



BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE PUEBLA

ESCUELA DE BIOLOGÍA

**Efecto de la temperatura en el balance energético parcial,
sobrevivencia y tolerancia térmica de la langosta
espinosa del Caribe *Panulirus argus*.**

Tesis presentada como requisito para obtener el título de

LICENCIATURA EN BIOLOGÍA

PRESENTA:

Miriam Guadalupe Palestina Martínez

Asesor de tesis

Dra.Cristina Pascual Jiménez



Septiembre 2015

El presente trabajo fue desarrollado en las instalaciones de la Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación, Facultad de Ciencias, de la Universidad Nacional Autónoma de México en Sisal, Yucatán. En el marco de los proyectos PAPIIT IN215113 y IN212012 y con beca PAPIIT 218614, bajo la responsabilidad de la Dra. Cristina Pascual Jiménez.

Agradezco las enormes aportaciones al trabajo por el Dr. Carlos Rosas Vázquez, al Dr. Pedro Pablo Gallardo Espinosa por la dieta utilizada en este trabajo. Gracias por el valioso apoyo profesional a Claudia Patricia Caamal Monsreal por su participación y apoyo en los experimentos realizados en esta investigación, a Ariadna Berenice Sánchez Arteaga por su apoyo en las evaluaciones realizadas en el laboratorio central, a Juan Carlos Maldonado Flores por su apoyo en la elaboración del alimento. También quiero agradecer al Centro de Investigaciones Pesqueras de Isla Mujeres, en especial al M. en C. Francisco Armando Aguilar Salazar, director de dicha institución, así como a la M. en C. Aurora Elba Ramírez responsable del proyecto de engorda de juveniles de langosta, a Rubi Kinil Be y Lucia Concepción Huchin Cahum, Técnicos operativos en la estación de Isla Mujeres, gracias por su apoyo y colaboración para la captura de los organismos.

Dedicatoria y agradecimientos

La presente tesis se la dedico con todo mi amor y cariño a mi familia que siempre ha sido lo más importante para mí.

A mis padres gracias por su ejemplo de perseverancia, constancia, por sus consejos, enseñanzas, apoyo, tiempo, amor, cariño y dedicación, por enseñarme que todo es posible si me lo propongo porque tengo al mundo en mis manos. Los amó papa y mama sin ustedes nada de lo que he logrado sería posible.

A mis hermanos Arely, Tony y Shell por brindarme su apoyo incondicional, hacerme reír, por siempre estar presentes en mi vida y acompañarme en todo momento.

A Doña Pachu, Don Jorge y Chel, gracias por hacerme parte de su familia por abrirme las puertas de su hogar sin dudarlo.

Un agradecimiento muy especial a mi directora de tesis: Dra. Cristina Pascual Jiménez y al Dr. Carlos Rosas Vázquez por compartirme de su sabiduría, por brindarme la confianza y amistad que me proporcionaron durante mi estancia en la UMDI.

También quiero agradecer a Claudia, Lupita, Viri, Sol, Vero, Stefys Katy, Fernando, y a los amigos que hice en la UMDI (Chuy, Dany, Anatxa, Johny, Richy, Toxtega, Hugo, Nathaly, Martin, Liz, Adam, Magui, L, Americo, Franklin) quienes compartieron conmigo alegrías, tristezas, risas y buenos momentos e hicieron mi estancia en Yucatán una gran experiencia. Sobre todo a Viry y a Lupita quienes se convirtieron en poco tiempo en mi familia.

Índice

Resumen.....	8
Introducción.....	9-17
Hipótesis	18
Objetivos.....	19
Materiales y métodos.....	20-29
Origen de los organismos y Aclimatación.....	20
Análisis estadísticos.....	29
Resultados.....	30-45
Condiciones experimentales.....	30-33
Crecimiento.....	33-34
Sobrevivencia.....	34-35
Consumo de oxígeno.....	36-40.
Balance energético.....	40-42
Tolerancia térmica.....	43-45
Discusión.....	46-53

Conclusiones.....	54
Literatura citada.....	55-59
Anexos.	60

Figuras

Figura 1. Anatomía externa de la langosta espinosa *Panulirus argus*.

Figura 2. Ciclo de vida de la langosta *Panulirus argus* (Herrnkind 1980; Butler y Herrnkind 1997).

Figura 3. Diseño del experimento de efecto de la temperatura de aclimatación.

Figura 4. Cámara respirométrica utilizada durante el experimento.

Figura 5. Sistema respirométrico utilizado para la evaluación del consumo de oxígeno de juveniles de *Panulirus argus*.

Figura 6. Sistema utilizado para el tercer experimento “Temperatura crítica máxima (TCMax)”.

Figura 7. Sistema utilizado para el experimento de temperatura crítica mínima (TCMin).

Figura 8. Efecto de la temperatura sobre el crecimiento de los juveniles de *Panulirus argus* con distintos tiempos de exposición. Valores dados como incremento de biomasa viva (g día^{-1}) y como producción de biomasa.

Figura 9. Efecto de la temperatura en la sobrevivencia total de los juveniles de *Panulirus argus* expuestos por 30 días. Valores promedio. Diferentes letras indican diferencias significativas ($P < 0.05$).

Figura 10. Efecto de la temperatura de aclimatación (18, 25 y 30 °C.) sobre la tasa respiratoria basal de juveniles de *Panulirus argus*, mantenidos por 30 días.

Figura 11. Efecto de la temperatura de 30 °C sobre la tasa respiratoria basal de *Panulirus argus* con diferentes tiempos de exposición: 30 y 100 días en temperatura constante y 5 días en tratamiento Rampa (25 a 30°C).

Figura 12. Efecto de la temperatura de aclimatación (18, 25 y 30 °C.) sobre la tasa respiratoria invertida en el incremento de calor aparente de juveniles de *Panulirus argus* mantenidos por 30 días.

Figura 13. Efecto de la temperatura de 30 °C sobre la tasa respiratoria invertida en el incremento de calor aparente de *Panulirus argus* con diferentes tiempos de exposición: 30 y 100 días en temperatura constante y 5 días en tratamiento Rampa (25 a 30°C).

Figura 14. Efecto de la temperatura de aclimatación (18, 25 y 30 °C.) en la tasa respiratoria total de juveniles de *Panulirus argus* mantenidos por 30 días.

Figura 15. Efecto de la temperatura de 30 °C sobre la tasa respiratoria total de *Panulirus argus* con diferentes tiempos de exposición: 30 y 100 días en temperatura constante y 5 días en tratamiento Rampa (25 a 30 °C).

Figura 16. Efecto de la temperatura de aclimatación (18°C, 25°C, 30°C.) sobre la producción de biomasa (P, joules día⁻¹ g⁻¹) de *Panulirus argus* mantenidos por 30 días.

Figura 17. Efecto de la temperatura de 30 °C sobre la producción de biomasa (P, joules día⁻¹ g⁻¹) de *Panulirus argus* con diferentes tiempos de exposición: 30 y 100 días en temperatura constante y 5 días en tratamiento Rampa (25 a 30 °C).

Figura 18. Efecto de la temperatura en las eficiencias energéticas individual de los juveniles de *Panulirus argus* con diferentes tiempos de exposición de 30 días en temperaturas constantes (18, 25 y 30 °C), 25 días en el tratamiento de 30 °C Rampa y 100 días a 30 °C. R = Tasa respiratoria total; P = producción de biomasa; AS=energía asimilada.

Figura 19. Efecto de la exposición a la temperatura crítica máxima sobre consumo de oxígeno de los juveniles de *Panulirus argus*. Valores promedio del grupo control, el cual no tuvo cambio de temperatura, y del grupo experimental (TCMax).

Figura 20. Diferencias del consumo de oxígeno entre el grupo experimental y el grupo control durante 10 h después de ser expuestas a temperatura crítica máxima.

Figura 21. Efecto de la exposición a la temperatura crítica mínima sobre consumo de oxígeno de los juveniles *Panulirus argus*. Valores promedio del grupo control, el cual no tuvo cambio de temperatura y del grupo experimental expuestos a la prueba (TCMin).

Figura 22. Diferencias del consumo de oxígeno entre el grupo experimental y el grupo control durante 15 h, después de ser expuestas a temperatura crítica mínima.

Tablas

Tabla 1. Ingredientes utilizados para la formulación del alimento experimental para langostas.

Tabla 2. Variaciones de los parámetros del agua de mar de los tanques de mantenimiento de las langostas, cuando fueron expuestas a temperaturas constantes durante un periodo de 30 días.

Tabla 3. Variaciones de los parámetros del agua de mar de los tanques de mantenimiento del tratamiento de 30 °C Rampa (1 °C cada 5 días). Valores promedio y DS máximos y mínimos.

Tabla 4. Variaciones de los parámetros del agua de mar del tanque de mantenimiento de las langostas, expuestas a una temperatura de 30°C durante un periodo de 100 días.

Tabla 5. Promedio de los parámetros del agua de mar de los tanques de mantenimiento de las langostas utilizadas para el experimento de tolerancia térmica.

Tabla 6. Efecto de la temperatura en el coeficiente oxalórico (Q_{10}) de juveniles de *Panulirus argus* expuestas a temperaturas constantes (18, 25 y 30°C) por 30 días y una rampa de 25 a 30°C (para detalle véase material y métodos).

Tabla 7. Temperatura máxima crítica y temperatura mínima crítica en juveniles de *Panulirus argus*, aclimatados a 25 °C.

Anexo 1. Efecto de la temperatura y el tiempo de exposición en el crecimiento, la sobrevivencia y el balance energético de juveniles de *Panulirus argus* mantenidos a temperaturas Constantes y Rampa. DS = Desviación estándar del promedio. Rampa: 25 – 30°C (véase material y métodos). ANOVA

Anexo2. Poster metabolic adjustment of *panulirus argus* to thermal maxima limits.

Resumen

La temperatura es uno de los factores ambientales más importantes para los sistemas biológicos. En el presente trabajo se abordó el efecto de la temperatura sobre el metabolismo de la “langosta espinosa del Caribe”, *Panulirus argus* (Latreille). Se realizaron tres experimentos: en el primero, los juveniles de *P. argus* fueron aclimatados por 30 días a 18, 25 y 30 °C, partiendo de 25 °C y con una tasa de cambio de 1°C por día. Se incluyó un tratamiento llamado Rampa, para simular un incremento más natural (1 °C cada cinco días). En el segundo experimento, se aclimataron los organismos a 30 °C por 100 días para evaluar el efecto de una exposición más prolongada. La temperatura afectó significativamente ($p < 0.05$) la sobrevivencia de los juveniles de *P. argus* en el experimento de 30 días, siendo inversamente proporcional al incremento de la temperatura (96, 71 y 49% en los tratamientos de 18, 25 y 30 °C, respectivamente). En el experimento de 100 días las langostas se mantuvieron individualizados y la sobrevivencia fue del 100 %, indicando la importancia de la interacción de los organismos en la sobrevivencia. El crecimiento fue afectado por la temperatura, los mayor valores fueron registrados en los organismos aclimatados a 30 °C por 100 días (0.12 g/día), y por 30 días (0.24 g/día). Los menores crecimientos se observaron en los juveniles aclimatados a 18 y 25 °C (0.09 g/día para ambas temperaturas). Al calcular la tasa metabólica total, se observó un patrón similar. La temperatura de aclimatación afectó a la respiración vinculada al proceso digestivo, en los juveniles mantenidos a 18 y 25 °C se registraron valores de 8.58 y 7.95 joules $h^{-1} g^{-1}$, respectivamente, siendo significativamente menor ($p < 0.05$), en los animales aclimatados a 30 °C (entre 2.72 y 1.93 joules $h^{-1} g^{-1}$). En el tercer experimento, los organismos fueron aclimatados a 25 °C por seis meses para conocer la tolerancia térmica a través de la temperatura máxima y mínima crítica, siendo de 34 y 11°C, respectivamente. Este intervalo es relativamente amplio (diferencia de 27°C). Los ajustes metabólicos observados y la amplia tolerancia de temperatura permiten comprender mejor la extensa distribución de esta especie en el Atlántico americano y ofrecen datos para la temperatura de mantenimiento en condiciones de cautiverio.

Introducción

Las especies de langostas se distribuyen en los mares tropicales y templados y soportan algunas de las más grandes pesquerías del mundo (Holthius, 1990). En México existen principalmente cinco especies de langostas espinosas pertenecientes al género *Panulirus* (Gray, 1847). De estas especies, cuatro se presentan en el Océano Pacífico (*Panulirus interruptus* (Randall), *Panulirus gracilis* (Streets), *Panulirus inflatus* (Bouvier) y *Panulirus penicillatus* (Olivier)) y una en aguas del Golfo de México y el Caribe (*Panulirus argus* (Latreille)). Los estudios sobre el metabolismo de las langostas contribuyen a la comprensión de la relación de estos crustáceos con su entorno y con el diseño de las instalaciones de mantenimiento para el desarrollo de futuras tecnologías de acuicultura (Perera *et al.*, 2007). Entre los factores ambientales que gobiernan el metabolismo sobresale la temperatura, factor abiótico de gran importancia en la biología de los ectotermos marinos, que interviene desde los niveles moleculares hasta sus patrones biogeográficos (Hochachka y Somero, 2002).

Existen múltiples estudios en los cuales se han evaluado los efectos de la temperatura sobre la biología de los organismos marinos, como en el crecimiento, sobrevivencia (Phillips *et al.*, 1997; Dubber *et al.*, 2004; Lellis y Rusell, 1990; Clive, 2009; Das *et al.*, 2005), estacionalidad (Domingues *et al.* 2002), distribución (Magozzi y Piero, 2014), desarrollo embrionario y reproducción (Escribano *et al.* 2002; Noyola *et al.*, 2008; Crear *et al.*, 2000). En los últimos años se ha incrementado el interés en esta área del conocimiento, debido al calentamiento global (Caballero *et al.*, 2007.) Un cambio en los patrones de temperatura pueden general alteraciones ecológicas y en la distribución de las poblaciones. En el caso de la “langosta espinosa del Caribe” existen pocos trabajos que aborden la respuesta de los organismos ante los cambios de temperatura y a pesar de ser un recurso pesquero de gran importancia, no ha sido abordada la tolerancia térmica de la especie.

Importancia pesquera de la langosta del Caribe, *Panulirus argus*

Las langostas se distribuyen en todos los mares tropicales y templados (Dawson e Idyll, 1951). Hasta ahora se han reconocido 50 especies de palinúridos, de las cuales, 33 tienen importancia pesquera. En los últimos 15 años más del 50% de la captura mundial de langostas espinosas estuvo constituida por la “langosta del Caribe”, *Panulirus argus* (Latreille), siendo la especie de mayor importancia comercial en toda la macro-región del Caribe (Phillips y Melville-Smith, *et al.* 2006). Actualmente, las capturas de langosta en Yucatán y Quintana Roo, México, representan el 33% de la producción nacional de langosta, con alrededor de 1,100 toneladas (t) anuales en peso vivo. En ambos estados, la producción histórica tuvo una etapa de madurez antes de la década de los noventa y posteriormente, las capturas disminuyeron hasta una etapa de estabilización (Salas *et al.*, 2005). La pesquería de *P. argus* está regulada por el gobierno federal que ha establecido una temporada de veda del 1º marzo al 30 junio, una talla mínima legal de captura de 13.5 cm de longitud abdominal equivalente a ~74 mm de longitud cefalotorácica y la prohibición de capturar hembras ovígeras (Lozano-Álvarez, 1995).

Descripción morfológica

La langosta *P. argus* es un crustáceo decápodo. Su cuerpo consiste de una cabeza y tórax fusionados llamado cefalotórax y un abdomen. El cefalotórax, subcilíndrico, está extensamente cubierto de espinas. Resaltan dos prominentes “cuernos” (espinas supra-orbitales) los cuales se extienden y cubren los ojos pedunculados. El cefalotórax está conformado por 14 segmentos fusionados llamados somitas. Los ojos están asociados con la primera somita. Las estructuras que forman la boca están ubicadas de la somita tres a la nueve. En las somitas 10 al 14 se encuentran los pereiópodos o patas caminadoras. El abdomen es una estructura muscular que consiste de seis segmentos. Cuatro segmentos presentan un par de pleópodos o apéndices natatorios. El sexto segmento del abdomen termina en un telson central que en cada lado cuenta con un par de urópodos. Esta especie también posee un característico par de largas antenas que están cubiertas por espinas cortas (Phillips *et al.*, 1980) (Figura 1).

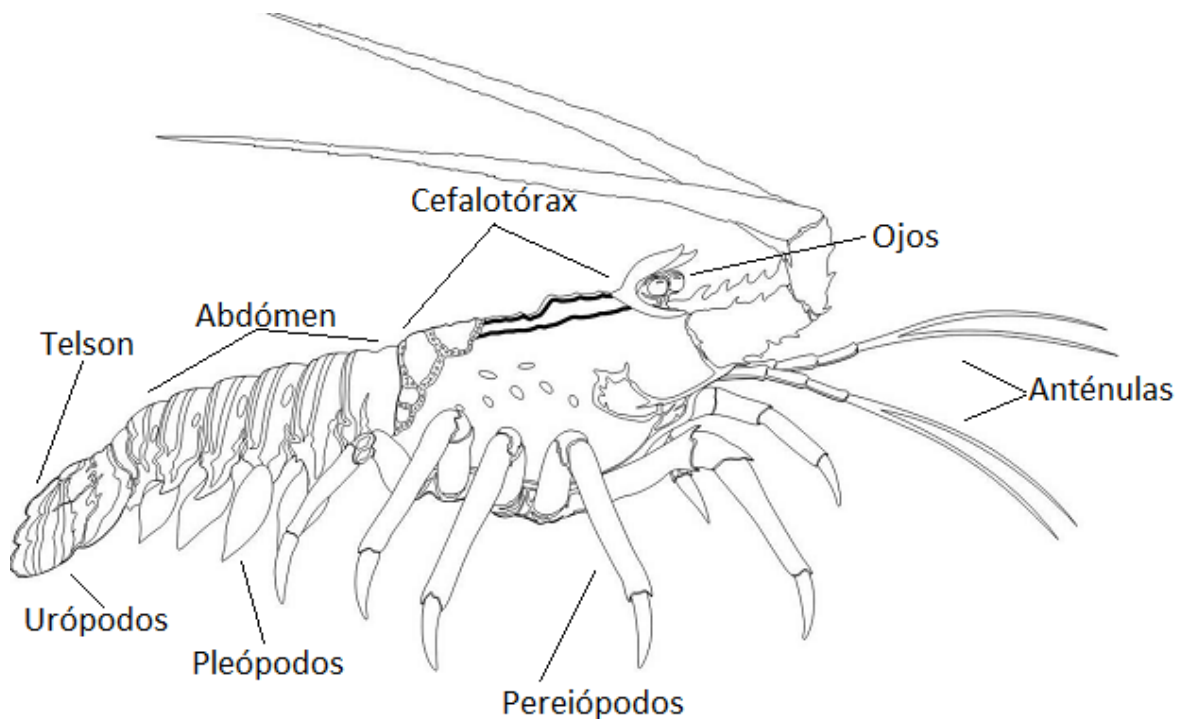


Figura 1. Anatomía externa de la langosta espinosa *Panulirus argus*.

Ciclo de vida

El ciclo de vida de *P. argus* posee una larva conocida como filosoma, es de vida pelágica y forma parte de la comunidad planctónica. Sus estadios duran entre cinco y 11 meses (Lewis, 1951); después de pasar por los diez estadios de larva filosoma, ésta sufre una metamorfosis hacia postlarva, denominada puérulo. Esta presenta una forma similar al adulto pero de color transparente y se establece en la vegetación como raíces de mangles, pastos marinos y lechos de algas rodofitas. La fase juvenil de *P. argus* presenta cambios ontogenéticos tanto en su comportamiento como en el uso de hábitat, por lo que esta fase se ha dividido en tres fases ecológicas: juvenil temprano, juvenil tardío y subadulto (Herrnkind, 1980; Herrnkind y Butler 1986). El juvenil temprano (5-15 mm de largo del cefalotórax-LC) habita en zonas someras entre la vegetación marina como pastos marinos y diferentes especies de macro-algas que los protegen de depredadores. En esta fase de desarrollo las langostas son de hábitos solitarios y pueden acceder fácilmente a su alimento, por lo que su tiempo de alimentación y de

exposición a depredadores es mínimo. Los juveniles tardíos (15-45 mm de LC) también se encuentran en aguas someras, pero ocupan principalmente pequeñas cavidades o refugios tipo grieta en rocas o pequeñas zonas arrésciales. En esta etapa comienzan a tener un comportamiento social gregario con otras langostas, como un medio para disminuir el riesgo de depredación (Lozano-Álvarez y Spanier, 1997). Los sub-adultos (45-80 mm de LC) son gregarios, tienen amplia zona de alimentación y se resguardan en hendiduras de mayor tamaño formadas en los arrecifes (Herrnkind y Butler, 1994). Los adultos (>80 mm de LC) pueden permanecer solitarios o cohabitar con otras langostas, ocupando durante el día las hendiduras de corales o fondos rocosos y por la noche pueden tener amplias excursiones alimenticias en el arrecife o zonas aledañas (Herrnkind, 1980).

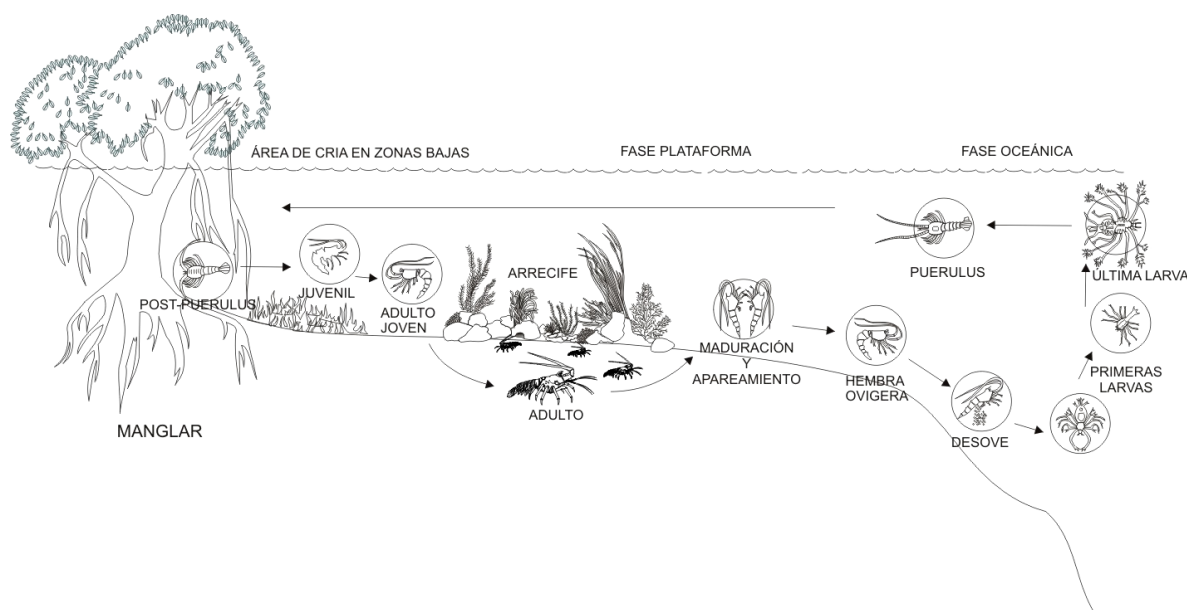


Figura 2. Ciclo de vida de la langosta *Panulirus argus* (tomado de Herrnkind 1980; Butler y Herrnkind 1997).

Crecimiento

El crecimiento en los crustáceos es un proceso discontinuo que ocurre por saltos, debido a que el exoesqueleto que los recubre no permite el aumento en el largo o el peso en forma continua (Petriella *et al.*, 1997). La temperatura tiene una alta relación con el crecimiento y la sobrevivencia de los crustáceos, ya que

temperaturas más elevadas suelen aumentar las tasas de crecimiento a través de la reducción del periodo de intermuda con el consecuente aumento de la frecuencia de muda (Chittleborough *et al.*, 1976; Serfling y Ford, 1975). Así, se ha observado que la temperatura acelera la actividad de las reacciones bioquímicas, lo cual afecta el metabolismo y por lo tanto, el crecimiento (Magnuson *et al.*, 1979; Reynolds y Casterlin, 1979). Sin embargo, también los aumentos de temperatura aumentan la mortalidad debido a la mayor incidencia de canibalismo relacionados con la muda (Johnston *et al.*, 2008).

Metabolismo

La respiración (R) comúnmente es medida con el consumo de oxígeno que representa la energía necesaria tanto para el catabolismo como el anabolismo (Noyola *et al.*, 2007). Debido a los efectos que ésta tiene sobre las reacciones bioquímicas, la temperatura afecta directamente al consumo de oxígeno, el cual aumenta notablemente conforme se incrementa la temperatura (Borer y Lane, 1971). Lo anterior se ha observado en diversos trabajos realizados con crustáceos y peces (Kita *et al.*, 1996; Das *et al.*, 2005; Charterjee *et al.*, 2004; Díaz *et al.*, 2007). Por esa razón, el metabolismo respiratorio puede ser una medida para determinar la tasa metabólica en general de los organismos marinos ante un incremento de la temperatura. La tasa metabólica, medida a través del consumo de oxígeno, tiene tres componentes esenciales: el oxígeno que es utilizado en las funciones básicas de los organismos (metabolismo basal), el que se utiliza en actividad espontánea, incluyendo la alimentación (metabolismo de rutina) y el que se requiere cuando los organismos despliegan al máximo su actividad (metabolismo activo). En términos prácticos, se ha considerado que en condiciones de laboratorio las mediciones que se realizan incluyen, principalmente al metabolismo de rutina y al de actividad, los cuales representan los usos que los animales le dan a la energía metabólica durante sus actividades diarias.

Desde el punto de vista energético, un organismo representa un sistema abierto que intercambia energía con su ambiente. Esta energía es químicamente enlazada, convertida y parcialmente utilizada en los procesos metabólicos o acumulados como tejidos corporales. Desde esta perspectiva, los conceptos de energía y materia pueden ser equivalentes y las vías para su transformación pueden ser descritas cuantitativamente a nivel molecular, celular, de organismo o de comunidad (Vernberg y Piyatiratitivorakul, 1998). Así, los elementos que conforman los distintos destinos de la energía ingerida pueden representarse en un diagrama de flujo, el cual comienza con la energía ingerida y termina con aquella que es depositada como tejido. El flujo de energía puede ser expresado matemáticamente utilizando la ecuación en la que todos los elementos son expresados en Joules/unidad de peso/unidad de tiempo (Lucas, 1993). En esta ecuación ($I = H + N + R + P$), I es la cantidad de energía incorporada en el alimento ingerido, H la energía perdida en la heces, N la energía perdida a través de los productos del metabolismo de las proteínas, R la energía invertida en los procesos metabólicos y P la energía invertida en la producción de tejidos y gametos. Utilizando la ecuación es posible obtener información de los diferentes procesos involucrados en el flujo de energía de los organismos, tanto desde una perspectiva integral, como únicamente a través de la evaluación de algunos de sus elementos, según sea el caso. Es decir, que la cantidad de energía absorbida del alimento puede ser calculada como: $Ab = I - H$ y la cantidad de energía asimilada como: $A = P + R$. Si solo tomamos la segunda parte de la ecuación, es decir, la energía asimilada, es posible estimar el balance energético parcial. La ecuación del balance energético puede ser utilizada para calcular la cantidad de energía producida P. Aunque la predictibilidad de esta ecuación dependerá, naturalmente, de la precisión con que se realicen las mediciones de los demás elementos de la ecuación, es evidente que el uso de la ecuación puede ayudar a reducir de manera importante el tiempo, dinero y esfuerzo que comúnmente son invertidos para conocer los efectos de una condición sobre el crecimiento de un organismo cultivable. Cuando la ecuación y sus respectivos elementos han sido obtenidos en organismos aclimatados a distintas temperaturas, es posible conocer

de qué manera ese factor ambiental modula los destinos de la energía ingerida y los posibles mecanismos involucrados en la síntesis de biomasa.

Para cuantificar la dependencia que la tasa metabólica tiene, se utiliza el coeficiente denominado Q_{10} (Gillooly *et al.*, 2001), el cual parte del principio de que en los poiquiloterms el aumento de la temperatura provoca un aumento de la tasa metabólica como consecuencia de un incremento de las reacciones bioquímicas. El Q_{10} se define como:

$$Q_{10} = (MO_{2\ T2} / MO_{2\ T1})^{10/(T_2 - T_1)}$$

Donde MO_2 es la tasa metabólica y T es la temperatura.

El Q_{10} ha sido ampliamente utilizado, pues a través de éste ha sido posible identificar cuando los organismos cuentan con mecanismos que les permiten mantener el metabolismo constante después de un cambio de temperatura ($Q_{10} = 1$), cuando la tasa metabólica se duplica como consecuencia de un cambio de temperatura y existen mecanismos de compensación ($Q_{10} = 2$) o cuando esos mecanismos no existen y entonces la tasa metabólica se dispara sin ningún tipo de control ($Q_{10} \geq \alpha$) (Clarke y Fraser, 2004).

Tolerancia térmica

La temperatura máxima crítica (TCMax) y temperatura mínima crítica (TCMin) son una medida de resistencia térmica aguda, por lo general, determinada al calentar y disminuir (respectivamente) la temperatura del agua a $1\ ^\circ\text{C}\ \text{min}^{-1}$ hasta que el organismo experimente una pérdida del equilibrio (Lowe y Vance, 1955). Estas pruebas representan los límites superiores e inferiores de la zona de resistencia en la ventana térmica de una especie y están obligados a demostrar que el animal expuesto no tuvo daños fisiológicos permanentes. Esto se logra con la observación de los organismos expuestos a las pruebas por 96 h (Claussen, 1979; Tepolt, 2014; González *et al.*, 2010; Kumlu *et al.*, 2010). Sin embargo, estas

observaciones no brindan la seguridad de que los animales expuestos no han tenido daños fisiológicos ni aporta información sobre la tasa de recuperación ante la exposición a la temperatura. Un indicador que podría brindar más de información sobre esto, puede ser el consumo de oxígeno.

En los últimos años se han registrado incrementos de la temperatura en los océanos como consecuencia del calentamiento global. Las predicciones más moderadas postulan que en los próximos 100 años, la temperatura del Océano Atlántico se incrementará entre 3 y 5°C, lo cual podría tener consecuencias importantes en la estructura de las poblaciones (Loarie *et al*, 2009; Clark *et al.*, 2013).

Tomando en consideración la importancia que tiene la langosta *P. argus* tanto desde el punto de vista pesquero como ecológico y los posibles efectos que los cambios de temperatura en el océano podrían tener sobre la fauna bentónica, el presente estudio ha sido diseñado para contestar la siguiente pregunta de investigación:

¿Cómo afectan la temperatura y el tiempo de exposición a ésta, en el crecimiento, sobrevivencia y balance energético parcial de *P. argus*?

Hipótesis

Considerando que la temperatura es un factor gobernador de las reacciones bioquímicas, se espera que el incremento en la temperatura de aclimatación de los juveniles de *Panulirus argus* genere un aumento del metabolismo, como respuesta a un mayor gasto energético derivado del aumento de las reacciones bioquímicas involucradas. Este aumento se verá reflejado en un incremento en la tasa de ingestión y en el crecimiento, siempre y cuando la temperatura más alta no rebase los límites de la tolerancia térmica de la especie.

Objetivo general

Evaluar los efectos de la temperatura de aclimatación y tiempo de exposición en la sobrevivencia, el crecimiento y el balance energético parcial de los juveniles de *Panulirus argus*.

Objetivos particulares

- Determinar el efecto de la temperatura de aclimatación (18, 25 y 30 °C) por 30 días sobre la sobrevivencia, el crecimiento y el balance energético parcial de los juveniles de *P. argus*.
- Definir el efecto del tiempo de aclimatación (5, 30 y 100 días) a 30 °C sobre la sobrevivencia, el crecimiento y el balance energético parcial de los juveniles de *P. argus*, mantenidos por 5, 30 y 100 días.
- Establecer la tolerancia térmica y la tasa de recuperación a la temperatura crítica máxima de juveniles de *P. argus* aclimatados a 25°C.
- Establecer la tolerancia térmica y la tasa de recuperación a la temperatura crítica mínima de juveniles de *P. argus*, aclimatados a 25°C.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se realizaron tres experimentos:

1. Efecto de la temperatura de aclimatación

Se utilizaron 89 organismos capturados en la Isla Contoy de Quintana Roo, los cuales fueron trasladados en un sistema con circulación de agua de mar y aeración constante hacia la Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM)-Sisal, Yucatán, donde se realizó el experimento.

Aclimatación

Los organismos cumplieron con un periodo de acondicionamiento de 2 meses en estanques de 2 x 1.4 m y 22 cm de profundidad. Durante este periodo, la temperatura del agua de mar se mantuvo en 25 ± 1 °C, a 37 unidades de salinidad (UDS) y aireación constante. En este sistema, el agua de mar fue recirculada a través de un tanque reservorio y filtrada con filtros de lecho profundo rellenos con antracita. Este periodo permitió verificar que las langostas experimentales no desarrollaron los síntomas visuales de la enfermedad viral (PaV1), altamente patogénica reportada con valores de prevalencia entre 2-7% en la zona de captura (Lozano *et al.*, 1996). También se aprovechó para verificar que el alimento suministrado era adecuado para evitar la muerte por muda (bajo nivel de minerales en la dieta).

Diseño experimental

Una vez cumplidos los dos meses de acondicionamiento, los organismos fueron trasladados a los estanques experimentales (80 x 50 x 23 cm) para iniciar la aclimatación a las temperaturas experimentales de 18, 25 y 30 °C. La tasa de cambio de temperatura de estos tratamientos fue de 1 °C por día y fueron denominados como temperatura "Constante". Se incluyó un tratamiento con una tasa de cambio más lento, 1 °C cada cinco días, para simular un incremento de tipo estacional; este tratamiento fue denominado "Rampa". Cada uno de los cuatro tratamientos contó con tres repeticiones con un valor promedio de 24 organismos

por tratamiento (Figura 3, diseño experimental). La temperatura fue monitoreada tres veces al día (8, 12 y 20 h), con el fin de tener un mayor control. Todos los tratamientos se mantuvieron conectados a un sistema de recirculación de agua de mar similar al utilizado en el periodo de acondicionamiento. Para mantener el agua a la temperatura de 30° C, se utilizaron calentadores de vidrio Boyu de 300 w, mientras que la temperatura de 25 °C se mantuvo con ayuda del aire acondicionado de la sala de ensayo. Para mantener las temperaturas de 18 °C, se utilizaron enfriadores de agua de mar de titanio. Las temperaturas se mantuvieron controladas durante el experimento (Tablas 2 y 3.) En todos los tratamientos hubo un flujo constante de agua de mar, el cual fue conectado a espumador para controlar niveles de amonio disuelto; el agua de mar de los sistemas experimentales se mantuvo con los niveles de nitrato $0.3 \pm 0.1 \text{ mg L}^{-1}$, nitrito 0.05, amonio $0.7 \pm 0.44 \text{ mg L}^{-1}$ y un pH de 7.5.

A los organismos se les proporcionó como refugio tres tubos de PVC por tina con un diámetro de 7 cm. Durante el experimento, los animales fueron alimentados al 2% de su biomasa dos veces al día, con un alimento pelletizado experimental, diseñado específicamente para langostas. Con el fin de mantener la calidad del agua, las tinajas de langostas fueron limpiadas diariamente con sifón para remover restos de comida y heces. Se utilizó un fotoperiodo de 12 horas de oscuridad: 12 horas de luz, con el fin de simular el fotoperiodo natural que experimenta la especie en su hábitat.

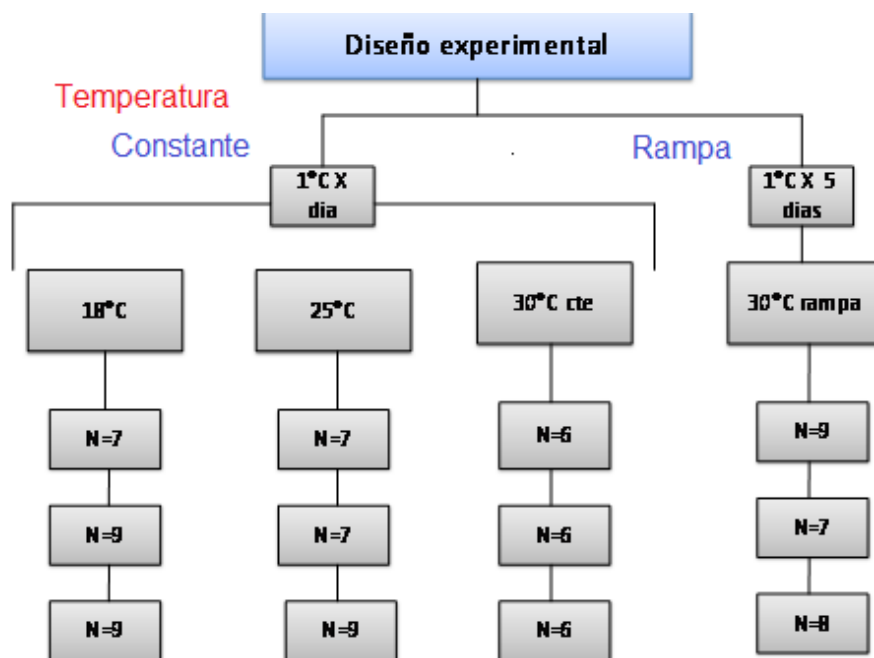


Figura 3. Diseño del experimento de efecto de la temperatura de aclimatación.

Tabla 1. Ingredientes utilizados para la formulación del alimento experimental para langostas.

Ingredientes	Gramos por kilogramo
Músculo de calamar	229
Harina de calamar	200
Jaiba fresca	178.2
Harina de pescado	165
Harina de soya	165
Vitamina D	37.5
Vitamina A	1.8
Calcio	1
Butilhidroxitolueno (BHT)	0.02
Carboximetilcelulosa (CMC)	20
Grenetina	36.2
Mezcla de vitaminas y minerales*	6.6

- *Mezcla utilizada para la formulación de alimentos para camarón

Crecimiento

Para evaluar el crecimiento de los individuos experimentales mediante la fórmula:

$$\text{TCE \%} = \left(\frac{\ln \text{PF} - \ln \text{Pi}}{t} \right) \times 100$$

Donde TCE% = Tasa de crecimiento exponencial

lnPF = logaritmo natural de peso final

lnPi = logaritmo natural de peso inicial

t = tiempo

Consumo de oxígeno

Para la evaluación del consumo de oxígeno, se utilizaron cámaras respirométricas de flujo continuo, con las características y dimensiones que se observan en la Figura 4. específicamente diseñadas para los animales del experimento.

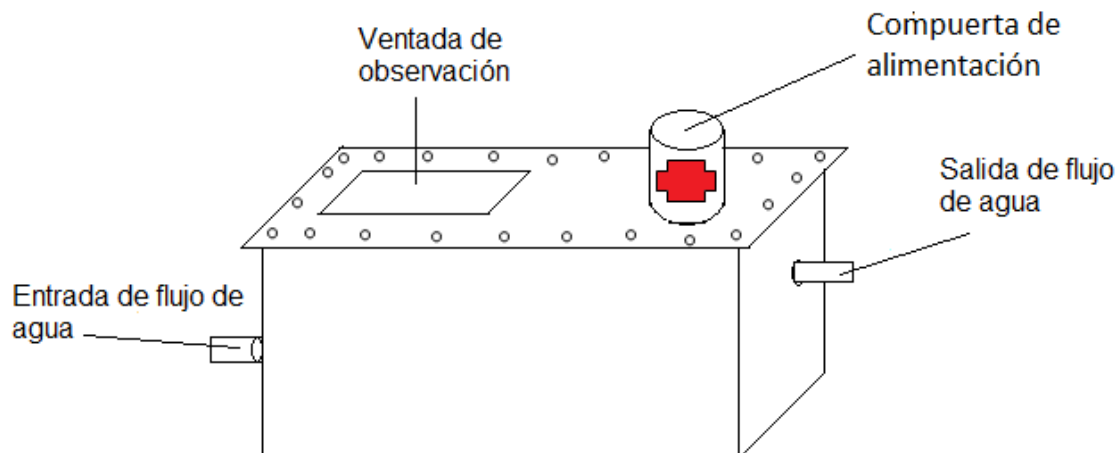


Figura 4. Cámara respirométrica utilizada durante el experimento.

El consumo de oxígeno (VO_2) en esas cámaras se determinó como la diferencia entre la concentración de oxígeno a la entrada y la salida de cada cámara; ese valor fue multiplicado por el flujo expresado en $L h^{-1}$.

$$VO_2 = \left(\frac{[O_2, \text{mg/L}]_e - [O_2, \text{mg/L}]_s}{\text{Peso, g}} \right) \times \text{Flujo (L h}^{-1}\text{)}$$

La concentración de oxígeno fue determinada utilizando un sensor fluorométrico acoplado a una fibra óptica y conectado a un amplificador multicanal (marca PreSens). Las cámaras fueron conectadas a un sistema de recirculación de agua de mar que permite mantener un flujo constante y a la temperatura experimental deseada, de esta manera se armó un sistema respirométrico utilizado para la evaluación del consumo de oxígeno (Figura 5). El flujo de entrada de agua de mar a cada cámara fue de aproximadamente 0.476 ml/seg. Una vez en las cámaras, las primeras 3 h se consideraron como el periodo de adaptación a las cámaras respirométricas. Transcurrido ese tiempo, permanecieron de 17 a 18 h en ayuno, periodo que se consideró como consumo de oxígeno de rutina. Posteriormente, las langostas fueron alimentadas en las cámaras con el pellet utilizado durante todo el experimento. El efecto del alimento en el consumo de oxígeno fue registrado durante 8 h después de la alimentación. La diferencia entre el consumo de oxígeno de rutina (sin alimento) y la máxima obtenida después de haberlas alimentado, fue utilizada para calcular el la tasa metabólica postprandial, definida como incremento de calor aparente (ICA). Para hacer esto, los valores de consumo de oxígeno fueron transformados a sus equivalentes energéticos, utilizando el coeficiente oxicalórico de 14.3 mgO_2 consumido, por joule. De esta forma, el consumo de oxígeno fue considerado un equivalente de la energía derivada de la respiración (R) y expresado como $\text{joules g}^{-1} \text{h}^{-1}$:

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

Donde R_{\max} es la tasa respiratoria máxima obtenida después de la alimentación y R_{rut} la respiración de animales mantenidos en ayuno por entre 18 y 20 h.

La tasa respiratoria fue convertida a valores por día, considerando las horas que las langostas pasaron en condición de rutina y el tiempo que les tomó alcanzar el punto de máxima actividad metabólica, después de la alimentación en cada condición experimental. Esto permitió expresar los datos de Rrut y RICA como joules g^{-1} por día. Después de las evaluaciones del consumo de oxígeno, las langostas fueron pesadas y regresadas a las condiciones de aclimatación.

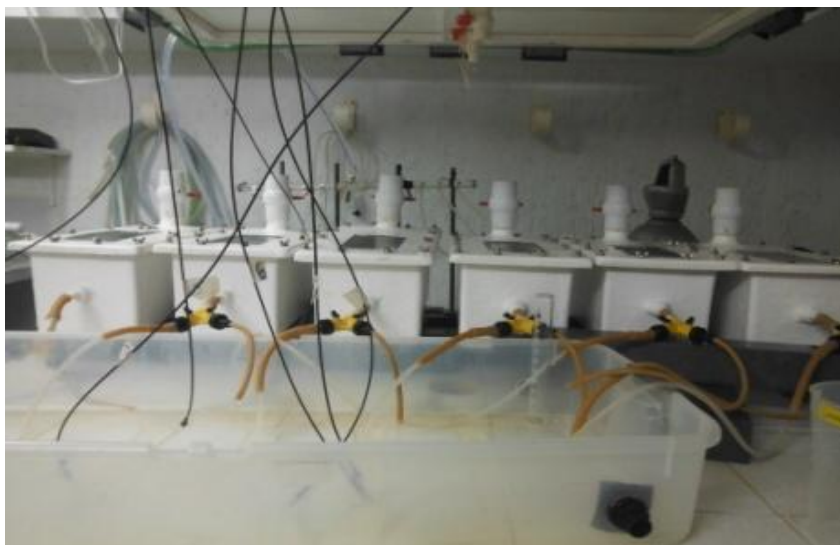


Figura 5. Sistema respirométrico utilizado para la evaluación del consumo de oxígeno de juveniles de *Panulirus argus*.

Sobrevivencia

Se registró la sobrevivencia de las langostas diariamente. La sobrevivencia final se calculó con el porcentaje de individuos vivos de cada tratamiento después de que finalizó el experimento.

2. Exposición prolongada a 30 °C.

Se realizó un segundo experimento para saber si el tiempo de exposición por 100 días a 30 °C tenía un efecto en el crecimiento y balance energético. Para hacer esto, fueron utilizadas langostas capturadas en Sisal, Yucatán. Los organismos

cumplieron con un periodo de aclimatación de 30 días en estanques de 2 m largo x 1.40 m de ancho con una profundidad de 22 cm. Posteriormente fueron colocadas en tinas individuales de 40 L de capacidad conectadas al mismo sistema de recirculación mencionado anteriormente. En esos tanques la temperatura se incrementó a razón de 1 °C por día hasta llegar a 30 °C y para mantenerla se utilizó un calentador marca “Primer” Chiller Current. El agua de mar de los sistemas experimentales se mantuvo con los niveles de nitrato $0.3 \pm 0.1 \text{ mg L}^{-1}$, nitrito 0.05, y amonio $0.7 \pm 0.44 \text{ mg L}^{-1}$ y pH de 7.5. En esas condiciones, los animales permanecieron por un periodo de 100 días. El crecimiento, el consumo de oxígeno y sobrevivencia se evaluó como fue explicado previamente.

3. Tolerancia térmica

Temperatura crítica máxima (TCMax)

Para este experimento, las langostas fueron capturadas en Isla Contoy, Quintana Roo. En el laboratorio fueron aclimatadas por seis meses a 25 °C en las condiciones anteriormente mencionadas. Para la evaluación de la temperatura crítica máxima (TCMax), se utilizaron seis langostas divididas en dos grupos. El primer grupo de langostas fue expuesto a la TCMax y el segundo fue utilizado como grupo control. Para hacer esto se utilizaron dos acuarios de 52 x 26 x 30 cm. Uno de los acuarios se utilizó para el grupo control y el otro para el grupo expuesto a TCMax. Los acuarios se llenaron con 5 L de agua de agua de mar filtrada, en donde las langostas permanecieron por 20 min antes de la exposición al incremento de temperatura y sin perturbación. Mediante una resistencia comercial (600 W) se incrementó la temperatura a razón de $1 \pm 0.5^\circ \text{ C/min}^{-1}$ (Reynolds y Casterlin, 1979). En ese momento se anotó la temperatura y las langostas se extrajeron de los acuarios (Figura 6) para ponerlas en las cámaras respirométricas; es decir, en el sistema respirométrico utilizado en los experimentos anteriores (Figura 5) y medir el consumo de oxígeno durante 24 h, tomando al oxígeno como indicador fisiológico de la recuperación de estos organismos.



Figura 6. Sistema utilizado para el tercer experimento “Temperatura crítica máxima (TCMax)”.

Temperatura crítica mínima

Al igual que en el caso de TCMax, para la Temperatura crítica mínima (TCMin) se armó un sistema para prueba de TCMin (Figura 7), en el cual hubo una calibración previa para determinar la cantidad de hielo y volumen de agua necesario para disminuir la temperatura en el agua de mar de los acuarios, a razón de $1 \pm 0.8^{\circ}\text{C min}^{-1}$. Para la evaluación, se utilizaron las mismas seis langostas utilizadas para la prueba de TCMax, pero con un tiempo de reposo de 6 meses a una temperatura de 25°C . Las langostas fueron divididas en dos grupos. En el primer grupo las langostas fueron expuestas a TCMin y en el segundo fueron empleadas como control. Para reducir la temperatura del agua, se utilizó un serpentín de acero inoxidable conectado a un compresor y un controlador de temperatura. El criterio utilizado para decidir si ya habían llegado a la TCMin fue también la pérdida de la capacidad motora en los organismos. Una vez alcanzado ese estado, las langostas fueron colocadas en las cámaras respirométricas (Figura 5) en donde se midió el consumo de oxígeno durante 24 h, tomando al oxígeno como indicador fisiológico de la recuperación de estos organismos.

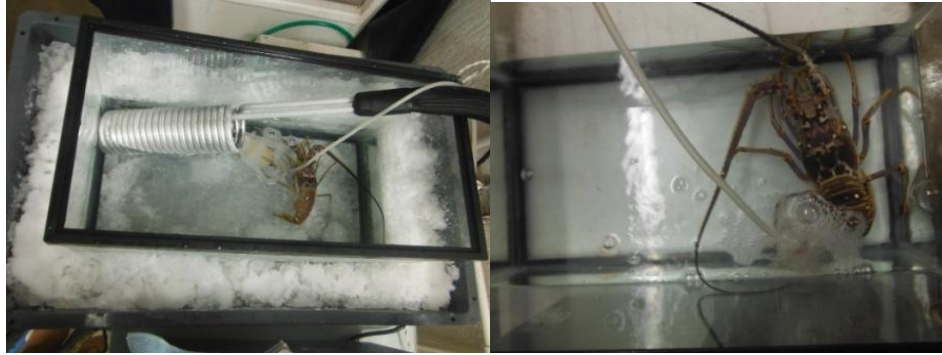


Figura 7. Sistema utilizado para el experimento de temperatura crítica mínima (TCMin).

En el caso del Q_{10} , los datos fueron obtenidos con la siguiente fórmula:

$$Q_{10} = (MO_{2\ T2} / MO_{2\ T1})^{10/(T_2 - T_1)}$$

Donde MO_2 es la tasa metabólica y T es la temperatura.

El Q_{10} ha sido ampliamente utilizado, ya que a través de éste ha sido posible identificar cuando los organismos cuentan con mecanismos que les permiten mantener el metabolismo constante después de un cambio de temperatura ($Q_{10} = 1$), cuando la tasa metabólica se duplica como consecuencia de un cambio de temperatura y existen mecanismos de compensación ($Q_{10} = 2$) o cuando esos mecanismos no existen y entonces la tasa metabólica se dispara sin ningún tipo de control ($Q_{10} \geq \alpha$) (Clarke y Fraser 2004).

Análisis estadísticos

Se verificó la homogeneidad de los datos y se utilizó un análisis de varianza (ANOVA) para determinar el efecto de la temperatura y tiempo de aclimatación sobre el crecimiento, sobrevivencia, R_{rut} , R_{max} y R_{ICA} . Para el análisis de la sobrevivencia, los datos fueron transformados (arcoseno), previo al ANOVA.

Resultados

a. Condiciones experimentales

Durante los experimentos se lograron mantener las condiciones de calidad del agua y controlar la temperatura. En la tabla 2 se presentan el valor promedio, la dispersión registrada, así como los valores máximos y mínimos de los parámetros fisicoquímicos (temperatura, oxígeno disuelto y salinidad), para cada una de las réplicas de los tratamientos de 18, 25 y 30 °C mantenidos por 30 días, en los cuales la temperatura varió en promedio ± 1.8 °C dentro de cada tratamiento, siendo muy consistente entre réplicas. El oxígeno se mantuvo arriba de 3.5 mg L^{-1} , con una variación de ± 0.64 y la salinidad varió 1 UPS.

Tabla 2. Variaciones de los parámetros del agua de mar de los tanques de mantenimiento de las langostas, cuando fueron expuestas a temperaturas constantes, durante un periodo de 30 días.

18 °C Constante				25 °C Constante				30 °C Constante					
replica	°C	Oxígeno Disuelto mg/L	Salinidad UPS	replica	°C	Oxígeno Disuelto mg/L	Salinidad UPS	replica	°C	Oxígeno Disuelto mg/L	Salinidad UPS		
	\bar{X}	17.9	6.55	38.22	\bar{X}	25.05	5.45	38.13	a	\bar{X}	29.88	4.82	38
a	DS	0.12	0.62	0.67	a	DS	0.04	0.39	0.35	DS	0.12	0.45	0
	max	19.5	7.8	40	max	27.2	6.15	38.3	max	31.3	5.61	38	
	min	16.2	5.11	38	min	23.1	4.79	38	min	29	3.9	38	
	\bar{X}	17.87	6.58	38	\bar{X}	25	5.14	38	b	\bar{X}	29.92	4.64	38.14
b	DS	0.1	0.75	0	b	DS	0.06	0.58	0	DS	0.06	0.39	0.53
	max	19.6	7.8	38	max	26.9	6.07	38	max	31.1	5.33	38	
	min	16.2	5	38	min	23.1	3.96	38	min	29.2	4.55	38	
	\bar{X}	17.87	6.57	38	\bar{X}	24.95	5.25	38	c	\bar{X}	28.8	4.62	38
c	DS	0.07	0.75	0	c	DS	0.13	0.42	0	DS	1.2	1.69	0
	max	19.7	7.52	38	max	27.2	6.22	38	max	38	5.61	38	
	min	16.1	4.77	38	min	22.5	4.47	38	min	29.6	5.47	38	

En el tratamiento de 30 °C Rampa, en el cual la temperatura se aumento a razón de 1 °C cada 5 días desde 25 °C, la temperatura se mantuvo con una variación promedio de ± 0.61 °C (Tabla 3). La variación de oxígeno disuelto fue menor a $\pm 0.45 \text{ mg L}^{-1}$, mientras que la salinidad permaneció en 38 UPS (Tabla 3).

Tabla 3. Variaciones de los parámetros del agua de mar de los tanques de mantenimiento del tratamiento de 30 °C Rampa (1 °C cada 5 días). Valores promedio y DS máximos y mínimos.

30 °C Rampa					30 °C Rampa					30 °C Rampa				
replica	5°C X día	°C	Oxígeno Disuelto mg/L	Salinidad UPS	replica	5°C X día	°C	Oxígeno Disuelto mg/L	Salinidad UPS	replica	5°C X día	°C	Oxígeno Disuelto mg/L	Salinidad UPS
a	\bar{X}		25.92	38	\bar{X}		24	5.31	38	\bar{X}		24	5.31	38
	DS	25 °C	0.37	0	b	DS	25 °C	0.37	0	c	DS	25 °C	0.41	0
	max		26.1	38		max		26.1	38		max		26.1	38
	min		22.3	38		min		22.3	38		min		22.3	38
a	\bar{X}	26 °C	25.23	38	\bar{X}	26 °C	25.92	5.09	38	\bar{X}	26 °C	26.18	5.14	38
	DS		1.02	0	b	DS		0.07	0	c	DS		0.33	0
	max		26.5	38		max		26.2	38		max		26.6	38
	min		22.6	38		min		25.6	38		min		25.8	38
a	\bar{X}	27 °C	27.23	38	\bar{X}	27 °C	27.35	5.36	38	\bar{X}	27 °C	27.47	4.94	38
	DS		0.16	0	b	DS		0.31	0	c	DS		±0.22	0
	max		28.5	38		max		28.4	38		max		27.8	38
	min		27.4	38		min		26	38		min		26.2	38
a	\bar{X}	28 °C	27.85	38	\bar{X}	28 °C	27.94	4.98	38	\bar{X}	28 °C	27.81	4.79	38
	DS		0.25	0	b	DS		0.24	0	c	DS		0.18	0
	max		28.17	38		max		29	38		max		28.4	38
	min		27.6	38		min		27.5	38		min		27.4	38
a	\bar{X}	29 °C	28.98	38	\bar{X}	29 °C	29.1	4.71	38	\bar{X}	29 °C	29.03	5.32	38
	DS		0.25	0	b	DS		0.19	0	c	DS		0.12	0
	max		29.17	38		max		30	38		max		29.8	38
	min		28.57	38		min		28.6	38		min		27.8	38
a	\bar{X}	30 °C	30.06	38	\bar{X}	30 °C	30.12	4.57	38.67	\bar{X}	30 °C	30.21	4.67	38
	DS		0.57	0	b	DS		0.22	1.15	c	DS		0.22	0
	max		30.87	38		max		30.9	40		max		31	38
	min		29.17	38		min		28.8	38		min		29	38

En el segundo experimento, se mantuvieron a los juveniles de *P. argus* a 30 °C por 100 días; la temperatura varió ± 0.9 °C, el oxígeno se registró una valores de 5.64 ± 1.24 mg L⁻¹ y la salinidad varió 2 UPS durante el tiempo experimental (Tabla 4).

Tabla 4. Variaciones de los parámetros del agua de mar del tanque de mantenimiento de las langostas, expuestas a una temperatura de 30°C durante un periodo de 100 días. (\bar{X} =media, DS= desviación estándar. ° C= grados centígrados, Max=valor máximo, Min=valor mínimo)

30°C Constante 100 días				
		°C	Oxígeno Disuelto mg/L	Salinidad UPS
a	\bar{X}	30.15	5.64	38.36
	DS	0.08	0.53	0.13
	max	32.05	6.22	40.00
	min	28.02	4.61	38.00

En el tercer experimento sobre tolerancia térmica, los organismos permanecieron en condiciones muy estables en donde la temperatura promedio se mantuvo en 25 ± 0.58 °C. El oxígeno disuelto tuvo un promedio de 6.37 ± 0.82 mg L⁻¹ y la salinidad varió 2 UPS durante el tiempo experimental (Tabla 5).

Tabla 5. Promedio de los parámetros del agua de mar de los tanques de mantenimiento de las langostas utilizadas para el experimento de tolerancia térmica. (\bar{X} =media, DS= desviación estándar. ° C= grados centígrados, Max=valor máximo, Min=valor mínimo).

Tolerancia térmica 25 °C				
		°C	Oxígeno Disuelto mg/L	Salinidad UPS
a	\bar{X}	25.23	6.37	38
	DS	0.96	0.85	0.15
	max	25.2	7.68	39
	min	24.27	5.2	38

b. Crecimiento

La temperatura de aclimatación y el tiempo de exposición afectaron el crecimiento de las langostas. En los animales mantenidos por 30 días el crecimiento fue significativamente mayor en los tratamientos de 30 °C (Constante y Rampa), siendo de 0.24 y 0.12 g día⁻¹, respectivamente, en comparación con los observados a 18 y 25 °C (0.09 g día⁻¹ para ambos tratamientos, Figura 8). En las langostas mantenidas por 100 días a 30 °C, se obtuvieron las mayores tasas de crecimiento con valores de 0.49 g/día (Anexo 1, Figura 8).

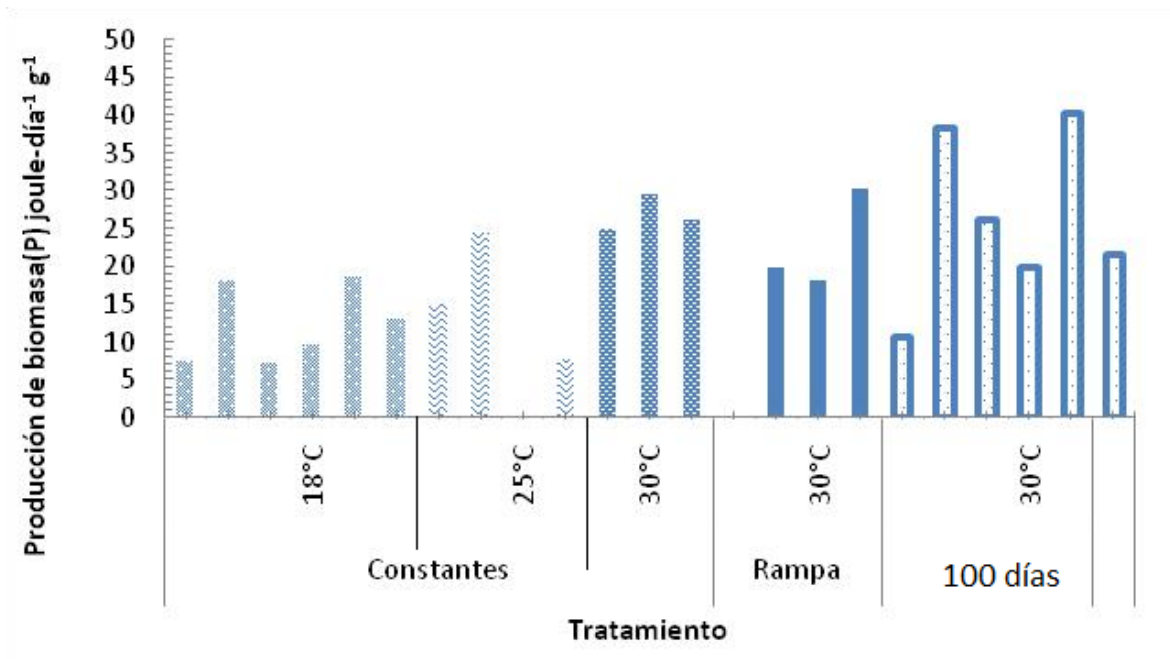


Figura 8. Efecto de la temperatura sobre el crecimiento de los juveniles de *Panulirus argus* con distintos tiempos de exposición. Valores dados como incremento de biomasa viva (g día^{-1}) y como producción de biomasa.

c. Sobrevivencia

La temperatura afectó significativamente ($p < 0.05$) la sobrevivencia de los juveniles de *P. argus* en el experimento de 30 días de exposición. La mayor sobrevivencia de 96% se registró en el tratamiento de 18 °C, seguida por 71% para los organismos mantenidos a 25 °C. Las sobrevivencias más bajas correspondieron a los dos tratamientos de 30 °C, 50 y 47 %, en los tratamientos Constante y Rampa, respectivamente (Figura 9). La sobrevivencia de los juveniles de *P. argus* en el segundo experimento, correspondiente a exposición prolongada (100 días) a 30 °C, fue de 100%. En el tercer experimento, sobre tolerancia térmica en organismos mantenidos a 25 °C, se registró una sobrevivencia del 90 % en los más de 180 días que duró el experimento.

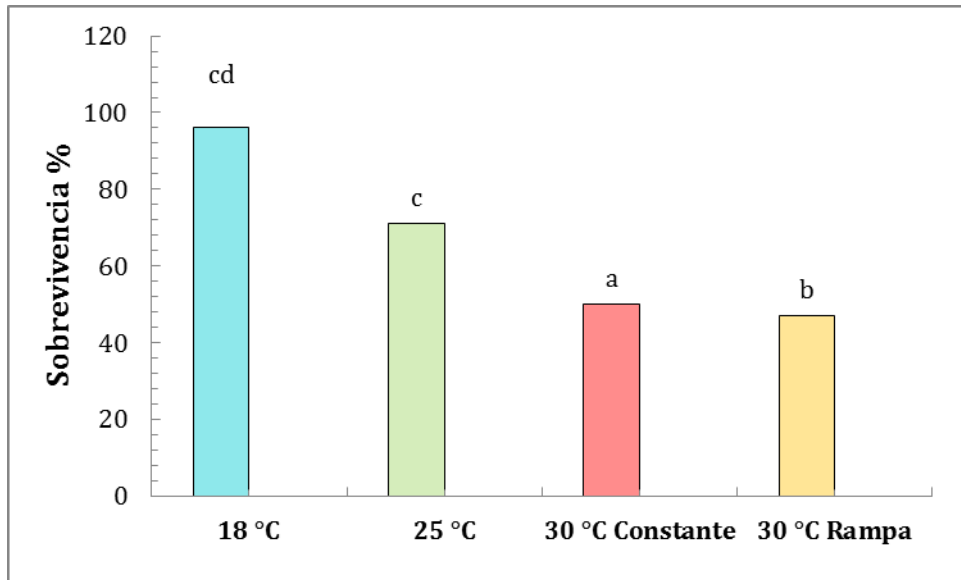


Figura 9. Efecto de la temperatura en la sobrevivencia total de los juveniles de *Panulirus argus*, expuestos por 30 días. Valores promedio. Diferentes letras indican diferencias significativas ($p < 0.05$).

d. Consumo de oxígeno

En lo referente al consumo de oxígeno se observó un patrón diferente para cada temperatura experimental. La tasa respiratoria basal de los animales mantenidos a 30 °C Constante, con un tiempo de exposición de 30 días y 30 °C Rampa con un tiempo de exposición a 30 °C de 5 días, mostraron los mayores consumos de oxígeno de 40.48 y 41.24 joules día⁻¹ g⁻¹, respectivamente. En contraste, con los valores obtenidos de los animales mantenidos en 18 y 25 °C, con valores de 19.26 y 12.28 joules día⁻¹ g⁻¹, respectivamente. El consumo de oxígeno registrado en los animales mantenidos en 30 °C por 100 días fue de 14.69 joules-día⁻¹g⁻¹ (Figura 11). La tasa respiratoria invertida en el ICA de juveniles de *P. argus* mantenidos en 18, 25 °C y 30 °C Rampa, fue de 8.58, 7.95, 5.29 joules h⁻¹ g⁻¹, respectivamente. Los animales mantenidos en 30 °C por 30 días y 100 días, mostraron los valores más bajos con niveles de 2.72 y 1.93 joules h⁻¹ g⁻¹ (Figuras 12 y 13). Al calcular la tasa metabólica total, se observó que el consumo de oxígeno mayor fue registrado en las langostas mantenidas en 30 °C Constante y Rampa con valores de 43.20 y 46.53 joules h⁻¹ g⁻¹, respectivamente. Se observaron valores inferiores en las langostas mantenidas en temperaturas de 18, 25 y 30 °C (27.84, 20.23, 16.62 joules h⁻¹ g⁻¹, respectivamente) (Figuras 14 y 15.).

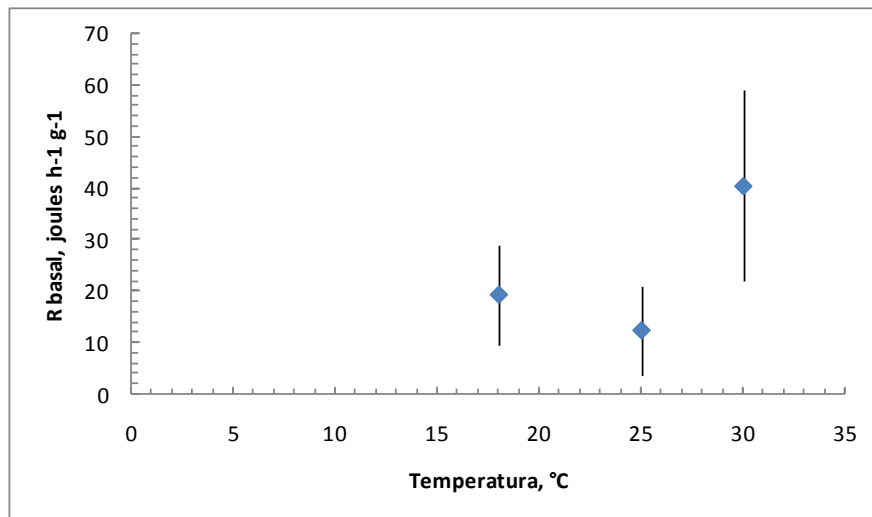


Figura 10. Efecto de la temperatura de aclimatación (18, 25 y 30 °C) sobre la tasa respiratoria basal de juveniles de *Panulirus argus*, mantenidos por 30 días.

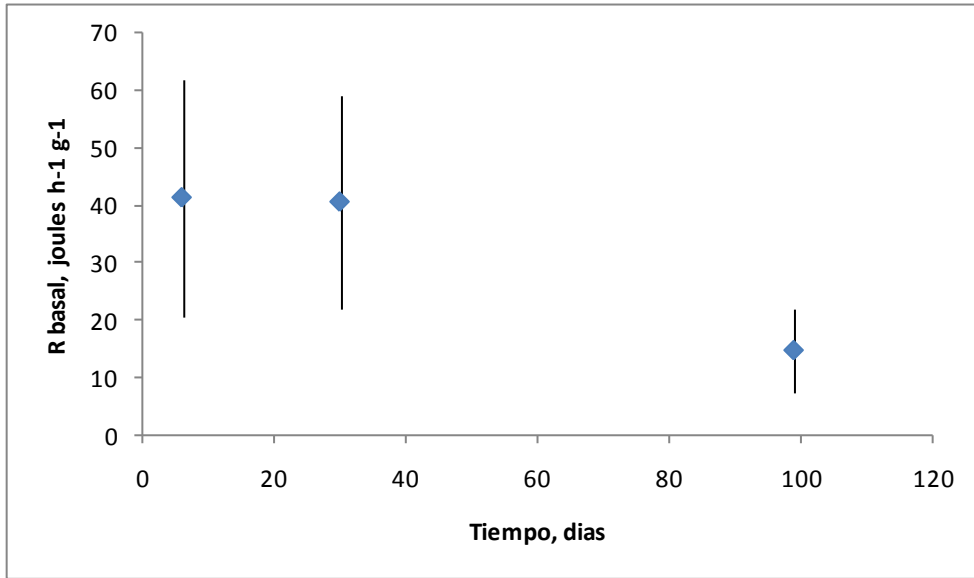


Figura 11. Efecto de la temperatura de 30 °C sobre la tasa respiratoria basal de *Panulirus argus* con diferentes tiempos de exposición: 30 y 100 días en temperatura constante y 5 días en tratamiento Rampa (25 a 30°C).

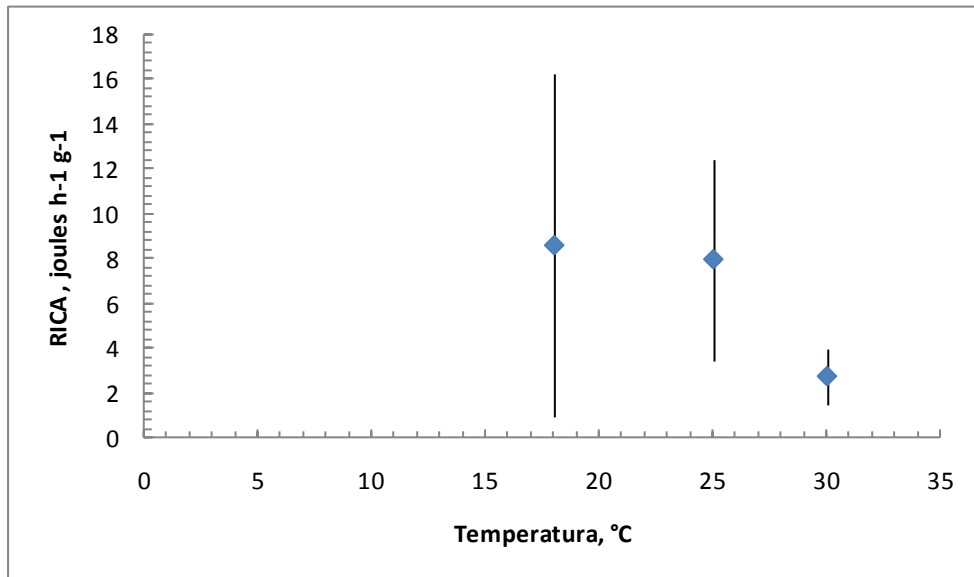


Figura 12. Efecto de la temperatura de aclimatación (18, 25 y 30 °C) sobre la tasa respiratoria invertida en el incremento de calor aparente de juveniles de *Panulirus argus* mantenidos por 30 días.

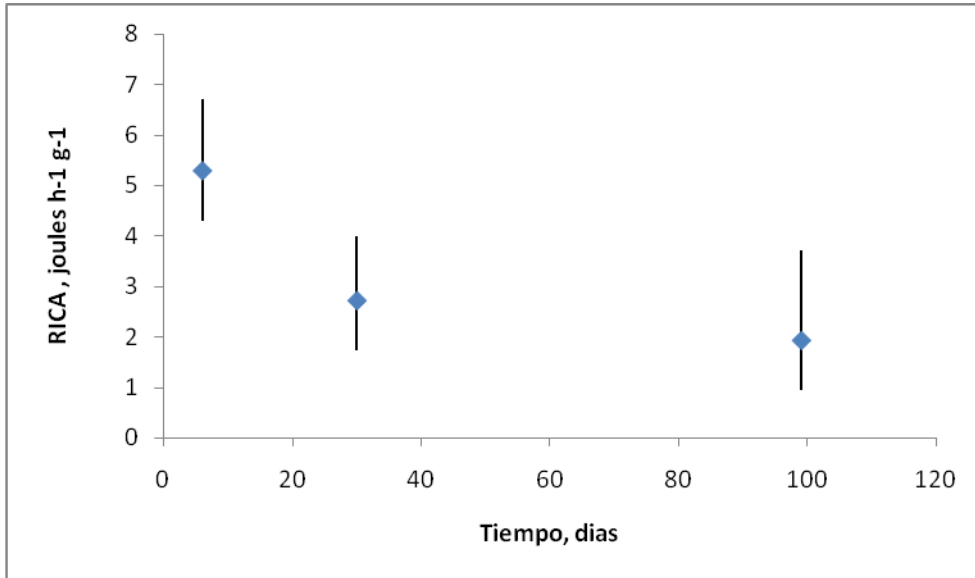


Figura 13. Efecto de la temperatura de 30 °C sobre la tasa respiratoria invertida en el incremento de calor aparente de *Panulirus argus* con diferentes tiempos de exposición: 30 y 100 días en temperatura constante y 5 días en tratamiento Rampa (25 a 30°C).

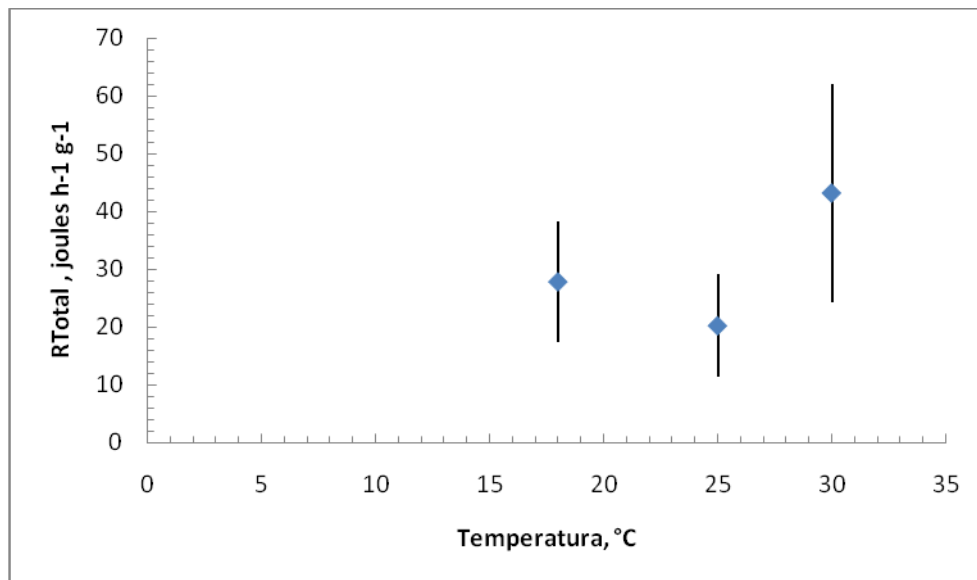


Figura 14. Efecto de la temperatura de aclimatación (18, 25 y 30 °C) en la tasa respiratoria total de juveniles de *Panulirus argus* mantenidos por 30 días.

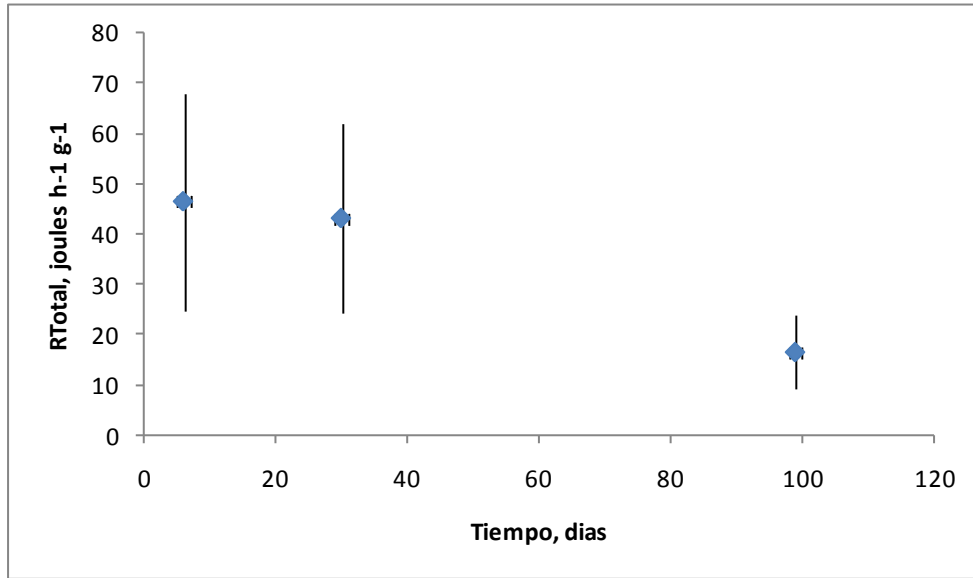


Figura 15. Efecto de la temperatura de 30 °C sobre la tasa respiratoria total de *Panulirus argus* con diferentes tiempos de exposición: 30 y 100 días en temperatura constante y 5 días en tratamiento Rampa (25 a 30 °C).

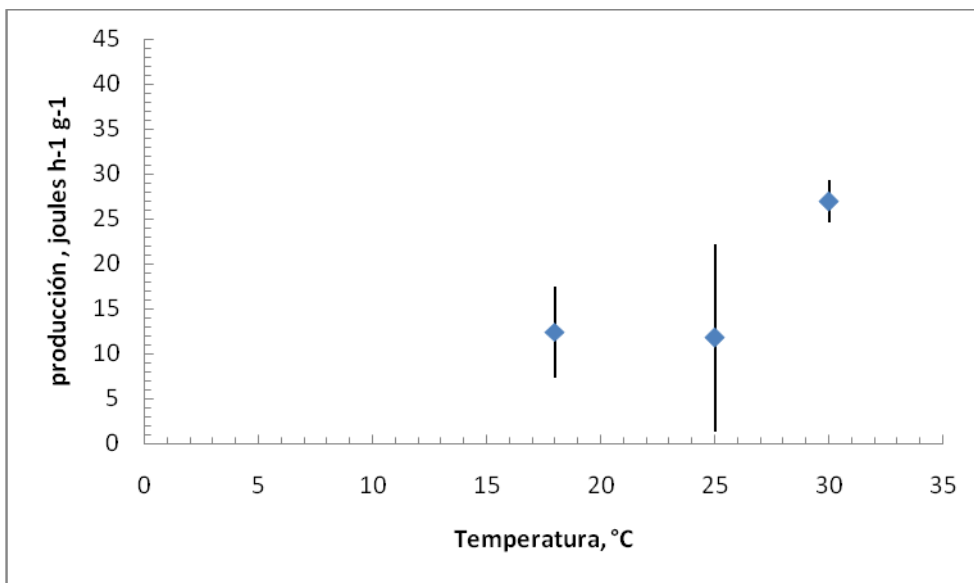


Figura 16. Efecto de la temperatura de aclimatación (18°C, 25°C, 30°C) sobre la producción de biomasa (P, joules día-1 g-1) de *Panulirus argus* mantenidos por 30 días.

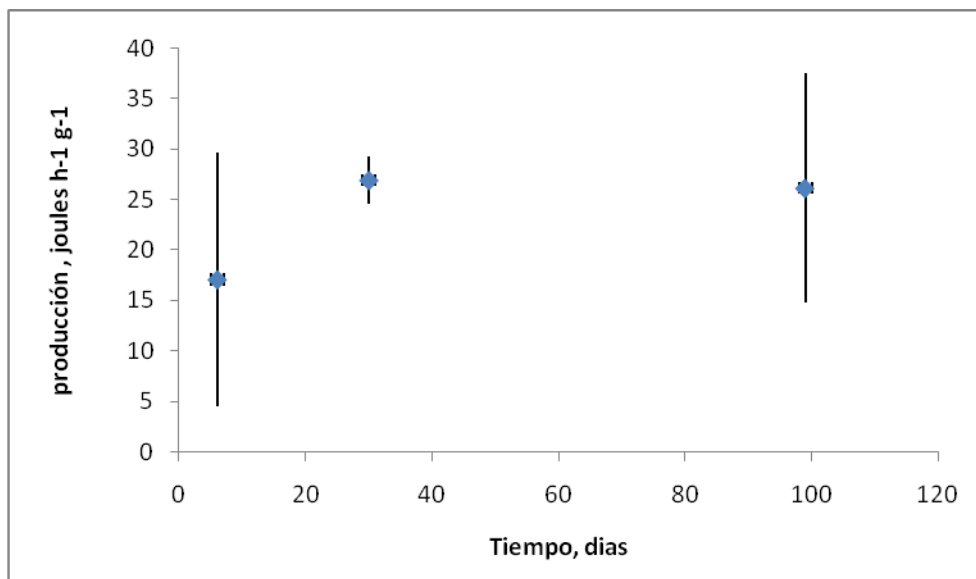


Figura 17. Efecto de la temperatura de 30 °C sobre la producción de biomasa (P, joules día⁻¹ g⁻¹) de *Panulirus argus* con diferentes tiempos de exposición: 30 y 100 días en temperatura constante y 5 días en tratamiento Rampa (25 a 30 °C).

Las langostas expuestas a las temperaturas de 30 °C Constante y Rampa tuvieron una producción de biomasa mayor (valores de 43.20 y 46.53 joules día⁻¹ g⁻¹) que las expuestas a temperaturas de 18, 25 Constantes y 30 °C por 100 días (27.84, 20.23 y 16.62 joules día⁻¹ g⁻¹ respectivamente; Figuras 16 y 17). La aclimatación a las temperaturas experimentales afectó el Q₁₀ con valores < 1 (18 – 25°C) y de entre 1-2 (18 – 30°C) (Tabla 6). Estos resultados contrastan con valor del coeficiente entre 25 °C y 30 °C (Constante y Rampa), en los cuales se obtuvieron valores > 3 (Tabla 6).

Tabla 6. Efecto de la temperatura en el coeficiente oxicalórico (Q_{10}) de juveniles de *Panulirus argus* expuestos a temperaturas constantes (18, 25 y 30°C) por 30 días y una rampa de 25 a 30°C (para detalle véase material y métodos).

Coeficiente Oxicalórico				
Temperatura C°	18 cte	25 cte	30 Rampa	30 Constante
18 cte	x			
25 cte	0.65	x		
30 Rampa	1.61	5.75	x	
30 cte	1.58	5.54	x	x

Las eficiencias energéticas de juveniles de *P. argus* expuestos a diferentes temperaturas experimentales mostraron que los animales expuestos a 30 °C Constante y Rampa tuvieron una producción de biomasa mayor (24.42 y 25.43 %) que la obtenida en los animales expuestos a 18, 25 °C y 30 °C por 100 días (16.66, 9.87 y 6.49 %, respectivamente). De la energía asimilada canalizada a la respiración, los organismos expuestos a las temperaturas de 25 °C y 30 °C por 100 días mostraron valores de 90.13 y 93.51 %, mientras que las langostas sometidas a las temperaturas de 18, 30 °C y 30°C Rampa tuvieron valores de consumo de oxígeno de 83.34, 75.58 y 74.57 %, respectivamente (Figura 18).

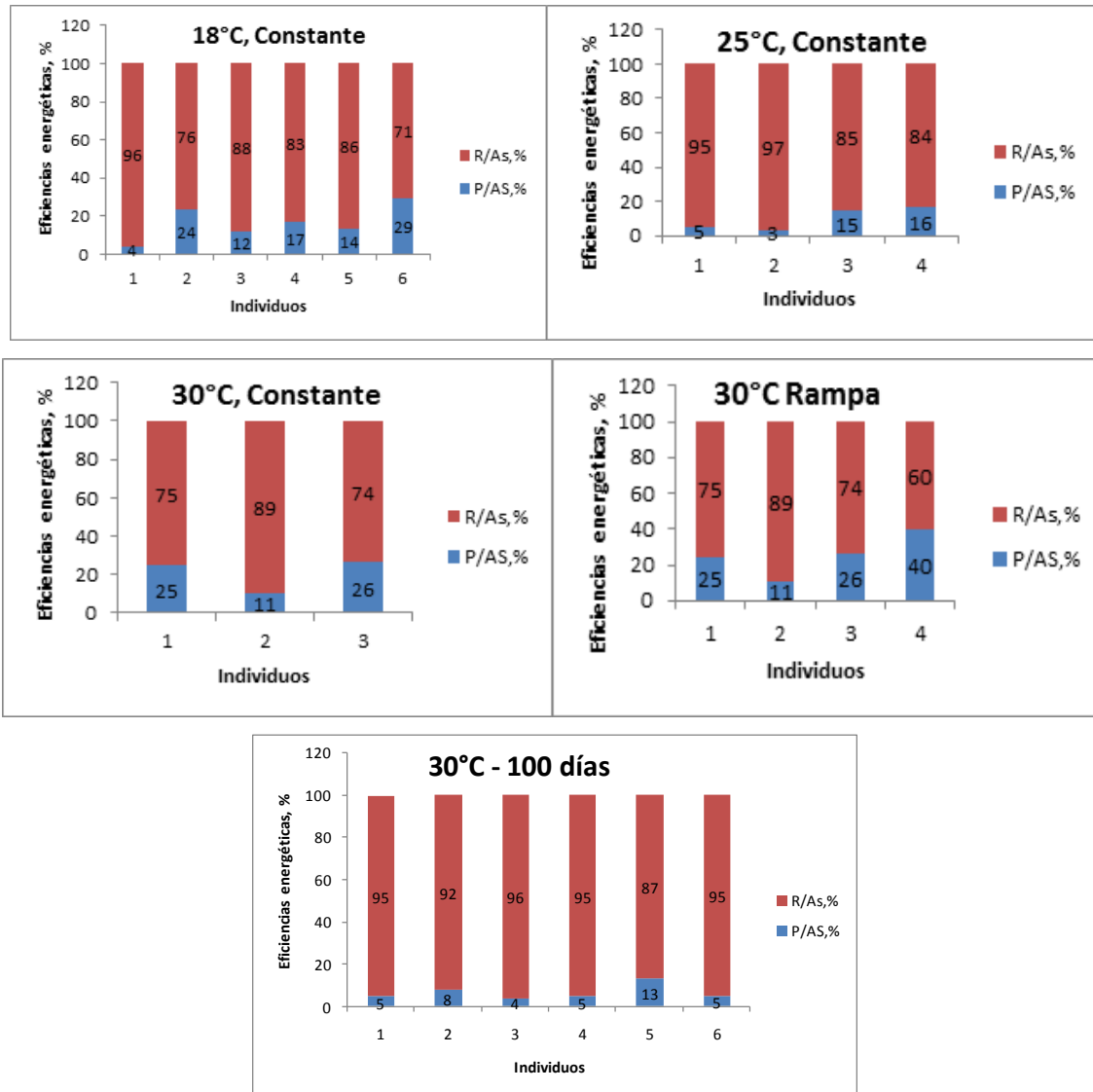


Figura 18. Efecto de la temperatura en las eficiencias energéticas individuales de los juveniles de *Panulirus argus* con diferentes tiempos de exposición de 30 días, en temperaturas constantes (18, 25 y 30 °C): 25 días en el tratamiento de 30 °C Rampa y 100 días a 30 °C. R= Tasa respiratoria total; P= producción de biomasa; AS= energía asimilada.

Tolerancia Térmica

Las langostas aclimatadas a 25 °C mostraron una TCM_{Max} de 34.32 °C y una TCM_{Min} de 11.65 ± 1.12 (Tabla 7). La recuperación de las langostas después de la exposición a la TCM_{Max} y TCM_{Min}, determinadas por medio del consumo de oxígeno, ocurrió a las 9 h (Figuras 19 y 21) y 15 h después de las pruebas, respectivamente (Figuras 20 y 22).

Tabla 7. Temperatura máxima crítica y temperatura mínima crítica en juveniles de *Panulirus argus*, aclimatados a 25 °C.

Tolerancia Térmica con una aclimatacion a 25 °C						
	TCMax			TCMin		
N	6			6		
\bar{X}	34.32	±	1.17	11.65	±	1.12

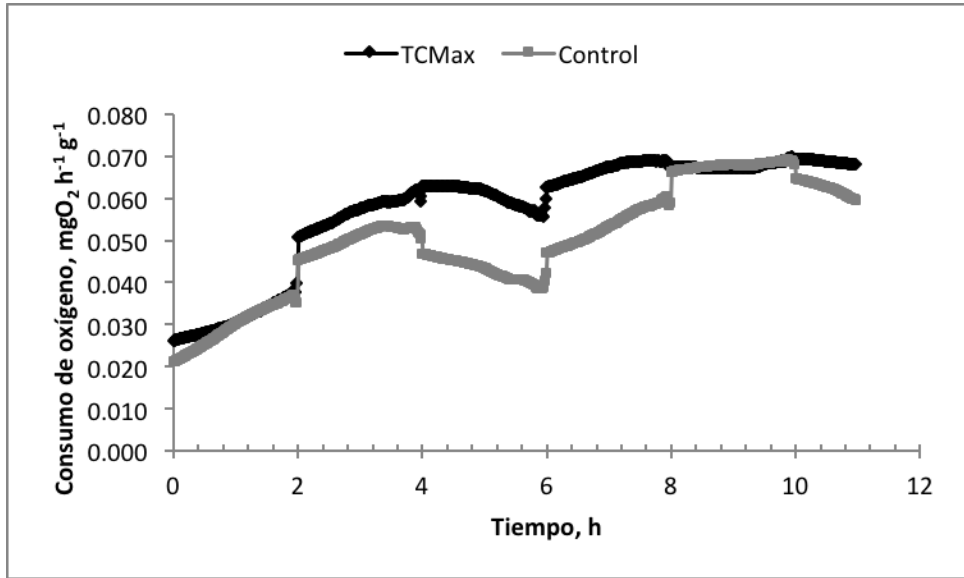


Figura 19. Efecto de la exposición a la temperatura crítica máxima sobre consumo de oxígeno de los juveniles de *Panulirus argus*. Valores promedio del grupo control, el cual no tuvo cambio de temperatura y del grupo experimental (TCMax).

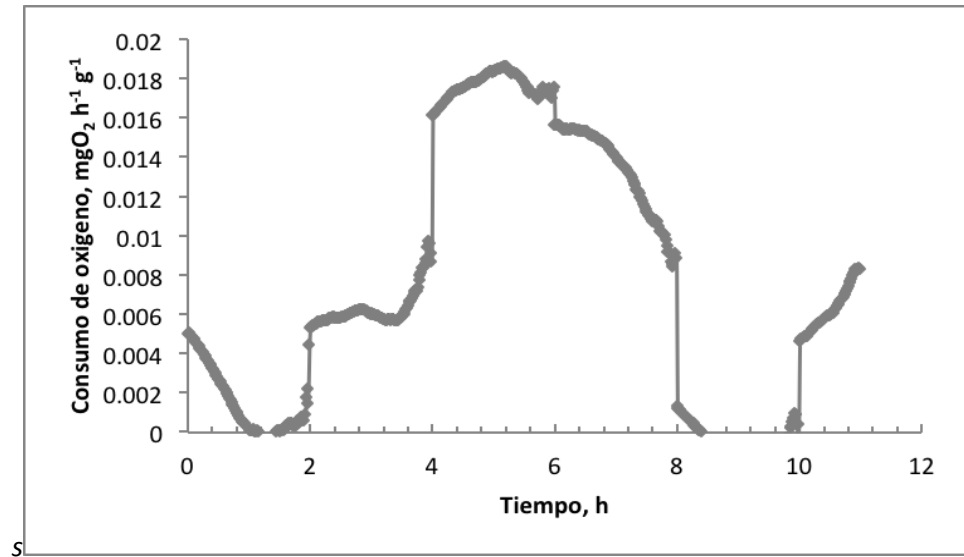


Figura 20. Diferencias del consumo de oxígeno entre el grupo experimental y el grupo control durante 10 h después de ser expuestas a temperatura crítica máxima.

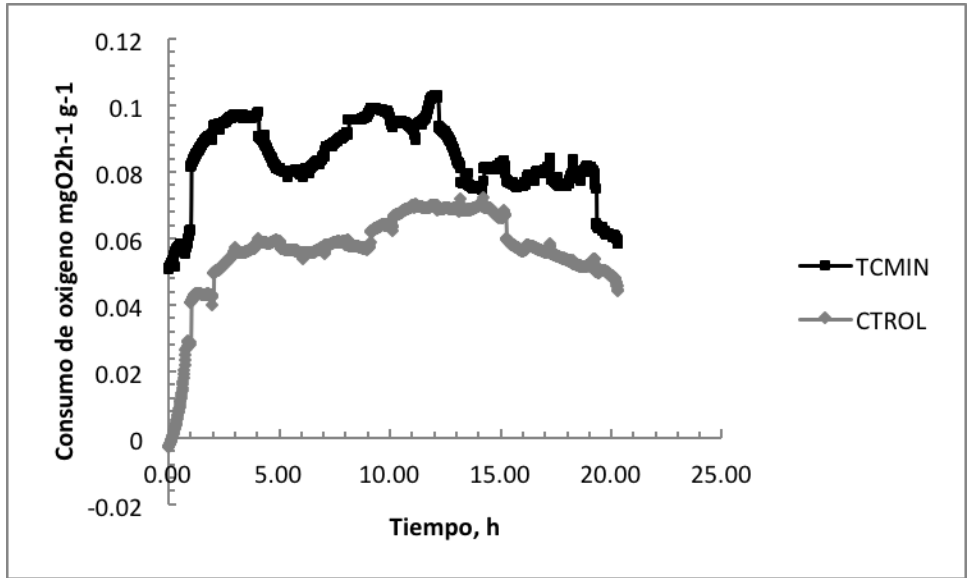


Figura 21. Efecto de la exposición a la temperatura crítica mínima sobre consumo de oxígeno de los juveniles *Panulirus argus*. Valores promedio del grupo control, el cual no tuvo cambio de temperatura y del grupo experimental expuestos a la prueba (TCMin).

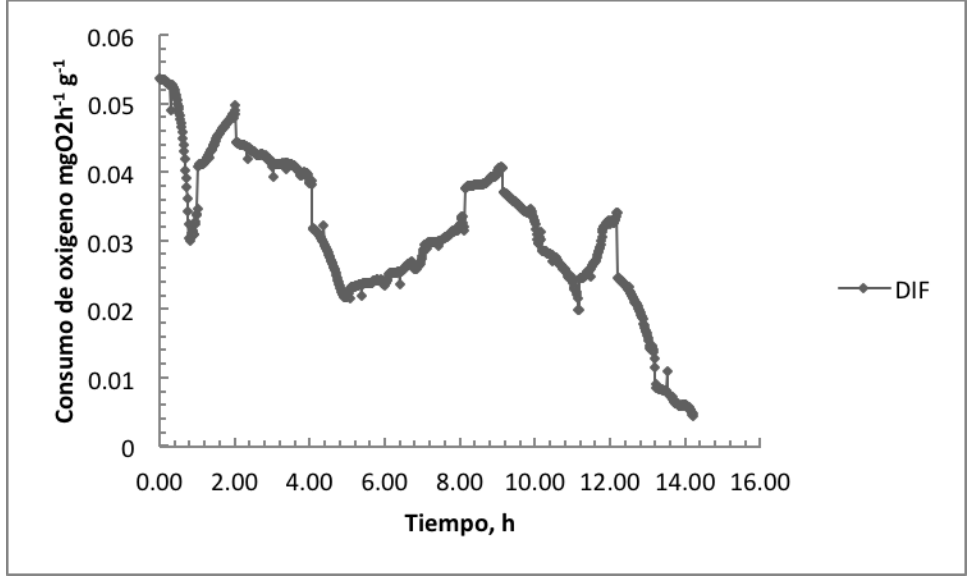


Figura 22. Diferencias del consumo de oxígeno entre el grupo experimental y el grupo control durante 15 h, después de ser expuestas a temperatura crítica mínima.

Discusión

Los resultados obtenidos en el presente estudio indican que a medida que aumenta la temperatura, se incrementa el metabolismo de los juveniles de *P. argus*, promoviendo un mayor crecimiento de los organismos. Así mismo, se observa que el tiempo de exposición a la temperatura y la tasa de cambio juegan un papel importante en la respuesta fisiológica. Las langostas aclimatadas por 100 días a 30 °C presentaron los mayores crecimientos, sugiriendo que estos animales requirieron de un periodo relativamente largo para aprovechar las ventajas energéticas que les representan las altas temperaturas.

Crecimiento

El efecto observado de la temperatura sobre el crecimiento de los juveniles de *P. argus* coincide con otros trabajos realizados en diferentes especies del género *Panulirus* (Phillips *et al.*, 1997; Das *et al.*, 2005). Lellis (1990) sometió a postlarvas de *P. argus* a 4 diferentes temperatura (24, 27, 30 y 33 °C) durante 70 días, observando un mayor crecimiento a 30° C que en el resto de los tratamientos. Por su parte, Jones *et al.* (2009) expusieron a *P. ornatus* a cinco temperaturas (19, 22, 25, 28 y 31 °C) durante 120 días. En ese estudio se reportó un mayor crecimiento a 28 °C, seguido por la temperatura de 31 °C, lo que sugiere que las especies de *Panulirus* de hábitat tropical pudieran preferir temperaturas alrededor de los 30 °C, en las cuales los organismos mostraron los mayores crecimientos, tal y como se observó en el presente estudio.

En otras especies de langostas que habitan ambientes más fríos, se han realizado estudios similares pero con resultados distintos. Dubber (2004), estudiando los post-puéruos de la langosta *Jasus lalandii* (Milne-Edwards), registró un mayor crecimiento en temperaturas bajas (18 °C), en comparación con el obtenido en temperaturas elevadas (24 °C). Al contrastar los estudios de langostas que habitan en zonas templadas y tropicales, es muy clara la adaptación de las langostas a la temperatura de su hábitat. Los resultados de este trabajo señalan que los juveniles

de *P. argus* pueden crecer en un intervalo de temperatura entre 18 y 30 °C, registrándose el máximo crecimiento en los organismos mantenidos por 100 días a 30 °C.

Sobrevivencia

Los resultados de sobrevivencia revelaron que la temperatura de aclimatación es directa e inversamente proporcional a la sobrevivencia de los organismos en el experimento de 30 días de duración. Estos resultados concuerdan con diversos trabajos. Johnston (2008) observó en *Panulirus cygnus* (George) aclimatadas a 15 y 23 °C, una sobrevivencia menor en la temperatura de 23 °C y una mayor a 15 °C. Crearet *et al.* (2000) observó en *Jasus edwardsii* (Hutton), aclimatadas a cuatro temperaturas (18, 20, 22, 24 °C), una mayor sobrevivencia en 18 °C. Lellis *et al.* (1990) observó en postlarvas de *P. argus* aclimatadas a cuatro temperaturas (24, 27, 30 y 33 °C) una mayor sobrevivencia en la menor temperatura experimental. Jones *et al.* (2009) obtuvieron una sobrevivencia del 100% en langostas de *Panulirus ornatos* (F.) aclimatados a 19 y 22 °C y del 88 % en el tratamiento de 28 °C. Aunque las temperaturas elevadas son conocidas por aumentar las tasas de crecimiento (Chittleborough, 1976; Serfling y Ford, 1975), también se ha observado que la mortalidad es más alta debido a la mayor incidencia de canibalismo, relacionada con el incremento de tasa de muda (Johnston *et al.*, 2008). En los organismos de *P. argus* mantenidos a 30 °C por 100 días en estanques individuales, la sobrevivencia fue del 100%, indicando que la interacción entre los organismos que presentan una alta tasa metabólica y una mayor actividad puede afectar la sobrevivencia. Los resultados de sobrevivencia en el presente trabajo indican que es necesario realizar estudios sobre la densidad óptima a diferentes temperaturas.

Consumo de oxígeno

En este trabajo se pudo observar que a medida que aumenta la temperatura de aclimatación, también se incrementa el consumo de oxígeno de las langostas aclimatadas por 30 días. Los resultados obtenidos concuerdan con diversos trabajos de crustáceos, los cuales señalan un incremento en la tasa metabólica. González *et al.* (2010) observó el mismo resultado en el camarón *Litopenaus vannamei* (Boone) aclimatado a 5 temperaturas (20, 23, 26, 29 y 32 °C), en donde el consumo fue de 39.6 mg O₂ kg⁻¹ h⁻¹ para la menor temperatura y de hasta 90 mg O₂ kg⁻¹ h⁻¹ para la mayor temperatura. Magozzi y Piero (2014) realizaron un estudio con diferentes especies de camarón aclimatadas a cuatro temperaturas (10, 15, 20 y 25 °C) por 7 días, registrando el mayor consumo de oxígeno en la temperatura más alta a la que se aclimató a los organismos. La razón por la cual el consumo de oxígeno aumenta con la temperatura ha sido ampliamente analizada (Gillooly *et al.*, 2001; Clarke, 2004; Clarke y Fraser, 2004). En los organismos ectotermos, el consumo de oxígeno incrementa con la temperatura, debido principalmente al aumento de la actividad de las enzimas que participan en las rutas metabólicas involucradas en la adquisición de la energía (Rosas *et al.*, 1998).

En general, se sabe que la temperatura es un factor gobernador de los procesos fisiológicos, pues determina la demanda de energía de los organismos (Dubber *et al.*, 2004; Perera *et al.*, 2007). El consumo de oxígeno, como medida del metabolismo, está regido por enzimas que a su vez tienen cinéticas regidas por la temperatura. Así, cuando la temperatura aumenta, se incrementa la actividad enzimática, demandando una mayor cantidad de energía. Como consecuencia, los procesos involucrados en la adquisición de energía también aumentan, provocando que los organismos consuman más oxígeno el cual, en las rutas metabólicas, es el último aceptor de electrones de la cadena respiratoria y por ende la molécula de la que depende la producción de energía en los organismos aerobios (Reunaud, 1986). Sin embargo, estos procesos dependen no solo de la cinética enzimática sino también de los mecanismos de compensación que los

organismos tienen para poder persistir en un ambiente que les resulte favorable (cita?). Así, se ha podido establecer que el tiempo de exposición a una temperatura puede o no provocar que se activen esos mecanismos de compensación, todo esto dependiendo de la velocidad con que cada especie puede responder a esa condición (Ye *et al.*, 2009). En el caso del presente estudio se observó que las langostas aclimatadas a 30 °C por 100 días mostraron tasas metabólicas menores que las registradas en los animales aclimatados a las mismas temperaturas por 30 días, sugiriendo que en un tiempo más largo las langostas podrían haber puesto en marcha mecanismos que les permitieran aprovechar las ventajas de permanecer en esa temperatura. Aunque a la fecha no se tiene información que permita establecer con precisión cuáles son esos mecanismos, los resultados obtenidos en el presente estudio sugieren que *P. argus* cuenta con mecanismos metabólicos muy eficientes para mantener la integridad fisiológica, aún cuando son expuestos incluso a mayores temperaturas.

Balance energético

Numerosos estudios se han realizado acerca del metabolismo de los crustáceos (Comoglio *et al.*, 2004; Pascual *et al.*, 2004; Díaz-Iglesias *et al.*, 2004; Perera *et al.*, 2006). Ya que la temperatura impone una alta presión selectiva, altas tasas metabólicas implican altos costos energéticos (Pigliucci *et al.*, 2006). Sin embargo, según el tiempo de exposición, el metabolismo respiratorio logra reducirse y la energía asimilada dirigida a la producción de biomasa permanece por la capacidad de aclimatación de la especie (Valdez *et al.*, 2008; González *et al.*, 2010). El aumento de la tasa metabólica de forma exponencial con la temperatura puede deberse a la cinética de la energía de las reacciones bioquímicas (Gillooly *et al.*, 2001). Las langostas aclimatadas a temperaturas altas 30 °C (Constante, Rampa por 30 días y por 100 días), tuvieron una mayor producción de biomasa que las aclimatadas a menores temperaturas (18 y 25 °C), lo que sugiere que la temperatura no solo es un factor importante que influye en el metabolismo sino también en el crecimiento. Perera *et al.* (2006) reportaron un aumento exponencial

en el metabolismo con respecto a la temperatura de juveniles de *P. argus* aclimatadas a seis temperaturas (19, 21, 23, 25, 27 y 29 °C), al igual que Thomas y Crear (2000) en las post-larvas de *J. edwardsii* aclimatadas entre 18 y 24 °C. En otro estudio realizado por Cass y Daly (2014), en los copépodos *Eucalanus inermis* (Giesbrecht) y *Subeucalanus subtenuis* (Giesbrecht) aclimatados a 10, 17 y 23 °C, reportaron mayores tasas metabólicas en la temperatura de 23 °C. Otro estudio realizado por Deborah *et al.* (1997) con *Chasmagnathus granulata* (Dana) expuestas a 12, 15, 18, 21 y 24 °C, reporta mayores tasas metabólicas en temperaturas experimentales más altas (21 y 24 °C). Lo que confirma lo observado en este estudio.

Una forma de establecer los efectos que tiene un cambio de la temperatura en el metabolismo es a través del cálculo del Q_{10} . Este indicador ha sido ampliamente utilizado, ya que resume los efectos que provoca la temperatura en la actividad de las enzimas que participan en el metabolismo respiratorio de los organismos acuáticos (Clarke y Fraser, 2004). El Q_{10} adquiere un valor especial en este tipo de estudios, pues permite conocer los ajustes que los animales son capaces de implementar ante un cambio de temperatura. En el presente estudio se realizaron comparaciones de la tasa metabólica en las langostas mantenidas en intervalos de 18 a 25 °C, 18 a 30 °C y 25 a 30 °C. Como se pudo apreciar, los valores de Q_{10} entre 18 y 25 °C mostraron que en ese intervalo las langostas cuentan con mecanismos de sobre-compensación que les permiten mantener casi constante la tasa metabólica, hecho que se vio reflejado en un valor de Q_{10} menor a 1. Cuando la comparación se realizó en el intervalo completo de temperatura (18 a 30 °C) se observó que las langostas muestran mecanismos de compensación ($Q_{10}=2$), los cuales fueron posiblemente influenciados por la capacidad de sobre compensar entre 18 y 25 °C. Es interesante que en el intervalo de 25 a 30 °C, las langostas perdieron la capacidad de compensar, mostrando valores de Q_{10} mayores de 5, indicando que las enzimas involucradas en el metabolismo respiratorio no contaron con mecanismos que limitaran su actividad. Estos resultados podrían

explicarse teniendo en consideración que las langostas, al vivir en entornos donde la temperatura presenta mayores fluctuaciones, parecen haber motivado la adquisición, a través de la evolución, de mecanismos de compensación a los aumentos de temperatura mediante el aumento del metabolismo (Magozzi y Calosi, 2014). De acuerdo con estos autores, esos mecanismos de compensación podrían ser reflejo de la plasticidad fenotípica de las langostas, la cual podría permitir el mantenimiento del ámbito aeróbico durante las fluctuaciones de temperatura rápidas y frecuentes que se presentan en el ecosistema marino donde ellas habitan (Via *et al.*, 1995, citado en Magozzi *et al.*, 2014). Esto mismo ha sido documentado en diversos trabajos de crustáceos. González *et al.* (2010) aclimató a cinco temperaturas (20, 23, 26, 29 y 32 °C) a individuos de *L. vannamei*, registrando un valor de Q_{10} menor a 2 (1.60) para un intervalo de temperatura de 23 a 26 °C y el valor más alto fue para el intervalo de temperatura de 20 a 23 °C (2.9). Magozzi y Calosi (2014) registraron un promedio de Q_{10} para las especies de nichos amplios como son *Palaemon elegans* (Rathke), *Palaemon macrodactylus* (Rathbun) y *Palaemonetes varian* (Leach) en el intervalo de temperatura de 10 a 20 °C y 10 a 25 °C, siendo mayor a 3 (3.78). Mientras que reportan un valor de Q_{10} en las especies que habitan nichos más estrecho como son *Palaemon serratus* (Pennant), *Crangon crangon* (L.) y *Pandalus muntagui* (Leach) en el intervalo de temperatura 10 a 25 °C y 10 a 25 °C, con un promedio menor a 3 (2.67).

Tolerancia térmica

Este estudio demostró que al exponer a los organismos de *P. argus*, aclimatados a 25 °C por seis meses a las pruebas de TCMax y TCMin, no experimentaron daños fisiológicos, ya que todos los animales expuestos a las dos pruebas se recuperaron en un lapso de 9 a 15 h. Paralelamente, este estudio aporta información sobre la tasa de recuperación de *P. argus* ante una exposición aguda de la temperatura (TCMax y TCMin), utilizando el consumo de oxígeno como indicador fisiológico. Los resultados reflejan la capacidad adaptativa de las

langostas ante cambios bruscos de temperatura; de esta manera se podría esperar que si el ecosistema donde habita *P. argus* experimenta algún incremento o descenso abrupto de la temperatura, la respuesta fisiológica de esta especie puede ser adecuada debido a su amplia plasticidad fenotípica. Esto puede deberse a que las especies subtropicales y tropicales que experimentan mayores fluctuaciones de temperatura en periodos cortos tienen que tener amplios rangos de tolerancia para sobrevivir a esos cambios, sin requerir de un tiempo de aclimatación para ajustar esa tolerancia (Re *et al.*, 2005). Los animales que han evolucionado en hábitats donde las temperaturas muestran grandes variaciones estacionales demuestran esta alta plasticidad fenotípica (Fangue *et al.*, 2006), la cual también puede explicar la amplia distribución que esta especie tiene en el Continente Americano (18 a 30 °C). En relación con esto, Claussen (1979) realizó un estudio de tolerancia térmica en individuos del langostino *Orconectes rusticus* (Girard), aclimatados a 25 °C, registrando valores de TCMax de 38.8 °C. En otros estudios más recientes, se han reportado resultados similares. Tepolt (2014) encontró valores de TCMax de 36.4 °C en el cangrejo *Cacinus maenas* (L.), aclimatado a 25 °C. Estudios realizados con *L. vannamei* aclimatados a 25 °C, reportaron una TCMax de 39.3 y 39.1°C (González *et al.*, 2010; Kumlu *et al.*, 2010).

La TCMin en las langostas de *P. argus* aclimatadas a 25 °C fue de 11.65 °C, datos similares a los registrados por Kumlu *et al.* (2010) en *L. vannamei*: una TCMin de 10.20 °C. Otro estudio realizado por Gonzales *et al.* (2010) registró en *L. vannamei* una TCMin de 9.8 °C. Estos valores sugieren que las especies tropicales de crustáceos podrían tener límites similares para las temperaturas bajas de alrededor de los 10 °C, las cuales impondrían un límite térmico a su distribución. No obstante, es necesario realizar estudios que contengan combinaciones multifactoriales que simulen adecuadamente los escenarios ambientales. Además de incluir el factor talla, ya que los límites de tolerancia suelen ser más estrechos en etapas tempranas de crecimiento (Diaz *et al.*, 2002). Siendo las fases larvales

de las langostas y de juveniles tempranas vinculadas a los asentamientos en las costas, las que podrían verse más vulnerables ante los cambios en los patrones climáticos.

Lograr un mayor entendimiento de las respuestas fisiológicas ante los cambios de temperatura, puede tener relevancia en modelos de pesquería que incluyen fluctuaciones ambientales y también aportarían información sobre las condiciones adecuadas para el manejo de los organismos en acuicultura. En particular, la langosta espinosa del Caribe, *P. argus*, tiene una enorme importancia pesquera en nuestro país y existe un gran interés para lograr su engorda en condiciones controladas. Los resultados obtenidos en el presente estudio revelan la plasticidad fisiológica de los juveniles en un intervalo relativamente amplio de temperatura (18 a 30 °C) y señalan la eficiencia metabólica en los organismos mantenidos a 30 °C, así como la necesidad de realizar estudios sobre el efecto de la temperatura y la densidad de los organismos para evitar los efectos negativos sobre la sobrevivencia.

Conclusiones

- La temperatura de aclimatación afectó la sobrevivencia de los juveniles de *P. argus*, siendo significativamente mayor a menores temperaturas (18 y 25 °C) en el experimento de 30 días de exposición.
- A medida que aumentó la temperatura de aclimatación (de 18 a 30 °C), se vio incrementado el consumo de oxígeno y el metabolismo energético, promoviendo un mayor crecimiento de los juveniles de *P. argus*.
- El crecimiento y el balance energético de *P. argus* fue más eficiente en langostas aclimatadas a 30 °C por 100 días, comparado con los organismos expuestos a 30 °C por 5 y 30 días, señalando que el tiempo de exposición juega un papel importante en los mecanismos de adaptación fisiológica a la temperatura.
- La tolerancia térmica de los organismos de *P. argus* aclimatados a 25 °C, indicó una TCMax de 34.32 °C y una TCMIn de 11.65 °C.
- El consumo de oxígeno es una respuesta fisiológica adecuada para evaluar la tasa de recuperación a la prueba de tolerancia térmica de *P. argus*. La tasa de recuperación de los organismos aclimatados a 25 °C fue de 9 y 15 h para la prueba de TCMax y TCMIn mínima, respectivamente.
- Los organismos de *P. argus* aclimatados a 25 °C por 6 meses, mostraron un intervalo de tolerancia relativamente amplio, una ventana térmica (diferencia entre TCMax y TCMIn) de 27.15 °C.

Referencias citadas

- Borer, K.T., Lane, C.E., 1971. Oxygen requirements of *Octopus briareus* Robson at different temperatures and oxygen concentration. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 7, 263–269.
- Caballero Margarita, Lozano Socorro, Ortega Beatriz. 2007. Efecto invernadero, calentamiento global y cambio climático: una perspectiva desde la ciencias de la tierra. *Revista Digital Universitaria*, 8(10): 1067-6079.
- Cass Christine J., Daly Kendra L., año? Eucalanoid copepod metabolic rates in the oxygen minimum zone of the eastern tropical north Pacific: Effects of oxygen and temperature, *Deep-Sea Research I*, <http://dx.doi.org/10.1016/j.dsr.2014.09.003>?? págs?
- Clarke, A. 2004. Is the universal temperature dependence of metabolism? *Functional Ecology*, 18: 252-256.
- Clarke, A., Fraser, K.P.P. 2004. Why does metabolism scale with temperature. *Functional Ecology* 18: 243-251.
- Clark Timothy D., Sandblom Erik and Jutfelt Fredrik (2013). Review Aerobic scope measurements of fishes in an era of climate change: respirometry, relevance and recommendations. *The Journal of Experimental Biology* 216, 2771-2782.
- Chatterjee, N., Pal, A.K., Manush, S.M., Das, T., Mukherjee, S.C., 2004. Thermal tolerance and oxygen consumption of *Labeo rohita* and *Cyprinus carpio* early fingerlings acclimated to three different temperatures. *J. Therm. Biol.* 29, 265–270.
- Chittleborough, R.G., 1976. Growth of juvenile *Panulirus longipes* Cygnus George on coastal reefs compared with those reared under optimal environmental conditions. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, 27: 279-295.
- Claussen Dennis L. (1979). Thermal acclimation in the crayfish, *Orconectes rusticus* and *O. virilis*. *Comp. biochem. Physiol.*, Vol. 66A. pp. 311 to 384.
- Clive M. Jones (2009) Temperature and Salinity Tolerances of the Tropical Spiny Lobster, *Panulirus ornatus*. *Journal of the world aquaculture society*. Vol. 40, No. 6.
- Crear Thomas C.W., Hart B.J. (2000). The effect of temperature on survival, growth, feeding and metabolic activity of the southern rock lobster, *Jasus edwardsii*. *Aquaculture* 185; 73–84.

- Comoglio Laura, Smolko Laura, Amin Oscar (2004). Effects of starvation on oxygen consumption, ammonia excretion and biochemical composition of the hepatopancreas on adult males of the False Southern King crab *Paralomis granulosa* (Crustacea, Decapoda). *Comparative Biochemistry and Physiology, Part B* 140; 411–416.
 - Das T., Pala A.K., Chakraborty S.K., Manush S. M., Sahu N.P., Mukherjee S.C., (2005). Thermal tolerance, growth and oxygen consumption of *Labeorohita fry* (Hamilton, 1822) acclimated to four temperatures. *Journal of Thermal Biology* 30; 378–383.
 - Dawson, C. E. C. P. Idyll, 1951. Investigations on the Florida Spiny Lobster, *Panulirus argus* (Latreille). *Fla. Db. Cons., Tech. Ser.* 1-39.2:
 - Díaz-Iglesias Eugenio, Díaz-Herrera Fernando, Re-Araujo Ana Denisse, Báez-Hidalgo Marysabel, López-Zenteno Miriam, Valdés-Sánchez Gustavo, López-Murillo Ana K. (2004). Temperatura preferida y consumo de oxígeno circadiano de la langosta roja, *Panulirus interruptus* (Randall, 1842) *Ciencias Marinas* 30 (1B): 169–178.
 - Díaz, F., Re, A. D., Medina, Z., Re, G., Valdez, G., Valenzuela, F., (2007). Thermal preference and tolerance of green abalone *Haliotis fulgens* (Philippi, 1845) and pink abalone *Haliotis corrugata* (Gray, 1828). *Aquaculture. Res.* 37, 877–884.
- Domingues, M.P., Sykes, A., and Andrade, J.P. 2002. Effects of temperature in the life cycles of two consecutive generations of *Sepia officinalis* (Linnaeus, 1758), cultured in the Algarve (South Portugal). *Aquaculture international*. 10: 207-220
- Díaz Fernando, Sierra Elizabeth, Re Ana Denisse, Rodríguez Leticia, (2002). Behavioural thermoregulation and critical thermal limits of *Macrobrachium acanthurus* (Wiegman) *Journal of Thermal Biology* 27; 423–428.
 - Dubber Greg G., Branch George M., Atkinson Lara J. (2004). The effects of temperature and diet on the survival, growth and food uptake of aquarium-held postpueruli of the rock lobster *Jasus lalandii*. *Aquaculture* 240; 249–266.
 - Fangué, N. A., Hofmeister, M. and Schulte, P. M. (2006). Intraspecific variation in thermal tolerance and heat shock protein gene expression in common killifish, *Fundulus heteroclitus*. *J. Exp. Biol.* 209, 2859-2872.
 - Gillooly JF, Brown JH, West GB, Savage VM, Charnov EL (2001). Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science* 293: 2248-2251.
 - González Ricardo A., Díaz Fernando, Licea Alexei, Re Ana Denisse, L. Sánchez Noemí, García-Esquível Zaul (2010). Thermal preference, tolerance and oxygen

consumption of adult white shrimp *Litopenaeus vannamei* (Boone) exposed to different acclimation temperatures. *Journal of Thermal Biology* 35; 218–224.

- Gracia Adolfo, Craig B. kansler. (1980). Las langostas de México: su biología y pesquería. *Anales del Centro de investigación del mar y limnología, Revista electrónica, UNAM*. Págs?
- Herrnkind WF (1980) Spiny lobster: patterns of movement. In: Cobb JS, Phillips BF (Eds). *The Biology and Management of Lobsters*, Vol. 1. Academic Press, New York, pp. 349–407.
- Herrnkind WF, Butler IV MJ (1986) Factors regulating postlarval settlement and juvenile microhabitat use by spiny lobsters *Panulirus argus*. *Mar Ecol Prog Ser* 34:23–30.
- Herrnkind WF, Butler MJ IV (1994) Settlement of spiny lobster, *Panulirus argus* (Latrielle, 1804), in Florida: pattern without predictability. *Crustaceana* 67:46–64.
- Holthius L. B. (1990). *FAO species catalogue. Marine lobsters from the World. FAO Fisheries Synopsis* 13 (125). FAO, Rome, 292 pp.
- Hochachka Peter y Somero George N., 2002. Biochemical adaptation: Mechanism and process in physiological evolution. 31 (3) 370-371.
- Johnston Danielle, Melville-Smith Roy, Hendriks Blair, Phillips Bruce. 2008. Growth rates and survival of western rock lobster (*Panulirus cygnus*) at two temperatures (ambient and 23 °C) and two feeding frequencies. *Aquaculture*, 279: 77-84,
- Kita, J., Tsuchida, S., Setoguma, T., 1996. Temperature preference and tolerance, and oxygen consumption of the marbled rock-fish *Sebasticus marmoratus*. *Mar. Biol*, 125, 467–471.
- Kumlu Metin, Türkmen Serhat, Kumlu Mehmet, (2010). Thermal tolerance of *Litopenaeus vannamei* (Crustacea:Penaeidae) acclimated to four temperatures. *Journal of Thermal Biology* 35 (2010) 305–308.
- Le Ye, Shigui Jiang, Xiaoming Zhu, Qibing Yang, Weigeng Wen, Kaichang Wu, (2009). Effects of salinity on growth and energy budget of juvenile *Penaeus monodon*. *Aquaculture* 290; 140–144.
- Lewis JB. 1951. The phyllosoma larvae of the spiny lobster *Panulirus argus*. *Bull Mar Sci Gulf Caribb* 1:89–103.
- Lellis William A. and Russell Julie A. (1990). Effect of temperature on survival, growth and feed intake of postlarval spiny lobsters, *Panulirus argus*. *Aquaculture*, 90; 1-9.

- Loarie Scott R., Philip B. Duffy, Hamilton Healy, Asner Gregory P, Field Christopher & Ackerly David D., (2009). The velocity of climate change. *Nature* Vol 462 24/31.
- Lozano-Álvarez E (1995) Requisitos para la introducción de refugios artificiales en pesquerías de langosta. *Rev Cub Invest Pes* 19:21–26.
- Lowe, C. H. and V. J. Vance. 1955. Acclimation of the critical thermal maximum of the reptile *Urosaurus ornatus*. *Science* 122:73-74.
- Lozano-Álvarez E, Spanier E (1997) Behavior and growth of captive spiny lobsters (*Panulirus argus*) under the risk of predation. *Mar Freshw Res* 48:707–713.
- Lucas A (1993) *Bioenergétique Des Animaux Aquatiques*. Masson, Paris.
- Magozzi Sarah y Calosi Piero (2014). Integrating metabolic performance, thermal tolerance, and plasticity enables for more accurate predictions on species vulnerability to acute and chronic effects of global warming. *Global Change Biology*, doi: 10.1111/gcb.12695.
- Magnuson, J. J., L. B. Crowder, and P. A. Medvick. 1979. Temperature as an ecological resource. *American Zoologist* 19:331–343.
- Noyola Javier, Mascaró Maite, Caamal-Monsreal Claudia, Noreña-Barroso Elsa, Díaz Fernando, Re Denise, Sánchez Adolfo, Rosas Carlos. (2013) Effect of temperature on energetic balance and fatty acid composition of early juveniles of *Octopus maya*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 445, 156–165.
- Noyola Javier, Caamal-Monsrea Claudiá, Díaz Fernando, Re Denisse, Sánchez Adolfo, Rosas Carlos, (2012). Thermopreference, tolerance and metabolic rate of early stages juvenile *Octopus maya* acclimated to different temperatures. *Journal of Thermal Biology* 38 14–19.
- Pascual Cristina, Zenteno Edgar, Cuzonc Gerard, Sánchez Ariadna, Gaxiola Gabriela, Taboada Gabriel, Suárez Jaime, Maldonado Teresita, Rosas Carlos, (2004). *Litopenaeus vannamei* juveniles energetic balance and immunological response to dietary protein. *Aquaculture* 236; 431–450.
- Perera Erick, Díaz-Iglesias Eugenio, Fraga Iliana, Carrillo Olimpia, Galich Germán S. (2007). Effect of body weight, temperature and feeding on the metabolic rate in the spiny lobster *Panulirus argus* (Latreille, 1804). *Aquaculture* 265; 261–270.
- Petriella Ana M. y Boschi Enrique E., (1997). Crecimiento en crustáceos decápodos: resultados de investigaciones realizadas en Argentina, *Investigaciones Marinas Valparaíso*, 25: 135-157
- Phillips B. F., Campbell N. A. and Rea W. A. (1997). Laboratory Growth of Early Juveniles of the Western Rock Lobster *Panulirus longipes cygnus*. *Marine Biology*

- 39, 31-39. Phillips B.F. Melville-Smith R. (2006) *Panulirus* Species. In: Phillips BF (Ed). Lobsters: biology, management, aquaculture and fisheries. Blackwell, Oxford, pp. 359–384.
- Phillips BF, Cobb JS, George RW (1980) General biology. In: Cobb JS, Phillips BF (Eds). The biology and management of lobsters, Vol. 1. Academic Press, New York, pp. 1–82.
 - Pigliucci Massimo, Murren Courtney J. and Schlichting Carl D., (2006). Review Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation. *The Journal of Experimental Biology* 209, 2362-2367.
 - Re, A. D., Díaz, F., Sierra, E., Rodriguez, J., 2005. Effect of salinity and temperature on thermal tolerance of Brown shrimp *Farfantepenaeus aztecus* (Ives) (Crustacea, Penaeidae). *J. Therm. Biol.* 30, 618–622.
 - Reunaud, M. L., 1986. Detecting and avoiding oxygen deficient sea water by brown shrimp *Penaeus aztecus* (Ives) and white shrimp *P. setiferus* (Linnaeus). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 98, 283-292
 - Reynolds, W. W. & Casterlin, M. E. (1979). Behavioral thermoregulation and the 'final preferendum' paradigm. *Am. Zool.* 19, 211-224.
 - Salas S, Bello-Pineda J, Ríos GV, Cabrera MA, Solís R, Santamaría A (2005) Programa maestro del sistema producto de la pesquería de langosta en Yucatán. Comisión Nacional de Acuacultura y Pesca y Centro de Investigaciones y Estudios Avanzados, Mérida, Yucatán. 134 pp.
 - Serfling, S.A. and Ford, R.F.. 1975. Laboratory culture of juvenile stages of the California spiny lobster *Panulirus interruptus* (Randall) at elevated temperatures. *Aquaculture*, 6: 377-387.
 - Serfling Steven A. and Ford Richard F., (1975). Laboratory culture of juvenile stages of the California spiny lobster *panulirus interruptus* (randall) at elevated temperatures. *Aquaculture*, 6; 377-367.
 - Synopsis 13 (125). FAO, Rome, 292 pp.
 - Tepolt Carolyn K. and George N. Somero, (2014). Master of all trades: thermal acclimation and adaptation of cardiac function in a broadly distributed marine invasive species, the European green crab, *Carcinus maenas*. *The Journal of Experimental Biology* ; 217, 1129-1138.

- Valdez, G., Díaz, F., Re A.D., Sierra, E. 2008. Efecto de la salinidad sobre la fisiología energética del camarón blanco *Litopenaeus vannamei* (Boone). *Hidrobiológica*, 18(2): 105-115.
- Vernberg, F.J., and Piyatiratitivorakul, S., 1998. Effects of salinity and temperature on the bioenergetics of adult stages of the grass shrimp (*Palaemonetes pugio* Holthuis) from the North Inlet Estuary, South Carolina. *Estuaries*, 21: 176-193.

Anexo 1. Efecto de la temperatura y el tiempo de exposición en el crecimiento, la sobrevivencia y el balance energético de juveniles de *Panulirus argus* mantenidos a temperaturas Constantes y Rampa. DS = Desviación estándar del promedio. Rampa: 25 – 30°C (véase material y métodos). ANOVA

	18°C							25°C							30°C							30°C Rampa							30°C/ 99 días						
	Promedio						DS	Promedio						DS	Promedio						DS	Promedio						DS							
Peso inicial g	98.28	70.55	96.86	127.36	113.14	77.17	97.23	21.34	122.50	104.00	96.91	113.63	109.26	11.17	139.59	103.74	126.92	123.42	18.18	145.06	135.44	102.30	96.61	119.85	23.99	236.00	225.00	154.00	169.00	160.00	378.00	220.33	84.62		
Peso final g	99.97	73.54	98.47	130.18	118.04	79.52	99.95	21.72	126.61	109.83	96.38	115.55	112.09	12.58	147.32	110.60	134.30	130.74	18.62	143.23	139.91	105.36	101.56	122.52	22.10	255.00	306.00	188.00	196.00	222.00	444.00	268.50	96.22		
días de exposición a la temperatura	32							31							30							23							99						
N	1	1	1	1	1	1		1	1	1	1		1	1	1		1	1	1	1		1	1	1	1		1	1	1	1	1	1			
crecimiento g/d	0.05	0.09	0.05	0.09	0.15	0.07	0.09	0.04	0.13	0.19	-0.02	0.06	0.09	0.09	0.26	0.23	0.25	0.24	0.01	-0.08	0.19	0.13	0.22	0.12	0.13	0.19	0.82	0.34	0.27	0.63	0.67	0.49	0.25		
Produccion de biomasa (P) Joules/dia/g	7.55	18.17	7.31	9.68	18.55	13.21	12.41	5.07	14.97	24.49	0.00	7.66	11.78	10.45	25.01	29.57	26.19	26.92	2.36	0.00	19.86	18.06	30.30	17.06	12.59	10.76	38.24	26.12	19.90	40.34	21.47	26.14	11.36		
sobrevivencia Total del tratamiento%	96.30							71.43							50.00							47.42							100.00						
Consumo de oxígeno joules día⁻¹ g⁻¹																																			
Rbasal	4.33	21.95	13.08	26.04	18.01	32.17	19.26	9.82	7.04	3.35	16.58	22.16	12.28	8.62	23.33	37.99	60.13	40.48	18.53	47.38	15.89	36.54	65.13	41.24	20.60	11.19	19.56	6.16	8.14	24.54	18.56	14.69	7.26		
RICA	21.21	1.68	3.09	4.88	5.90	14.71	8.58	7.69	2.48	13.43	8.24	7.64	7.95	4.47	1.56	4.09	2.51	2.72	1.28	4.86	3.48	6.60	6.20	5.29	1.41	1.99	0.39	2.65	0.95	0.54	5.08	1.93	1.78		
Rtotal	25.54	23.63	16.17	30.91	23.91	46.88	27.84	10.46	9.53	16.78	24.82	29.80	20.23	8.93	24.89	42.08	62.64	43.20	18.90	52.25	19.38	43.15	71.33	46.53	21.57	13.17	19.95	8.81	9.09	25.08	23.64	16.62	7.23		
AS	102.61	92.50	109.94	153.40	131.15	109.34	116.49	22.09	129.54	107.35	113.49	135.79	121.54	13.33	162.92	141.73	187.05	163.90	22.68	192.44	151.33	138.84	161.74	161.09	22.90	247.19	244.56	160.16	177.14	184.54	396.56	235.02	86.99		
P/AS,%	4.22	23.73	11.90	16.97	13.73	29.42	16.66	8.93	5.44	3.12	14.61	16.32	9.87	6.56	14.32	26.81	32.15	24.42	9.15	24.62	10.50	26.32	40.27	25.43	12.17	4.53	8.00	3.85	4.60	13.30	4.68	6.49	3.64		
R/As,%	95.78	76.27	88.10	83.03	86.27	70.58	83.34	8.93	94.56	96.88	85.39	83.68	90.13	6.56	85.68	73.19	67.85	75.58	9.15	75.38	89.50	73.68	59.73	74.57	12.17	95.47	92.00	96.15	95.40	86.70	95.32	93.51	3.64		

Rbasal= Tasa respiratoria basal; RICA = Tasa respiratoria asociada al incremento de calor aparente; Rtotal = Rbasal + RICA.

As = Energía asimilada: energía canalizada a la producción de biomasa (P) + Rtotal.

N = número de datos