



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA
METROPOLITANA UNIDAD XOCHIMILCO

DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA
SALUD
DEPARTAMENTO EL HOMBRE Y SU AMBIENTE
LICENCIATURA EN BIOLOGÍA

PARA OBTENER EL GRADO DE LICENCIADA
EN BIOLOGÍA

**Evaluación de los cambios morfológicos y el estado fisiológico
(metabolismo energético) de embriones de pulpo *Octopus maya*
como efecto de la temperatura de aclimatación.**

QUE PRESENTA LA ALUMNA

Sharon Valdez Carbajal

2173066907

M. en C. Claudia Patricia Caamal Monsreal

Ing. David Alberto Martínez Espinosa

México, D.F.

25 de marzo del 2023

RESUMEN

Se proyecta que el calentamiento global, -estimado en un incremento de la temperatura del mar entre 1 a 3 °C para las próximas décadas- comprometerá una gran cantidad de especies marinas a la extinción para el año 2050. Esta elevación en la temperatura de los océanos tendrá consecuencias irreparables en la fisiología, morfología y comportamiento de los organismos, sin embargo, la consecuencia más preocupante y devastadora es que el efecto del estrés térmico sobrepasa las generaciones individuales, por lo tanto, el objetivo de esta investigación fue evaluar los efectos de la temperatura en las características morfológicas y el estado fisiológico de embriones del pulpo *Octopus maya*, procedentes de hembras térmicamente estresadas. Para cumplir con este objetivo, se aclimataron hembras a dos temperaturas por treinta días (24°C y 30°C) y sus embriones fueron incubados a 24, 26 y 30 °C. Los resultados evidenciaron claros efectos deletéreos en los embriones del cefalópodo *Octopus maya*, como tasas respiratorias más bajas (particularmente en los embriones producidos por hembras estresadas térmicamente), tasas de crecimiento más aceleradas, y menor tiempo de desarrollo en los grupos experimentales sometidos a estrés térmico. Estos efectos deletéreos se encontraron derivados de (i) la temperatura de incubación de los embriones, y (ii) por la exposición de sus madres a condiciones de estrés térmico previo al desove, revelando un claro efecto trans-generacional en los embriones, independientemente de la temperatura de incubación. Probablemente, el efecto deletéreo más relevante en este trabajo fue la disminución del metabolismo energético, producido probablemente por la reducción del campo aeróbico, dando como consecuencia la incapacidad de producir energía a altas temperaturas. No obstante, para llegar a la comprensión de los posibles efectos del calentamiento global en los invertebrados marinos, es necesario tomar en cuenta también (i) la capacidad adaptativa de cada especie en un contexto que tome en cuenta una mayor cantidad de variables (*e.g.* comportamiento, fisiología, micro-evolutivas), y (ii) la velocidad en la que se desarrolla el calentamiento global.

Palabras clave: estrés térmico, metabolismo energético, efecto trans-generacional, cefalópodos.

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN.....	5
2. REVISIÓN DE LITERATURA	8
3. OBJETIVOS.....	13
3.1 Objetivo general.....	13
3.2 Objetivos específicos	13
4. METODOLOGÍA	14
4.1 Origen e incubación experimental de los huevos y embriones de pulpo <i>O. maya</i>	14
4.2 Obtención de morfometrías de los embriones de <i>O. maya</i>	16
4.3 Caracterización del desarrollo embrionario de <i>O. maya</i>	17
4.4 Metabolismo energético de los embriones de <i>O. maya</i>	18
4.5 Análisis estadístico	20
5. RESULTADOS	21
5.1 ¿Cuál es el efecto de la temperatura de incubación de los embriones procedentes de hembras de <i>O. maya</i> aclimatadas sin estrés térmico?	21
5.1.1 Velocidad de desarrollo embrionario.	21
5.1.2 Parámetros morfométricos.....	21
5.1.3 Consumo de vitelo.....	23
5.1.4 Tasa respiratoria.....	23
5.2 ¿Cuál es el efecto de la temperatura de incubación de los embriones procedentes de hembras térmicamente estresadas?	24
5.2.1 Velocidad de desarrollo embrionario	24
5.2.2 Parámetros morfométricos.....	24
5.2.3 Consumo de vitelo.....	26
5.2.4 Tasa respiratoria.....	26
5.3. ¿Existe algún efecto de la temperatura de aclimatación materna (estrés térmico/temperatura óptima) sobre los embriones incubados en condiciones óptimas?	27
5.3.1 Velocidad de desarrollo embrionario	27
5.3.2 Parámetros morfométricos.....	27
5.3.3 Consumo de vitelo.....	28
5.3.4 Tasa respiratoria.....	28

5.4 ¿Existe algún efecto de la temperatura de aclimatación materna (estrés térmico/temperatura óptima) sobre los embriones incubados en condiciones de estrés térmico?	31
5.4.1 <i>Velocidad de desarrollo embrionario</i>	31
5.4.2 <i>Parámetros morfométricos</i>	31
5.4.3 <i>Consumo de vitelo</i>	31
5.4.4 <i>Tasa respiratoria</i>	31
6. DISCUSIÓN	34
7. CONCLUSIÓN	42
8. REFERENCIAS	43

1. INTRODUCCIÓN

Durante la 27 Conferencia de las Naciones Unidas sobre el Cambio Climático (COP27) celebrada en el 2022, se señaló que diversos países registraron las temperaturas más altas en los últimos 120 años. Lo anterior estuvo acompañado de incendios forestales, sequías y elevados índices de mortalidad de especies. Los principales ríos del mundo alcanzaron niveles mínimos históricos, y Europa presentó el verano más caluroso en 500 años. China reportó la mayor temperatura de su historia, mientras que las ciudades en Irak fueron los lugares más calurosos de todo el mundo, con temperaturas superiores a los 50°C (UNDP, 2022).

Las olas de calor y las fluctuaciones térmicas se están elevando año con año en frecuencia, duración, intensidad y cobertura espacio-temporal. Esto provoca que la temperatura promedio aumente constantemente tanto en la superficie de la tierra, como en los océanos, ocasionando modificaciones en la precipitación y severidad de los eventos climáticos extremos -como inundaciones y huracanes- e incremento en el nivel del mar (IPCC, 2007; UNDP, 2022).

Se proyecta que el calentamiento global, -estimado en un incremento de la temperatura del mar entre 1 a 3 °C para las próximas décadas- comprometerá al menos al 40% de las especies terrestres y marinas a la extinción para el año 2050 (Lefevre, 2016). Si continúan las trayectorias actuales de emisiones de gases de efecto invernadero, habrá una pérdida catastrófica que reducirá de manera irreversible la biodiversidad de nuestro planeta (Gillooly *et al.*, 2001).

Esta elevación en la temperatura de los océanos tendrá consecuencias irreparables en la fisiología, morfología y comportamiento de los organismos. Como ejemplo, la alteración de la distribución de los organismos provocada por la migración masiva de las especies en busca de condiciones adecuadas, lo que modifica la estructura ecológica de las redes tróficas y el desplazamiento de especies nativas debido a la competencia (Jensen, 2010). Además, si bien, los efectos del calentamiento global tienen consecuencias devastadoras para las sociedades humanas, así como para las especies silvestres, se debe señalar el impacto negativo ocasionado particularmente -pero no limitado- para los ectotermos (organismos que, a partir

de la temperatura del medio ambiente, regulan la de sí mismos; Vinagre *et al.*, 2016) con desarrollo holobentónico.

Ha sido documentado que el aumento de la temperatura provoca alteraciones metabólicas deletéreas en invertebrados marinos, lo que podría conducir a una amplia gama de estas especies hacia la extinción (Gillooly *et al.*, 2001; Lefevre, 2016; Madeira *et al.*, 2016). Esta preocupante predicción se basa en el hecho de que la temperatura ambiental está íntimamente relacionada con la tasa en la que los procesos metabólicos se desarrollan en los organismos ectotermos (Tepler *et al.*, 2011). Bajo estas condiciones, los procesos fisiológicos se aceleran, elevando el metabolismo aeróbico que resulta en una mayor producción de energía; pero también se acompaña de diversos procesos degenerativos, (por ejemplo, el daño por estrés oxidativo; Rodríguez *et al.*, 1994) capaces de incidir negativamente en todas las etapas del ciclo de vida de los individuos, particularmente, en las fases de desarrollo tempranas (Donelson *et al.*, 2016).

En este contexto, se ha documentado que las hembras del cefalópodo *Octopus maya*, una especie endémica de la península de Yucatán, están adaptadas a temperaturas ambientales relativamente bajas (22 a 26 °C; Solís-Ramírez, 1967; Caamal-Monsreal *et al.*, 2016; Ortega-Ramírez 2019; Ramos *et al.*, 2021), que aumentan sus demandas energéticas bajo condiciones de estrés térmico, en detrimento de su reproducción. Por ejemplo, Meza-Buendía *et al.* (2021) documentaron que las hembras de esta especie presentaron menor alcance en su metabolismo térmico y valores elevados tanto de mecanismos de defensa antioxidantes, como de los indicadores de daño oxidativo. Además, mostraron menor fecundidad y una disminución en la producción de embriones. En el caso de los machos, se demostró que las temperaturas superiores a los 28°C generan disfunciones reproductoras capaces de limitar su desempeño y éxito reproductor (López-Galindo *et al.*, 2019). Por otro lado, se ha confirmado que los embriones incubados bajo estas condiciones registran tasas metabólicas aceleradas, incremento de la mortalidad y malformaciones durante su desarrollo (Ramos, 2021; Caamal-Monsreal, 2016; Noyola *et al.*, 2013).

Sin embargo, la consecuencia más preocupante y devastadora del calentamiento global es que el efecto del estrés térmico sobrepasa las generaciones individuales, con importantes costos para la ecología; con ello, para la evolución de los invertebrados marinos (Parmesan,

2006; Uriarte *et al.*, 2012). Adicionalmente, se ha comprobado que la exposición de estas especies al estrés térmico durante sus periodos reproductores resulta en una respuesta transgeneracional exacerbada (Dupont y Pörtner, 2013; Salinas y Munch, 2012), debido a que la temperatura a la cual los padres se aclimatan (proceso por el cual un organismo de adapta fisiológicamente a los cambios de su medio ambiente; Xu *et al.*, 2006) durante la etapa de reproducción, tiene repercusiones en la respuesta adaptativa de la descendencia (Donelson *et al.*, 2016). Por ejemplo, se ha confirmado que los juveniles de *O. maya*, provenientes de hembras estresadas térmicamente, presentaron tasas metabólicas más aceleradas en comparación a los provenientes de hembras sin estrés, lo que afectó significativamente sus tasas de crecimiento (Juárez *et al.*, 2016).

Por lo tanto, predecir la forma en que las poblaciones naturales podrían responder a los cambios en el entorno, teniendo en cuenta el efecto transgeneracional del estrés térmico, es un hito para lograr conocer los efectos completos del calentamiento global (Speakman *et al.*, 2015). Con base en lo anterior, el objetivo de esta investigación fue determinar el efecto transgeneracional en los embriones del cefalópodo *O. maya*. Específicamente, esta investigación se centra en conocer las consecuencias que tiene la exposición de las madres reproductoras a temperaturas elevadas previo y durante el desove, en el desarrollo embrionario (morfología y metabolismo) de sus descendientes.

2. REVISIÓN DE LITERATURA

Las emisiones de gases que crean el efecto invernadero son causadas fundamentalmente por las actividades humanas. Este problema está ocasionando el aumento en la temperatura global; Por ello, los científicos han expresado que las inundaciones, las sequías y las condiciones meteorológicas extremas se van a presentar con mayor frecuencia. (Galindo y Samaniego, 2010)

El aumento de la temperatura de la Tierra provoca que los eventos climáticos extremos como huracanes, terremotos y tsunamis sean más constantes (UNDP, 2022). Sin embargo, existen otros factores que también están involucrados, como la deforestación, la urbanización excesiva y las actividades agrícolas (Payne 2013). En este contexto, se proyecta que las temperaturas oceánicas se elevarán 1°C en este siglo, los modelos recientes estiman un incremento del 0.2 °C por década en los próximos 20 años, además del incremento de 1.8 a 4 °C para el año 2100 (IPCC, 2014). Esto traerá consigo alteraciones en las redes tróficas, invasión de especies y la extinción (Brooks *et al.*, 2009)

Estas predicciones apuntan a que la tasa del calentamiento será menor en las regiones tropicales que en las templadas (IPCC, 2007), las evidencias reportadas para distintos taxa (por ejemplo, los insectos terrestres, anfibios e invertebrados marinos) sugieren que la vulnerabilidad de las especies ectotermias 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) ya que viven en condiciones cercanas a sus límites (Stillman, 2003; Tewksbury *et al.*, 2008; Buckley y Huey, 2016; Vinagre *et al.*, 2016). Al respecto, podemos definir a los ectotermos como organismos incapaces de regular su calor corporal, lo que causa efectos negativos en su metabolismo y generando mayor dificultad para mantener la homeostasis celular. Al no depender del calor corporal generado internamente, pueden reducir la actividad metabólica cuando son sometidos a altas temperaturas (Buckley y Huey, 2016).

La tolerancia de estos organismos depende de la temperatura de aclimatación y de una alta plasticidad fenotípica que facilite la adaptación a nuevos ambientes (Angilletta *et al.*, 2006). Lo anterior trae como consecuencia que estos organismos se estresen, afectando

significativamente la utilización y flujo de energía en los procesos que tienen que llevar a cabo durante su ciclo de vida, ya que hay un efecto directo sobre su metabolismo (Beamish y Triple, 1990; Davis y McEntire, 2009).

La respiración mitocondrial (proceso que proporciona energía para que los organismos puedan realizar sus funciones; Turrens, 2003) es clave para comprender como los factores antes mencionados intervienen en el metabolismo. En el caso de los ectotermos, se ha planteado la hipótesis de que la tolerancia térmica esta correlacionada con la capacidad de las mitocondrias para producir suficiente Adenosín trifosfato (ATP) para que estas puedan responder a las demandas energéticas de estos animales cuando hay una elevación de la temperatura. (Abele *et al.*, 2002). Por ejemplo, estos animales utilizan una mayor proporción de su energía hacia el crecimiento únicamente cuando viven bajo condiciones óptimas, no obstante, si uno o varios factores son modificados, la energía es canalizada hacia otros procesos que toman mayor importancia, como lo es el mantenimiento de las funciones celulares que son esenciales para su sobrevivencia (Martínez-Porchas *et al.*, 2009). Un estudio reciente realizado con el pulpo *O. maya* planteó que las altas temperaturas podrían detener la reproducción de las hembras, debido a la capacidad limitada del corazón para sostener el flujo de oxígeno al cuerpo, afectando así, la producción de energía en el resto de los órganos (Pérez, 2021). Por lo tanto, la disponibilidad de oxígeno está estrechamente relacionada con la temperatura, cuando esta aumenta, su disponibilidad destinada para los procesos metabólicos mitocondriales disminuye (Abele *et al.*, 2007). Además, si la tasa respiratoria aumenta, aumenta la producción de radicales libres o especies reactivas de oxígeno (ERO).

Los radicales libres son producidos como una consecuencia del metabolismo aeróbico fisiológico normal (Turrens, 2003). La mayoría de ellos son generados a nivel mitocondrial (Carvajal, 2019). Por ejemplo, los radicales superóxido ($O_2\cdot$) se forman en los complejos I y III de la cadena de transporte electrónico, mediante una transferencia de electrones al oxígeno molecular. Este radical es el que se produce principalmente y da origen a las demás especies con importancia biológica: peróxido de hidrógeno, radical hidroxilo, radical peroxilo y el oxígeno individual (Mayor, 2010).

El desbalance entre la producción de las ERO y el sistema de defensa antioxidante (mecanismo que tiene como función prevenir la producción de radicales libres y retardar la oxidación de otras moléculas; Montero, 1996) en los sistemas vivos, ocasiona una ruptura de la función celular y daño. Este desequilibrio ocurre por una sobreproducción de ERO y una reducción del mecanismo de defensa antes mencionado (Zielinski y Pörter, 2000). Las acciones que son realizadas contra las ERO son llevadas a cabo por varias enzimas (superóxido dismutasa, catalasa y glutatión peroxidasa) y por compuestos no enzimáticos (como la vitamina E y la transferrina) (Mayor, 2010). Por lo tanto, un balance entre la producción de las especies reactivas de oxígeno y su remoción permite una función celular normal, mientras que un desequilibrio causa estrés oxidativo que trae consigo consecuencias patológicas. (Rodríguez *et al.*, 1994). Por consiguiente, si los organismos ectotérmicos se desarrollan bajo condiciones de estrés térmico, estos presentarán daño a diferentes niveles biológicos (reproducción, supervivencia y longevidad) (Constantini *et al.*, 2010).

En el estrés térmico, se potencian muchos procesos fisiológicos, y con ello, el metabolismo aeróbico, que dará como resultado una mayor producción de energía y de ERO. Cuando la producción de éstas excede la capacidad celular para neutralizar sus efectos, los animales entran en un proceso llamado aclimatación en protección o pejus, donde la supervivencia dependerá del tiempo de exposición o de la capacidad de los organismos para activar mecanismos que reducen el metabolismo y en consecuencia la producción de ERO (Ángeles-González *et al.*, 2020)

Por otro lado, la aclimatación, se describe 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).

Otro factor importante en el control de la aclimatación es la masa corporal de los organismos (Brown *et al.*, 2004; Pörtner *et al.*, 2017) ya que aquellos con menor masa corporal tienen una tasa metabólica de masa específica más alta en comparación con los organismos grandes (Brown *et al.*, 2004; Kingsolver y Huey, 2008). Por lo tanto, se espera que los organismos

con una masa corporal más baja tengan menos desajuste entre la demanda de oxígeno y la capacidad de proporcionar oxígeno a los tejidos (Pörtner *et al.*, 2017).

Es importante tener en cuenta que los cambios en los organismos – a todos los niveles- generados por la aclimatación y los ambientales persisten a través de las generaciones, por lo tanto, las condiciones experimentadas por una generación parental pueden tener una interacción con las condiciones que experimentaron las generaciones posteriores (por ejemplo, plasticidad transgeneracional), alterando el fenotipo de su descendencia por un proceso no genético o epigenético (Marshall, 2018). El efecto observado en la descendencia varía según el tiempo y la duración de la señal experimentada por los padres (Donelson *et al.*, 2016). Se ha documentado en el cefalópodo *Octopus maya* que las hembras estresadas a altas temperaturas producen embriones más pequeños que las hembras no estresadas (Juárez *et al.*, 2015) y los juveniles de hembras estresadas tuvieron una tasa metabólica el doble que la registrada en animales que se mantuvieron en temperaturas de control, lo que afectó significativamente su crecimiento (Juárez *et al.*, 2016).

El pulpo rojo *O. maya* es una especie ectotérmica, endémica de la península de Yucatán y tiene una gran importancia pesquera, ya que ocupa el cuarto puesto entre las pesquerías de México. Su pesca es básicamente artesanal y el 93% se concentra en las costas de Yucatán y Campeche, con una producción anual promedio de 15 mil Ton en los últimos 10 años (Ortega-Ramírez, 2019).

Su desarrollo embrionario es directo, no presentan fases larvarias, esto quiere decir que cuando las crías eclosionan, estas poseen las características anatómicas y fisiológicas de los adultos. Al eclosionar adoptan rápidamente una vida bentónica aprovechando el alimento que tengan a la mano y la maduran sexualmente a los 6 meses. (Solís-Ramírez, 1967). Gracias a su desarrollo holobentónico y alta adaptabilidad en condiciones de cultivo, el pulpo maya es una especie promisoría para la acuicultura en zonas tropicales de la costa del Atlántico occidental (Rosas *et al.*, 2014)

Estudios previos han demostrado que los embriones de *O. maya* tienen un límite térmico alrededor de los 27°C por arriba de los cuales los embriones no eclosionan (Rosas *et al.*, 2014; Caamal-Monsreal *et al.*, 2016; Domínguez-Castanedo *et al.*, 2022). Por lo anterior, se

llevaron a cabo estudios en los que se evaluaron los efectos de un incremento gradual de la temperatura en la tolerancia térmica de los embriones, con el objeto de establecer si los organismos eran capaces de detectar la proximidad de un incremento de temperatura e iniciar prematuramente la regulación del sistema antioxidante cuando fueran expuestos a una temperatura extrema (Sánchez-García *et al.*, 2017). Los resultados del estudio anteriormente mencionado mostraron que los embriones son incapaces de regular prematuramente el sistema antioxidante, debido a que los organismos requieren de una gran cantidad de energía y posiblemente estén al límite de sus capacidades metabólicas.

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 (Rosas *et al.*, 2014; Caamal-Monsreal *et al.*, 2016; Domínguez-Castanedo *et al.*, 2022). En este sentido, el cambio de la temperatura en el mar podrá tener un efecto en la distribución, el hábitat y la dinámica de las poblaciones de muchas especies con importancia pesquera como es el caso *O. maya*.

La habilidad de los pulpos para responder a cambios térmicos depende de diferentes factores, entre estos está la aclimatación bajo condiciones de laboratorio. La temperatura influye en todos los niveles de organización de los sistemas biológicos, desde las moléculas hasta los ecosistemas, a través de su impacto sobre las tasas de las reacciones biológicas, y en la formación y estabilización de las interacciones intermoleculares débiles (Schulte, 2011). En este sentido existen numerosos estudios que en la actualidad se realizan con el principal objetivo de establecer la forma en que la temperatura modula el metabolismo de los ectotermos acuáticos. En estas se ha puesto particular énfasis en el uso del campo aeróbico como un elemento de evaluación del desempeño de los organismos ante la temperatura (Pörtner, 2010).

Por consiguiente, el estudio del conjunto de variables (bajo condiciones de laboratorio) podría generar información que permita conocer con mayor precisión la forma en la que el pulpo rojo, podría responder a los cambios que se generan en el entorno en el que se desarrollan, considerando el efecto transgeneracional del estrés térmico tanto a nivel individual como en su escala trófica, ante las situaciones ambientales adversas generadas por el calentamiento global.

3. OBJETIVOS

3.1 Objetivo general

Evaluar los efectos de la temperatura en las características morfológicas y el estado fisiológico de embriones del pulpo *Octopus maya*, procedentes de hembras térmicamente estresadas.

3.2 Objetivos específicos

Determinar las variaciones morfológicas, la tasa de consumo de vitelo y el metabolismo energético durante el desarrollo embrionario de *O. maya*, producidas por estrés térmico durante su incubación.

Determinar los efectos trans-generacionales de embriones de *O. maya* generados por la exposición de sus madres a condiciones de estrés térmico.

4. METODOLOGÍA

4.1 Origen e incubación experimental de los huevos y embriones de pulpo *O. maya*

El presente estudio se llevó a cabo en las instalaciones del Laboratorio de Ecofisiología aplicada, ubicado en la Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación de la Facultad de Ciencias, de la Universidad Nacional Autónoma de México, en Sisal Yucatán. Se realizó la colecta de un grupo de organismos adultos de la especie *O. maya* mediante el método de llamado “gareteo” como describe Rosas *et al.*, 2014. Los organismos capturados fueron trasladados al área de estanques exteriores del laboratorio experimental para su acondicionamiento previo a condiciones de cautividad y permitir la cópula entre los organismos durante un periodo de 30 días (**Figura 1a, b**). Posteriormente, fueron seleccionadas seis hembras al azar y se trasladaron por pares a sistemas de recirculación semi-cerrado con aporte continuo de agua de mar. Cada pareja de pulpos se colocó individualmente en las siguientes temperaturas: 24, 26 y 30°C. En cada estanque se colocó un recipiente de 30 × 15 × 20 cm como nido para estimular el desove de las hembras (**Figura 1c, d**).

Una vez que las hembras concluyeron con el desove, los embriones fueron retirados y trasladados a los sistemas de recirculación para su incubación (**Figura e**). A partir del número de embriones totales de cada desove, se repartieron equitativamente en los estanques experimentales de cada temperatura, por triplicado (**Figura f**). Los embriones procedentes de hembras aclimatadas a 24°C fueron incubados a 24, 26 y 30 °C. Los embriones procedentes de hembras aclimatadas a 30°C fueron incubados solo a 24 y 30°C, ya que los correspondientes a la incubación de 26°C no fueron fertilizados.

Adicionalmente, algunos datos de los embriones incubados a 30°C no se pudieron registrar por complicaciones derivadas de logística interna (longitud del brazo y longitud total).



Figura 1. Condiciones experimentales. **a)** y **b)** Área de estanques exteriores para el acondicionamiento y reproducción; **c)** y **d)** Sistemas de recirculación para la aclimatación de las hembras; **e)** Hembra posterior al desove; y **f)** Embriones en el sistema de incubación.

4.2 Obtención de morfometrías de los embriones de *O. maya*

Cada dos días se tomaron 10 huevos de cada tratamiento para obtener el peso húmedo con una balanza analítica Ohaus (± 0.0001 g). Posteriormente, fueron fotografiados a través de un microscopio estereoscópico LEICA EZ4 HD. Después, se registró la longitud total del embrión, LT (mm), longitud del manto, LM (mm), longitud de los brazos, LB (mm) y el diámetro ocular, DO (mm) sobre las fotografías, con el software ImageJ® (**Figura 2**). Además, se estimó el volumen del vitelo mediante el diámetro mayor (Dm) y/o el diámetro menor (dm) basándose en la propuesta de Vidal *et al.* (2002) (**Figura 3**) para las dos formas:

$$\text{Forma elipsoidal: } V = \frac{4}{3} * \pi * \frac{1}{2}a * \frac{1}{2}b^2$$

$$\text{Forma esférica: } V = \frac{4}{3} * \pi * \frac{1}{2}b^3$$

Donde:

V= es el volumen del vitelo (mm^3)

a= es la mitad de la longitud del vitelo (diámetro mayor), y b= es la mitad de lo ancho del vitelo (diámetro menor)

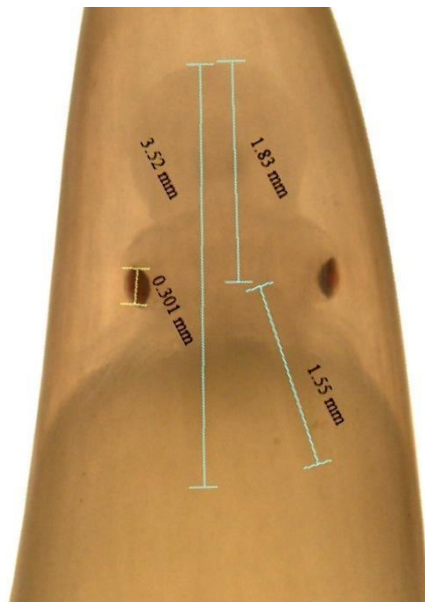


Figura 2. Fotomicrografía que ejemplifica las morfometrías realizadas a los embriones a partir de las fotografías tomadas en el microscopio. Las líneas azules indican la longitud total (3.52 mm), longitud del manto (1.83 mm) y longitud del brazo (1.35 mm). La línea amarilla indica el diámetro ocular (0.301 mm).

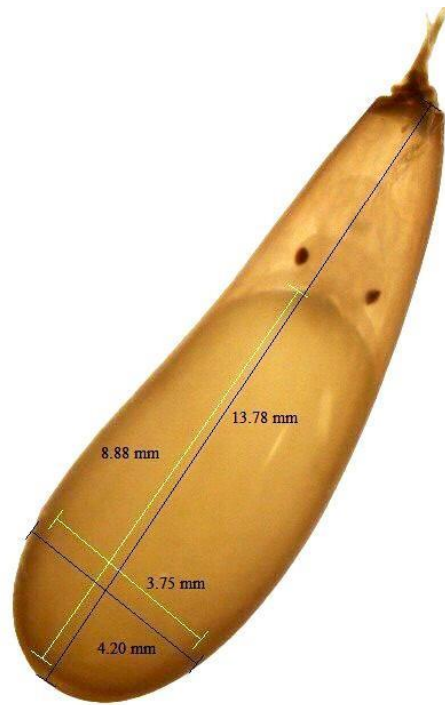


Figura 3. Fotomicrografía que ejemplifica las medidas tomadas del largo y ancho del vitelo. Las líneas azules indican el largo (13.78 mm) y ancho (4.20 mm) de las estructuras externas de protección embrionaria. Las líneas amarillas indican el diámetro mayor (8.88 mm) y diámetro menor (3.75 mm) del vitelo.

4.3 Caracterización del desarrollo embrionario de *O. maya*

Los embriones fueron observados con el microscopio cada tercer día para determinar su estadio de desarrollo, con base en los criterios de Naef (1928): *i*) blástula, que comprende del estadio I al VI; *ii*) organogénesis, que comprende del estadio VII al XII; *iii*) activación, que comprende del estadio XIII al XVII; y *iv*) crecimiento, que comprende del estadio XVIII al XX (**Figura 4**).

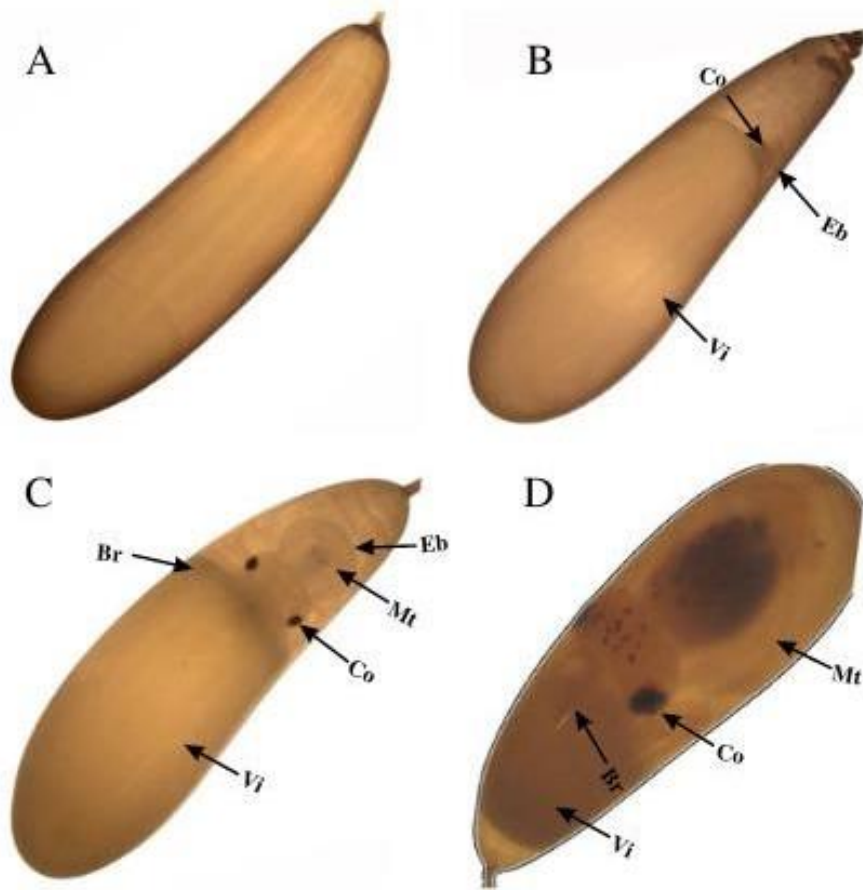


Figura 4. Microfotografía que muestra los estadios del desarrollo embrionario de *Octopus maya*: A) Blástula B) Organogénesis c) Activación y D) Crecimiento. Eb= embrión Br= brazo Mt= manto Co= complejo óptico Vi=Vitelo

4.4 Metabolismo energético de los embriones de *O. maya*

Se midió la tasa de consumo de oxígeno como proxy para conocer la tasa metabólica mediante un sensor de fluorescencia óptica de oxígeno de 24 canales, SDR-467 PreSens® Precision Sensing GmbH (**Figura 5**). Los embriones se colocaron individualmente en los pozos del respirómetro, con una capacidad de 1700 μ L de volumen. Para mantener la

temperatura de cada tratamiento, se utilizó un sistema de recirculación conectado a un termorregulador.

Se usaron 10 embriones de cada estadio de desarrollo correspondiente a cada grupo experimental para obtener el consumo de oxígeno. La tasa de consumo se calculó obteniendo la diferencia entre el volumen inicial de oxígeno de cada cámara, restado al volumen final, al momento de detener la medición. Las pruebas tuvieron una duración máxima de 15 a 25 minutos, periodo de tiempo en el que los embriones consumieron como máximo el 80% del oxígeno disponible en cada cámara. El periodo de tiempo varió en función de *i*) la tasa metabólica del embrión, *ii*) la etapa del desarrollo en la que se encontraba, y *iii*) la temperatura experimental.

El consumo de oxígeno se determinó a partir de la razón entre la concentración de oxígeno inicial y final de la cámara con la siguiente fórmula:

$$VO_2 = \frac{([O_2]_i - [O_2]_f)V_r}{\text{peso} * \text{tiempo}}$$

donde:

$[O_2]_i$ es la concentración de oxígeno inicial

$[O_2]_f$ es la concentración de oxígeno final

V_r es el volumen real de un pocillo de la microplaca menos el volumen del embrión.

peso es el peso del embrión

tiempo es el tiempo de corrida del consumo de oxígeno en la microplaca

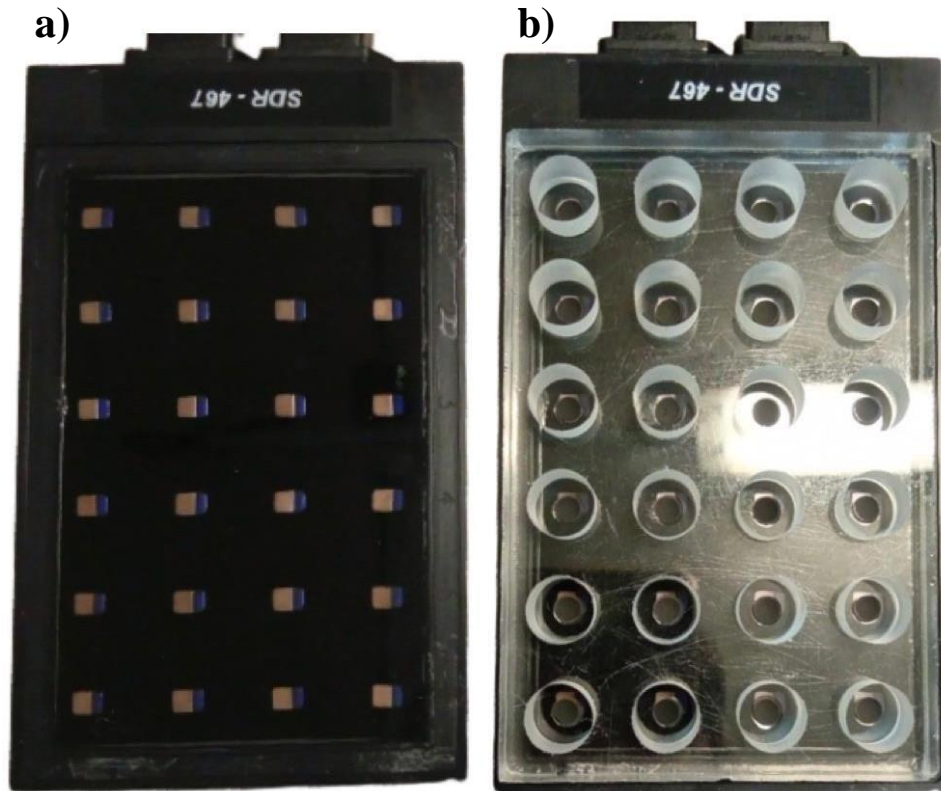


Figura 5. a) Sensor SDR 467 y b) Cámara respirométrica con 24 canales para colocar los embriones y llevar a cabo la medición de consumo de oxígeno.

4.5 Análisis estadístico

Se realizaron análisis de componentes principales (ACP) con los datos morfológicos transformados logarítmicamente para identificar los principales componentes de variación de los parámetros morfométricos. Para identificar si las diferencias observadas en la morfología, tasa de consumo de vitelo y la tasa respiratoria de los embriones entre los grupos experimentales fueron significativas, se realizaron análisis de varianza (ANOVA), pruebas de t, Mann-Whitney, o Kruskal-Wallis dependiendo de si la prueba de normalidad de Shapiro-Wilk fue, respectivamente, significativa (= no normalidad) o no. El nivel de significancia de las pruebas se estableció en $p < 0.05$. Los análisis estadísticos se realizaron con el software Past© (V 4.09).

5. RESULTADOS

5.1 ¿Cuál es el efecto de la temperatura de incubación de los embriones procedentes de hembras de *O. maya* aclimatadas sin estrés térmico?

5.1.1 Velocidad de desarrollo embrionario.- Los embriones incubados a 24, 26 y 30°C alcanzaron la etapa de crecimiento a los 46, 39, y 36 días de incubación, respectivamente; con diferencias significativas entre los tres grupos experimentales (Shapiro-Wilk, $W=0.85$, $p<0.05$; Kruskal-Wallis, $H=52.4$, $p<0.001$) (**Figura 6a**).

5.1.2 Parámetros morfométricos.- El primer y segundo ejes del ACP explicaron, respectivamente el 62.33 y 37.66 % de la varianza en los parámetros morfológicos de *O. maya* entre los tratamientos (eigenvalores: 3.11 y 1.88, respectivamente). Las cargas más altas del CP1 fueron longitud total (0.55), longitud del manto (0.45) y el diámetro ocular (0.55). Aquellas para el CP2 fueron el peso (0.72) y la longitud del brazo (-0.48) (**Figura 6b**).

Los embriones incubados a 26°C registraron mayor longitud total, longitud del manto, y diámetro ocular. Sin embargo, solo se detectaron diferencias significativas entre la longitud total de los embriones incubados a 30°C con respecto a los demás grupos experimentales (Shapiro-Wilk, $W=0.98$, $p>0.05$; ANOVA, $df=59$, $F=7.2$, $P<0.05$); la longitud del manto en los embriones incubados a 26°C con respecto a las demás temperaturas (Shapiro-Wilk, $W=0.95$, $p<0.05$; Kruskal-Wallis, $H=9.52$, $p<0.001$); y el diámetro ocular de los embriones incubados a 26°C respecto a los de 24 y 30°C (Shapiro-Wilk, $W=0.98$, $p>0.05$; ANOVA, $df=37.96$, $F=4.14$, $P<0.05$).

Por otro lado, los embriones que registraron el mayor peso fueron los incubados a 30°C; sin embargo, se detectaron diferencias significativas en los embriones incubados a 24°C respecto a los demás grupos experimentales (Shapiro-Wilk, $W=0.95$, $p<0.05$; Kruskal-Wallis, $H=28.27$, $p<0.001$). En contraste, los embriones incubados a 30°C registraron la menor longitud de los brazos respecto a los demás grupos experimentales (Shapiro-Wilk, $W=0.98$, $p>0.05$; ANOVA, $df=59$, $F=8.59$, $P<0.05$) (**Tabla 1**).

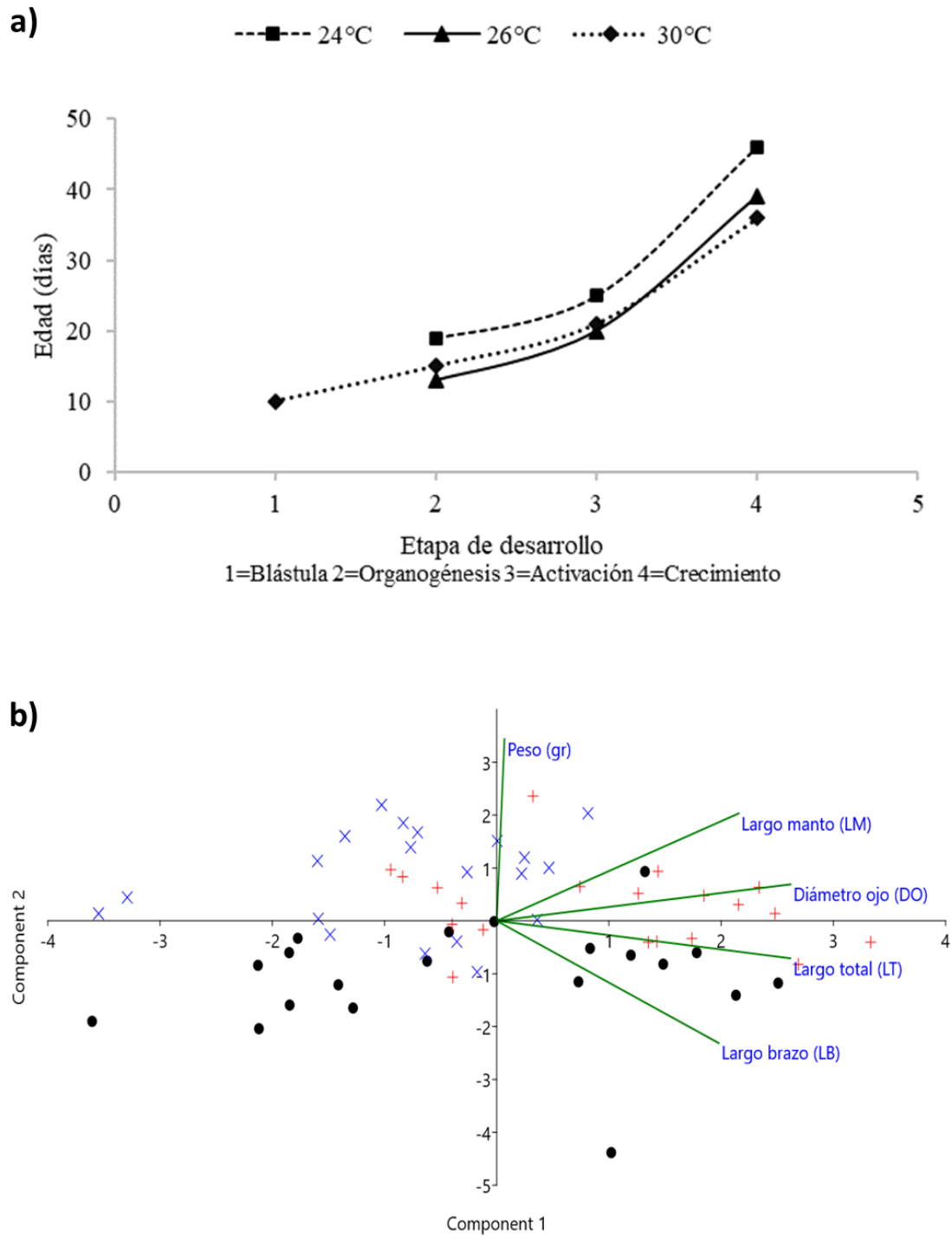


Figura 6. Efecto de la temperatura de incubación en embriones provenientes de hembras aclimatadas en condiciones óptimas de temperatura. **a)** Velocidad de desarrollo y **b)** ACP de los parámetros morfométricos 24(•), 26(+) y 30°C (X)

Tabla 1. Parámetros morfométricos de los embriones en la etapa final del desarrollo (Estadio XIX-XX) incubados a 24, 26 y 30°C provenientes de hembras aclimatadas a 24°C. Valores de media \pm desviación estándar.

Hembras aclimatadas a 24°C					
T° embrión	Peso (g)	LT (mm)	LM (mm)	LB (mm)	DO (mm)
24°C	0.26 \pm 0.02 ^b	15.23 \pm 2.28 ^a	8.71 \pm 1.23 ^a	6.51 \pm 1.65 ^a	0.96 \pm 0.08 ^a
26°C	0.30 \pm 0.01 ^a	16.41 \pm 1.99 ^a	9.84 \pm 0.99 ^b	6.53 \pm 1.44 ^a	1.03 \pm 0.09 ^b
30°C	0.31 \pm 0.02 ^a	14.10 \pm 1.30 ^b	9.07 \pm 0.98 ^a	5.03 \pm 0.88 ^b	0.95 \pm 0.88 ^a

*Las literales minúsculas diferentes indican diferencias significativas en las columnas

5.1.3 Consumo de vitelo. - Los embriones incubados a 26°C registraron significativamente mayor consumo de vitelo al momento de alcanzar la etapa de crecimiento, que los incubados a 24°C y 30°C (Shapiro-Wilk, $W=0.89$, $p<0.05$; Kruskal-Wallis, $H=7.63$, $p<0.05$) (**Tabla 2**).

Tabla 2. Volumen de vitelo, mm³ (media \pm desviación estándar) de los embriones de *O. maya* en la etapa final de crecimiento incubados a 24, 26 y 30°C y provenientes de hembras aclimatadas a 24°C.

T° embrión	VV (mm³) final
24°C	4.9 \pm 1.7
26°C	3.7 \pm 1.1
30°C	4.1 \pm 1.8

5.1.4 Tasa respiratoria. - Los embriones incubados a 30°C registraron tasas respiratorias significativamente mayores que las registradas por los embriones incubados a 24 y 26°C (Shapiro-Wilk, $W=0.96$, $p>0.05$; ANOVA, $df=56$, $F=5.83$, $P<0.05$) (**Tabla 3**).

Tabla 3. Consumo de oxígeno (media \pm desviación estándar) expresado en mgO₂/h/g de los embriones de *O. maya* incubados a 24, 26 y 30°C y provenientes de hembras aclimatadas a 24°C.

T° embriones	mgO ₂ /h/g
24°C	0.62 \pm 0.80
26°C	0.50 \pm 0.14
30°C	0.70 \pm 0.23

5.2 ¿Cuál es el efecto de la temperatura de incubación de los embriones procedentes de hembras térmicamente estresadas?

5.2.1 Velocidad de desarrollo embrionario. - Los embriones incubados a 24 y 30°C alcanzaron la etapa de crecimiento a los 49 y 44 días respectivamente, con diferencias significativas (Shapiro-Wilk, $W=0.80$, $p<0.05$; Kruskal-Wallis, $H=12.39$, $p<0.001$) (**Figura 7a**).

5.2.2 Parámetros morfométricos. – El primer y segundo ejes del ACP explicaron, respectivamente, 79.4 y 13.86 % de la varianza en los parámetros morfológicos de *O. maya* entre los tratamientos (eigenvalores: 2.38 y 0.41, respectivamente). Las cargas más altas del CP1 fueron el peso corporal (0.60) y el diámetro de ocular (0.57). Aquellas para el CP2 fue la longitud del manto (0.77) (**Figura 7b**).

Los embriones incubados a 30°C registraron significativamente mayor peso (Shapiro-Wilk, $W=0.93$, $p>0.001$; Prueba de t: $t=6.66$, $p<0.001$) y diámetro ocular (Shapiro-Wilk, $W=0.90$, $p>0.001$; Mann-Whitney, $z:3.09$, $U= 4$ $p<0.001$), que los incubados a 24°C (**Tabla 4**). Asimismo, los embriones incubados a 30°C registraron significativamente mayor longitud del manto (Shapiro-Wilk, $W=0.93$, $p>0.05$; Prueba de t: $t=2.90$, $p<0.001$) (**Tabla 4**).

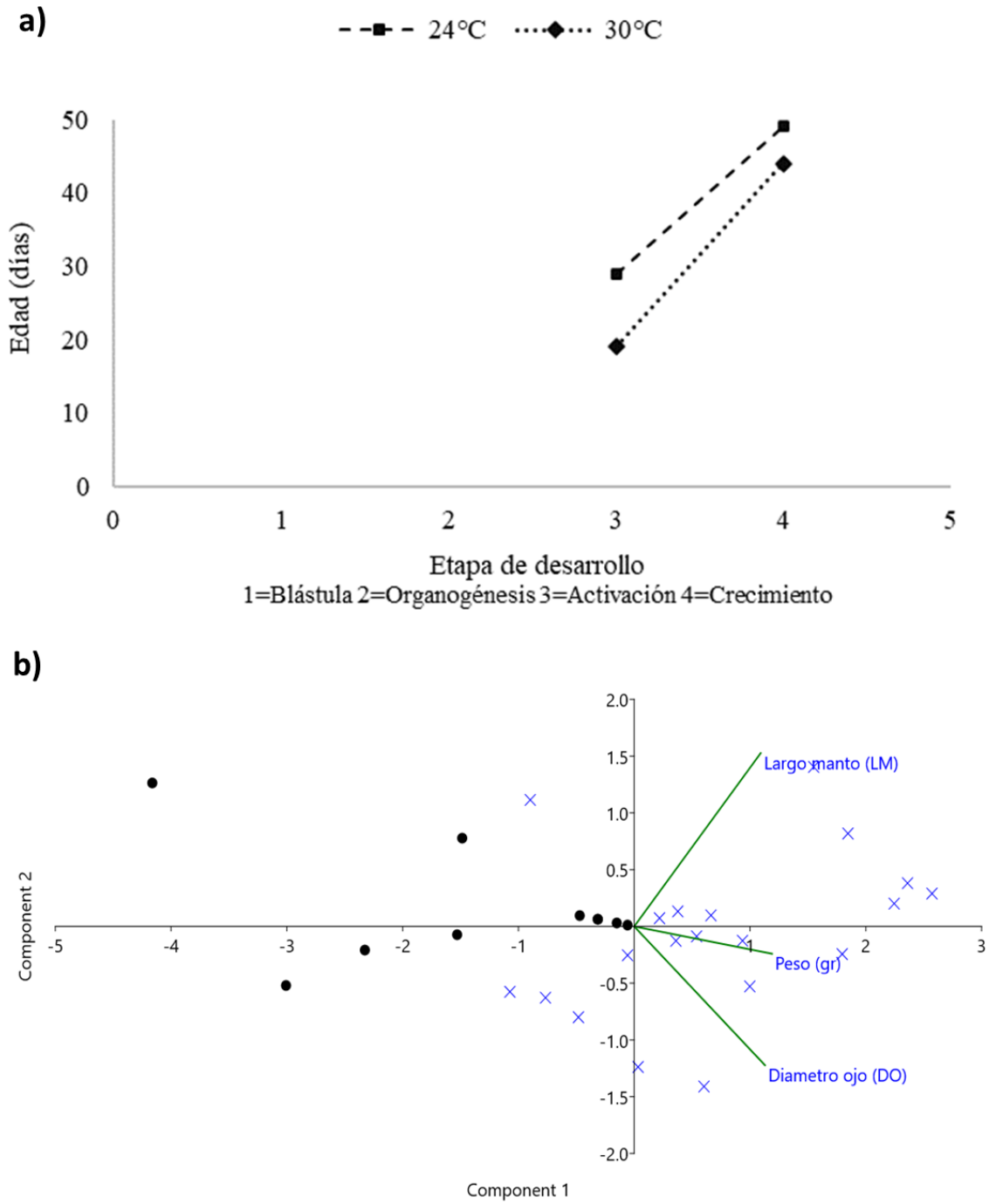


Figura 7. Efecto de la temperatura de incubación en embriones provenientes de hembras estresadas térmicamente. **a)** Velocidad de desarrollo y **b)** ACP de los parámetros morfométricos 24 (X) y 30°C (•)

Tabla 4. Características morfológicas de los embriones en la etapa final del desarrollo (Estadio XIX-XX) incubados a 24 y 30°C provenientes de hembras aclimatadas a 30°C. Valores de media \pm desviación estándar.

Hembras aclimatadas a 30°C					
T° embrión	Peso (g)	LT (mm)	LM (mm)	LB (mm)	DO (mm)
24°C	0.11 \pm 0.02 ^a	8.90 \pm 0.62	5.10 \pm 0.70 ^a	3.76 \pm 1.33	0.66 \pm 0.11 ^a
30°C	0.19 \pm 0.02 ^b	-	7.42 \pm 1.15 ^b	-	0.89 \pm 0.10 ^b

*Las Literales minúsculas diferentes indican diferencias significativas en las columnas

5.2.3 Consumo de vitelo. - Los embriones incubados a 24°C registraron mayor consumo de vitelo que los de 30°C; sin embargo, las diferencias no fueron significativas (Shapiro-Wilk, $W=0.51$, $p<0.05$; Mann-Whitney, $U=28$ $z=1.47$, $p=0.141$) (**Tabla 5**).

Tabla 5. Volumen de vitelo, mm³ (media \pm desviación estándar) de los embriones de *O. maya* en la etapa final del desarrollo, incubados a 24 y 30°C y provenientes de hembras aclimatadas a 30°C.

T° embriones	Volumen de vitelo (mm ³)
24°C	2.3 \pm 0.3
30°C	2.9 \pm 0.5

5.2.4 Tasa respiratoria. - Los embriones incubados a 24°C tuvieron una tasa respiratoria más elevada que los incubados a 30°C; sin embargo, no se detectaron diferencias significativas (Shapiro-Wilk $W=0.80$, $p>0.05$; T de student, $t= 0.37$, $p=0.086$) (**Tabla 6**).

Tabla 6. Consumo de oxígeno (media \pm desviación estándar) expresado en mgO₂/h/g de los embriones de *O. maya* incubados a 24 y 30°C y provenientes de hembras aclimatadas a 30°C.

T° embriones	mgO ₂ /h/g
24°C	0.18 \pm 0.03
30°C	0.14 \pm 0.08

5.3. ¿Existe algún efecto de la temperatura de aclimatación materna (estrés térmico/temperatura óptima) sobre los embriones incubados en condiciones óptimas?

5.3.1 Velocidad de desarrollo embrionario.- Los embriones provenientes de hembras aclimatadas a 24°C terminaron el desarrollo a los 44.5 \pm 1.5 días de incubación y a los 47 \pm 2.5 días los provenientes de hembras aclimatadas a 30°C; con diferencias significativas entre los dos grupos experimentales (Shapiro-Wilk, W=0.81, p<0.05; Mann-Whitney, U=40 z=2.73, p=0.141)

5.3.2 Parámetros morfométricos.- El primer y segundo eje del ACP explicaron, respectivamente, 79.5 y 9.5 % de la varianza en los parámetros morfológicos de *O. maya* entre los tratamientos (eigenvalores: 3.97 y 0.47, respectivamente). Las cargas más altas del CP1 fueron diámetro ocular (0.47), longitud del manto (0.45) y longitud total (0.46). Las del CP2 fueron el peso (0.47) y longitud del brazo (0.73) (**Figura 8a**).

El diámetro de los ojos (Shapiro-Wilk, W=0.83, p<0.05; Mann-Whitney, z:3.36, U= 0, p<0.001), longitud del manto (Shapiro-Wilk, W=0.94, p>0.05; T de student, t= 0.37, p<0.001) y la longitud total (Shapiro-Wilk, W=0.96, p>0.05; T de student, t= 5.24, p<0.001) fueron significativamente mayores en los embriones procedentes de hembras aclimatadas a 24°C. Por otro lado, el peso (Shapiro-Wilk, W=0.82, p<0.05; Mann-Whitney, z:4.37, U= 0, p<0.001) y la longitud de los brazos (Shapiro-Wilk, W=0.83, p<0.05; Mann-Whitney, z:3.36, U= 0, p<0.001) fueron significativamente mayores en los embriones procedentes de hembras aclimatadas a 24°C.

5.3.3 Consumo de vitelo.- Los embriones provenientes de hembras aclimatadas a 30°C registraron un consumo de vitelo significativamente mayor que el consumido por los embriones provenientes de hembras aclimatadas a 24°C (Shapiro-Wilk, $W=0.91$, $p<0.05$; Mann-Whitney, $U=16$ $z=2.2$, $p<0.05$) (**Figura 8b**).

5.3.4 Tasa respiratoria.- Los embriones provenientes de hembras aclimatadas a 30°C presentaron una tasa respiratoria menor que la registrada en los embriones provenientes de hembras aclimatadas a 24°C (Shapiro-Wilk, $W=0.92$, $p>0.05$; T de student, $t=9.09$, $p<0.001$) (**Figura 9ab**).

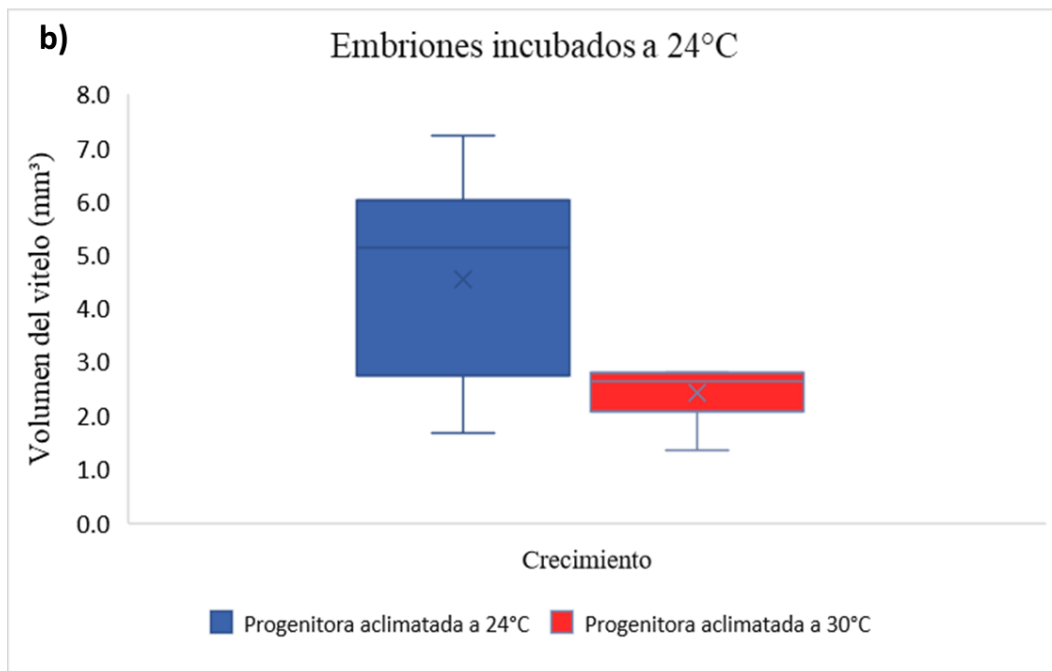
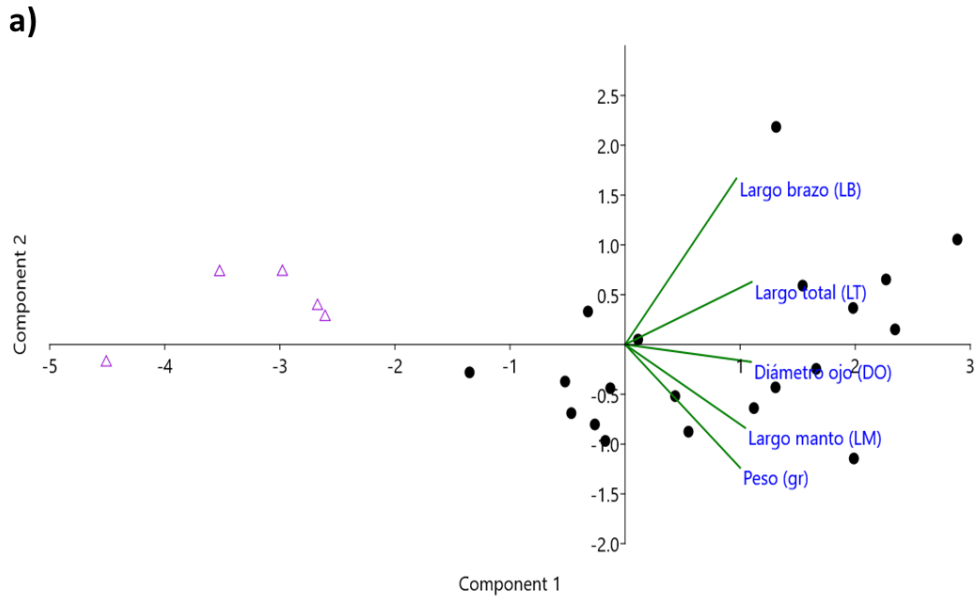


Figura 8. Efecto de la temperatura de aclimatación materna sobre los embriones incubados bajo condiciones óptimas. **a)** ACP de los parámetros morfométricos; y **b)** Consumo de vitelo, provenientes de hembras aclimatadas bajo condiciones estrés térmico (Δ) y temperatura óptima (\bullet)

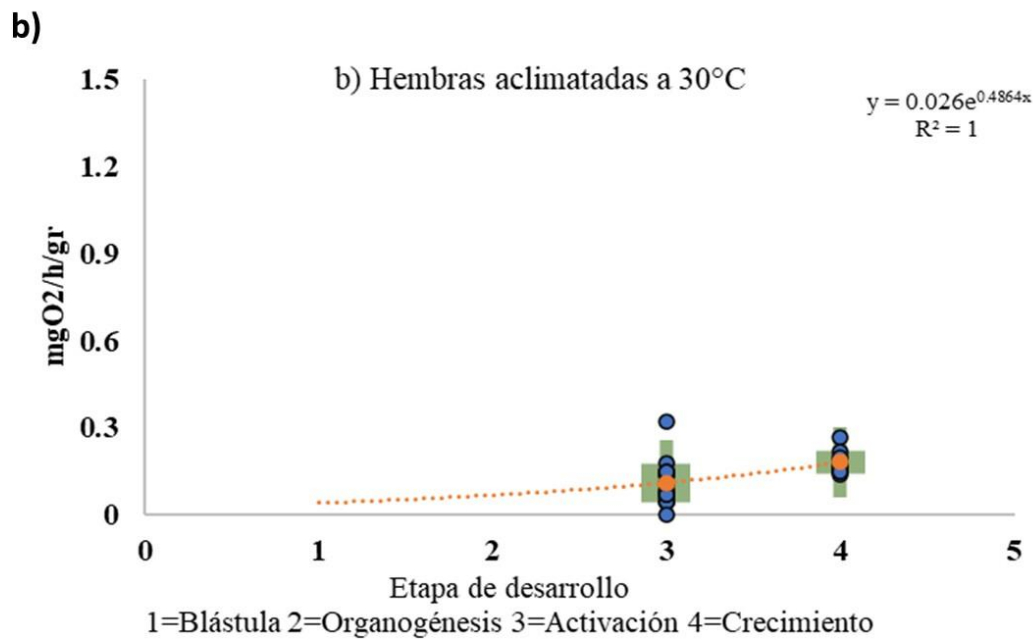
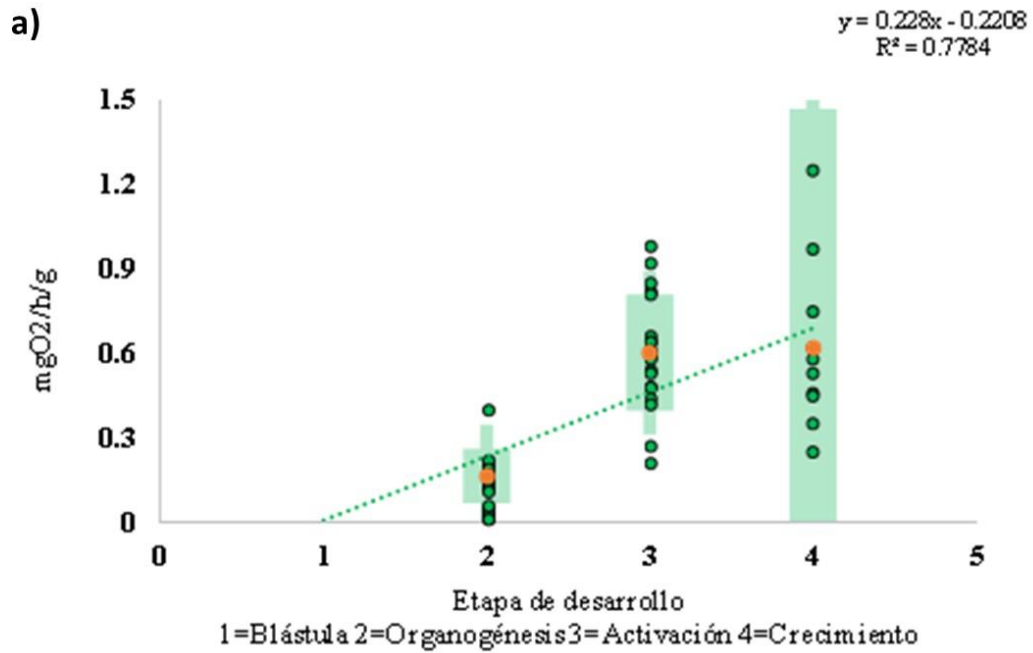


Figura 9. Tasa respiratoria de embriones de *O. maya*. a) Embriones incubados a 24°C; y b) Embriones incubados a 30°C, provenientes de hembras aclimatadas bajo condiciones estrés térmico y temperatura óptima.

5.4 ¿Existe algún efecto de la temperatura de aclimatación materna (estrés térmico/temperatura óptima) sobre los embriones incubados en condiciones de estrés térmico?

5.4.1 Velocidad de desarrollo embrionario.- Los embriones provenientes de hembras aclimatadas a 24°C terminaron el desarrollo a los 35.5±0.5 días de incubación y a los 41.5±2.5 días los provenientes de hembras aclimatadas a 30°C; con diferencias significativas entre los dos grupos experimentales (Shapiro-Wilk, $W=0.78$, $p<0.05$; Mann-Whitney, $U=0$, $p<0.001$).

5.4.2 Parámetros morfométricos.- El primer y segundo eje del ACP explicaron, respectivamente, 71.3 y 17.76 de la varianza en los parámetros morfológicos de *O. maya* entre los tratamientos (eigenvalores: 2.13 y 0.56, respectivamente). Las cargas más altas del CP1 fueron el peso (0.59) y la longitud del manto (0.60). La correspondiente al CP2 fue el diámetro ocular (0.84) (Figura 12). El peso (Shapiro-Wilk, $W=0.90$, $p<0.05$; Mann-Whitney, $U=1$ $z=5.37$, $p<0.001$), y la longitud del manto (Shapiro-Wilk, $W=0.92$, $p<0.05$; Mann-Whitney, $U=60$ $z=3.77$, $p<0.001$) fueron significativamente mayores en los embriones provenientes de hembras aclimatadas a 24°C. Se registró un diámetro del ojo significativamente mayor (Shapiro-Wilk, $W=0.95$, $p>0.05$; T de student, $t=2.22$, $p<0.05$) en los embriones provenientes de hembras aclimatadas a 24°C (**Figura 10a**).

5.4.3 Consumo de vitelo. - Los embriones provenientes de hembras aclimatadas a 30°C registraron un consumo de vitelo significativamente mayor que el consumido por los embriones provenientes de hembras aclimatadas a 24°C (Shapiro-Wilk, $W=0.94$, $p>0.05$; T de student, $t=5.00$, $p<0.05$) (**Figura 10b**).

5.4.4 Tasa respiratoria. - La tasa respiratoria de los embriones procedentes de hembras aclimatadas a 24°C registraron significativamente mayor consumo de oxígeno que los provenientes de hembras aclimatadas a 30°C (Shapiro-Wilk, $W=0.94$, $p>0.05$; T de student, $t=9.92$, $p<0.001$) (**Figura 11ab**).

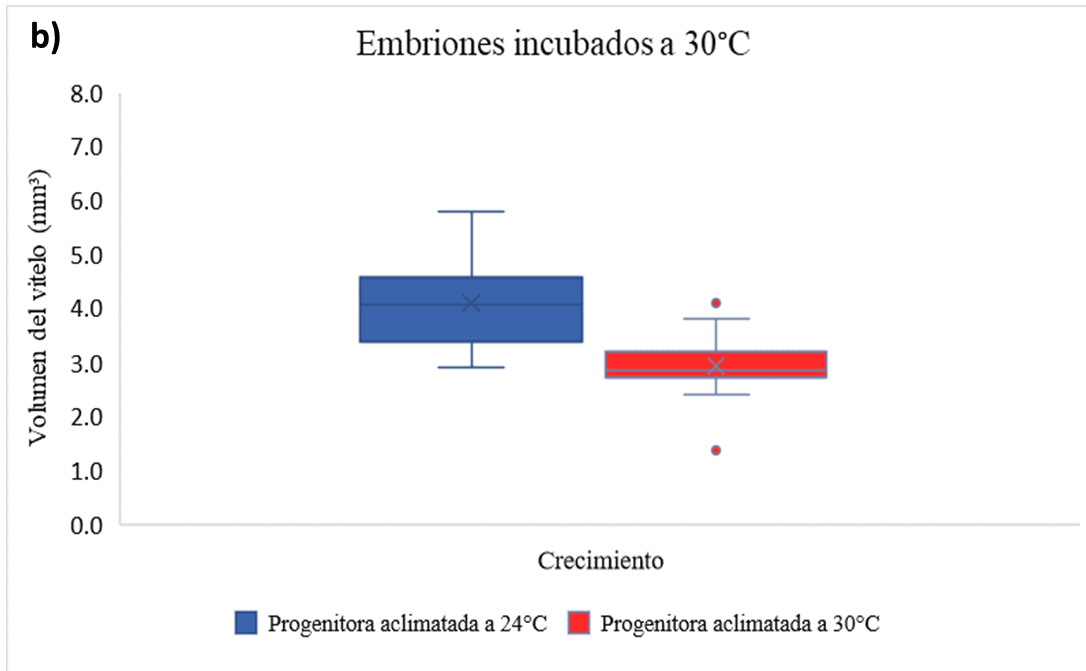
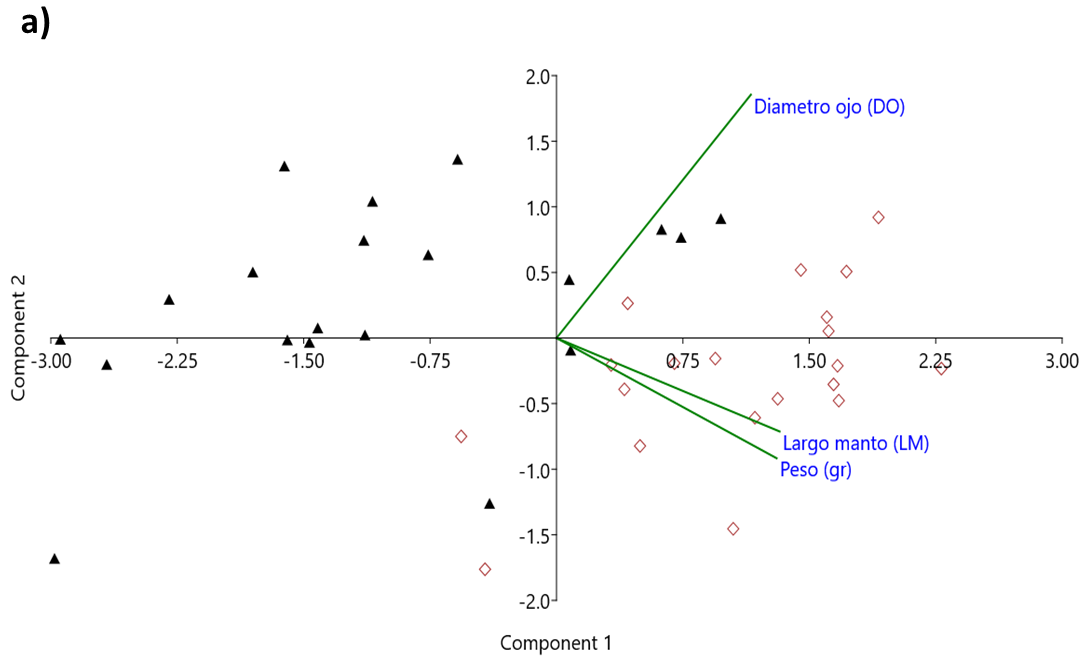


Figura 10. Efecto de la temperatura de aclimatación materna sobre los embriones incubados bajo condiciones de estrés térmico. **a)** ACP de los parámetros morfométricos; y **b)** Consumo de vitelo, provenientes de hembras aclimatadas bajo condiciones estrés térmico (▲) y temperatura óptima (◇)

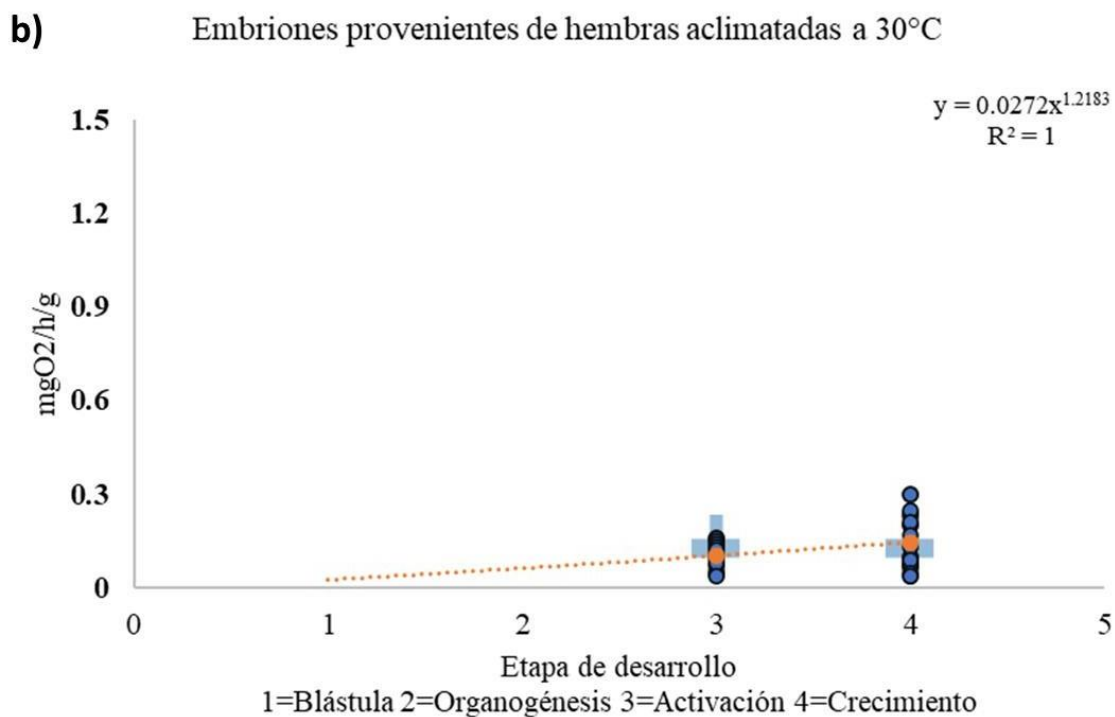
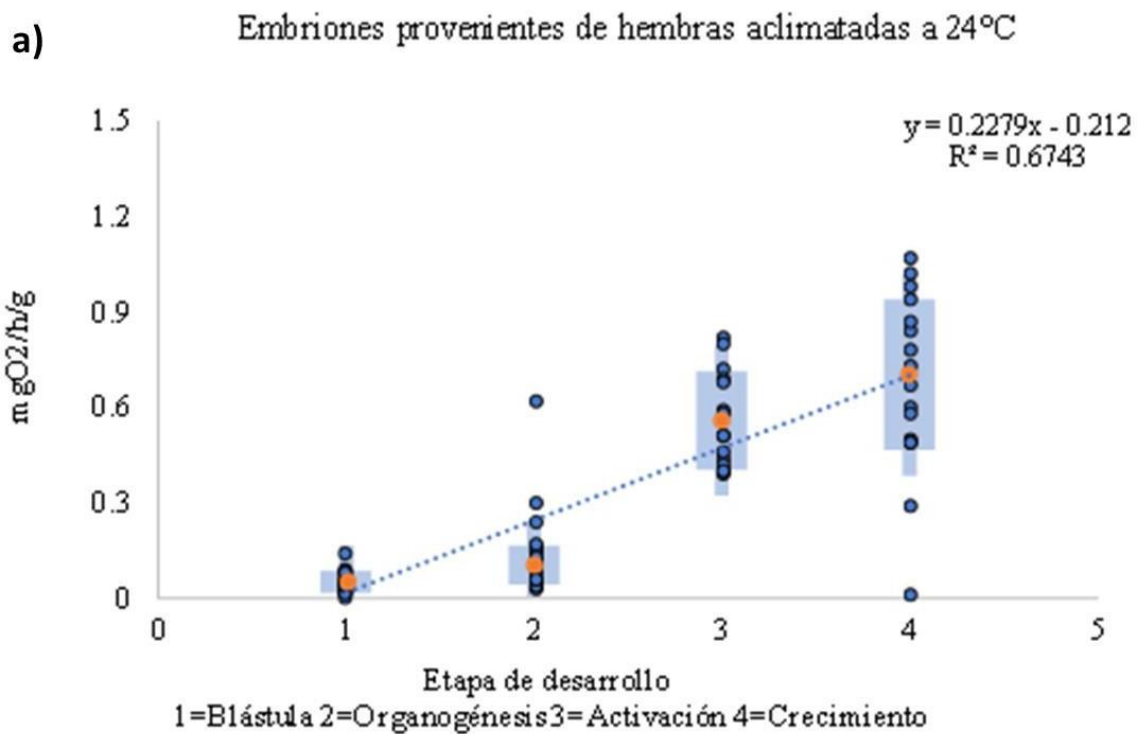


Figura 11. Tasa respiratoria de embriones de *O. maya*. a) Embriones incubados a 24°C; y b) Embriones incubados a 30°C, provenientes de hembras aclimatadas bajo condiciones estrés térmico y temperatura óptima.

6. DISCUSIÓN

En esta investigación se identificaron claros efectos deletéreos en los embriones del cefalópodo *Octopus maya* atribuibles a las condiciones de estrés térmico. Estos efectos deletéreos se encontraron derivados de (i) la temperatura de incubación de los embriones, y (ii) por la exposición de sus madres a condiciones de estrés térmico previo al desove, revelando un claro efecto trans-generacional en los embriones, independientemente de la temperatura de incubación. Entre los efectos dañinos encontrados en los embriones destacaron (a) tasas respiratorias más bajas (particularmente en los embriones producidos por hembras estresadas térmicamente), (b) tasas de crecimiento más aceleradas, y (c) un menor tiempo de desarrollo en los grupos experimentales sometidos a estrés térmico.

Se ha establecido que el incremento en la temperatura de los mares proyectado para las siguientes décadas amenace, de forma significativa, a las especies de organismos ectotermos que desarrollan su ciclo de vida en estas regiones, particularmente, las especies endémicas como *O. maya* (Cheung *et al.*, 2009; Harley *et al.*, 2006). Algunas amenazas están asociadas a los efectos derivados del estrés térmico. Sin embargo, se ha comprobado que el desarrollo temprano de los organismos suele ser más susceptible, ya que la temperatura influye de manera directa en la morfo-fisiología de los organismos durante este estadio de desarrollo (Uriarte *et al.*, 2012; Spreitzenbarth y Jeffs, 2021; este trabajo).

La temperatura es un parámetro cardinal para los procesos metabólicos debido a que determina las propiedades funcionales de los tejidos (Souza *et al.*, 2019). Por ejemplo, las proteínas modifican su plegamiento y, por lo tanto, su función en los procesos o estructuras celulares en función del aumento de temperatura (Fields, 2001). Sin embargo, es de enorme relevancia que la temperatura sea un modulador del potencial metabólico térmico de los organismos, el cual indica la capacidad máxima para la producción de ATP mediante el metabolismo aeróbico (Paschke *et al.*, 2018). Esto puede explicar por qué los embriones de *O. maya* incubados bajo condiciones de estrés térmico (más aun los embriones procedentes de hembras estresadas; ver después) tuvieron menor capacidad respiratoria, ligada directamente con la producción de energía. Esto además sugiere que los embriones de *O.*

maya no mostraron mecanismos compensatorios para contrarrestar los efectos de la temperatura.

Es importante mencionar que el metabolismo ha sido considerado un mediador entre la expresión de la historia de vida y el ambiente, influyendo en la relación entre la expresión del fenotipo de los organismos y el medio ambiente, tal como predice la “*Teoría metabólica ecológica*” (Brown *et al.*, 2004). Por lo tanto, existe una íntima relación entre las tasas metabólicas y la expresión de la historia de vida de los organismos (*e.g.* cantidad y calidad de folículos ováricos y duración del desarrollo embrionario).

En este contexto, esta investigación reveló que los embriones de *O. maya* incubados bajo condiciones de estrés térmico presentaron alteraciones morfológicas y metabólicas como fue reportado por Domínguez-Castanedo *et al.* (2023). Estas alteraciones morfológicas y metabólicas pueden ser explicadas por la “*Teoría de historia de vida*” (Stearns, 1992), la cual sustenta que la energía obtenida por los organismos es invertida en tres actividades fundamentales: crecimiento, reproducción, y mantenimiento somático. Sin embargo, cuando los organismos se encuentran bajo condiciones de estrés (*e.g.* estrés térmico; Pörtner *et al.*, 2017), la inversión energética es re-direccionada a otros procesos para compensar los costos producidos por el estrés, generado a su vez, compromisos para el crecimiento, reproducción, o el mantenimiento somático.

Los resultados obtenidos en esta investigación sugieren que los embriones de *O. maya* incubados a temperatura de 30°C experimentaron costos metabólicos adicionales a los incubados en temperaturas menores (con un efecto mucho más intenso para los provenientes de hembras estresadas; ver después). Estos gastos energéticos adicionales probablemente se generaron para compensar los costos adquiridos por el estrés térmico, en los procesos celulares y fisiológicos (*e.g.* síntesis de proteínas; Ames *et al.*, 1991), dando como resultado, embriones con deficiencias en su metabolismo y crecimiento, manifiestas en malformaciones o menor tamaño. Lo anterior puede también estar relacionado con las tasas de crecimiento más aceleradas que provocaron la conclusión del desarrollo embrionario en menor tiempo.

En este contexto, Juárez *et al.* (2015) comprobaron que cuando los organismos son sometidos a condiciones de estrés térmico, la energía disponible y su capacidad metabólica son redirigidas primordialmente al mantenimiento somático (conservación de la homeostasis)

comprometiendo al crecimiento y la reproducción, en favor de su supervivencia. Por esta razón, los embriones de *O. maya* provenientes de hembras aclimatadas a 30°C mostraron menor tamaño corporal, tasas de respiración menores y mayor tasa de consumo de vitelo respecto a los embriones provenientes de hembras aclimatadas a 24°C (ver más adelante). Por ello, la regulación del gasto y asignación de la energía disponible a las funciones, son fundamentales para que un organismo pueda mantener el equilibrio interno y sobrevivir.

Otra explicación, no mutuamente excluyente se sustenta en el incremento de la producción mitocondrial de especies reactivas de oxígeno (ERO) producto del estrés térmico, ya que, en ectotermos acuáticos, a mayores temperaturas de exposición, existe un incremento en la producción de las deletéreas ERO, como fue ya documentado en *O. maya* (Domínguez-Castanedo *et al.*, 2023). Además, ha sido sugerido que elevadas tasas metabólicas durante los estadios tempranos de desarrollo son responsables de la generación de altos niveles de estrés oxidativo (Monaghan *et al.*, 2009); y que existe una incapacidad de los mecanismos antioxidantes de proteger a los embriones cuando el metabolismo respiratorio se incrementa con la temperatura (Sánchez-García *et al.*, 2017).

El estrés oxidativo producido por las ERO consiste en un conjunto de daños celulares producidos a las biomoléculas, principalmente la oxidación de lípidos, proteínas y ácidos nucleicos (Storey, 1996; Hulbert *et al.*, 2007). La acumulación progresiva de estas biomoléculas dañadas modifica el funcionamiento correcto de estos elementos estructurales, la actividad enzimática y de reciclado de aminoácidos para la construcción de nuevas proteínas (Beckman y Ames 1998; Grune *et al.*, 2001; Passos y Zglinicki, 2006). Adicionalmente al daño directo producido por las ERO en las células y los tejidos, es posible considerar los costos de asignación generados por la redirección de recursos hacia las defensas antioxidantes, con el consecuente detrimento en la inversión para otros procesos o actividades, como se mencionó anteriormente (Yearsley *et al.*, 2005). Debido a esto, ha sido propuesto que el estrés oxidativo puede operar como un mediador de los compromisos y compensaciones en las historias de vida de los organismos a lo largo del tiempo (Monaghan *et al.*, 2009).

Los organismos poseen un sistema antioxidante constituido por enzimas (*e.g.* catalasa, glutatión peroxidasa; Di Giulio *et al.*, 1989), complementado por algunas moléculas no

enzimáticas de bajo peso molecular (*e.g.* vitaminas A, C, y E, bilirrubina, beta-caroteno, ácido úrico, y flavonoides; Tiwari *et al.*, 2014), que progresivamente reducen las deletéreas ERO a moléculas seguras (*e.g.* O₂ y H₂O; Halliwell, 2012).

En este contexto, se ha sido documentado que los embriones tienen limitaciones para el manejo de las ERO producidas al acelerar el metabolismo a causa del aumento de temperatura (Byrne, 2011). Esto se refleja en daños a las estructuras externas de los embriones, generado un intercambio de materia insuficiente/deficiente con el medio, afectando su correcto desarrollo, e incluso reduciendo la supervivencia (Sen, 2005). En un estudio realizado por Sánchez-García *et al.* (2017) en el que evaluaron el efecto de la temperatura en embriones de *O. maya*, observaron que los huevos expuestos a incrementos graduales (de 24 hasta 30°C) presentaron un mayor consumo de oxígeno y mayor cantidad de ERO acumuladas, comparado con los mantenidos en condiciones de temperatura óptima.

Se ha observado también que los embriones mantenidos bajo estrés térmico aumentan las demandas energéticas que, a su vez, se ven reflejadas en un aumento del metabolismo energético y que la energía derivada de dicho incremento es utilizada para eliminar la sobreproducción de las ERO. Además, cuando los embriones se incuban por encima de 29°C, las enzimas antioxidantes no son capaces de hacer frente a estas altas concentraciones de ERO, lo que provoca interferencias en el desarrollo embrionario, malformaciones, y la muerte (Sánchez-García *et al.*, 2017), debido al colapso de los sistemas de producción de energía aeróbica y antioxidante. Por consiguiente, un balance entre la producción de las ERO y su remoción permite una función celular normal, mientras que un desequilibrio causa estrés oxidativo y una menor capacidad de producir energía, teniendo consecuencias a diferentes niveles biológicos (reproducción, supervivencia y longevidad) (Rodríguez *et al.*, 1994; Constantini *et al.*, 2010).

Por otro lado, los efectos deletéreos del estrés térmico también han sido documentado en organismos adultos. Por ejemplo, Juárez *et al.* (2015) evaluaron el efecto de la temperatura en hembras adultas de *O. maya*, encontrando que por encima de los 27°C las demandas energéticas se incrementaron en detrimento de la reproducción, como predice la teoría de historia de vida (Stearns, 1992), ya que la tasa ovulatoria y el número de ovocitos fertilizados fueron menor que en hembras mantenidas a 24°C. Por otro lado, se demostró también que a

temperaturas superiores a 28°C se produce daño en los testículos de los machos, reduciendo así su aporte paterno en la progenie (López-Galindo *et al.*, 2019). Por lo tanto, ¿de qué manera se explican los efectos transgeneracionales observados en los embriones de *O. maya* producidos por hembras térmicamente estresadas?

Olivares *et al.* (2019) documentaron que las ERO son producidas durante el proceso de ovogénesis en los ovarios, y transferidos a los folículos durante la vitelogénesis. De este modo, se transfiere una cantidad adicional de ERO a los embriones de hembras estresadas térmicamente. Además, es importante mencionar que las células germinales pueden ser especialmente vulnerables al estrés oxidativo, comprometiendo la viabilidad de los embriones (Metcalf y Alonso-Álvarez, 2010). En este contexto, Olivares *et al.* (2019) documentaron que las ERO fueron transferidas a los ovocitos durante la ovogénesis del pulpo *O. mimus*, produciendo una sobrecarga y posterior colapso del sistema antioxidante embrionario.

La cantidad y calidad del vitelo es una de las características más importantes para el desarrollo de cualquier organismo (Martínez-Porchas *et al.*, 2009), debido a que está fuertemente relacionada con el éxito que tienen las madres para desovar, la calidad del huevo y, posteriormente, el crecimiento y desarrollo de los embriones, juveniles y adultos (Sargent *et al.*, 2002; Hou y Fuiman, 2022). Por lo tanto, el abastecimiento de nutrientes de origen materno puede tener una fuerte influencia en el crecimiento y desarrollo de su progenie (Izquierdo *et al.*, 2001). De esta manera, el efecto transgeneracional derivado de las altas temperaturas en *O. maya* podría comenzar con la incapacidad de las hembras para almacenar suficiente vitelo y/o vitelo de calidad.

En este sentido, los resultados de esta investigación revelaron que los embriones tuvieron alteraciones en su desarrollo (morfológicas y metabólicas), a pesar de que fueron incubados en temperaturas óptimas, por lo cual es posible atribuir estos efectos a las condiciones de estrés a las que fueron sometidas sus progenitoras. Por ejemplo, los embriones incubados a 24°C, provenientes de madres sometidas a estrés térmico, desarrollaron menor peso al nacer con respecto a los provenientes de hembras no estresadas. Además, los embriones provenientes de hembras con estrés térmico tuvieron alteraciones en la morfología, menor cantidad de vitelo, menor tamaño y peso que los provenientes de hembras no estresadas. En

ambos casos, estos efectos pueden atribuirse a que las madres que experimentan altas temperaturas durante su crecimiento y maduración dan como resultado una progenie con tasas metabólicas más bajas, debido a los compromisos energéticos o a su incapacidad de producir más energía por el colapso mitocondrial (Paschke *et al.*, 2018). De acuerdo con la “hipótesis de capacidad y tolerancia térmica limitada por oxígeno” los animales entran en estrés térmico cuando su capacidad funcional ventilatoria y del sistema circulatorio para obtener y transportar el oxígeno es sobrepasada por las demandas de oxígeno en los tejidos provocando la reducción en la producción de ATP y, por lo tanto, en el desempeño general de los organismos. Esta condición puede ser más evidente en animales que requieren energía extra, como cuando están obligados a tener actividad forzada, o bajo estrés térmico (Farrell, 2016; Pörtner *et al.*, 2017). Alternativamente, el daño oxidativo puede acumularse en los folículos durante la ovogénesis y, posteriormente, es transmitido a sus embriones, generando las disfunciones aquí documentadas.

Un efecto transgeneracional del estrés térmico previamente documentado en el coral *Pocillopora acuta* (McRae *et al.*, 2021) fue la reducción del tamaño al nacer de las crías provenientes de progenitores bajo estrés térmico, como aquí se documentó en *O. maya*. El estudio sugiere que, para los embriones incubados bajo estrés térmico, provenientes de madres estresadas resulta difícil compensar el daño, ya que portan una carga oxidante adicional, heredado por sus madres a través del vitelo, dejándolos limitados para contrarrestar el doble de ERO producidos en sus células, causando así una sobrecarga para el organismo y algunos de los efectos deletéreos que aquí fueron documentados en *O. maya*, como la menor talla al nacer (Ortega-Ramírez, 2019). Algunas consecuencias ecológicas derivadas de las alteraciones morfológicas al nacer son una menor aptitud y capacidad competitiva de los organismos de menor talla, comprometiendo entonces el éxito biológico de los embriones generados bajo condiciones de estrés térmico y, por lo tanto, el éxito reproductor de las progenitoras (Peterson, 1993).

Con base en lo anterior, los resultados de esta investigación sugieren que las hembras de *O. maya* fueron incapaces de compensar los efectos del estrés térmico (y probablemente del estrés oxidativo generado por éste) en la calidad de sus folículos ováricos durante la ovogénesis, heredando procesos deletéreos a sus descendientes, como menor tamaño al

nacimiento y tasas metabólicas menos aceleradas. Los efectos deletéreos transgeneracionales por el estrés térmico documentados en esta investigación representan una preocupante y devastadora evidencia de lo que puede ocurrir en los organismos ectotermos acuáticos que trasciende a *O. maya* de cumplirse las predicciones sobre el calentamiento de los océanos. Sin embargo, ¿de qué manera deberían considerarse estas preocupantes predicciones a la luz de la adaptación y estrategias desarrolladas por los organismos para escapar de la extinción?

Existen diversas estrategias (de tipo celular, conductual o fisiológico; Pigliucci, 1996) que han evolucionado en los organismos sensibles a los cambios ambientales con el fin de compensar esta devastadora condición (Lawrence y Soame, 2004). Por ejemplo, los animales que tienen un ciclo de vida corto, -como *O. maya*-, pueden adaptarse con éxito a temperaturas mayores a su óptimo si los cambios en el clima son relativamente lentos, ya que podrían remodelar su fisiología para compensar los efectos de la variación de temperatura y, con esta plasticidad fisiológica, podrían hacerle frente al cambio climático. Sin embargo, es importante señalar que las estrategias plásticas de historia de vida (*e.g.* comportamentales) utilizadas por algún estadio ontogenético dirigidas para compensar el estrés térmico, podrían no ser útiles si otro estadio de desarrollo permanece vulnerable. Es decir, algunos organismos en estadios de desarrollo móviles podrían migrar en busca de aguas con temperaturas más apropiadas; sin embargo, seguirían expuestos durante sus estadios embrionarios sésiles, como *O. maya* (Kingsolver *et al.* 2011; Truebano *et al.* 2018).

De acuerdo con Clark *et al.* (2013), la aclimatación en los organismos ectotermos acuáticos a una condición térmica dada sucede en un intervalo de una a tres semanas de exposición. Una vez que los mecanismos fisiológicos asociados a la temperatura responden a la nueva condición térmica, la posibilidad de sobrevivir aumenta y los umbrales térmicos pueden modificarse. También se ha sugerido que un incremento gradual de temperatura puede desencadenar una activación temprana de los mecanismos relacionados con la tolerancia térmica y permitir que los organismos incrementen su plasticidad y resiliencia a los cambios de temperatura (Pigliucci, 2001; Ernande y Dieckmann, 2004).

Por ejemplo, ha sido comprobado que los embriones de *O. mayas* expuestos a incrementos graduales de temperatura (hasta 30°C) tienen mejores mecanismos fisiológicos para tolerar

altas temperaturas (Caamal-Monsreal *et al.*, 2016; Sánchez-García *et al.*, 2017). Lo anterior sugiere que los animales ectotermos aclimatados a temperaturas que superan su límite térmico, podrían tener una mayor tolerancia y una menor sensibilidad a este factor ambiental, generando que la especie tenga éxito evolutivo, bajo las fluctuaciones de temperatura (Seebacher *et al.*, 2014).

Lamentablemente, la velocidad con la que se está desarrollando el calentamiento de los océanos es mayor a los ajustes fisiológicos que pueden llevar a cabo las especies (Tittensor *et al.*, 2021). Si la velocidad del cambio climático rebasa las tasas de aclimatación de los organismos, se puede predecir que sus poblaciones van a disminuir debido a la alta mortalidad y a la alteración de las interacciones ecológicas (*e.g.* depredación, parasitismo) (Cohen *et al.*, 2018; Tittensor *et al.*, 2021). Además, todo lo discutido anteriormente demuestra que el impacto del calentamiento global trasciende las generaciones, por lo tanto, las condiciones experimentadas por una generación parental pueden interactuar con las condiciones experimentadas por las generaciones posteriores. En este sentido, puede alterarse la plasticidad transgeneracional, modificando el fenotipo de su progeñe por procesos no genéticos (Rodríguez *et al.*, 1994). Aunado a esto, en ausencia de una adaptación evolutiva rápida, los organismos marinos, incluido *O. maya*, se verán irremediabilmente afectados por la temperatura de los océanos en futuro cercano.

7. CONCLUSIÓN

Los resultados obtenidos en esta investigación confirman las preocupantes predicciones sobre los efectos deletéreos generados en las especies de invertebrados ectotermos acuáticos producto del calentamiento global (*e.g.* alteraciones metabólicas y morfológicas). En *O. maya* estos efectos pueden ser atribuidos a (*i*) los compromisos energéticos de los organismos generados por el redireccionamiento de la energía para el mantenimiento somático, y (*ii*) a la acumulación de ERO que generan una carga extra de estrés oxidativo, o (*iii*) una combinación de ambos factores.

Esta investigación confirmó/reveló que existe un peligroso efecto acumulativo y heredable del estrés térmico, incluso cuando los embriones se desarrollaron en condiciones óptimas. Es decir, que la temperatura de aclimatación de las madres afecta de manera negativa el desarrollo y metabolismo de los embriones, independientemente de la temperatura de incubación individual. Probablemente, el efecto más relevante en este trabajo es la disminución del metabolismo energético producido, probablemente, por la reducción del campo aeróbico, dando como consecuencia la incapacidad de producir energía.

A pesar de que estos resultados sugieren que existirán alteraciones irreparables para los organismos expuestos a estrés térmico, es incierto saber hasta qué punto las especies podrán tener la capacidad de adaptarse a estas condiciones estresantes. Las condiciones experimentales en este trabajo (una temperatura estable mantenida a través del tiempo) permitieron identificar aisladamente el efecto de la temperatura de incubación sobre el desarrollo de los embriones y el efecto transgeneracional sobre éstos. Sin embargo, para comprender los posibles efectos completos del calentamiento global en los invertebrados marinos, es necesario tomar en cuenta también (*i*) la capacidad adaptativa de cada especie en un contexto que tome en cuenta una mayor cantidad de variables (*e.g.* comportamiento, fisiología, micro-evolutivas), y (*ii*) la velocidad en la que se realiza el cambio climático global.

8. REFERENCIAS

Abele, D., Heise, K., Pörtner, H. y Puntarulo, S. 2002. Temperature-dependence of mitochondrial function and production of reactive oxygen species in the intertidal mu clam *Mya arenaria*. *Journal of Experimental Biology*, 205:1831-1841.

Abele, E., Philip, E., Gonzalez, P. y Puntarulo, S. 2007. Marine invertebrate mitochondrial and oxidative stress. *Frontiers in Bioscience*, 12:933-956.

Ángeles-González, L., Lima, F., Caamal-Monsreal, C., Díaz, F. y Rosas, C. 2020. Exploring the effects of warming seas by using the optimal and pejus temperatures of the embryo of three Octopoda species in the Gulf of Mexico. *J Therm Biol* 94, 102753. Doi: 10.1016/j.jtherbio.102020.102753.

Angilletta, J., Bennett, A.F., Guderley, H., Navas, C., Seebacher, F. y Wilson, R. 2006. Coadaptation: A Unifying Principle in Evolutionary Thermal Biology. *Physiol. Biochem. Zool.* 79, 282–294. doi:10.1086/499990.

Angilletta, J. 2009. *Thermal Adaptation*. Oxford University Press. doi:10.1093/acprof:oso/9780198570875.001.1

Beamish, F. y Triple, E. 1990. Heat increment a static or dynamic dimension in bioenergetics models? *Transactions of the American Fisheries Society* 119: 649-661.

Beckman, K. y Ames, B. 1998. The free radical theory of aging matures. *Physiol Rev.* 78: 547–581.

Brooks, N., Grist, N. y Brown, K. 2009. Development futures in the context of climate change: Challenging the present and learning from the past. *Development Policy Review*, 27(6): 741-765.

Brown, J., Gillooly, J., Allen, A., Savage, V. y West, G. 2004. Hacia una teoría metabólica de la ecología. *Ecología*, 85 (7), 1771-1789.

Buckley, L. y Huey, R. 2016. How Extreme Temperatures Impact Organisms and the Evolution of their Thermal Tolerance. *Integr. Comp. Biol.* 56, 98–109. doi:10.1093/icb/icw004.

- Byrne, M. 2011. Impact of ocean warming and ocean acidification on marine invertebrate life history stages: vulnerabilities and potential for persistence in a changing ocean. *Ocean Mar Biol Ann Rev* 49:1–42.
- Caamal-Monsreal, C., Uriarte, I., Farías, A., Díaz, F., Sánchez, A., Re, D. y Rosas, C. 2016. Effects of temperature on embryo development and metabolism of *O. maya*. *Aquaculture*. 451. 156-162.
- Carvajal, C. 2019. Especies reactivas del oxígeno: formación, función y estrés oxidativo. *Medicina Legal de Costa Rica*, 36 (1), 91-100.
- Cheung, W., Lam, V., Sarmiento, J., Kaemey, K., Watson, R. y Pauly, D. 2009. Projecting global marine biodiversity impacts under climate change scenarios. *Fish and fisheries*. 10 (3): 235–251.
- Clark, T., Sandblom, E. y Jutfelt, F. 2013. Aerobic scope measurements of fishes in an era of climate change: respirometry, relevance and recommendations. doi:10.1242/jeb.084251
- Cohen, J.M., Lajeunesse, M.J. y Rohr, J.R. 2018. A global synthesis of animal phenological responses to climate change. *Nature Climate Change*, 8(3), 224-228.
- Constantini, D., Rowe, M., Butler, W. y McGraw, J. 2010. From molecules to living systems: historical and contemporary issues in oxidative stress and antioxidant ecology. *Functional Ecology*, 24, 950–959. doi: [10.1111/j.1365-2435.2010.01746](https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01746).
- Davis, K. y McEntire, M. 2009. Comparación de la respuesta al estrés de cortisol y glucosa al confinamiento agudo entre lubina blanca, Monrone chrysops, lubina rayada, Monrone saxatilis y lubina, Monrone chrysops x Morone saxatilis.
- Di Giulio, R.T., Washburn, P.C., Wenning, R.J., Winston, G.W. y Jewell, C.S. 1989. Biochemical responses in aquatic animals: a review of determinants of oxidative stress. *Environ Toxicol Chem*. 8:1103 – 1123.
- Domínguez-Castanedo, O., Palomino-Cruz, D., Mascaró, M. M., Rodríguez-Fuentes, G., Juárez, O. E., Galindo-Sánchez, C. E y Rosas, C. 2022. Trans-generational physiological condition of embryos is conditioned by maternal thermal stress in *Octopus maya*. *bioRxiv*, 2022-05.

Donelson, J., Wong, M., Booth, D. y Munday, P. 2016. La plasticidad transgeneracional de la reproducción depende de la tasa de calentamiento entre generaciones. *Evol Appl*, 9: 1072-1081. <https://doi.org/10.1111/eva.12386>

Dupont, S. y Pörtner, H. 2013. Get ready for ocean acidification. *Nature*, 498(7455), p.429.

Ernande, B. y Dieckmann, U. 2004 The evolution of phenotypic plasticity in spatially structured environments: implications of intraspecific competition, plasticity costs and environmental characteristics. *Journal of Evolutionary Biology*, 17: 613-628.

Farrell, A.P. 2016. Pragmatic perspective on aerobic scope: peaking, plummeting, pejus and apportioning. *J Fish Biol* 88: 322–343.7

Fassiano, A., Ortiz, N. y Ríos de Molina, M. 2012. Estrés oxidativo en cefalópodos: I. Determinación de TBARS. *Acta toxicol Argentina*. 20(2):57-61.

Fields, P.A. 2001. Review: protein function at thermal extremes: balancing stability and flexibility. *Comp. Biochem. Physiol. (part A) Mol. Integr. Physiol.* 129:417-431.

Galindo, L. y Samaniego, J. 2010. La economía del cambio climático en América Latina y el Caribe: algunos hechos estilizados. *Revista Cepal*.

Gillooly, J., Brown, J., West, G., Savage, V. y Charnov, E. 2001. Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science*, 293, 2248-2251.

Grune, T., Shringarpure, R., Sitte, N. y Davies, K. 2001. Age-related changes in protein oxidation and proteolysis in mammalian cells. *Journal of Gerontology*. 56: B459–B467.

Halliwell, B. 2012. The antioxidant paradox: less paradoxical now? *British Journal of Clinical Pharmacology*. 75:637-644

Harley, C., Hughes, D., Hultgren, A., Hultgren, K., Miner, B., Sorte, C., Thornber, C., Rodríguez, L., Tomanek, L. y Williams, S. 2006. The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology Letters*. 9: 228-241.

- Hou, Z. y Fuiman, L. A. 2022. Incorporation of dietary lipids and fatty acids into red drum *Sciaenops ocellatus* eggs. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 258, 110694.
- Hulbert, A.J., Pamplona, R., Buffenstein, R. y Buttemer, W.A. 2007. Life and death: metabolic rate, membrane composition, and life span of animals. *Physiol Rev.* 87: 1175–1213.
- IPCC. 2007. *Climate Change 2007: Synthesis Report*. In: Pachauri, R.K., Reisinger, A. (Eds.), *Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. IPCC, Geneva, Switzerland, p. 104.
- IPCC. 2014. *Climate Change 2014: Synthesis report*. Geneva, Switzerland: Intergovernmental Panel on Climate Change.
- Izquierdo, M.S., Fernández-Palacios, H. y Tacon, A.G. 2001. Effect of broodstock nutrition on reproductive performance of fish. *Aquaculture* 197, 25–42.
- Jensen, 2010. *Invasive Alien Species -Fact Sheet - Acartia Tonsa*. Identification key to marine invasive species in Nordic waters – NOBANIS.
- Juárez, O., Galindo-Sánchez, C., Díaz, F., Re, D., Sánchez-García, A., Caamal-Monsreal, C. y Rosas, C. 2015. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology is temperature conditioning *Octopus maya* fitness. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 467, 71-76.
- Juárez, O., Hau, V., Caamal-Monsreal, C., Galindo-Sanchez, C., Díaz, F., Re, D. y Rosas, C. 2016. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology Effect of maternal temperature stress before spawning over the energetic balance of *Octopus maya* juvenile exposed to a gradual temperature change. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 474, 39-45.
- Kingsolver, J. G., Woods, H. A., Buckley, L. B., Potter, K. A., MacLean, H. J. y Higgins, J. K. 2011 Complex life cycles and the responses of insects to climate change. *Integr. Comp. Biol.* 51, 719–732. (doi:10.1093/icb/icr015)

Kingsolver, J. y Huey, R. 2008. Tamaño, temperatura y condición física: tres reglas. *Investigación en ecología evolutiva*, 10 (2), 251-268.

Lawrence, A.J y Soame, J.M. 2004. The effects of climate change in the reproduction of coastal invertebrates. *Int J Avian Sci*, 146:29-39.

Lefevre, S. 2016. Are global warming and ocean acidification conspiring against marine ectotherms? A meta-analysis of the respiratory effects of elevated temperature, high CO₂ and their interaction. *Conservation Physiology*. Doi: <http://www.doi.org/10.1093/conphys/cow009>.

López- Galindo, L., Galindo-Sánchez, C., Olivares, A., Ávila-Poveda, O., Diaz, F., Juárez, O. y Lafarga, F. 2019. Reproductive performance of *Octopus maya* males conditioned by thermal stress. *Ecological Indicators*, 96, 437-447.

Madeira, D., Costa, P., Vinagre, C. y Diniz, M. 2016. When warming hits harder: survival, cellular stress and thermal limits of *Sparus aurata* larvae under global change. *Mar. Biol.* 163, 91- 105, Doi: <http://www.doi.org/10.1007/s00227-016-2856-4>.

Marshall, D., Brahim, A., Mustapha, N., Dong, Y. y Sinclair, B. 2018. Substantial heat tolerance acclimation capacity in tropical thermophilic snails, but to what benefit? *Journal of Experimental Biology*, 221.

Martínez-Porchas, M., Ramos-Enríquez, R. y Martínez-Córdova, L. 2009. Dinámica de crecimiento de peces y crustáceos. *REDVET. Revista electrónica de Veterinaria*, 10(10), 1-16.

Mayor, R. 2010. Estrés Oxidativo y Sistema de Defensa Antioxidante. *Rev. Inst. Med. Trop.* 5(2):23-29.

McRae, C.J., Huang, W.B., Fan, T.Y. y Côté, I.M. 2021. Effects of thermal conditioning on the performance of *Pocillopora acuta* adult coral colonies and their offspring. *Coral Reefs*, 40(5), 1491-1503.

Metcalfé, N.B. y Alonso-Álvarez, C. 2010. El estrés oxidativo como una restricción de la historia de vida: el papel de las especies reactivas de oxígeno en la configuración de los fenotipos desde la concepción hasta la muerte. *Ecología funcional*, 24 (5), 984-996.

Meza-Buendía, A., Trejo-Escamilla, I., Piu, M., Caamal-Monsreal, C., Rodríguez-Fuentes, G., Díaz, F., Re, D., Galindo-Sánchez, C. y Rosas, C. 2021. Why high temperatures limit reproduction in cephalopods? The case of *Octopus maya*. Aquaculture Research. <https://doi.org/10.1111/are.15387>.

Monaghan, P., Metcalfe, N.B. y Torres, R. 2009. Oxidative stress as a mediator of life history trade-offs: mechanisms, measurements and interpretation. Ecology Letters, 12, 75–92.

Montero, E. 1996. Los radicales libres y las defensas antioxidantes. An Fac Med (Perú); 57 (4):278- 81.

Naef, A. 1928. Cephalopoda Embryology. Washington, D.C. Smithsonian Institution Libraries. 460.

Noyola, J., Caamal-Monsreal, C., Díaz, F., Re, A., Sánchez, A. y Rosas, C. 2013. Thermal preference, tolerance and metabolic rate of early juveniles of *Octopus maya* exposed to different acclimation temperatures. J. Therm. Biol. 38, 14–19. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2012.09.001>

Olivares, A., Rodríguez-Fuentes, G., Mascaró, M., Arteaga, A., Ortega, K., Caamal-Monsreal, C., Temblay, N. y Rosas, C. 2019. Maturation trade-offs in octopus females and their progeny: energy, digestion and defense indicators. PeerJ, 7, e6618.

ONU. 2020. Las emisiones de CO2 rompen otro récord: un calentamiento global catastrófico amenaza el planeta. Disponible en: <https://news.un.org/es/> [Consultado el 16/11/2022].

Ortega-Ramírez, K. 2019. Evaluación de biomarcadores bioquímicos de balance redox durante el desarrollo embrionario de *Octopus maya* (Voss & Solís-Ramírez, 1966). Tesis de maestría, PCMyL.-UNAM.

Parmesan, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. Annual Review of Ecology Evolution and Systematics 37:637-669.

Paschke, K., Agüero, J., Gebauer, P., Díaz, F., Mascaró, M., López-Ripoll, E., ... y Rosas, C. 2018. Comparación del alcance aeróbico para la actividad metabólica en ectotermos acuáticos con estimulación metabólica relacionada con la temperatura: un enfoque novedoso para el presupuesto de potencia aeróbica. Fronteras en Fisiología , 9 , 1438.

- Passos, J.F. y Zglinicki, T. 2006. Oxygen free radicals in cell senescence: are they signal transducers? *Free Radical Research*, 40:1277-1283
- Pérez, D. 2021. Análisis funcional del control neuroendocrino del lóbulo óptico de las Hembras de *Octopus maya* bajo estrés térmico. Tesis de Maestría. CICESE.
- Peterson, H.R. 1993. The ecological implications of body size. *Cambridge Studies in Ecology*. Cambridge University Press.
- Pigliucci, M. 1996. How organisms respond to environmental changes: from phenotypes to molecules (and vice versa). *Trends Ecol Evol* 11,168–173.
- Pigliucci M. 2001. *Phenotypic Plasticity: Beyond Nature and Nurture*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Pörtner, H. 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., Bock, C. y Mark, F. 2017. Oxygen- and capacity-limited thermal tolerance: bridging ecology and physiology. *Revista de Biología Experimental*, 220, 2685–2696. <https://doi.org/10.1242/jeb.134585>.
- Ramos, A. 2021. Metabolismo respiratorio y cuantificación de la expresión de los genes CAT, SOD1, SOD2 y HIF1A en el desarrollo embrionario de *Octopus maya*. Tesis de Maestría. CICESE.
- Rodríguez, C., Rodríguez, J., Obregón, O., Rodríguez, M., Ordaz, C. y Acosta, J. 1994. Radicales libres: parte I, consideraciones químicas, bioquímicas y fisiopatológicas. *Rev Cardiol.* 14 (5): 73-84.
- Rosas, C., Gallardo, P., Mascaró, M., Caamal-Monsreal, C. y Pascual, C. 2014. *Octopus maya*. In: Iglesias, J., Fuentes, L., Villanueva, R. (Eds.), *Cephalopod culture*. Springer Science+Business Media, Dordrecht, 383–396.
- Salinas, S. y Munch, S. 2012. Thermal legacies: Transgenerational effects of temperature on growth in a vertebrate. *Ecology Letters*, 15(2), pp.159-163.

- Sánchez-García, A., Rodríguez-Fuentes, G., Díaz, F., Galindo-Sánchez, C., Ortega-Ramírez, K., Mascaró, M y Rosas, C. 2017. Thermal sensitivity of *O. maya* embryos as a tool for monitoring the effects of environmental warming in the Southern of Gulf of Mexico. *Ecological Indicators* 72, 574-585.
- Sargent, J.R., Tocher, D.R. y Bell, J.G. 2002. The lipids. In: Halver, J.E., Hardy, R.W. (Eds.), *Fish Nutrition*, Third Edition. Academic Press, New York, pp 181-257.
- Seebacher, F., White, C.R. y Franklin, C.E. 2014. La plasticidad fisiológica aumenta Resiliencia de los animales ectotérmicos al cambio climático. *Nat. Clima Cambio* 5, 61–66, <http://dx.doi.org/10.1038/NCLIMATE2457>.
- Sen, H. 2005. Temperature tolerance of loliginid squid (*Loligo vulgaris* Lamarck, 1798) eggs in controlled conditions. *Turkish J Fish Aquat Sci* 5:53–59.
- Schulte, P. 2011. Effects of Temperature: An Introduction. Pp. 1688–1694 in *Encyclopedia of Fish Physiology: From Genome to Environment*, Farrell, A. P. Academic Press.
- Stearns, Stephen C., 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, London. 249 pp.
- Stillman, J. 2003. Acclimation Capacity Underlies Susceptibility to Climate Change. *Science* (80). 301.
- Storey, K.B. 1996. Oxidative stress: animal adaptations in nature. *Brazil Medical Journal of Biological Research*, 29:1715-1733.
- Solís-Ramírez, M. 1967. Aspectos biológicos del pulpo *Octopus maya* (Voss y Solís). Instituto Nacional Investigaciones Pesqueras. 18: 1-90.
- Souza, T.A, Ribas, O.F., Moura, F.J., Moreira, C., Campos, J. y Ilarri, I.M. 2019. Influence of temperature on intraspecific unbalanced dyadic contest between crabs. *PeerJ*, 7:e7845.
- Speakman, J.R., Blount, J.D., Bronikowski, A.M., Buffenstein, R., Isaksson, C., Kirkwood, T.B., ... y Selman, C. 2015. Estrés oxidativo e historias de vida: cuestiones no resueltas y necesidades actuales. *Ecología y Evolución*, 5 (24), 5745-5757.

- Spreitzenbarth, S. y Jeffs, A. 2021. Temperature induced changes in the development of embryos and paralarvae of the merobenthic octopus, *Octopus tetricus*. *Aquaculture*, 538:736547. Contents lists available at Science Direct Aquaculture journal homepage: www.elsevier.com/locate/aquaculture. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2021.736547>.
- Tepler S., Mach, K. y Denny, M. 2011. Preference versus performance: body temperature of intertidal snail *Chlorostoma funebris*. *Biol Bull.* 220: 107–117.
- Tewksbury, J., Huey, R. y Deutsch, C. 2008. Putting the Heat on Tropical Animals. *Science* (80). 320.
- Tittensor, D.P., Novaglio, C., Harrison, C.S., Heneghan, R.F., Barrier, N., Bianchi, D., ... y Blanchard, J.L. 2021. Next-generation ensemble projections reveal higher climate risks for marine ecosystems. *Nature Climate Change*, 11(11), 973-981.
- Tiwari, R., Chakraborty, D. y Dhama, K. 2014. Oxidative stress, prooxidants, and antioxidants: the interplay. *BioMed Research International*. 1-14.
- Truebano, M., Fenner, P., Trills, O., Rundle, D.S. y Rezende, L.E. 2018. Thermal strategies vary with life history stage. *Journal of Experimental Biology*, 221, jeb171629. doi:10.1242/jeb.171629.
- Turrens, J. 2003. Mitochondrial formation of reactive oxygen species. *J Physiol.* 522(2):335-344.
- UNDP. 2022. Conferencia de las Naciones Unidas sobre el Cambio Climático. (CNUC) 2022. Organización Mundial de las Naciones Unidas. [<https://www.un.org/es/climatechange>; fecha de consulta 20 de diciembre de 2022].
- Uriarte, I., Espinoza, V., Herrera, M., Zúñiga, O., Olivares, A., Carbonell, A., Pino, S., Farías, S. y Rosas, C. 2012. Effect of temperature on embryonic development of *Octopus mimus* under controlled conditions. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 416–417: 168–175.
- Vinagre, C., Leal, I., Mendonça, V., Madeira, D., Narciso, L., Diniz, M. y Flores, A. 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.

Willmer, P., Stone, G. y Johnston, I. 2009. Environmental physiology of animals. John Wiley & Sons.

Xu, S., Li, J., Zhang, X., Wei, H. y Cui, L. 2006. Effects of heat acclimation pretreatment on changes of membrane lipid peroxidation, antioxidant metabolites, and ultrastructure of chloroplasts in two cool-season turfgrass species under heat stress. *Environmental and Experimental Botany* 56 274–285. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2005.03.002>.

Yearsley, J.M., Kyriazakis, A., Gordon, I.J., Johnston, S.L., Speakman, J.R., Tolkamp, B.J. y Illius, A.W. 2005. A life history model of somatic damage associated with resource acquisition: damage protection or prevention? *J Theor Biol.* 235: 305–317.

Zielinski, S. y Pörter, H. 2000. Oxidative stress and antioxidative defense in cephalopods: a function of metabolic rate or age? *Comp Biochem Physiol B.*;125:147-160.