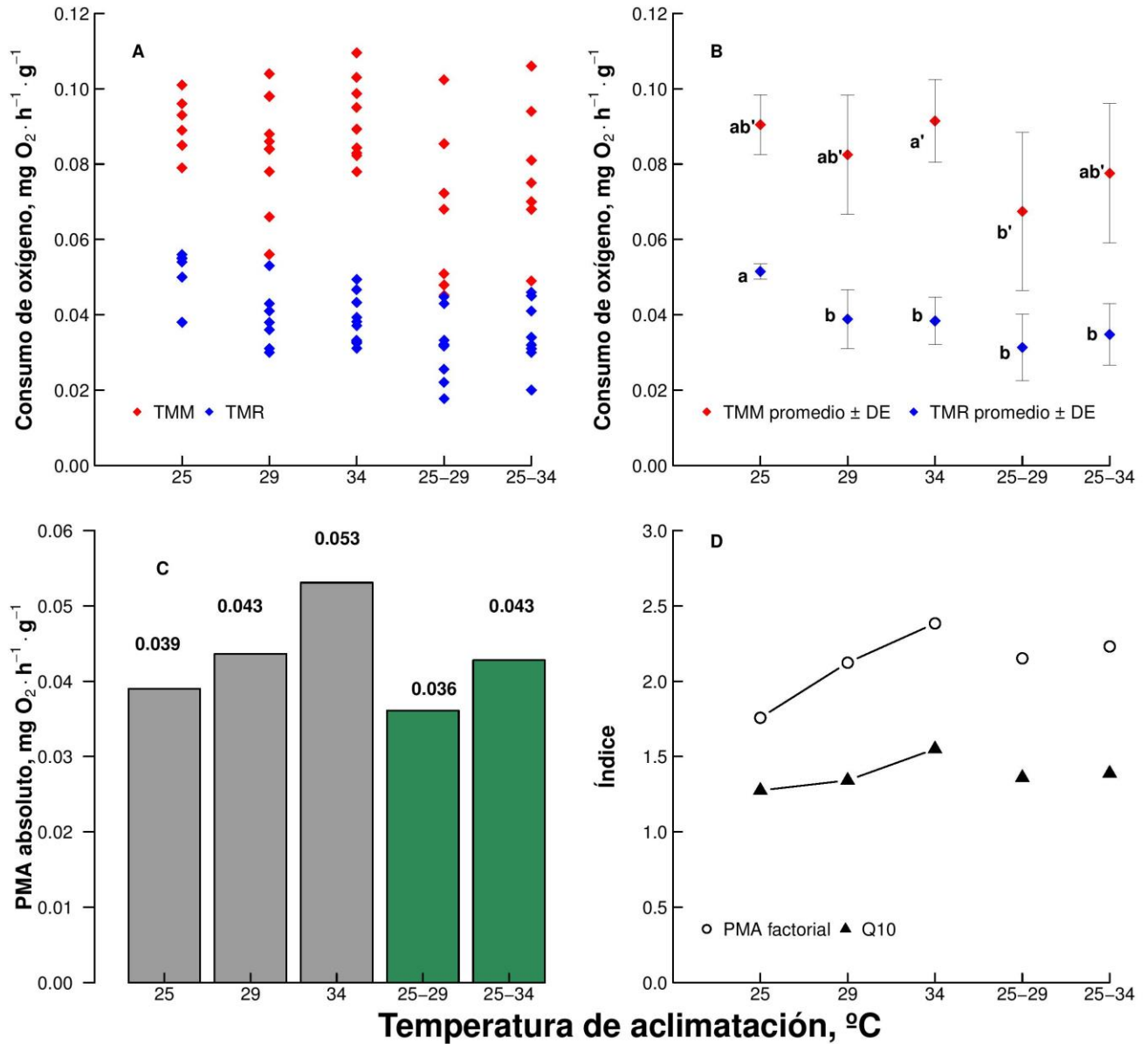


Figura 18. Efecto de la temperatura en: a y b) la TMM y la TMR; c) el PMA absoluto; d) el PMA factorial y el Q_{10} de juveniles de *C. sapidus*. Las líneas relacionan únicamente a los tratamientos constantes, por ser consecutivos en el eje de las temperaturas de aclimatación.

Metabolitos

- *Octopus maya*

La condición de rutina (TMR) promovió una alta movilización de metabolitos en el tejido muscular de los pulpos aclimatados a los regímenes fluctuantes de 22 a 26 °C (IBR = 9.27) y de 22 a 30 °C (IBR = 7.84). La menor movilización tuvo lugar en los organismos mantenidos en el tratamiento

constante a 22 °C (IBR = 5.86). El lactato tuvo una mayor concentración en los pulpos aclimatados a la condición térmica constante a 30 °C, mientras que los picos en los niveles de glucosa y proteínas estuvieron asociados al régimen fluctuante de 22 a 30 °C. Sumado a esto, los acilglicéridos y el colesterol dominaron en los organismos expuestos al tratamiento constante a 22 °C y a la fluctuación térmica de 22 a 26 °C, respectivamente. Se evidenció la inhibición en la producción de proteínas y de lactato en el régimen térmico fluctuante de 22 a 26 °C, de la glucosa en los pulpos expuestos a 22 °C en condición constante, de los acilglicéridos respecto al régimen fluctuante de 22 a 30 °C y del colesterol en las dos temperaturas constantes (Figura 19, Tabla 14).

La exposición a la temperatura promotora de la máxima actividad metabólica (TMM) causó una mayor movilización de metabolitos en los pulpos aclimatados tratamiento constante a 30 °C, cuyo IBR fue 3.81. En contraste, los pulpos aclimatados a 22 °C en condición constante mantuvieron la mayoría de metabolitos en muy baja concentración o inhibidos, lo cual se reflejó en un IBR de 2.91. Sin embargo, para este tratamiento se registró un pico en la concentración de lactato, mientras que los pulpos aclimatados tanto al tratamiento constante a 30 °C, como la fluctuación térmica de 22 a 30 °C, mostraron bajos niveles de dicho metabolito (Figura 19, Tabla 15).

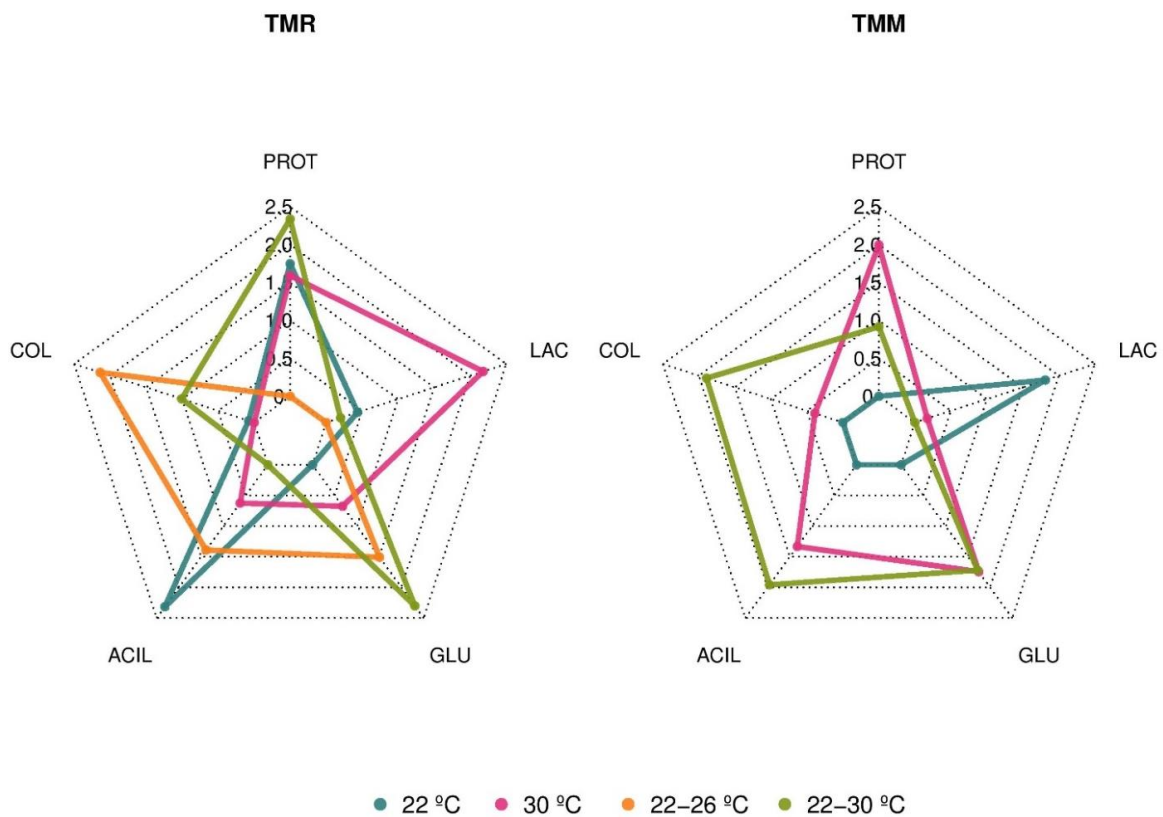


Figura 19. Gráficos estrella de las áreas calculadas a partir de las concentraciones de los metabolitos en el músculo de los juveniles de *O. maya* expuestos a las distintas temperaturas de aclimatación y sometidos a las condiciones térmicas inductoras de la TMR y la TMM. La gráfica relativa a la TMM no incluye al régimen térmico

fluctuante de 22 a 26 °C puesto que no se realizó análisis en laboratorio a muestras provenientes de ese tratamiento. Las abreviaturas hacen referencia a los metabolitos cuantificados: PROT = proteínas, LAC = lactato, GLU = glucosa, ACIL = acilglicéridos, COL = colesterol.

Tabla 14. Concentración promedio de metabolitos (mg/ml) en el músculo e IBR de los juveniles de *Octopus maya* expuestos a la temperatura inductora de la TMR (TIMR-min).

Temperatura de aclimatación	Concentración promedio \pm DE					IBR \pm DE
	Proteínas	Lactato	Glucosa	Acilglicéridos	Colesterol	
22	18.64 \pm 2.66 (n=6)	0.04 \pm 0.003 (n=6)	0.12 \pm 0.04 (n=6)	0.09 \pm 0.01 (n=6)	0.78 \pm 0.77 (n=6)	5.86 \pm 4.03 (n=9)
30	18.38 \pm 9.59 (n=6)	0.06 \pm 0.03 (n=3)	0.13 \pm 0.04 (n=6)	0.08 \pm 0.03 (n=3)	0.74 \pm 0.73 (n=6)	6.45 \pm 1.73 (n=6)
22 a 26	15.73 \pm 4.94 (n=5)	0.03 \pm 0.003 (n=5)	0.16 \pm 0.08 (n=5)	0.08 \pm 0.02 (n=5)	1.89 \pm 0.46 (n=3)	9.27 \pm 7.29 (n=5)
22 a 30	19.68 \pm 2.95 (n=6)	0.03 \pm 0.002 (n=6)	0.18 \pm 0.08 (n=6)	0.07 \pm 0.02 (n=6)	1.28 \pm 0.14 (n=3)	7.84 \pm 6.46 (n=6)

Tabla 15. Concentración promedio de metabolitos (mg/ml) en el músculo e IBR de los juveniles de *Octopus maya* expuestos a la temperatura inductora de la TMM (TIMR-max).

Temperatura de aclimatación	Concentración promedio \pm DE					IBR \pm DE
	Proteínas	Lactato	Glucosa	Acilglicéridos	Colesterol	
22	12.39 \pm 9.96 (n=3)	0.06 \pm 0.02 (n=3)	0.12 \pm 0.02 (n=3)	0.08 \pm 0.02 (n=6)	0.54 \pm 0.67 (n=3)	2.91 \pm 1.92 (n=3)
30	21.72 \pm 2.29 (n=7)	0.03 \pm 0.005 (n=7)	0.14 \pm 0.06 (n=7)	0.10 \pm 0.04 (n=7)	0.56 \pm 0.56 (n=7)	3.81 \pm 2.74 (n=7)
22 a 26	-	-	-	-	-	-
22 a 30	16.68 \pm 2.95 (n=5)	0.03 \pm 0.003 (n=5)	0.14 \pm 0.08 (n=5)	0.12 \pm 0.05 (n=5)	0.62 \pm 0.53 (n=5)	3.59 \pm 3.46 (n=5)

- ***Callinectes sapidus***

La tasa metabólica de rutina (TMR) provocó la mayor movilización de metabolitos en la hemolinfa de las jaibas aclimatadas a 25 °C en condición constante, con un IBR de 7.22. Este índice también fue alto (6.93) en las jaibas provenientes del régimen fluctuante de 25 a 34 °C, sucediendo que para ninguno de los dos tratamientos térmicos mencionados se presentaron casos de inhibición. Las menores áreas, y por ende la menor movilización de metabolitos, tuvo lugar en las jaibas mantenidas en condición constante a 29 y 34 °C con IBR de 3.47 y 2.05 respectivamente. El lactato tuvo una

mayor concentración en las jaibas aclimatadas al tratamiento constante a 29 °C, mientras que los picos en la concentración de glucosa y acilglicéridos se asociaron al tratamiento constante a 25 °C. El colesterol y las proteínas incrementaron en el plasma de las jaibas expuestas al régimen fluctuante de 25 a 34 °C durante la TMR. Muy bajas concentraciones de proteínas y de glucosa fueron observadas en el tratamiento a 29 °C, así como el lactato en el tratamiento a 34 °C y en la fluctuación de 25 a 29 °C. Los acilglicéridos y el colesterol fueron también bajos en los tratamientos constantes a 29 y 34 °C y en los organismos provenientes de la fluctuación de 25 a 29 °C (Figura 20, Tabla 16).

La exposición a la temperatura promotora de la máxima actividad metabólica (TMM) causó una mayor movilización de metabolitos en las jaibas aclimatadas al régimen fluctuante de 25 a 34 °C, cuyo IBR fue 8.95. En contraste, las jaibas aclimatadas a 29 °C en condición constante obtuvieron las más bajas concentraciones en la mayoría de metabolitos, lo cual se reflejó en un IBR de 2.98. El menor nivel de lactato se obtuvo en el tratamiento térmico constante a 25 °C. La concentración de acilglicéridos tuvo un incremento en los tratamientos constantes a 29 y 34 °C, así como en el régimen fluctuante de 25 a 34 °C. Las jaibas aclimatadas a esta fluctuación obtuvieron las mayores concentraciones de colesterol y proteínas (Figura 20, Tabla 17).

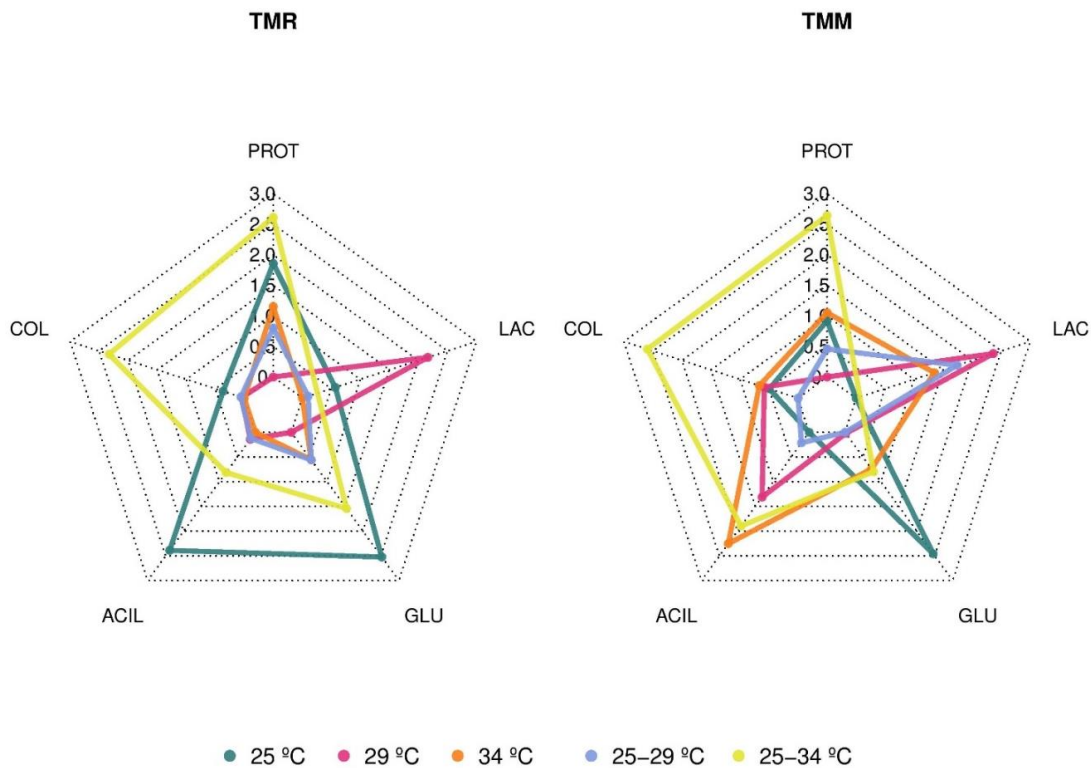


Figura 20. Gráficos estrella de las concentraciones de los metabolitos en el músculo de los juveniles de *C. sapidus* expuestos a las distintas temperaturas de aclimatación y sometidos a las condiciones térmicas inductoras de la TMR y la TMM. Ninguna de las gráficas incluye resultados para el lactato en las jaibas mantenidas en el régimen térmico fluctuante de 25 a 34 °C puesto que no se realizó análisis en laboratorio a

muestras provenientes de ese tratamiento. Las abreviaturas hacen referencia a los metabolitos cuantificados: PROT = proteínas, LAC = lactato, GLU = glucosa, ACIL = acilglicéridos, COL = colesterol.

Tabla 16. Concentración promedio de metabolitos (mg/ml) en la hemolinfa e IBR de los organismos de *Callinectes sapidus* expuestos a la temperatura inductora de la TMR (TIMR-min).

Temperatura	Concentración promedio \pm DE					IBR + DE
	Proteínas	Lactato	Glucosa	Acilglicéridos	Colesterol	
25	80.04 \pm 19.67 (n=6)	0.20 \pm 0.086 (n=6)	0.22 \pm 0.25 (n=6)	1.31 \pm 1.46 (n=5)	0.57 \pm 0.28 (n=6)	7.22 \pm 4.88 (n=6)
29	40.87 \pm 20.35 (n=8)	0.31 \pm 0.11 (n=7)	0.03 \pm 0.02 (n=7)	0.40 \pm 0.04 (n=7)	0.39 \pm 0.18 (n=6)	2.47 \pm 1.33 (n=7)
34	65.19 \pm 28.23 (n=8)	0.16 \pm 0.06 (n=8)	0.07 \pm 0.03 (n=8)	0.40 \pm 0.22 (n=8)	0.37 \pm 0.18 (n=8)	2.05 \pm 1.07 (n=8)
25 a 29	57.79 \pm 36.30 (n=9)	0.17 \pm 0.08 (n=9)	0.07 \pm 0.06 (n=9)	0.39 \pm 0.33 (n=9)	0.41 \pm 0.39 (n=9)	3.41 \pm 2.55 (n=9)
25 a 34	95.95 \pm 18.97 (n=5)	-	0.15 \pm 0.04 (n=5)	0.67 \pm 0.27 (n=5)	1.68 \pm 0.74 (n=5)	6.93 \pm 3.96 (n=6)

Tabla 17. Concentración promedio de metabolitos (mg/ml) en la hemolinfa e IBR de los organismos de *Callinectes sapidus* expuestos a la temperatura inductora de la TMM (TIMR-max).

Temperatura	Concentración promedio \pm DE					IBR + DE
	Proteínas	Lactato	Glucosa	Acilglicéridos	Colesterol	
25	59.08 \pm 19.83 (n=6)	0.31 \pm 0.27 (n=5)	0.25 \pm 0.28 (n=6)	0.22 \pm 0.08 (n=6)	0.42 \pm 0.18 (n=6)	3.94 \pm 4.33 (n=6)
29	39.92 \pm 12.56 (n=7)	0.63 \pm 0.23 (n=8)	0.05 \pm 0.01 (n=8)	0.42 \pm 0.04 (n=8)	0.45 \pm 0.19 (n=8)	2.98 \pm 1.53 (n=8)
34	61.83 \pm 25.37 (n=10)	0.49 \pm 0.22 (n=9)	0.11 \pm 0.03 (n=10)	0.57 \pm 0.50 (n=10)	0.49 \pm 0.29 (n=10)	6.03 \pm 5.93 (n=10)
25 a 29	49.50 \pm 33.17 (n=8)	0.54 \pm 0.49 (n=8)	0.05 \pm 0.03 (n=8)	0.25 \pm 0.10 (n=8)	0.24 \pm 0.14 (n=6)	1.68 \pm 1.32 (n=8)
25 a 34	94.92 \pm 13.03 (n=5)	-	0.11 \pm 0.03 (n=5)	0.51 \pm 0.19 (n=5)	1.19 \pm 0.17 (n=3)	8.95 \pm 1.32 (n=5)

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos en el presente estudio indicaron que un régimen de temperatura fluctuante puede ampliar (*Callinectes sapidus*) o no (*Octopus maya*) los límites térmicos, dependiendo de los mecanismos fisiológicos que cada una de estas tiene para ajustarse a las variaciones ambientales. Estos resultados además mostraron que esa capacidad estuvo ligada con la plasticidad fenotípica, medida a partir de diferentes expresiones de la actividad fisiológica y conductual.

En los juveniles de *O. maya*, la exposición a un intervalo amplio de temperaturas no produjo la ampliación de la tolerancia térmica, mientras que en las jaibas *C. sapidus* un régimen fluctuante produjo una ampliación significativa de esa tolerancia.

Preferencia térmica y sus implicaciones ecológicas: el concepto de nicho

Por definición, el nicho fundamental de un organismo es el conjunto de condiciones abióticas en las que este sobrevive y es capaz de reproducirse (Hutchinson, 1959). Sin embargo, una aproximación más realista al concepto de nicho surge al considerar que el medio natural impone barreras físicas e interacciones bióticas que limitan la dispersión de las especies. La porción del nicho fundamental que llega a ser ocupada por una especie en presencia de factores tales como la coexistencia, la competencia exclusiva y la disponibilidad limitada de recursos de distinta naturaleza, se conoce como el nicho realizado (Paterson y Blouin-Demers, 2017). En el caso de los animales ectotermos, la temperatura se consolida como un recurso esencial que rige la selección de hábitats y la ocupación de un nicho, lo cual se debe a que en ellos la temperatura corporal está fuertemente influenciada por el régimen térmico (Blouin-Demers y Weatherhead, 2001; Halliday *et al.*, 2015).

Para contrarrestar los efectos provocados por las variaciones de temperatura ambiental en la temperatura corporal y, en última instancia, en el desempeño fisiológico y el *fitness*, los ectotermos hacen uso de su comportamiento termorregulador (e.g. patrón de aprovechamiento de la luz solar y la sombra, tiempo de actividad) (Paterson y Blouin-Demers, 2017). En ese sentido, varios investigadores argumentan que la preferencia y la fisiología térmica de estos organismos han experimentado un proceso de coadaptación, de manera que las temperaturas preferidas coinciden con las temperaturas óptimas que maximizan el desempeño de diferentes funciones fisiológicas (Gilchrist, 1995; Angilletta *et al.*, 2006; Martin y Huey, 2008). De acuerdo con esta hipótesis de

coadaptación, el *fitness* general de una población es máximo si todos los individuos que la conforman termorregulan perfectamente: si es así, los individuos prefieren y experimentan únicamente un intervalo de temperaturas estrecho que promueve el mayor *fitness*. Sin embargo, los organismos ectotermos – tanto en los gradientes térmicos usados en laboratorio para medir la preferencia térmica, como en el medio natural – suelen ocupar un intervalo térmico un poco más amplio. Esto podría ocurrir ya sea como consecuencia de la variación de la temperatura preferida a nivel intraespecífico, o por efecto de la ocupación temporal de distintas temperaturas dentro de un intervalo de valores preferido o no letales (Anderson *et al.*, 2011), tal y como fue observado tanto en *O. maya* como en *C. sapidus*.

En el caso de los juveniles de *O. maya*, la exposición al tratamiento fluctuante de 22 a 26 °C accentuó la selección activa de la temperatura, lo cual se reflejó en el menor IQR calculado. Esto concuerda con los resultados reportados por Podrabsky *et al.* (2008) en peces de la especie *Austrofundulus limnaeus* que, al ser aclimatados a una fluctuación térmica (un ciclo cada 24 h, como en el presente trabajo) eligieron temperaturas dentro de un intervalo más estrecho que aquellos aclimatados a una condición térmica constante. Sin embargo, los resultados obtenidos sugieren que la fluctuación en sí misma no es el factor que define la amplitud de la preferencia, es el intervalo de temperaturas lo que provoca la amplitud de la respuesta de selección térmica. En los pulpos expuestos a la fluctuación de 22 a 30 °C se observó una mayor amplitud de la preferencia con el mayor valor del IQR, lo que indicó que en tales condiciones los pulpos expresaron una preferencia más dispersa, como consecuencia de patrones de selección en algunos individuos hacia las temperaturas altas y bajas. Estudios desarrollados en peces (e.g. Hernández-Rodríguez y Bückle-Ramirez, 2010) demostraron que cuando los valores extremos de las fluctuaciones representan temperaturas que producen daño celular, es de esperar que el animal seleccione temporalmente temperaturas frías en un intento por reducir el daño inducido a través de la temperatura y facilitar la recuperación fisiológica. De hecho, dado que los organismos entraron al gradiente térmico horizontal tras la exposición a 30 °C, una temperatura en la que las hembras adultas no desovan (Juárez *et al.*, 2015), lo anterior cobra sentido.

Al dar una mirada general a los resultados obtenidos para la selección activa de temperaturas en los juveniles de *O. maya*, se destaca que los valores promedio calculados por tratamiento se situaron en el intervalo de los 21 a los 24 °C. Esto se relaciona precisamente con la historia térmica y evolutiva de la especie que, al ser endémica de la PY, está asociada y se ha adaptado a las características térmicas de una zona de transición entre el Mar Caribe y el Golfo de México. En la plataforma de la PY, la temperatura del agua está influenciada por el afloramiento de masas de agua fría, con

temperaturas entre los 22 y 26 °C. Estos aportes mantienen la temperatura en la zona bentónica frente al estado de Yucatán como una región térmicamente estable pese al carácter cálido de las masas de agua más cercanas a la costa (26 a 32 °C) donde el efecto de la evaporación es marcado (Enriquez *et al.*, 2010; Enriquez *et al.*, 2013). Eso explica que los valores reportados de preferencia en este estudio no sean muy diferentes del *preferendum* final previamente reportado (23.4 °C; Noyola *et al.*, 2013).

En el caso de los organismos adultos de *C. sapidus*, si bien los mayores IQR correspondieron a las fluctuaciones térmicas, los hábitos de vida y la historia térmica de las jaibas probablemente implique un trasfondo diferente al observado en *O. maya*.

Se sabe que el proceso de aclimatación térmica y de adaptación frecuentemente son interdependientes y se basan en diferentes estrategias que les permiten a las especies existir en ecosistemas con regímenes climáticos que pueden llegar a ser altamente variables (Narum *et al.*, 2013). Algunos estudios han demostrado que las poblaciones que viven bajo condiciones de temperatura extremas son especialistas térmicos, mientras que las poblaciones que habitan en zonas con intervalos de temperaturas amplios suelen estar formadas por generalistas térmicos (Buckley y Huey, 2016). Teniendo en cuenta la amplitud de la distribución geográfica de *C. sapidus* (desde Cape Cod en el norte de los Estados Unidos de América hasta el Mar del Plata en Argentina), y los reportes de introducción en latitudes nórdicas en Europa y Asia (Johnson, 2015), es posible prever que esta especie cuente con los mecanismos que le permitan una más amplia plasticidad fenotípica, la cual se refleja en el intervalo de su preferencia térmica. Así mismo es interesante hacer notar que la preferencia térmica de las jaibas mostró un *preferendum* final de 30.3 °C, lo que indica que, durante la fase adulta, la preferencia de *C. sapidus*, que se cataloga como una especie euritérmica, está ligada con las condiciones que pudieran ser más propicias para el desarrollo de los embriones y el crecimiento de las larvas. Al respecto, se sabe que los huevos eclosionan de manera adecuada entre los 19 y los 29 °C (Sandoz y Rogers, 1944), que el desarrollo larval de los estadios de zoea ocurre entre los 20 y los 29 °C (Costlow y Bookhout, 1959), y que las larvas megalopas presentan un óptimo entre los 20 y los 30 °C. Por su parte, (Holland, 1971) reportó que jaibas de la especie *C. sapidus* muestreadas frente a la bahía de Galveston (Houston, Texas) alcanzaron un peso mayor entre los 29 y los 30 °C en condiciones de laboratorio tras un periodo de 45 días.

Con base en los datos históricos generados por la *National Oceanic and Atmospheric Administration* (NOAA) para la temperatura del mar en la zona adyacente a la PY (Gulf of Mexico Climatology), así en como los datos recopilados por Enríquez *et al.* (2013) durante los eventos de surgencia, es posible obtener información que pudiera ser útil para definir el nicho fundamental de

las especies de interés. La Figura 21 muestra la media de la temperatura por mes, a los 0 (TSM), 4 y 50 m de profundidad. Adicionalmente, presenta el intervalo de temperaturas seleccionadas por *O. maya* y *C. sapidus* considerando el total de los tratamientos evaluados. Como se puede apreciar, la preferencia térmica de *O. maya* coincide con las temperaturas promedio mensuales de 23 a 25 °C medidas a los 4 m de profundidad en el área frente al estado de Yucatán, de manera que ofrece un ambiente con temperaturas que se ubican dentro del intervalo óptimo para esta especie. También cabe resaltar que, sin la influencia de la surgencia, la temperatura del agua a 50 m de profundidad entre agosto y octubre llega a ser superior al intervalo preferido por los pulpos, lo que demuestra la importancia de dichos afloramientos de aguas frías en el desempeño de esta especie. Esta observación permite inferir que la porción de la población de pulpos que habita la región norte de la PY, no tendría limitaciones derivadas del factor temperatura, mientras que los animales que habitan fuera de esta área podrían estar expuestos a temperaturas moderadamente estresantes en verano. En un estudio reciente realizado en la población silvestre de reproductores de *O. maya*, se reportó que la población de reproductores podría estar prefiriendo la zona de influencia de la surgencia debido a que en esa región los procesos de crecimiento son favorecidos (Angeles-Gonzalez *et al.*, 2017). Por otro lado, el intervalo que representa la selección de temperatura en los individuos adultos de *C. sapidus*, abarcó temperaturas en general mayores que el de *O. maya*. Así, se resalta que ocupar hábitats costeros de características intermareales no implicaría estrés térmico a través de la mayor parte del año, lo que a su vez significa la no dependencia de la condición fisiológica al efecto termorregulador de la surgencia, explicando la mayor distribución geográfica de la especie.

Según esta comparación gráfica, adicionalmente puede observarse que los datos derivados de la preferencia térmica indican que ambas especies comparten una región térmica, lo que sugiere que existe una intersección temporal en sus nichos fundamentales. Aunque este trabajo se realizó en juveniles de pulpo, que por su tamaño aún no consumen jaibas, esa intersección temporal de nichos tiene sentido si se considera que *O. maya* y *C. sapidus* tienen una relación depredador-presa. Mitchell y Angilletta (2009) publicaron un modelo (*the thermal game model*) en el que las presas deben ganar energía y evitar los depredadores de manera simultánea, y en el que los depredadores pueden responder al comportamiento de sus presas. Este modelo proporciona una predicción interesante de cómo la efectividad de un depredador para atrapar a su presa afecta la elección de una condición térmica por parte de esta última. El modelo propone que las presas deberían elegir hábitats con temperaturas óptimas cuando el riesgo de depredación es mínimo, pero necesitarán dividir su tiempo entre regiones de distinta calidad a nivel térmico conforme el riesgo de depredación aumente. Se espera que los depredadores residan en las regiones con temperaturas óptimas para las presas la mayor parte del tiempo. Sólo si su eficacia es elevada, les bastará con destinar un tiempo limitado a

permanecer en lugares donde la temperatura es subóptima para ellos mismos. Estudios realizados para evaluar la dinámica estacional de las poblaciones de jaibas en la costa norte del estado de Yucatán han demostrado que existe una sucesión estacional de las especies a lo largo del año con las mayores abundancias de *C. similis* en los meses fríos y de *C. sapidus* en los meses de verano. Esta sucesión parece permitir que los pulpos tengan a su disposición presas durante todo el año, las cuales tienen una preferencia térmica diferenciada y acorde a ese patrón de sucesión (Noyola *et al.*, 2015).

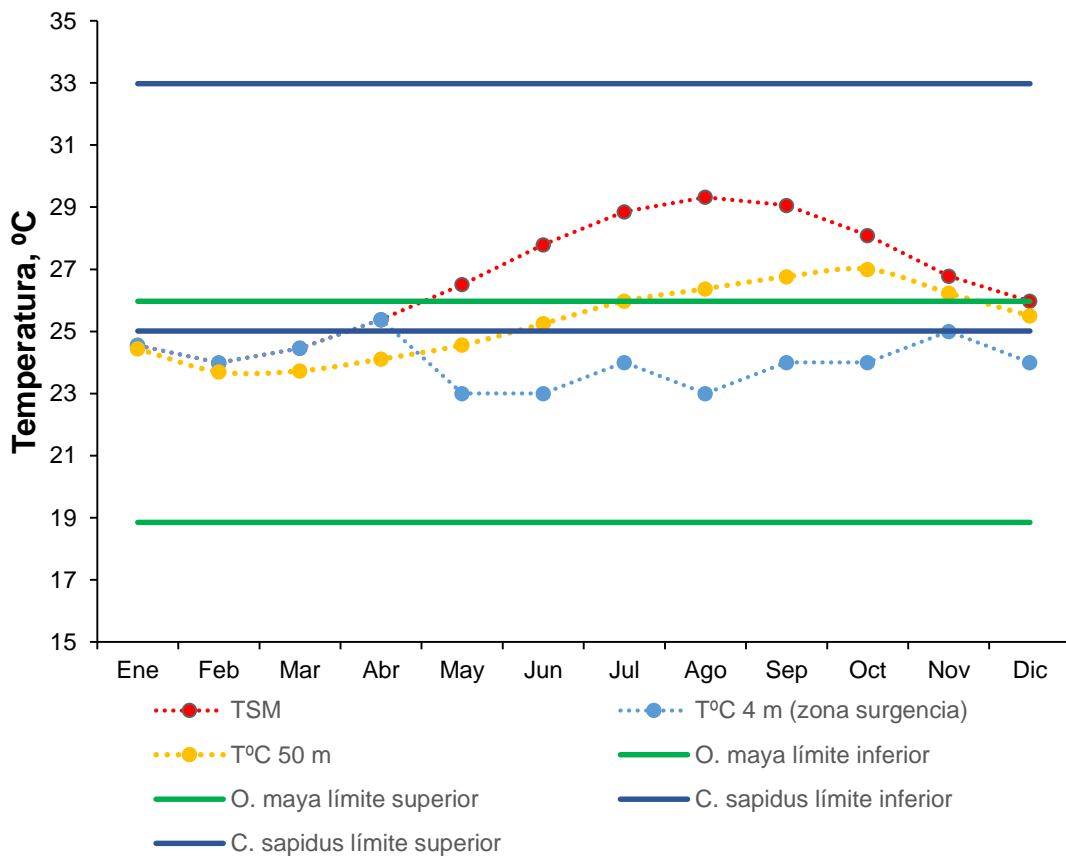


Figura 21. Características térmicas de las masas de agua asociadas a la capa superficial y subsuperficial de la columna de agua, así como a 50 m de profundidad en inmediaciones de la PY. Las líneas continuas representan el intervalo de temperaturas preferidas por cada especie (verde: *O. maya*; azul: *C. sapidus*), este intervalo fue calculado con base en el valor de temperaturas preferidas obtenidas (promedio \pm DE) en este estudio (incluyendo en el caso de *O. maya* a las registradas previamente por Noyola *et al.*, 2013b) (Fuente: Gulf of Mexico Regional Climatology: https://www.nodc.noaa.gov/OC5/regional_climate/GOMclimatology/; Enríquez *et al.*, 2013).

Hasta el momento se ha abordado la relación existente entre preferencia térmica, óptimo desempeño y ocupación de hábitats. No obstante, para conocer la tolerancia térmica de ambas especies de estudio y visualizar sus posibles límites en ambientes cuya temperatura tiende a

aumentar progresivamente, es fundamental profundizar los patrones encontrados en las temperaturas críticas (TC).

Temperaturas críticas: límites de la tolerancia térmica.

De acuerdo con la hipótesis OCLTT (*oxygen-and capacity-limited thermal tolerance*), en una clasificación basada en los principios del estrés energético, los efectos de la temperatura ambiental experimentada por un organismo se dividen en una serie de intervalos ecológica y fisiológicamente relevantes (Portner y Farrell, 2008). Mientras que en el intervalo óptimo el balance energético es positivo y el potencial para desarrollar cualquier actividad, crecer, desarrollarse, reproducirse y generar reservas es máximo, en el *pejus* (del latín “peor”) el balance energético y el potencial aeróbico se reduce como consecuencia del costo asociado para mantener un metabolismo basal elevado. Esta condición desfavorable continúa y se acentúa conforme el organismo experimenta temperaturas que inducen al intervalo pésimo, donde el metabolismo anaerobio comienza su marcha para suplir los costos de mantener las funciones fisiológicas básicas. Finalmente, si el estrés térmico aumenta, el organismo entra en el intervalo letal, en el que no es posible mantener la homeostasis y la sobrevivencia se ve comprometida a corto plazo. En ese contexto, los límites máximo y mínimo del *pejus*, que indican a su vez los límites del estrés moderado y los puntos de transición hacia la anaerobiosis parcial, están representados por las TC (Cumillaf *et al.*, 2016). Por esta razón, estas temperaturas guardan una correlación con las temperaturas ambientales en las poblaciones marginales de varias especies de ectotermos acuáticos y pueden explicar la distribución geográfica actual de los organismos, así como sus modificaciones en función del cambio climático global (Pörtner y Knust, 2007; Pörtner y Farrell, 2008).

Antes de ahondar en los resultados obtenidos para las TC, es importante mencionar que a través del desarrollo experimental de este trabajo fue posible corroborar la utilidad de estas temperaturas como índices de la tolerancia y el estado fisiológico de los ectotermos. A medida que la temperatura aumentó o disminuyó durante la evaluación de las TC en ambas especies experimentales, se produjo una serie de respuestas progresivas y evidentes. La estimación de la TCMax, por su parte, produjo en una primera fase de estrés térmico la activación motriz en un intento de los organismos por evitar y escapar de la condición ambiental desfavorable que fue inducida. Conforme la condición térmica generó un estrés mayor, se observaron espasmos. Finalmente, los pulpos liberaron tinta, mientras las jaibas fueron incapaces de retornar a su posición correcta una vez fueron volteadas a una posición dorsal. Por otro lado, la disminución de la temperatura para determinar la TCMin causó la reducción del movimiento y espasmos, hasta el punto en que los pulpos enroscaron sus tentáculos y entraron en inactividad total, mientras las jaibas una vez más no pudieron retornar a su posición

normal. Estas señales comportamentales coinciden con las observaciones hechas anteriormente en otras especies de pulpos y crustáceos. Por ejemplo, Higgins *et al.*, 2012 describieron para *O. huttoni* respuestas similares en relación al cambio en la forma del manto y los espasmos, y Cumillaf *et al.* (2016) comprobaron que los cangrejos de la especie *Hemigrapsus crenulatus* pierden la capacidad de responder correctamente en pro de voltearse y posarse sobre el plano ventral en las TC. Todo esto soporta la afirmación de que, si bien el valor de la TCMax y la TCMIn difiere entre especies, las respuestas comportamentales asociadas son equivalentes (Lutterschmidt and Hutchison, 1997) y que en las TC, los organismos entran en un estado de estrés fisiológico que conlleva a procesos de aclimatación de reparación en el cual pueden permanecer con vida por un periodo limitado (Pörtner, 2010; Ern *et al.*, 2015).

Aclimatación constante

Los resultados obtenidos para las TC en *O. maya* y *C. sapidus* demostraron que la temperatura y régimen de aclimatación afectaron los límites de la tolerancia térmica. En *O. maya*, Noyola *et al.* (2013) observaron que en los juveniles las TCMax y las TCMIn se desplazaron hacia valores más altos conforme aumentó la temperatura de aclimatación. Un comportamiento similar se evidenció en los resultados generados para las TC tras la aclimatación de individuos adultos de *C. sapidus* a temperaturas constantes. Al respecto, la hipótesis que describe la respuesta de un organismo ante el estrés térmico (*heat stress response*) señala que un incremento transitorio en la tolerancia térmica puede ser inducido por la exposición aguda del animal a una temperatura cercana al límite letal (Lindquist, 1980). Una posible explicación podría estar relacionada con los ajustes que los organismos deben realizar en el ensamblaje fisiológico en pro de tolerar temperaturas mayores, lo que conlleva una posible especialización térmica (Buckley y Huey, 2016). Esto implica modificaciones inducidas a nivel celular, que específicamente involucran la síntesis de moléculas protectoras del sistema nervioso (acompañada por la inhibición de otros tipos de moléculas) que les permiten generar condiciones que promueven una mayor tolerancia térmica (Sokolova *et al.*, 2012). De ese modo, cabría la posibilidad de que al ser expuestos a una elevación de $1\text{ }^{\circ}\text{C min}^{-1}$ (tasa utilizada para evaluar las TC en este estudio), los mecanismos protectores del sistema nervioso entraran en juego, evitando el desacoplamiento entre éste y el sistema muscular, y retrasando hasta cierto límite la respuesta comportamental asociada a ello.

El aumento en la TCMIn promedio de los juveniles de pulpo y los adultos de jaiba conforme la temperatura de aclimatación en régimen constante fue mayor, concuerda con los hallazgos hechos por Buckley y Huey (2016) en *Drosophila melanogaster*. Estos autores encontraron que la exposición a temperaturas cálidas disminuye la amplitud de la tolerancia e incrementa las posibilidades de

sobrevivir a golpes de calor, aunque una especialización térmica de ese carácter conlleva a perder progresivamente la capacidad de mostrar afinidad por las bajas temperaturas y, por ende, de sobrevivir a los golpes de frío.

Tanto en *O. maya* como en *C. sapidus*, el patrón de desplazamiento de la tolerancia hacia temperaturas más altas descrito para el escenario térmico constante fue acompañado por la reducción del ITT en la temperatura de aclimatación más alta en comparación con la más baja. Pese a ello, cabe notar que la disminución en el valor del ITT no conservó una tendencia progresiva a lo largo de la serie de temperaturas de aclimatación en ninguna de las dos especies. Para *O. maya*, el ITT fue máximo a 26 °C, siendo este valor 16.56 y 26.00 % mayor que para los tratamientos a 22 °C a y 30 °C, respectivamente. Para *C. sapidus*, el ITT fue máximo a 29 °C, de manera que el valor calculado superó en un 7.83 y 8.28 % a aquellos relativos a los tratamientos a 25 y 32 °C. A partir de esto, cabe destacar que a 26 °C, *O. maya* se encuentra en una condición térmica que minimiza el estrés y promueve un mantenimiento adecuado de la homeostasis (Noyola, *et al.* 2013). Así mismo, pese a que para *C. sapidus* no se cuenta con el valor del ITT específico a 30 °C, es notable que al registrar el valor máximo de este parámetro a 29 °C (la temperatura de aclimatación más cercana al *preferendum* final de la especie), esto soporta la idea de que el óptimo térmico es de esa magnitud. Según la literatura, la posición y amplitud de la tolerancia térmica que comprende las zonas del óptimo y el *pejus* entre las TC, es flexible dentro de ciertos límites y puede modificarse por adaptación, aclimatación y/o aclimatización (Sokolova *et al.*, 2012). Por lo tanto, la ampliación del ITT cuando los animales son aclimatados a temperaturas ambientales dentro del intervalo óptimo estaría asociada a una menor sensibilidad a la temperatura, inducida por el adecuado estado fisiológico en el que se encuentran.

Otro indicador calculado a partir de las TC obtenidas para los pulpos y las jaibas sometidos a los tratamientos térmicos constantes fue el área de tolerancia térmica. El área obtenida para *O. maya* fue considerablemente menor que el de *C. sapidus*. Con base en esto, es posible corroborar que *O. maya* presenta un nivel medio de euritermalidad, lo que implica que, para ser una especie tropical, es particularmente sensible a las altas temperaturas (Noyola, *et al.*, 2015). En contraste, este parámetro medido en *C. sapidus* evidencia un alto grado de euritermalidad. De hecho, el valor registrado para la jaiba fue mayor que el reportado por otros investigadores en crustáceos de ambientes templados y tropicales (e.g. *Macrobrachium rosenbergii*: 310 °C², Díaz Herrera *et al.*, 1998; *Portunus pelagicus*: 272.5 °C², Qari y Aljarari, 2014; *Hemigrapsus crenulatus*: 281 °C², Cumillaf *et al.*, 2016; *Libinia dubia*: 304 °C², Noyola, 2015). Una tolerancia térmica de tal magnitud soporta la

capacidad de *C. sapidus* para migrar hacia latitudes altas en respuesta al escenario de calentamiento en búsqueda de mejores condiciones ambientales (Deutsch *et al.*, 2008)

Aclimatación en régimen fluctuante

Al considerar los resultados generados para los tratamientos térmicos fluctuantes en ambas especies, se observó que la exposición a regímenes de temperatura cíclicos ocasionó diferentes respuestas en cada una.

En los juveniles de *O. maya*, la aclimatación a la fluctuación de 22 a 26 °C provocó que la TCMax aumentara de 2.91 °C respecto al valor medido por Noyola *et al.* (2013) a 22 °C. Sin embargo, el valor reportado por estos investigadores para el tratamiento constante a 26 °C es más elevado que el de la fluctuación cotidiana de 22 a 26 °C (-1.66 °C). Esto indicó que, a pesar de que la fluctuación de 22 a 26 °C incluyó las temperaturas definidas como el intervalo óptimo de la especie, la exposición de los juveniles de pulpo a una condición térmica inestable, no promovió una mayor tolerancia a las temperaturas altas. Otros trabajos han encontrado resultados que describen el mismo patrón: Peng *et al.* (2014) reportó que la TCMax del pez *Parabramis pekinensis* aclimatado a un tratamiento fluctuante de 20 a 25 °C registró un valor promedio mayor al del tratamiento constante a 20 °C, y menor al del tratamiento constante a 25 °C. Por el contrario, la fluctuación de 22 a 30 °C causó un aumento significativo en la TCMax frente a los tratamientos constantes a 22 y a 30 °C, así como los otros reportados por Noyola *et al.* (2013). Esto coincide con el comportamiento esperado en una especie como *O. maya*, que es relativamente sensible a las variaciones de temperatura con poca plasticidad fenotípica. Bajo el escenario fluctuante, la exposición aguda (1 a 2 h) a las altas temperaturas puede incrementar la tolerancia (Angilletta, 2009). La razón, es que en ciertos casos un *shock* térmico de esa magnitud induce la producción de proteínas especializadas (HSPs), que actúan como chaperonas y protegen a las proteínas relevantes, optimizando la tolerancia hacia el límite superior y la sobrevivencia durante la exposición subsecuente a altas temperaturas (Kregel, 2002). En ese sentido, el aumento pronunciado de la TCMax en la fluctuación de 22 a 30 °C pudo responder al despliegue de mecanismos compensatorios de esa naturaleza ante la exposición aguda y repetida a temperaturas consideradas fuera del intervalo de máximo desempeño fisiológico para *O. maya*. No obstante, a juzgar por el ITT calculado para este tratamiento, tal comportamiento no implicó la ampliación de la tolerancia térmica sobre el tratamiento constante a 26 °C. Es decir, al menos en términos del ITT, existen argumentos que llevan a inferir que el escenario térmico constante es más favorable para los juveniles de pulpo.

En el caso de *C. sapidus*, los valores de la TCM_{max} fueron similares a los registrados para los tratamientos térmicos constantes a 29 y 34 °C, de manera que la curva obtenida para esta variable de respuesta adquirió una forma de meseta. Esto podría deberse a que la plasticidad fenotípica de las TC es limitada. De acuerdo con Gillooly *et al.*, 2001, existe un intervalo de temperaturas “biológicamente relevante” en el que comúnmente funcionan los organismos (sin considerar a los extremófilos) en el medio natural, definido de los 0 a los 40 °C. Cerca de los 0 °C las reacciones metabólicas cesan como consecuencia del congelamiento del agua, y cerca o ligeramente por encima de los 40 °C, las tasas de las reacciones metabólicas disminuyen por el aumento en la influencia del catabolismo. En el presente estudio, las jaibas exhibieron TCM_{max} considerablemente altas, incluso tras ser aclimatadas al régimen fluctuante de 25 a 29 °C, de manera que la exposición al régimen fluctuante que incluye temperaturas altas (25 a 34 °C) no promovió la capacidad de exhibir TCM_{max} cada vez mayores por las limitaciones biológicas y fisiológicas asociadas al límite impuesto por los 40 °C.

En contraste, la TCM_{min} promedio de *C. sapidus* disminuyó en ambos regímenes fluctuantes respecto a las condiciones térmicas constantes, lo que produjo una ampliación de la tolerancia térmica, reflejada en los mayores valores del ITT.

Sobrevivencia y crecimiento

En general, los cefalópodos exhiben una alta plasticidad en términos del crecimiento, tanto a nivel interespecífico, como poblacional e individual. Sin embargo, estudios llevados a cabo con animales mantenidos en cautiverio señalan que parte de la variabilidad observada responde a ciertos factores abióticos. La temperatura ambiental ha sido catalogada como aquel factor que influencia en mayor medida la tasa de crecimiento si la disponibilidad de alimento no es limitada, principalmente durante la etapa juvenil, cuando gran parte de la energía está disponible para el aumento de la biomasa (Semmens *et al.*, 2004). Esta relación se ha observado en diferentes especies del género *Octopus* a través de experimentos en laboratorio con condiciones controladas (e.g. Wood y O’Dor, 2000, Segawa y Nomoto, 2002). En el caso de *O. maya*, Noyola *et al.* (2013) reportó el mayor crecimiento en organismos juveniles aclimatados a 18 °C frente a aquellos mantenidos a 30 °C durante 20 días (TCE 128 % mayor en aclimatación a 18 °C respecto de la aclimatación a 30 °C). En el presente estudio, el tratamiento constante a 30 °C provocó la mayor tasa de crecimiento respecto al resto de los tratamientos implementados (TCE 87 % mayor en aclimatación a 30 °C respecto de la aclimatación al régimen fluctuante de 22 a 26 °C). La razón por la que estos resultados son

aparentemente contrastantes, estaría relacionada con el tiempo de exposición a una condición térmica determinada.

De acuerdo con los principios del efecto Forsythe (Forsythe, 1993), los cefalópodos que eclosionan e inician su primera fase de crecimiento estando expuestos a temperaturas altas crecerán más rápido que aquellos expuestos a temperaturas menores. Es posible que una vez alcanzado el mes de exposición al régimen térmico constante a 30 °C, los pulpos exhibieran su máximo potencial para transformar de manera más eficiente la energía en biomasa. Pese a ello, las tasas de crecimiento altas no pueden ser mantenidas durante periodos de exposición prolongados a condiciones térmicas superiores al intervalo óptimo de la especie; el desempeño fisiológico disminuye a un ritmo relativamente rápido conforme aumenta el estrés inducido por la temperatura (Kingsolver *et al.*, 2015). Dos mecanismos podrían provocar estos efectos térmicos sobre el crecimiento que dependen del tiempo. En primer lugar, la exposición a las altas temperaturas puede desencadenar la producción de HSP y otras respuestas ante el estrés. Estas proteínas tienen la capacidad de incrementar la sobrevivencia en respuesta a shocks térmicos subsecuentes, pero la exposición crónica a temperaturas altas y los niveles elevados de ese tipo de proteínas puede afectar negativamente al desarrollo. En concentraciones adecuadas para el correcto funcionamiento del ensamblaje celular, las proteínas de shock térmico actúan como chaperonas moleculares de las proteínas no nativas expresadas por efecto de la temperatura en situaciones desfavorables. Sin embargo, en concentraciones que superan a las fisiológicamente aceptables, estas proteínas pierden su función, se acumulan y afectan la localización de las moléculas perjudiciales dentro de la célula, lo que disminuye el potencial de recuperación (Kingsolver *et al.*, 2015). En segunda instancia, la dependencia entre la temperatura y el tiempo parece surgir cuando hay diferencias en la sensibilidad o vulnerabilidad térmica entre los distintos procesos (e.g. tasa de ingestión, desintegración de las proteínas ingeridas, excreción, metabolismo) que integran al crecimiento. Como consecuencia, diferentes procesos pueden limitar la tasa de crecimiento a diferentes temperaturas (Kingsolver y Woods, 1997). Todo esto permite inferir que a 30 °C, de prolongarse el periodo de aclimatación, se evidenciaría una tendencia desfavorable respecto al crecimiento.

Con respecto a los regímenes fluctuantes, estos también generaron un impacto importante en el crecimiento y la sobrevivencia de los juveniles de *O. maya*. La fluctuación de 22 a 26 °C produjo la menor sobrevivencia y la menor tasa de crecimiento promedio (junto al tratamiento constante a 22 °C), mientras que el régimen térmico de 22 a 30 °C provocó una tasa de crecimiento promedio alta, superada únicamente por el tratamiento constante a 30 °C. De acuerdo con los resultados obtenidos por Kingsolver y Woods (2016) en insectos empleados como especies modelo de la biología térmica

de los ectotermos, el efecto general de la exposición a condiciones térmicas fluctuantes depende del periodo de permanencia en cada fase del ciclo. Debido a que los pulpos aclimatados al régimen fluctuante de 22 a 30 °C permanecieron durante cuatro horas diarias al límite mayor de ese intervalo térmico, es posible que los mecanismos fisiológicos que promovieron un rápido crecimiento a 30 °C en régimen constante también actuaran bajo este escenario. No obstante, como se planteó anteriormente, es probable que los costos energéticos y el estrés fisiológico asociado a mantener un metabolismo elevado a través un ciclo de variación térmica diaria de tal magnitud, puedan llegar a reducir a partir de cierto momento el desarrollo de los pulpos.

En cuanto a los resultados observados para *C. sapidus* en términos de la sobrevivencia, es interesante notar que el mayor porcentaje correspondió al tratamiento térmico a 29 °C, temperatura de aclimatación que resultó ser la más cercana al valor del *preferendum* final calculado para la especie. En general, la sobrevivencia fue considerablemente alta con valores sobre el 70 %, a excepción del tratamiento térmico constante a 25 °C. Esto soporta los resultados obtenidos para las TC, que reflejaron la tendencia de las jaibas a mostrar afinidad por las temperaturas altas. Contrario a lo que ocurrió con *O. maya*, el régimen fluctuante que abarcó el intervalo de temperaturas de menor amplitud (25 a 29 °C) provocó un mayor porcentaje de sobrevivencia respecto al más amplio (25 a 34 °C). Con base en los hallazgos de Kingsolver y Woods (2016), se puede inferir que la exposición de las jaibas a temperaturas altas en régimen fluctuante indujo estrés térmico dependiente del tiempo.

Metabolismo energético

Condición de rutina

La temperatura afectó la tasa metabólica de rutina tanto en *O. maya* como en *C. sapidus*. En el caso de los pulpos se obtuvo el menor consumo de oxígeno en los animales mantenidos en el tratamiento térmico constante a 22 °C. Las evidencias experimentales señalan que valores altos de temperaturas corporales, provocadas por temperaturas ambientales desfavorables, producen un incremento en la tasa metabólica y la demanda de oxígeno, y tienen un impacto potencialmente negativo en el estado de salud de los organismos ectotermos (Angilletta *et al.*, 2002; Díaz *et al.*, 2007; Pörtner, 2010). Esto explica por qué la aclimatación al tratamiento constante a 30 °C provocó un aumento considerable en el consumo de oxígeno promedio respecto al tratamiento a 22 °C, reflejado en un valor de Q_{10} mayor a 3, que sugiere la ausencia de compensación o control sobre la actividad enzimática que participa en el metabolismo (Schmidt-Nielsen, 1975). Sin embargo, al considerar también el consumo de oxígeno medido durante los periodos de estabilidad térmica en cada régimen

fluctuante, se observa cómo el metabolismo de rutina fue alto incluso en los momentos en que los pulpos estuvieron expuestos a temperaturas dentro del intervalo óptimo, como es el caso de 22 y 26 °C. De hecho, los valores de Q_{10} que oscilaron de 0 a 2 para los intervalos estables a 22 °C y 30 °C durante los regímenes fluctuantes, sugieren que el efecto de la temperatura sobre el metabolismo fue equiparable pese a que hay una diferencia de 8 °C entre las dos temperaturas de exposición. Esto podría estar ligado con una compensación inmediata en pro de mantener el funcionamiento fisiológico en niveles benéficos a lo largo del intervalo térmico abarcado por cada fluctuación, tal y como ha sido reportado para algunas especies de peces. Dicha compensación es posible debido a la cinética de procesos macromoleculares específicos desplegados para posibilitar el transporte de oxígeno y prolongar un buen desempeño conforme aumenta la temperatura ambiental (Hazel y Prosser, 1974).

En el caso de las jaibas, el menor consumo de oxígeno también ocurrió en la menor temperatura de exposición (25 °C), no obstante, fue el periodo estable a esa temperatura dentro de la fluctuación de 25 a 29 °C el que provocó esta condición metabólica. Por otro lado, al considerar los valores del Q_{10} en las jaibas aclimatadas a temperaturas constantes, se evidenció que el efecto de la temperatura fue más pronunciado en el intervalo de 29 a 34 °C respecto al intervalo de 25 a 29 °C. Sin embargo, la magnitud de este índice en ambos intervalos sugiere que los animales fueron capaces de regular la tasa metabólica a lo largo de un intervalo que implica el despliegue de mecanismos compensatorios. Esto soporta la aseveración de que, al menos en ambientes tropicales como la PY, *C. sapidus* es tolerante a las altas temperaturas como consecuencia de la especialización térmica derivada de su desarrollo en condiciones considerablemente estables (Buckley y Huey, 2016). Adicionalmente, como se describió anteriormente en *O. maya*, los individuos de *C. sapidus* registraron tasas metabólicas similares en la mayoría de tratamientos constantes y periodos térmicos estables dentro de los regímenes fluctuantes, pero es importante advertir que hubo diferencias en la dispersión de los datos entre regímenes térmicos, lo que muestra la falta de uniformidad en la respuesta de los organismos.

Potencial metabólico para actividad (PMA) y estrategias bioquímicas

La magnitud de la temperatura y el régimen de aclimatación afectó de manera distinta a *O. maya* y *C. sapidus* en términos del PMA. En los pulpos, el tratamiento constante a 22 °C y el régimen fluctuante de 22 a 26 °C provocaron los mayores CAM absolutos, mientras que el menor valor se obtuvo en los organismos aclimatados a 30 °C en régimen constante. Este patrón resultó ser inverso al descrito anteriormente para el crecimiento y la sobrevivencia, pero coincidió con la preferencia térmica promedio de los organismos expuestos al conjunto de temperaturas de aclimatación (22.41

± 3.56 °C) y el *preferendum* final de la especie (23.4 °C, Noyola *et al.*, 2013). En ese sentido se infiere que, la exposición durante 30 días a temperaturas dentro del intervalo óptimo incrementa el potencial energético, pero este no se traduce en la producción de las mayores tasas de crecimiento. Un comportamiento similar ha sido reportado por otros investigadores en especies ectotermas. Grans *et al.*, (2014) encontraron que la falta de correlación entre el PMA y el crecimiento del pez *Hippoglossus hippoglossus* respondió a que, contrario a lo estipulado por la hipótesis OCLTT (Pörtner, 2001; Pörtner, 2002; Pörtner, 2010), el suministro de oxígeno no limitó el desempeño global y el *fitness* de los animales, ya que el PMA no disminuyó en temperaturas superiores al intervalo óptimo. Sin embargo, las evidencias arrojadas por el presente estudio no soportan que la razón detrás de la no coincidencia entre el PMA y el crecimiento de *O. maya* sea la misma, puesto que sí fue posible observar la disminución del CAM a 30 °C y en el régimen fluctuante de 22 a 30 °C.

En las jaidas, el PMA mostró una tendencia como la descrita por Gräns *et al.* (2014), en la que este no declina en los organismos aclimatados a las altas temperaturas constantes. No obstante, es interesante notar cómo el aumento progresivo del PMA conforme la temperatura es mayor está relacionado con la disminución en la TMR, contrario al patrón típico mencionado en la literatura, que implica una curva exponencial. De esa manera, el PMA absoluto fue mayor en las jaidas mantenidas en el tratamiento térmico constante a 34 °C. Esta temperatura supera en 3.7 °C al valor del *preferendum* final calculado para *C. sapidus*, y en 5.01 °C al valor promedio de la preferencia teniendo en cuenta todos los tratamientos térmicos. Un resultado similar fue reportado por Rodríguez-Fuentes *et al.* (2017) para la langosta *Panulirus argus*, cuyo PMA fue máximo a una temperatura de aclimatación 5.5 °C sobre el valor promedio de la preferencia térmica. Al considerar los regímenes fluctuantes, se resalta que la fluctuación de 25 a 34 °C provocó un PMA absoluto mayor, equiparable al obtenido en el tratamiento térmico constante a 29 °C. Esto se consolida como un argumento más para inferir que *C. sapidus* tolera las temperaturas altas y exhibe un mejor desempeño fisiológico cuando la temperatura ambiental no se mantiene estática.

La temperatura que provoca la actividad metabólica alta o baja también puede evaluarse a través del Q_{10} , permitiendo profundizar en cómo la temperatura ambiental modula la actividad de las enzimas metabólicas y los costos energéticos del estrés térmico (Halsey *et al.*, 2015; Rodríguez-Fuentes *et al.* 2017). Tanto en *O. maya* como en *C. sapidus* los mayores valores del PMA estuvieron asociados a los valores de Q_{10} más altos. Esto se podría explicar por un incremento de la proporción de enzimas que han alcanzado su energía de activación acelerando las reacciones bioquímicas involucradas en la producción de energía mitocondrial, haciendo posible una mayor actividad muscular (Rodríguez-Fuentes *et al.* 2017).

En la TMR, los pulpos que mostraron una mayor movilización de nutrientes (metabolitos) fueron aquellos mantenidos en el régimen fluctuante de 22 a 26 °C y en el tratamiento térmico constante a 30 °C, con los valores de IBR, asociados en el caso del tratamiento a 30 °C principalmente al mayor nivel de lactato, que estaría indicando estrés térmico. Este pico pudo responder a la demanda energética de los organismos a tal temperatura para mantener la homeostasis (Rodríguez-Fuentes *et al.* 2017). Mientras tanto, la TMM provocó una mayor movilización de nutrientes, y por ende un mayor IBR, en los pulpos expuestos al régimen fluctuante de 22 a 30 °C. Sin embargo, en este caso no se detectaron concentraciones relevantes de lactato, posiblemente porque la exposición repetida de los animales a temperaturas altas les permitió mantener de manera más adecuada el metabolismo aeróbico durante la inducción de la máxima actividad.

Con respecto a las jaibas, llama la atención los altos niveles de colesterol tanto en la TMR como en la TMM en los animales aclimatados al régimen fluctuante de 25 a 34 °C. La movilización de este metabolito en la hemolinfa sugiere el incremento en la producción de la hormona de la muda, mediante la síntesis de β -estradiol (Shinand Chin, 1994). Esto a su vez indicaría que bajo esta condición térmica ha de ocurrir el menor crecimiento como consecuencia de la incapacidad de mantener reservas energéticas suficientes. No obstante, la muda no fue considerada en *C. sapidus* durante el presente estudio.

Consideraciones finales y perspectiva frente al cambio climático

Las distintas respuestas fisiológicas evaluadas en el presente estudio fueron medidas en tiempos de exposición agudos (TC, TMR y TMM), cortos (preferencia y consumo de oxígeno de rutina) y prolongados (crecimiento y sobrevivencia), de manera que cada una arrojó información sobre los mecanismos fisiológicos que operan en distintas escalas temporales y que modelan la biología térmica de *O. maya* y *C. sapidus*. Estos resultados, si bien provienen de la aclimatación a condiciones constantes y regímenes fluctuantes térmicos artificiales en laboratorio, exploran las capacidades térmicas de las especies y permiten inferir su vulnerabilidad ante el escenario del cambio climático.

El Panel Intergubernamental del Cambio Climático – IPCC – (2013) predice que las olas de calor y las fluctuaciones térmicas incrementarán en frecuencia, duración, intensidad y cobertura espacio-temporal a nivel global. Así mismo, los modelos recientes estiman un incremento del 0.2 °C en la temperatura por década en los próximos 20 años, además del aumento de 1.8 a 4 °C para el año 2100 (IPCC, 2007; Trenberth *et al.* 2007). Para el caso particular de la plataforma continental adyacente a la PY, en un escenario de incremento térmico de 2 °C, es de esperarse el cambio en la estructura de la comunidad de la que hacen parte los pulpos y las jaibas (Figura 22). A juzgar por la

preferencia térmica de *O. maya*, que la hace vulnerable a las altas temperaturas, es posible que se desplace en búsqueda de regiones frías en la plataforma. Mientras tanto la, preferencia de *C. sapidus* por temperaturas mayores sugiere que en un ambiente térmicamente modificado según las proyecciones, su vulnerabilidad es reducida. Tal panorama permite inferir, junto con los resultados obtenidos por Noyola *et al.* (2013) para otras especies presa de *O. maya*, que es poco probable que la disponibilidad de alimento amenace la distribución y la abundancia de los pulpos, esto en virtud de la sucesión de presas durante el año y la afinidad de algunas de ellas, como *C. sapidus*, por las altas temperaturas. Es más probable que la condición impuesta por el aumento de la temperatura a corto, mediano y largo plazo, tenga el mayor potencial limitante. Sin embargo, es importante considerar que si bien *C. sapidus* cuenta con mecanismos adquiridos durante su historia térmica que le permiten ser exitosa en una amplia gama de ambientes, está sujeta a otros factores que comprometen su abundancia, tales como la presión pesquera.

El presente trabajo se basó en las respuestas comportamentales y fisiológicas medidas principalmente en la escala del organismo. Para comprender con mayor detalle los procesos involucrados en la tolerancia térmica y la plasticidad fenotípica de los juveniles de pulpo y las jaibas adultas, así como la manera en la que se activan los mecanismos compensatorios, es relevante estudiar las respuestas que ocurren en la escala celular ante la exposición a la temperatura. En ese sentido, los resultados obtenidos resaltan la importancia de evaluar indicadores del sistema redox.

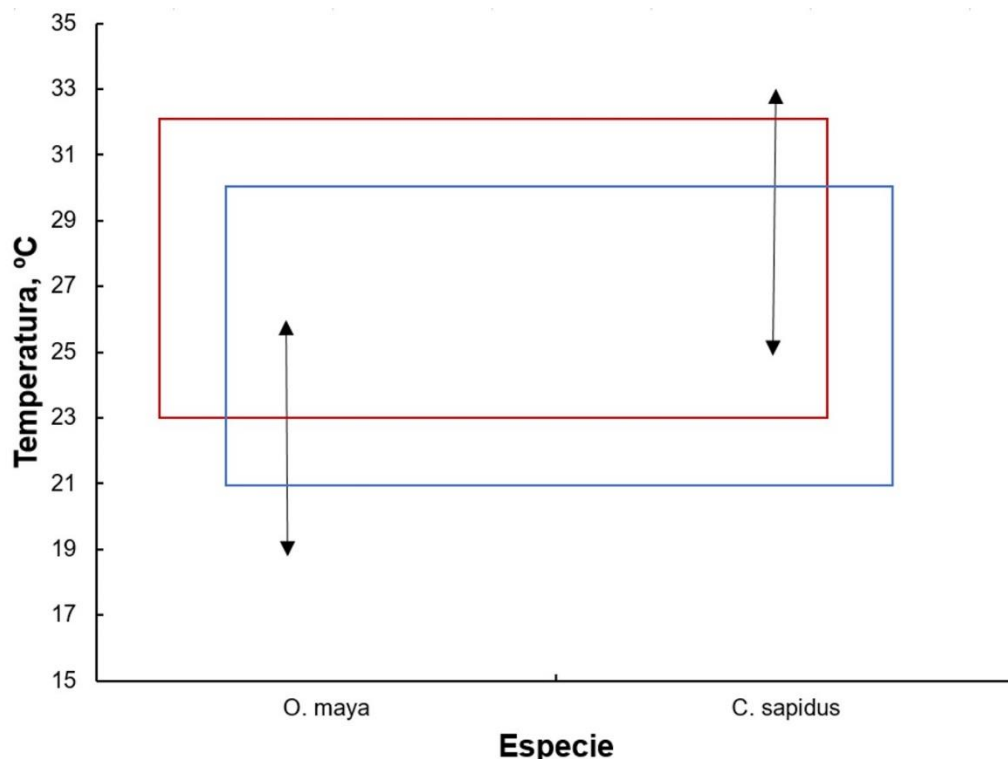


Figura 22. Amplitud del nicho fundamental de *Octopus maya* y *Callinectes sapidus* (flechas negras) en contraste con el intervalo térmico que caracteriza actualmente a la PY (recuadro azul) entre los 0 y 50 m de profundidad de acuerdo con la NOAA (2017), y la proyección del IPCC (2013) que describe el aumento en 2 °C de estas temperaturas.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Anderson, J.L., Albergotti, L., Ellebracht, B., Huey, R.B., Phillips, P.C., 2011. Does thermoregulatory behavior maximize reproductive fitness of natural isolates of *Caenorhabditis elegans*? *BMC Evol. Biol.* 11, 157. doi:10.1186/1471-2148-11-157
- Angeles-Gonzalez, L.E., Calva, R., Santos-Valencia, J., Avila-Poveda, O.H., Olivares, A., Diaz, F., Rosas, C., 2017. Temperature modulates spatio-temporal variability of the functional reproductive maturation of *Octopus maya* (Cephalopoda) on the shelf of the Yucatan Peninsula, Mexico. *J. Molluscan Stud.* 83, 280–288. doi:10.1093/mollus/eyx013
- Angilletta Jr., M.J., 2009. *Thermal Adaptation*. Oxford University Press. doi:10.1093/acprof:oso/9780198570875.001.1
- Angilletta Jr., M.J., Bennett, A.F., Guderley, H., Navas, C.A., Seebacher, F., Wilson, R.S., 2006. Coadaptation: A Unifying Principle in Evolutionary Thermal Biology. *Physiol. Biochem. Zool.* 79, 282–294. doi:10.1086/499990
- Angilletta Jr, M.J., Niewiarowski, P.H., Navas, C.A., Paulo, ao, 2002. The evolution of thermal physiology in ectotherms. *J. Therm. Biol.* 27, 249–268.
- Avila-Poveda, O.H., Koueta, N., Benítez-Villalobos, F., Santos-Valencia, J., Rosas, C., 2016. Reproductive traits of *Octopus maya* (Cephalopoda: Octopoda) with implications for fisheries management. *Molluscan Res.* 36, 29–44. doi:10.1080/13235818.2015.1072912
- Badjeck, M.-C., Allison, E.H., Halls, A.S., Dulvy, N.K. 2010. Impacts of climate variability and change on fishery-based livelihoods. *Mar. Policy* 34, 375–383. doi:10.1016/J.MARPOL.2009.08.007
- Bauer, L.J., Miller, T.J., 2006. Title of Winter mortality of the blue crab (*Callinectes sapidus*) in the Chesapeake bay.
- Begon, M., Townsend, C.R., Harper, J.L., 2006. *Ecology : from individuals to ecosystems*. Blackwell Pub.
- Blouin-Demers, G., Weatherhead, P.J., 2001. Thermal Ecology of Black Rat Snakes (*Elaphe obsoleta*) in a Thermally Challenging Environment. *Ecology* 82, 3025–3043. doi:10.1890/0012-9658(2001)082[3025:TEOBRS]2.0.CO;2
- Buckley, L.B., Huey, R.B., 2016. How Extreme Temperatures Impact Organisms and the Evolution of their Thermal Tolerance. *Integr. Comp. Biol.* 56, 98–109. doi:10.1093/icb/icw004
- Caamal-Monsreal, C., Uriarte, I., Farias, A., Díaz, F., Sánchez, A., Re, D., Rosas, C. 2016. Effects of temperature on embryo development and metabolism of *O. maya*. *Aquaculture* 451, 156–162. doi:10.1016/j.aquaculture.2015.09.011
- Celis-Sánchez, J.A., Estrella-Canto, A.D.J., Poot-López, G.R., González-Salas, C., López-Rocha, J.A., 2014. Abundancia estacional de crustáceos asociados a la captura artesanal de jaiba azul (&i>Callinectes sapidus&i>) en Sisal, Yucatán, México. *Rev. Ciencias Mar. y Costeras* 6. doi:10.15359/revmar.6.5
- Claësson, D., Wang, T., Malte, H., 2016. Maximal oxygen consumption increases with temperature in the European eel (*Anguilla anguilla*) through increased heart rate and arteriovenous extraction. *Conserv. Physiol.* 4, cow027. doi:10.1093/conphys/cow027
- Clark, T.D., Jeffries, K.M., Hinch, S.G., Farrell, A.P., s/f. Exceptional aerobic scope and cardiovascular

- performance of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) may underlie resilience in a warming climate. doi:10.1242/jeb.060517
- Clark, T.D., Sandblom, E., Jutfelt, F., s/f. Aerobic scope measurements of fishes in an era of climate change: respirometry, relevance and recommendations. doi:10.1242/jeb.084251
- Costlow, J.D., Bookhout, C.G., 1959. The larval development of *Callinectes sapidus* Rathbun reared in the laboratory. *biol. bull.* 116, 373–396. doi:10.2307/1538947
- Cumillaf, J.P., Blanc, J., Paschke, K., Gebauer, P., Díaz, F., Re, D., Chimal, M.E., Vásquez, J., Rosas, C., 2016. Thermal biology of the sub-polar-temperate estuarine crab *Hemigrapsus crenulatus* (Crustacea: Decapoda: Varunidae). *Biol. Open* 5, 220–8. doi:10.1242/bio.013516
- Deutsch, C.A., Tewksbury, J.J., Huey, R.B., Sheldon, K.S., Ghalambor, C.K., Haak, D.C., Martin, P.R., 2008. Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 105, 6668–6672. doi:10.1073/pnas.0709472105
- Díaz Herrera, F., Sierra Uribe, E., Fernando Bückle Ramirez, L., Garrido Mora, A., s/f. Critical thermal maxima and minima of *Macrobrachium rosenbergii* (Decapoda: Palaemonidae).
- Eliason, E.J., Clark, T.D., Hague, M.J., Hanson, L.M., Gallagher, Z.S., Jeffries, K.M., Gale, M.K., Patterson, D.A., Hinch, S.G., Farrell, A.P., 2011. Differences in Thermal Tolerance Among Sockeye Salmon Populations. *Science* (80-). doi:10.1126/science.1198767
- Enriquez, C., Mariño-Tapia, I., Jeronimo, G., Capurro-Filigrasso, L., 2013. Thermohaline processes in a tropical coastal zone. doi:10.1016/j.csr.2013.08.018
- Enriquez, C., Mariño-Tapia, I.J., Herrera-Silveira, J.A., 2010. Dispersion in the Yucatan coastal zone: Implications for red tide events. *Cont. Shelf Res.* 30, 127–137. doi:10.1016/j.csr.2009.10.005
- Ern, R., Huong, D.T.T., Phuong, N.T., Madsen, P.T., Wang, T., Bayley, M., 2015. Some like it hot: Thermal tolerance and oxygen supply capacity in two eurythermal crustaceans. *Sci. Rep.* 5, 10743. doi:10.1038/srep10743
- Ern, R., Huong, D.T.T., Phuong, N.T., Wang, T., Bayley, M., 2014. Oxygen delivery does not limit thermal tolerance in a tropical eurythermal crustacean. *J. Exp. Biol.* 217, 809–814. doi:10.1242/jeb.094169
- Farrell, A.P., s/f. Tribute to P. L. Lutz: a message from the heart – why hypoxic bradycardia in fishes? doi:10.1242/jeb.02781
- Frederich, M., Pörtner, H.O., 2000. Oxygen limitation of thermal tolerance defined by cardiac and ventilatory performance in spider crab, *Maja squinado*. *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.* 279, R1531-8.
- Ghalambor, C.K., Huey, R.B., Martin, P.R., Tewksbury, J.J., Wang, G., s/f. Are mountain passes higher in the tropics? Janzen's hypothesis revisited. doi:10.1093/icb/icj003
- Gilchrist, G.W., s/f. Specialists and Generalists in Changing Environments. I. Fitness Landscapes of Thermal Sensitivity. *Am. Nat.* doi:10.2307/2463060
- 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* (80-). 293, 2248–2251. doi:10.1126/science.1061967
- Grans, A., Jutfelt, F., Sandblom, E., Jonsson, E., Wiklander, K., Seth, H., Olsson, C., Dupont, S., Ortega-Martinez, O., Einarsdottir, I., Björnsson, B.T., Sundell, K., Axelsson, M., 2014. Aerobic scope fails to explain the detrimental effects on growth resulting from warming and elevated CO₂

- in Atlantic halibut. *J. Exp. Biol.* 217, 711–717. doi:10.1242/jeb.096743
- Gvoždík, L., Kristín, P., 2017. Economic thermoregulatory response explains mismatch between thermal physiology and behaviour in newts. *J. Exp. Biol.* 220, 1106–1111. doi:10.1242/jeb.145573
- H., P., 2001. Climate change and temperature-dependent biogeography: oxygen limitation of thermal tolerance in animals. *Naturwissenschaften* 88, 137–146. doi:10.1007/s001140100216
- Halliday, W.D., Thomas, A.S., Blouin-Demers, G., 2015. High temperature intensifies negative density dependence of fitness in red flour beetles. *Ecol. Evol.* 5, 1061–7. doi:10.1002/ece3.1402
- Halsey, L.G., Matthews, P.G.D., Rezende, E.L., Chauvaud, L., Robson, A.A., 2015. The interactions between temperature and activity levels in driving metabolic rate: theory, with empirical validation from contrasting ectotherms. *Oecologia* 177, 1117–1129. doi:10.1007/s00442-014-3190-5
- Hazel, J.R., Prosser, C.L., 1974. Molecular mechanisms of temperature compensation in poikilotherms. *Physiol. Rev.* 54, 620–77.
- Healy, T.M., Schulte, P.M., 2012. Thermal Acclimation Is Not Necessary to Maintain a Wide Thermal Breadth of Aerobic Scope in the Common Killifish (*Fundulus heteroclitus*). *Physiol. Biochem. Zool.* 85, 107–119. doi:10.1086/664584
- Hernández-Rodríguez, M., Bückle-Ramirez, L.F., 2010. Respuesta de preferencia, tolerancia y resistencia de *Poecilia sphenops* Valenciennes, 1846 (Pisces: Poeciliidae) a fluctuaciones térmicas. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 38, 427–437. doi:10.4067/s0718-560x2010000300007
- Higgins, F.A., Bates, A.E., Lamare, M.D., 2011. Heat tolerance, behavioural temperature selection and temperature-dependent respiration in larval *Octopus huttoni*. *J. Therm. Biol.* 37, 83–88. doi:10.1016/j.jtherbio.2011.11.004
- Hochachka, P.W., Somero, G.N., 2002. Biochemical adaptation: mechanism and process in physiological evolution. Oxford University Press.
- Holland, J.S.J., 1971. Effects of Temperature and salinity on growth, food conversion, survival and temperature resistance of juvenile blue crabs, *Callinectes sapidus* Rathbun.
- Huey, R.B., Bennett, A.F., 1987. Phylogenetic Studies of Coadaptation: Preferred Temperatures Versus Optimal Performance Temperatures of Lizards. *Evolution* (N. Y.) 41, 1098–1.
- Hutchinson, G.E., s/f. Homage to Santa Rosalia or Why Are There So Many Kinds of Animals? *Am. Nat.* doi:10.2307/2458768
- Johnson, D.S., 2015. The savory swimmer swims north: a northern range extension of the blue crab *Callinectes sapidus*? *J. Crustac. Biol.* 35, 105–110. doi:10.1163/1937240X-00002293
- Juárez, O.E., Galindo-Sánchez, C.E., Díaz, F., Re, D., Sánchez-García, A.M., Camaal-Monsreal, C., Rosas, C., 2015. Is temperature conditioning *Octopus maya* fitness? *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 467, 71–76. doi:10.1016/j.jembe.2015.02.020
- Juárez, O.E., Hau, V., Camaal-Monsreal, C., Galindo-Sánchez, C.E., Díaz, F., Re, D., Rosas, C., 2016. Effect of maternal temperature stress before spawning over the energetic balance of *Octopus maya* juveniles exposed to a gradual temperature change. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 474, 39–45. doi:10.1016/j.jembe.2015.10.002
- Kingsolver, J.G., Maclean, H.J., Goddin, S.B., Augustine, K.E., s/f. Plasticity of upper thermal limits to acute and chronic temperature variation in *Manduca sexta* larvae. doi:10.1242/jeb.138321

- Kingsolver, J.G., Woods, H.A., 2016. Beyond Thermal Performance Curves: Modeling Time-Dependent Effects of Thermal Stress on Ectotherm Growth Rates. *Am. Nat.* 187, 283–294. doi:10.1086/684786
- Kingsolver, J.G., Woods, H.A., s/f. Thermal sensitivity of growth and feeding in *Manduca sexta* caterpillars. *Physiol. Zool.* 70, 631–8.
- Kregel, K.C., 2002. Invited Review: Heat shock proteins: modifying factors in physiological stress responses and acquired thermotolerance. *J. Appl. Physiol.* 92, 2177–2186. doi:10.1152/jappphysiol.01267.2001
- Lacerda, A.L.F., Kersanach, R., Cortinhas, M.C.S., Prata, P.F.S., Dumont, L.F.C., Proietti, M.C., Maggioni, R., D’Incao, F., 2016. High Connectivity among Blue Crab (*Callinectes sapidus*) Populations in the Western South Atlantic. *PLoS One* 11, e0153124. doi:10.1371/journal.pone.0153124
- Lindquist, S., 1980. Varying patterns of protein synthesis in *Drosophila* during heat shock: implications for regulation. *Dev. Biol.* 77, 463–79.
- Lluch-Cota, S.E., Tripp-Valdez, M., Lluch-Cota, D.B., Lluch-Belda, D., Verbesselt, J., 2013. Recent trends in sea surface temperature off Mexico. *Atmósfera* 26, 537–546. doi:10.1016/S0187-6236(13)71094-4
- Lutterschmidt, W.I., Hutchison, V.H., 1997. The critical thermal maximum: history and critique. *Can. J. Zool.* 75, 1561–1574. doi:10.1139/z97-783
- Martin, T.L., Huey, R.B., 2008. Why “Suboptimal” Is Optimal: Jensen’s Inequality and Ectotherm Thermal Preferences. *Am. Nat.* 171, E102–E118. doi:10.1086/527502
- May, M.L., 1979. Insect Thermoregulation. *Annu. Rev. Entomol.* 24, 313–349. doi:10.1146/annurev.en.24.010179.001525
- Mitchell, W.A., Angilletta Jr, M.J., 2009. Thermal games: frequency-dependent models of thermal adaptation. *Funct. Ecol.* 23, 510–520. doi:10.1111/j.1365-2435.2009.01542.
- Moguel, C., Mascaró, M., Ávila-Poveda, O. H., Caamal, C., Sánchez, A., Pascual, C., Rosas, C. 2010. Morphological, physiological, digestive and behavioural changes during post embryonic development of *Octopus maya* (Voss and Solis). *Aquatic Biology*, 9: 35–48.
- Narum, S.R., Campbell, N.R., Meyer, K.A., Miller, M.R., Hardy, R.W., 2013. Thermal adaptation and acclimation of ectotherms from differing aquatic climates. *Mol. Ecol.* 22, 3090–3097. doi:10.1111/mec.12240
- Naya, D.E., Spangenberg, L., Naya, H., Bozinovic, F., 2012. Latitudinal Patterns in Rodent Metabolic Flexibility. *Am. Nat.* June 179.
- Norin, T., Clark, T.D., 2016. Measurement and relevance of maximum metabolic rate in fishes. *J. Fish Biol.* 88, 122–151. doi:10.1111/jfb.12796
- Norin, T., Malte, H., 2011. Repeatability of standard metabolic rate, active metabolic rate and aerobic scope in young brown trout during a period of moderate food availability. *J. Exp. Biol.* 214.
- Noyola, J., Caamal-Monsreal, C., Díaz, F., Re, D., Sánchez, A., Rosas, C., 2013a. Thermopreference, tolerance and metabolic rate of early stages juvenile *Octopus maya* acclimated to different temperatures. *J. Therm. Biol.* 38, 14–19. doi:10.1016/j.jtherbio.2012.09.001
- Noyola, J., Caamal-Monsreal, C., Díaz, F., Re, D., Sánchez, A., Rosas, C., 2013b. Thermopreference,

- tolerance and metabolic rate of early stages juvenile *Octopus maya* acclimated to different temperatures. *J. Therm. Biol.* 38, 14–19. doi:10.1016/j.jtherbio.2012.09.001
- Noyola Regil, J., Mascaro, M., Díaz, F., Denisse Re, A., Sánchez-Zamora, A., Caamal-Monsreal, C., Rosas, C., 2015. Thermal biology of prey (*Melongena corona bispinosa*, *Strombus pugilis*, *Callinectes similis*, *Libinia dubia*) and predators (*Ocyurus chrysurus*, *Centropomus undecimalis*) of *Octopus maya* from the Yucatan Peninsula. *J. Therm. Biol.* 53, 151–161. doi:10.1016/j.jtherbio.2015.11.001
- Paterson, J.E., Blouin-Demers, G., 2017. Do ectotherms partition thermal resources? We still do not know. *Oecologia* 183, 337–345. doi:10.1007/s00442-016-3762-7
- Peng, J., Cao, Z.-D., Fu, S.-J., 2014a. The effects of constant and diel-fluctuating temperature acclimation on the thermal tolerance, swimming capacity, specific dynamic action and growth performance of juvenile Chinese bream. *Comp. Biochem. Physiol. Part A* 176, 32–40. doi:10.1016/j.cbpa.2014.07.005
- Peng, J., Cao, Z.-D., Fu, S.-J., 2014b. The effects of constant and diel-fluctuating temperature acclimation on the thermal tolerance, swimming capacity, specific dynamic action and growth performance of juvenile Chinese bream. *Comp. Biochem. Physiol. Part A Mol. Integr. Physiol.* 176, 32–40. doi:10.1016/j.cbpa.2014.07.005
- Pigliucci, M., Murren, C.J., Schlichting, C.D., 2006. Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation. *J. Exp. Biol.* 209.
- Podrabsky, J.E., Clelen, D., Crawshaw, L.I., 2008. Temperature preference and reproductive fitness of the annual killifish *Austrofundulus limnaeus* exposed to constant and fluctuating temperatures. *J. Comp. Physiol. A* 194, 385–393. doi:10.1007/s00359-008-0313-7
- Pörtner, H.-O., 2010. Oxygen- and capacity-limitation of thermal tolerance: a matrix for integrating climate-related stressor effects in marine ecosystems. *J. Exp. Biol.* 213.
- Pörtner, H., 2002. Climate variations and the physiological basis of temperature dependent biogeography: systemic to molecular hierarchy of thermal tolerance in animals. *Comp. Biochem. Physiol. Part A Mol. Integr. Physiol.* 132, 739–761. doi:10.1016/S1095-6433(02)00045-4
- Pörtner, H.O., Farrell, A.P., 2008. Physiology and Climate Change. *Science* (80-). 322.
- Portner, H.O., Knust, R., 2007. Climate Change Affects Marine Fishes Through the Oxygen Limitation of Thermal Tolerance. *Science* (80-). 315, 95–97. doi:10.1126/science.1135471
- Pörtner, H.O., Storch, D., Heilmayer, O., 2271. SCIENTIA MARINA Constraints and trade-offs in climate-dependent adaptation: energy budgets and growth in a latitudinal cline*. *SCI. MAR* 69, 271–285.
- Qari, S., Aljarari, R., 2014. The Effect of Season and Acclimation on the Heat and Cold Tolerance of the Red Sea Crab, *Portunus pelagicus*. *Life Sci. J. Life Sci J* 1111.
- Reynolds, W.W., Casterlin, M.E., 1979. Behavioral Thermoregulation and the Final Preferendum Paradigm. *Source Am. Zool. Amer. Zool* 1919, 211–224.
- Roche, D.G., Binning, S.A., Bosiger, Y., Johansen, J.L., Rummer, J.L., 2013. Finding the best estimates of metabolic rates in a coral reef fish. *J. Exp. Biol.* 216, 2103–2110. doi:10.1242/jeb.082925
- Rodríguez-Fuentes, G., Murúa-Castillo, M., Díaz, F., Rosas, C., Caamal-Monsreal, C., Sánchez, A.,

- Paschke, K., Pascual, C., 2017. Ecophysiological biomarkers defining the thermal biology of the Caribbean lobster *Panulirus argus*. *Ecol. Indic.* 78, 192–204. doi:10.1016/j.ecolind.2017.03.011
- Rosas, C., Cooper, E.L., Pascual, C., Brito, R., Gelabert, R., Moreno, T., Miranda, G., Sánchez, A., 2004. Indicators of physiological and immunological status of *Litopenaeus setiferus* wild populations (Crustacea, Penaeidae). *Mar. Biol.* 145, 401–413. doi:10.1007/s00227-004-1321-y
- Sandoz, M., Rogers, R., 1944. The Effect of Environmental Factors on Hatching, Moulting, and Survival of Zoea Larvae of the Blue Crab *Callinectes Sapidus* Rathbun. *Ecology* 25, 216–228. doi:10.2307/1930693
- Schmidt-Nielsen, K., 1975. Scaling in biology: The consequences of size. *J. Exp. Zool.* 194, 287–307. doi:10.1002/jez.1401940120
- Segawa, S., Nomoto, A., s/f. Laboratory growth, feeding, oxygen consumption and ammonia excretion of *Octopus ocellatus*.
- Semmens, J.M., Pecl, G.T., Villanueva, R., Jouffre, D., Sobrino, I., Wood, J.B., Rigby, P.R., 2004. Understanding octopus growth: patterns, variability and physiology. *Mar. Freshw. Res.* 55, 367–377. doi:10.1071/MF03155
- Simons, A.M., 2011. Modes of response to environmental change and the elusive empirical evidence for bet hedging. *Proc. R. Soc. London B Biol. Sci.*
- Sokolova, I.M., Frederich, M., Bagwe, R., Lannig, G., Sukhotin, A.A., 2012. Energy homeostasis as an integrative tool for assessing limits of environmental stress tolerance in aquatic invertebrates. *Mar. Environ. Res.* 79, 1–15. doi:10.1016/j.marenvres.2012.04.003
- Stillman, J.H., 2003. Acclimation Capacity Underlies Susceptibility to Climate Change. *Science* (80-). 301.
- 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. *J. Exp. Biol.* 214.
- Tewksbury, J.J., Huey, R.B., Deutsch, C.A., 2008. Putting the Heat on Tropical Animals. *Science* (80-). 320.
- Trenberth, K.E., 2012. Framing the way to relate climate extremes to climate change. *Clim. Change* 115, 283–290. doi:10.1007/s10584-012-0441-5
- Vinagre, C., Leal, I., Mendonça, V., Madeira, D., Narciso, L., Diniz, M.S., Flores, A.A.V., 2016. Vulnerability to climate warming and acclimation capacity of tropical and temperate coastal organisms. *Ecol. Indic.* 62, 317–327. doi:10.1016/j.ecolind.2015.11.010
- Wood, J.B., O'Dor, R.K., 2000. Do larger cephalopods live longer? Effects of temperature and phylogeny on interspecific comparisons of age and size at maturity. *Mar. Biol.* 136, 91–99. doi:10.1007/s002270050012
- Zuo, W., Moses, M.E., West, G.B., Hou, C., Brown, J.H., 2012. A general model for effects of temperature on ectotherm ontogenetic growth and development. *Proceedings. Biol. Sci.* 279, 1840–6. doi:10.1098/rspb.2011.2000