



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA SUR

**Área de Conocimiento de Ciencias del Mar y de la Tierra
Departamento Académico de Ciencias Marinas y Costeras
Posgrado en Ciencias Marinas y Costeras**

TESIS

**RESPUESTAS ECOFISIOLÓGICAS DEL OSTIÓN JAPONÉS, *Magallana gigas*
(Thunberg, 1793), ANTE EL ESTRÉS TÉRMICO DEL NOROESTE DE MÉXICO**

**QUE COMO REQUISITO PARA OBTENER EL GRADO DE
DOCTOR EN CIENCIAS MARINAS Y COSTERAS
CON ORIENTACIÓN EN ACUACULTURA**

PRESENTA:

J. JESÚS BAUTISTA ROMERO

DIRECTORAS:

DRA. ANA ISABEL BELTRÁN LUGO Y DRA. MA. TERESA SICARD GONZÁLEZ

LA PAZ, BAJA CALIFORNIA SUR, FEBRERO DEL 2018



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA SUR
Área de Conocimiento de Ciencias del Mar y de la Tierra
Departamento Académico de Ciencias Marinas y Costeras
POSGRADO EN CIENCIAS MARINAS Y COSTERAS



17 de enero del 2018

DR. ENRIQUE ALEJANDRO GÓMEZ GALLARDO UNZUETA
JEFE DEL DEPARTAMENTO ACADÉMICO DE CIENCIAS MARINAS Y COSTERAS
PRESENTE.

Los abajo firmantes, Miembros del Comité Académico Asesor del trabajo de tesis completamente terminado, titulado:

Respuestas ecofisiológicas del ostión japonés, *Magallana gigas* (Thunberg, 1793), ante el estrés térmico del noroeste de México

que presentó:

J. Jesús Bautista Romero

Otorgamos nuestro voto **aprobatorio** y consideramos que dicho trabajo está listo para su defensa, a fin de obtener el **Grado de Doctor** en Ciencias Marinas y Costeras, con Orientación en Acuicultura

Comité Académico Asesor:

Dra. Ana Isabel Beltrán Lugo Directora Interna	 Firma
Dra. Ma. Teresa Sicard González Directora Externa	 Firma
Dr. Carlos J. Cáceres Martínez Asesor	 Firma
Dr. Eduardo González Rodríguez Asesor	 Firma
Dr. César A. Ruiz Verdugo Asesor	 Firma

c.c.p Expediente del alumno (CIMACO)

Universidad Autónoma de Baja California Sur • Km. 5.5. Carretera al Sur, La Paz, Baja California Sur • MEXICO • Teléfono: (52) 612 123 88 00, ext. 2020
• Web: <http://www.uabcs.mx>



AGRADECIMIENTOS

Volví después de muchos años a la Universidad Autónoma de Baja California Sur, a mi universidad, para realizar un doctorado. El Posgrado en Ciencias Marinas y Costeras me brindó esa oportunidad y agradezco a los Doctores Jorge Urbán y Héctor Reyes, responsables de CIMACO mientras realizaba mis estudios, por todas sus consideraciones.

Agradezco al Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. y a sus autoridades por todas las facilidades otorgadas en el desarrollo de los experimentos, salidas de campo y tiempo de análisis necesarios para realizar este trabajo.

Gracias a los miembros de mi Comité Académico. A la Dra. Teresa Sicard, por comprometerse a dirigirme, compartir conmigo su amplia experiencia en el campo de la ecofisiología y apoyarme en todos los aspectos del trabajo. A la Dra. Ana Isabel Beltrán, por su asesoría y sobre todo por sus atenciones en la parte final del trabajo. Al Dr. Carlos Cáceres, por hacer un espacio para revisar mi trabajo siempre que fue necesario. Al Dr. Eduardo González, por su disponibilidad para despejar mis dudas, principalmente en la adquisición de datos y rutinas de Matlab. Al Dr. César Ruiz, por tomarme como alumno al inicio de este camino, ser siempre propositivo y pelear conmigo batallas “administrativas” que no siempre perdimos. Todos ellos hicieron aportaciones muy valiosas, las cuales contribuyeron a mejorar este documento.

También le agradezco al Dr. Enrique Morales, por enseñarme en este tiempo algo más de estadística y modelación.

Agradezco mucho a mis compañeros del Laboratorio de Modelación y Pronóstico Pesquero: Dr. Daniel B. Lluch, Dr. Sergio Scarry González, M. en C. Ángel de la Toba y Lic. Carlos Pacheco. A todos ellos gracias por hacer las rutinas de trabajo más placenteras. A Carlos en especial le agradezco por ayudarme a elaborar los programas de lectura de datos de temperatura superficial del mar. A Sergio le agradezco su disponibilidad absoluta para ayudar en lo que hiciera falta.

Gracias a Narda Barajas y Rosy Orantes de CIMACO, por estar al pendiente de que toda la tramitología administrativa estuviera en orden.

Gracias al M. en C. José Luis Ramírez del Laboratorio de Mejoramiento Genético en Acuicultura en el CIBNOR, por todo el trabajo de campo y con el cultivo larvario.

Gracias al M. en C. Gilberto González del Laboratorio de Ecofisiología de Organismos Acuáticos en el CIBNOR, por su apoyo, entrenamiento técnico y profesionalismo en el manejo de los sistemas de control experimentales.

Gracias al Ing. Jorge Cobos del Taller de Maquinados en el CIBNOR, por el apoyo en la fabricación del sistema de cámaras de incubación para la evaluación de las tasa fisiológicas.

Gracias al M. en C. Guadalupe Leyva del Comité de Sanidad Acuícola de Baja California Sur, por proporcionarme los datos de temperatura de los sitios de cultivo correspondientes a los últimos años de registro.

Gracias a mis compañeros del posgrado: Lupita, Ariadna, Paulina, Genaro, Carlos, Paco y Chema. Hicieron de esta etapa algo mejor. Suerte en todo lo que venga para ustedes.

Gracias a la Dra. Ana María Ibarra Humphries, por permitirme participar en el proyecto Consorcios CONACYT 60072 “Evaluación del cruzamiento entre diferentes líneas de ostión japonés, a través del establecimiento de sus diferencias genéticas a nivel molecular y por su desempeño productivo en engorda”, del cual se derivó este trabajo.

Esta investigación también fue financiada parcialmente por los proyectos CIB PAC, CIB EP034 y SEP-CONACYT 241603.

Dedico este trabajo a todos los miembros de mi familia (abuelos, tíos, primos, sobrinos, suegros, cuñados, incluidos los que ya no están físicamente y que siempre recuerdo con mucho cariño. Discúlpenme por no mencionarlos a todos, somos muchos, pero si haré algunas referencias especiales. Por supuesto a mis padres, Manuel y Estela: qué fortuna que me tocaran y en muchos sentidos una deuda impagable. A mis hermanos, Manuel, Piedad, Carlos, Cuco, Pina y Nacho: por todas esas cosas compartidas como hermanos que son inexplicables. A mis hijos, Chucho, Many y Memo: ha sido un viaje increíble crecer junto a ustedes, son maravillosos en infinitas formas. Indudablemente a Irma Yolanda: porque desde que llegaste a mi vida has sido mi centro y me has regalado una aventura fantástica imposible de describir con pocas palabras.

CONTENIDO

ÍNDICE DE TABLAS	iv
ÍNDICE DE FIGURAS	vi
RESUMEN	x
ABSTRACT	xii
1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES.....	7
2.1. Monitoreo térmico del agua en la zona costera.....	7
2.1.1. Importancia	7
2.1.2. Bases de datos globales de temperatura superficial del mar	7
2.1.3. Monitoreo <i>in situ</i> de la temperatura superficial del mar en la zona costera	8
2.1.4. Comparaciones de la temperatura superficial del mar entre bases de datos globales e <i>in situ</i>	9
2.1.5. Variaciones diurnas de la temperatura superficial del mar y su importancia en los recursos biológicos.....	11
2.1.6. La temperatura superficial del mar en la zona costera del noroeste de México	12
2.2. Relevancia biológica de la temperatura en los organismos y estrés térmico	13
2.2.1. Temperatura y cambio climático	13
2.2.2. Cambio climático y sinergia con la acidificación del océano	14
2.2.3. Estrés y temperatura	14
2.2.3.1. Concepto de estrés	14
2.2.3.2. Estrés en ambientes intermareales	15
2.2.3.3. Estrés térmico en función del tiempo.....	16
2.2.3.4. Estrés térmico en la reproducción de <i>Magallana gigas</i>	17
2.2.3.5. Modelo conceptual: rangos de tolerancia térmica limitada por oxígeno	17
2.2.3.6. Modelo conceptual: tolerancia al estrés limitada por energía	19
2.2.3.7. Respuesta celular de <i>Magallana gigas</i> al estrés térmico	20
2.2.4. Distribución térmica y geográfica de <i>Magallana gigas</i>	21
2.2.5. Marco ambiental.....	22
2.3. Potencial de crecimiento	24
2.3.1. Generalidades	24
2.3.2. Tasas fisiológicas y potencial de crecimiento en <i>Magallana gigas</i>	26
3. JUSTIFICACIÓN	28
4. HIPÓTESIS	29
5. OBJETIVOS.....	30
5.1. Objetivo general	30
5.2. Objetivos específicos	30
6. METODOLOGÍA	31
6.1. Sitios de cultivo	31

6.2. Variabilidad térmica del agua de mar asociada a los sitios de cultivo	32
6.2.1. Fuentes de información.....	32
6.2.1.1. Registros de alta frecuencia de temperatura superficial del mar <i>in situ</i>	32
6.2.1.2. Datos de bases globales.....	33
6.2.2. Análisis de datos.....	34
6.2.2.1. Distribución de frecuencias	34
6.2.2.2. Comparación entre valores diarios de temperatura superficial del mar.....	35
6.2.2.3. Comparación entre valores mensuales de temperatura superficial del mar	35
6.2.2.4. Ciclos circadianos	35
6.2.2.5. Ciclos anuales	35
6.2.2.6. Anomalías de temperatura.....	36
6.2.2.7. Variación térmica en periodos equivalentes y consecutivos	36
6.3. Rangos térmicos y eventos extremos.....	37
6.3.1. Consideraciones.....	37
6.3.2. Eventos de calentamiento $\geq 30^\circ$ y $\geq 35^\circ\text{C}$	37
6.3.3. Variación de rangos diarios promedio	38
6.3.3.1. Estacional	38
6.3.3.2. Ciclos anuales de valores extremos	38
6.4. Cultivo de organismos	38
6.4.1. Diseño de cruzamiento y fertilización	38
6.4.2. Cultivo larvario.....	39
6.4.3. Fijación de semilla.....	40
6.4.4. Crecimiento en campo	40
6.5. Selección de ejemplares para experimentación y mantenimiento en laboratorio	41
6.6. Evaluación de la termotolerancia y la resistencia térmica	41
6.7. Evaluación de la capacidad de respuesta fisiológica	42
6.7.1. Diseño experimental	42
6.7.2. Desarrollo de bioensayos	43
6.7.2.1. Consideraciones previas y sistema de cámaras de incubación.....	43
6.7.2.2. Muestreo de células de <i>Isochrysis galbana</i> de las cámaras	44
6.7.2.3. Colecta de heces	44
6.7.2.4. Muestreo de oxígeno.....	44
6.7.2.5. Muestreo de desechos nitrogenados	45
6.7.2.6. Longitud, peso húmedo y peso seco de tejido blando	45
6.7.3. Cálculo de las tasas fisiológicas y el potencial de crecimiento.....	45
6.7.3.1. Tasa de absorción.....	45
6.7.3.2. Tasa respiratoria.....	46
6.7.3.3. Tasa de excreción.....	47
6.7.3.4. Potencial de crecimiento	47
6.8. Análisis estadístico	47
7. RESULTADOS	50
7.1. Variabilidad térmica del agua de mar en los sitios de cultivo.....	50
7.1.1. Relación temperatura y mareas en Rancho Bueno	50
7.1.2. Temperatura superficial del mar.....	51
7.1.2.1. Comparación general entre bases de datos.....	51
7.1.2.2. Comparación entre series diarias	55

7.1.2.3. Comparación entre series mensuales	55
7.1.2.4. Ciclos circadianos, anuales y anomalías de temperatura	62
7.1.2.5. Cambios de temperatura superficial del mar en periodos sucesivos	66
7.2. Variación térmica de eventos extremos	70
7.3. Temperatura y tiempo letal medio superior	75
7.4. Evaluación de las tasas fisiológicas y el potencial de crecimiento	77
8. DISCUSIÓN	84
8.1. Planteamiento general.....	84
8.2. Temperatura superficial del mar en los sitios de cultivo: comparación entre bases de datos globales y registros de alta frecuencia <i>in situ</i>	85
8.3. Significado ecofisiológico de la estimación de temperaturas y tiempos letales	91
8.4. Indicadores fisiológicos y estrés térmico	94
9. CONCLUSIONES	98
10 LITERATURA CITADA.....	100

ÍNDICE DE TABLAS

- Tabla 1.** Valores promedio (\pm desviación estándar) de potencial de crecimiento (PDC) referenciados en la literatura para *Magallana gigas*, en donde consideran diferentes factores para su evaluación; Se indican también valores de tasas de asimilación (TA) y respiración (TR). Las unidades anotadas son las contempladas en la referencia corresponden unidades de peso seco, salvo donde se anota PHT = peso húmedo de tejido..... 27
- Tabla 2.** Fuentes de información utilizadas para la caracterización térmica en las zonas de cultivo. Para cada base de datos se refiere su tiempo y frecuencia de registro, así como algunos de sus estadísticos básicos (promedio, desviación estándar, valor máximo, valor mínimo, rango y número de datos)..... 53
- Tabla 3.** Valores de χ^2 y su significancia (*P*), según el análisis de Kruskal Wallis por sitio de cultivo para 10 réplicas aleatorias (*n* = 60) entre las cuatro fuentes de información: RAF, MUR, OI y ERSST..... 53
- Tabla 4.** Pruebas Dunn para comparaciones múltiples pareadas (*D*), aplicado a los rangos diarios de temperatura por estaciones del año a partir de los RAF de El Cardón y Rancho Bueno. 73
- Tabla 5.** Longitudes y pesos promedio (\pm desviación estándar) de los de los organismos utilizados para determinar temperaturas y tiempos letales medios en su límite superior, considerando las temperaturas de experimentación (Temperatura) y líneas genéticas (Línea) A (1A), B (1B), C (1C) y D (1D). Los valores son derivados de las medidas tomados en 30 organismos..... 75
- Tabla 6.** Longitudes y pesos por sitio, línea genética y condición experimental de los organismos de *Magallana gigas* usados en el bioensayo de potencial de crecimiento. Los sitios son: El Cardón (EC) y Rancho Bueno (RB); las líneas genéticas son A (1A), B (1B), C (1C) y D (1D); y las condiciones experimentales son 24 °C en respuesta crónica (24RC), 30°C en respuesta aguda (30RA) y 30 °C en respuesta crónica (30RC). Los pesos húmedos y secos totales son en referencia al tejido blando. Los valores son derivados de las medidas tomados en 10 organismos..... 80
- Tabla 7.** Pesos y valores promedio (\pm desviación estándar) de los indicadores fisiológicos para los organismos experimentales agrupados por factor (sitio, S; línea genética, LG; y condición experimental, CE) o interacción de dos factores (S - LG, S - CE y LG - CE). Los indicadores fisiológicos son las tasas de ingestión (TI), absorción (TA), respiración (TR) y excreción (TE), la eficiencia de absorción (EA) y el potencial de crecimiento (PDC). Los grupos son El Cardón (EC), Rancho Bueno (RB), líneas genéticas A (1A), B (1B), C (1C) y D (1D), 24 °C en respuesta crónica (24RC), 30°C en respuesta aguda (30RA) y 30 °C en respuesta crónica (30RC). En el primer renglón de cada factor o interacción se indica el número de organismos (*n*) por grupo y

el valor de F para los indicadores fisiológicos de acuerdo al análisis de variancia de 3 factores no paramétrico ART, los cuales indican diferencias significativas ($P < 0.001$ sin indicador, $P < 0.01$ con * y $P < 0.05$ con **); la no significancia se indica con ns; de acuerdo a una prueba de Bonferroni por factor o interacción e indicador fisiológico las letras diferentes (colocadas después del paréntesis) indican distintos grupos. 81

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1.** Producción acuícola anual del ostión japonés, *Magallana gigas* (Thunberg, 1793), en México (línea continua con círculos) y su tendencia histórica (línea quebrada), periodo 1990-2015 (Datos FAO, 2017)..... 3
- Figura 2.** Ubicación de los sitios de cultivo de *Magallana gigas* en la Península de Baja California (A): Estero El Cardón (D) localizado dentro de la Laguna San Ignacio (B) y Estero Rancho Bueno (E) en Bahía Almejas (C). Los recuadros internos en los paneles A, D y E muestran la resolución espacial de los registros de temperatura superficial del mar obtenidos de bases de datos globales: amarillos, Extended Reconstructed Sea Surface Temperature V4; rojos, Optimum Interpolation Sea Surface Temperature V2; y anaranjados, Multi-Scale Ultra-High Resolution Sea Surface Temperature. Los círculos azules de los paneles D y E indican la posición de los termógrafos digitales, que fueron asociados a las artes de cultivo para registros in situ de alta frecuencia. Los mapas de esta Figura fueron obtenidos de Google Earth Pro V7.3.0.3832 y re proyectados en QGIS 2.18.4..... 6
- Figura 3.** Concepto de tolerancia térmica limitada por oxígeno (modificado de Pörtner et al., 2017); ver texto para explicación..... 19
- Figura 4.** Relación de los ciclos circadianos de temperatura de los RAF de Rancho Bueno con el modelo de estimación de marea de Puerto San Carlos (los datos de marea se obtuvieron de <http://redmar.cicese.mx/nmar/predmar/>). Los puntos representan valores asociados cada 30 minutos y los números indican horas específicas del día..... 50
- Figura 5.** Frecuencias de temperatura por arriba de 33°C en la serie RAF de Rancho Bueno de acuerdo a la hora del día en el que se hicieron las lecturas. Los registros indicados por las barras rojas no fueron incluidos en el análisis de temperatura superficial del mar. 51
- Figura 6.** Series históricas de temperatura superficial del mar (TSM) para cada sitio de cultivo; El Cardón (A) y Rancho Bueno (B). Se proyecta para cada caso la información contenida entre enero del 2000 y diciembre del 2016. 52
- Figura 7.** Distribución de frecuencias de temperatura superficial del mar, en décimas de grado centígrado, de acuerdo a cada base de datos consultada por sitio de cultivo. Aparece del lado izquierdo, en azul, lo relativo a El Cardón y en el derecho, en rojo, lo de Rancho Bueno. Las fuentes de información son ERSST (A y B), OI (C y D), MUR (E y F) y RAF (G y D). Las cruces son los datos y las líneas las series suavizadas con un promedio móvil de cinco términos centrado en el dato medio. La zona gris es la referencia de amplitud de cada serie. 54
- Figura 8.** Comparaciones entre las series diarias de temperatura superficial del mar (TSM) RAF y MUR para El Cardón. Los datos diarios extremos de las series RAF se ponen solo como referencia, pero lo que se compara es el promedio (A). La correlación (B) es significativa (F_I ,

$_{3777} = 4,506; P < 0.001$); se anota, el coeficiente de correlación de Pearson (r), la raíz media del error cuadrado (Ψ), la ordenada al origen (o), la pendiente (p) y el número de datos (n). Se dibuja la serie de diferencias para los mismos días (C) y la frecuencia de esas diferencias en valores absolutos (D)..... 56

Figura 9. Comparaciones entre las series diarias de temperatura superficial del mar (TSM) RAF y MUR para Rancho Bueno. Los datos diarios extremos de las series RAF se ponen solo como referencia, pero lo que se compara es el promedio (A). La correlación (B) es significativa ($F_{1, 3015} = 4,506; P < 0.001$); se anota, el coeficiente de correlación de Pearson (r), la raíz media del error cuadrado (Ψ), la ordenada al origen (o), la pendiente (p) y el número de datos (n). Se dibuja la serie de diferencias para los mismos días (C) y la frecuencia de esas diferencias en valores absolutos (D)..... 57

Figura 10. Series mensuales de temperatura superficial del mar (TSM) RAF, MUR, OI y ERSST para El Cardón (A); se dibuja la serie de diferencias para los mismos meses y la frecuencia de esas diferencias en valores absolutos entre RAF - MUR (B y C), RAF - OI (D y E) y RAF - ERSST (F y G). 58

Figura 11. Correlaciones entre las series mensuales de temperatura superficial del mar (TSM) de El Cardón, todas resultaron estadísticamente significativas $P < 0.001$; MUR - RAF $F_{1, 121} = 201.6$ (A), OI - RAF $F_{1, 126} = 160.9$ (B), ERSST - RAF $F_{1, 126} = 201.5$ (C), MUR - OI $F_{1, 174} = 3,146.3$ (D), MUR - ERSST $F_{1, 174} = 2,332.6$ (E) y OI - ERSST $F_{1, 203} = 4,841.6$ (F). Se anota para cada caso el coeficiente de correlación de Pearson (r), la raíz media del error cuadrado (Ψ), la ordenada al origen (o), la pendiente (p) y el número de datos (n). 59

Figura 12. Series mensuales de temperatura superficial del mar (TSM) RAF, MUR, OI y ERSST para Rancho Bueno (A). Se dibuja la serie de diferencias para los mismos meses y la frecuencia de esas diferencias en valores absolutos entre RAF - MUR (B y C), RAF - OI (D y E) y RAF - ERSST (F y G). 60

Figura 13. Correlaciones entre las series mensuales de temperatura superficial del mar (TSM) de Rancho Bueno, todas resultaron estadísticamente significativas $P < 0.001$; MUR - RAF $F_{1, 93} = 241.7$ (A), OI - RAF $F_{1, 116} = 445.8$ (B), ERSST - RAF $F_{1, 116} = 403.9$ (C), MUR - OI $F_{1, 174} = 2,820.7$ (D), MUR - ERSST $F_{1, 174} = 1,704.5$ (E) y OI - ERSST $F_{1, 203} = 7,086.2$ (F). Se anota para cada caso el coeficiente de correlación de Pearson (r), la raíz media del error cuadrado (Ψ), la ordenada al origen (o), la pendiente (p) y el número de datos (n). 61

Figura 14. Ciclos circadianos de temperatura superficial del mar para El Cardón y Rancho Bueno en invierno (A), primavera (B), verano (C), otoño (D) y anual (E). Las curvas son derivados a partir de los promedios de los RAF cada 30 min; en el caso de Rancho Bueno la parte punteada es la interpolación durante los lapsos en que se extrajo la información de temperaturas. 63

- Figura 15.** Ciclo anual de temperatura superficial del mar (TSM) en El Cardón considerando los promedios de los días calendario para las series RAF y MUR (A). La correlación entre estas series (B) es significativa ($F_{1, 364} = 638.9$; $P < 0.001$); se anota, el coeficiente de correlación de Pearson (r), la raíz media del error cuadrado (Ψ), la ordenada al origen (o), la pendiente y el número de datos (n). Se dibujan las diferencias entre las series para los mismos días (C) y la frecuencia de esas diferencias en valores absolutos (D). 64
- Figura 16.** Ciclo anual de temperatura superficial del mar (TSM) en Rancho Bueno considerando los promedios de los días calendario para las series RAF y MUR (A). La correlación entre estas series (B) es significativa ($F_{1, 364} = 1,112$; $P < 0.001$); se anota, el coeficiente de correlación de Pearson (r), la raíz media del error cuadrado (Ψ), la ordenada al origen (o), la pendiente y el número de datos (n). Se dibujan las diferencias entre las series para los mismos días (C) y la frecuencia de esas diferencias en valores absolutos (D). 65
- Figura 17.** Anomalías estandarizadas por día calendario para las series RAF y MUR y por mes para las series OI y ERSST en El Cardón (A) y Rancho Bueno (B). 68
- Figura 18.** Frecuencias de cambio de temperatura superficial del mar (TSM) entre periodos equivalentes y sucesivos. Del lado izquierdo se observa la información relativa a El Cardón y en el derecho la de Rancho Bueno. Se comparan los cambios cada 30 min (A y B), dentro del día (C y D), entre días (E y F), dentro del mes (G y H) y entre meses (I y J). Nótese que la escala del eje X en los pánels A y B es diferente a la del resto. 69
- Figura 19.** Duración de eventos extremos cálidos contenidos en los RAF para El Cardón y Rancho Bueno; eventos ≥ 30 °C (A) y ≥ 35 °C (B). 70
- Figura 20.** Frecuencias de eventos mayores a 30 °C a lo largo del tiempo en El Cardón (A) y Rancho Bueno (B). Cada barra indica el registro por mes, de acuerdo con la información contenida en los RAF; las áreas grises indican ausencia de información en los registros. 71
- Figura 21.** Frecuencias de eventos mayores a 30 °C a lo largo del tiempo en El Cardón (A) y Rancho Bueno (B). Cada barra indica el registro por mes de acuerdo con la información contenida en los RAF; las áreas grises indican ausencia de información en los registros. 72
- Figura 22.** Rangos de variación diaria promedio (\pm error estandar) de los RAF segregados por estación del año en ambos sitios de cultivo. 74
- Figura 23.** Ciclo anual de rangos diarios promedio y rangos diarios extremos de temperatura para El Cardón (A) y Rancho Bueno (B). El ciclo promedio anual se añaden como referencia, al igual que las líneas para las temperaturas de 19 °C, 30 °C y 35 °C. 74
- Figura 24.** Temperatura letal media (TL50) a 24 h, 48 h, 72 h y 96 h para los organismos de las líneas genéticas A (1A), B (1B), C (1C) y D (1D) de El Cardón (EC) y Rancho Bueno (RB). Los

círculos son los datos originales, las líneas curvas los ajustes de los MLG aplicados y las partes sombreadas delimitan sus intervalos de confianza; el color de ellos varia en función de las horas de exposición. Las TL50 se indican con los números asociados a las curvas..... 78

Figura 25. Tiempo letal medio (tL50) a 30 °C, 35 °C, 40 °C y 45 °C para los organismos de las líneas genéticas A (1A), B (1B), C (1C) y D (1D) de El Cardón (EC) y Rancho Bueno (RB). Los círculos son los datos originales, las líneas curvas los ajustes de los MLG aplicados y las partes sombreadas delimitan sus intervalos de confianza; el color de ellos varia en función de la temperatura de experimentación en los bioensayos. Los tL50 se indican con los números asociados a las curvas. 79

Figura 26. Valores promedio de las tasas de ingestión (TI), absorción (TA), respiración (TR) y excreción (TE), la eficiencia de absorción (EA) y el potencial de crecimiento (PDC) para los organismos experimentales agrupados por sitio (El Cardón y Rancho Bueno), línea genética (A, 1A; B, 1B; C, 1C; y D, 1D) y condición experimental (24 °C en respuesta crónica, 24RC; 30 °C en respuesta aguda, 30RA; y 30 °C en respuesta crónica, 30RC); en cada caso n = 10. Por indicador fisiológico se observan diferencias significativas ($P < 0.001$) en la interacción de los 3 factores (sitio, línea y condición experimental) de acuerdo al análisis de variancia de 3 factores no paramétrico ART y las letras diferentes indican distintos grupos de acuerdo a las pruebas de Bonferroni. 83

RESUMEN

La producción acuícola de ostión japonés *Magallana gigas* (ex *Crassostrea gigas*) en el noroeste de México ha presentado marcados cambios interanuales. Entre las causas se encuentra las variaciones en la temperatura ambiental; la cual puede afectar el estado fisiológico de los organismos o aumentar a niveles superiores a la zona de tolerancia y provocar mortandades. Esta situación se complica aún más dado que el país no cuenta con un pie de cría propio que garantice el abasto de semilla para el desarrollo de su actividad; es importante que la selección se realice a partir de organismos fisiológicamente aptos para crecer bajo las condiciones ambientales de los cuerpos de agua del noroeste de México. En ese contexto, se desarrolló esta investigación, evaluando las respuestas ecofisiológicas de cuatro líneas genéticas de *M. gigas* (líneas parentales y sus cruza recíprocas, obtenidas a partir de organismos provenientes de Bahía Tongoy, Chile, y Shelton Bay, EE. UU.) ante el estrés térmico característico de dos cuerpos de agua costera de Baja California Sur, México, donde tradicionalmente se ha cultivado esta especie: El Cardón (EC) y Rancho Bueno (RB). En la primera parte del trabajo, se determinó la variabilidad térmica natural (2000 a 2016) de ambos sitios. Para ello se usaron tres bases de datos globales (BDG; registros mensuales o diarios) de temperatura superficial del mar (TSM) y una de termógrafos *in situ* asociados a las zonas de cultivo con registros de alta frecuencia (RAF; registros cada 30 min). Si bien el cotejo entre las BDG y los RAF muestra coherencia en las tendencias y las correlaciones de TSM son significativas por sitio de cultivo, las discrepancias son grandes entre la amplitud total de las frecuencias, valores de las mismas fechas y los cambios de temperatura entre periodos sucesivos. Asimismo, los RAF muestran una alta variación térmica en escalas menores a un día, que no es detectable con las BDG, sin embargo, esta información resulta importante para entender el grado del estrés fisiológico que pueden provocar sobre los organismos marinos, sobre todo aquellos que viven en ambientes intermareales y bajo condiciones estuarinas, como es el caso de *M. gigas*; por lo que, para lograr una caracterización térmica adecuada es indispensable el uso de los RAF. Durante el periodo analizado se registraron eventos de amplia escala, como el calentamiento extremo del 2014-2015, previamente observado mediante registros de satélite en la parte central de la costa occidental de la Península de Baja California y que incluye el desarrollo de El Niño 2015. La segunda parte de este trabajo, trató de una evaluación de la capacidad ecofisiológica de *M. gigas* ante condiciones térmicas extremas. En el laboratorio, organismos de cada línea genética seleccionada, procedentes de ambos sitios de cultivo (EC o RB), fueron expuestos durante 96 horas a cambios agudos de temperatura de 30 °C, 35 °C, 40 °C y 45 °C. Con la mortalidad observada y usando modelos lineales generalizados (función identidad logit, distribución binomial), se estimaron la temperatura y el tiempo letal medio (TL50 y tL50, respectivamente; variables: temperatura, tiempo y línea genética). Experimentalmente no hay mortalidad en los organismos procedentes de RB a 30 °C y 35°C y tampoco de EC a 30 °C, mientras que el tL50 a 35°C más corto de este último sitio es de 75.4 h (para la línea ♂ EE. UU. - ♀ EE. UU.), pero en los RAF no hay eventos ≥ 35 °C que duren más de 12 h; las TL50 a 96 h fueron ≥ 35.4 °C en RB y ≥ 31.9 °C en EC, pero igualmente en los RAF no se registraron condiciones similares. Lo anterior es una característica en ectotermos, donde los límites de tolerancia suelen ser más extremos que las temperaturas más altas o más bajas registradas en el hábitat o zonas de cultivo,

interpretándose lo anterior, como un mecanismo que aplica como un margen de seguridad ante cambios abruptos de temperatura o incrementos sostenidos durante periodos prolongados. Finalmente, se realizó un bioensayo para estimar, por sitio de cultivo, línea genética y a tres condiciones experimentales (24 °C y 30 °C en respuesta crónica, 24RC y 30RC, respectivamente; y 30 °C en respuesta aguda, 30RA) el potencial de crecimiento (PDC), el cual es una respuesta integral instantánea del estado fisiológico del individuo y se deriva de las tasas de absorción (TA), respiratoria (TR) y excreción (TE). Los resultados muestran que los organismos de las diferentes líneas genéticas aclimatados en cada sitio de cultivo presentan distintas capacidades fisiológicas ante el estrés térmico. En el tratamiento de 24RC la gran mayoría de los individuos, mostraron PDC positivos; sin embargo, en 30RA esta capacidad solo pudieron mantenerla los organismos de las líneas ♂ Chile - ♀ Chile y ♂ Chile - ♀ EE. UU provenientes de EC. Ante estrés térmico alto de largo plazo (30RC) las altas TR y TE, y bajos valores de TA resultaron en balances energéticos negativos en las cuatro líneas genéticas de ambos sitios de cultivo. Por lo tanto, si en las zonas de cultivo se observan periodos prolongados de intenso calentamiento, los organismos, independientemente de su origen, serán más susceptibles a morir. La sustentabilidad de los cultivos podrá lograrse solo si conocemos como son las respuestas biológicas de *M. gigas* ante las variaciones climáticas de nuestra región.

Palabras clave:

Bases de datos, temperatura, variabilidad térmica, zona costera, cultivo de ostión, temperatura letal, tiempo letal, potencial de crecimiento, balance energético

ABSTRACT

Aquaculture production of the Japanese oyster *Magallana gigas* (ex *Crassostrea gigas*) in northwest Mexico shows strong interannual variations. Causes include fluctuations in temperature, which can influence the physiological condition of the organisms and result in massive mortalities. This situation is further influenced by the fact that up to date our country does not have its own broodstock that could guarantee the annual supply of seed for their development. It is important to select this broodstock from organisms physiologically fit to grow in the environmental conditions of the water bodies in northwestern Mexico. In this context, this research was developed by assessing the ecophysiological responses of four genetic lines of *M. gigas* (parental lines and reciprocal crosses from Bahia Tongoy, Chile, and Shelton Bay, USA organisms) grown up to the characteristic thermal stress of two coastal water bodies of Baja California Sur, México where this species has been traditionally cultured, El Cardón (EC) and Rancho Bueno (RB). First, natural thermal variability was identified (2000 to 2016) both in EC as in RB, so to achieve it, three global databases were used (GDB; monthly or daily records) of sea surface temperature (SST) and one of the thermographs *in situ* registering high-frequency records (HFR; recorded each 30 min) linked to the farming areas. Even though the comparison between GDB and HFR showed similar trends and the correlations of SST were significant per culture site, discrepancies were great between total frequency amplitude, values of the same dates and temperature changes of similar successive periods. Likewise, the HFR showed a high thermal variation in lesser than one-day scale, which was not possible to detect with the GDB used. Nonetheless, its result was important to establish the degree of physiological stress in marine organisms, mainly those that live in intertidal environments and in estuaries, as *M. gigas*. For this reason, to achieve an adequate thermal characterization, it was a priority to use HFR. Additionally, HFR also recorded important events that occurred in wide spatial scales, as the 2014-2015 warming, previously observed in the central part of the western coast of the Baja California Peninsula that included El Niño 2015 event, which was the strongest warming phenomenon of this type recorded to date. Moreover, some organisms were acclimated at 24 °C in laboratory conditions, and by bioassays mortality was observed according to culture site (EC or RB) and genetic line when the temperature was increased to 30 °C, 35 °C, 40 °C and 45 °C for 96 h of exposure; using generalized linear models (logit link function, binomial distribution), upper lethal temperature and time (TL50 and tL50, respectively; variables: temperature, time and genetic line) were estimated. Experimentally, no mortality was recorded in organisms from RB at 30 °C and 35 °C and neither from EC at 30 °C, where the shortest tL50 at 35 °C was 75.4 h (for the line ♂ US - ♀ US), but in the HFR no events ≥ 35 °C lasting more than 12 h were recorded; the TL50 at 96 h were ≥ 35.4 °C in RB and ≥ 31.9 °C in EC, but no similar conditions were recorded in HFRs. The previous results are normal for ectotherms where lethal thermal physiological limits are higher or lower than those recorded in natural habitat or culture areas of the population, which has been suggested as a safety mechanism to abrupt temperature changes or sustained increases during large periods. Finally, a bioassay was performed to estimate scope for growth (SFG) by genetic line, per culture site and in three experimental conditions (24 °C and 30 °C in chronic response, 24CR and 30CR, respectively; and 30 °C in acute response, 30AR). The SFG is an integral instantaneous response of the individual physiological state, deriving from absorption (AR), respiratory (RR) and excretion (ER) rates. The results showed that the organisms of the different genetic lines acclimated at each culture site showed different physiological capabilities when exposed to thermal stress. In the 24CR

experiment the majority of the individuals showed positive SFG; however, in 30AR this capacity could only be maintained in the organisms of the lines ♂ Chile - ♀ Chile, and ♂ Chile - ♀ US from EC; when exposed to high long-term thermal stress (30RC), there was a great metabolic cost associated to low values of AR and high values of RR and ER that resulted in negative budget energy in the four genetic lines of both culture sites. Therefore, if in the farming areas the state of intense warming is extended by longer time, the organisms, independently of their culture location, shall be more susceptible to death. The sustainability of oyster farming would be achieved only if we know the biological responses of *M. gigas* to climate variations of our region.

Keywords:

Databases, temperature, thermal variability, coastal zone, farming oyster, lethal temperature, lethal time, scope for growth, budget energy

1. INTRODUCCIÓN

Dentro del sector primario, la acuicultura es la actividad que más ha crecido en las últimas cuatro décadas, particularmente entre 1974 y 2008 aumentó sobre una tasa anual promedio del 8% (Hall et al., 2011). Proyecciones recientes indican que la acuicultura, bajo escenarios de crecimiento moderado, producirá en 2030 biomasa equivalente a la derivada por pesca, alrededor de 93 millones t año⁻¹ (The World Bank, 2013). En 2014 la producción acuícola mundial destinada a consumo humano superó por primera vez a la producción por pesca en ese mismo rubro y se estima que el consumo aparente *per capita* de pescados y mariscos ya es mayor a los 20 kg año⁻¹ (FAO, 2016). Si bien diversos factores contribuyen con el desarrollo del sector acuícola (mercado, ambiente, infraestructura, capacidad técnica, recursos humanos, inversión, etc.), satisfacer en el futuro la demanda de productos pesqueros es posible, aun ante el inminente aumento de la población humana y el impacto del cambio climático, pero solo si incrementamos nuestra capacidad para manejar los recursos biológicos de manera sustentable (Bostock et al., 2010; Merino et al., 2012). El incremento en la producción de alimento por acuicultura será determinante para alcanzar la seguridad alimentaria, disminuir los niveles de desnutrición y combatir la pobreza (Béné et al., 2016). Conseguir lo anterior requerirá de un gran esfuerzo de investigación científica en los próximos años que aborde aspectos sociales y económicos de la acuicultura, pero será difícil si no conocemos primero las respuestas biológicas de los organismos ante sus condiciones de cultivo (Slater, 2017).

El ostión japonés, *Magallana gigas* (Thunberg, 1793) – ex *Crassostrea gigas* de acuerdo con Salvi y Mariottini (2016)–, es un organismo propicio para estudiar respuestas ecofisiológicas en diferentes sitios de cultivo, debido a su capacidad de adaptación a una amplia gama de condiciones ambientales y a que crece relativamente rápido. Originalmente endémico de Japón, fue introducido durante el siglo pasado en diversos países del mundo, principalmente con fines de cultivo, y se encuentra ahora, producto del vector humano y a su propia capacidad colonizadora, en la zonas intermareal y submareal somera de una gran cantidad de costas de todos los continentes (Miossec et al., 2009). Como resultado de su dispersión se han documentado impactos ecológicos, económicos y sociales tanto positivos como negativos, pero se le considera una especie exótica de alto riesgo (Nehring, 2011; Troost, 2010). Entonces, en

el futuro el manejo de su cultivo debe ser más eficaz, sobre todo porque el incremento en la temperatura global, atribuida al cambio climático, tendrá un efecto directo favorable para la expansión geográfica de la especie, mayor al ahora visto (Rinde et al., 2017; Thomas et al., 2016).

Posiblemente a nivel mundial *M. gigas* sea el animal marino del que mayor producción acuícola se ha obtenido en los últimos 30 años. Sin embargo, la estadística oficial no permite precisar cuánto se cultiva porque China, el país que más contribuye (estimaciones indican que con al menos el 85% anual), presenta registros en los que incluyen el peso de otras ostras y no hay en la actualidad algún método confiable para desagregar la información. Aun así, se ha reportado que la producción global en el 2003 había superado los 4,300,000 t año⁻¹ (Helm, 2005). Los registros oficiales muestran entre 1990 y 2015 volúmenes de cultivo aportados por 33 países (FAO, 2017); aparte de China, que produce en el orden de millones de toneladas anuales, solo tres países, Corea del Sur, Japón y Francia, contribuyeron en promedio con más 100,000 t año⁻¹ (251,038.7, 210,362.6 y 115,649, respectivamente), Estados Unidos de América (EUA) y Taiwán registraron entre 10,000 y 100,000 t año⁻¹ (39,376.8 y 25,504.9, respectivamente) y los restantes 27 cultivaron menos de 10,000 t año⁻¹, incluido México que para ese periodo ocupó el décimo lugar de producción.

A la fecha *M. gigas* es una de las 15 especies exóticas de moluscos marinos y salobres registradas en aguas mexicanas (Naranjo-García y Castillo-Rodríguez, 2017). Su primera introducción al país fue con fines de cultivo en la Bahía de San Quintín, Baja California, a principios de los 1970 (Islas-Olivares, 1975). Desde entonces su cultivo se ha extendido hacia los litorales de los estados de Baja California Sur (BCS), Sonora, Sinaloa, Nayarit y Jalisco (Góngora-Gómez et al., 2012); con tal éxito que la producción de moluscos bivalvos en el Pacífico mexicano se ha basado primordialmente en esta especie (Maeda-Martínez, 2008). En las últimas tres décadas, México ha producido en promedio 1,933.1 t año⁻¹ (\pm 839.5 t año⁻¹; mínimo 503 t año 2000 y máximo 4,275.77 t año 2005), con una leve tendencia a la alza propiciada principalmente porque de manera sucesiva en los últimos dos años de registro, 2014 y 2015, se obtuvieron producciones máximas históricas; sin embargo, es claro que la curva de producción es altamente fluctuante a lo largo del tiempo (Figura 1). Tal variabilidad ha sido

atribuida a que año tras año participan en la actividad un número irregular de unidades productivas y sobre todo a la incidencia de mortalidades masivas en las diferentes zonas de cultivo (Chávez-Villalba, 2014). En el noroeste del Pacífico mexicano estos eventos se reportaron desde 1997, primero a lo largo del Golfo de California y poco después en la costa occidental de la Península de Baja California (Cáceres-Martínez y Vásquez-Yeomans, 2013, 2003; Chávez-Villalba et al., 2007; Vásquez-Yeomans et al., 2010).

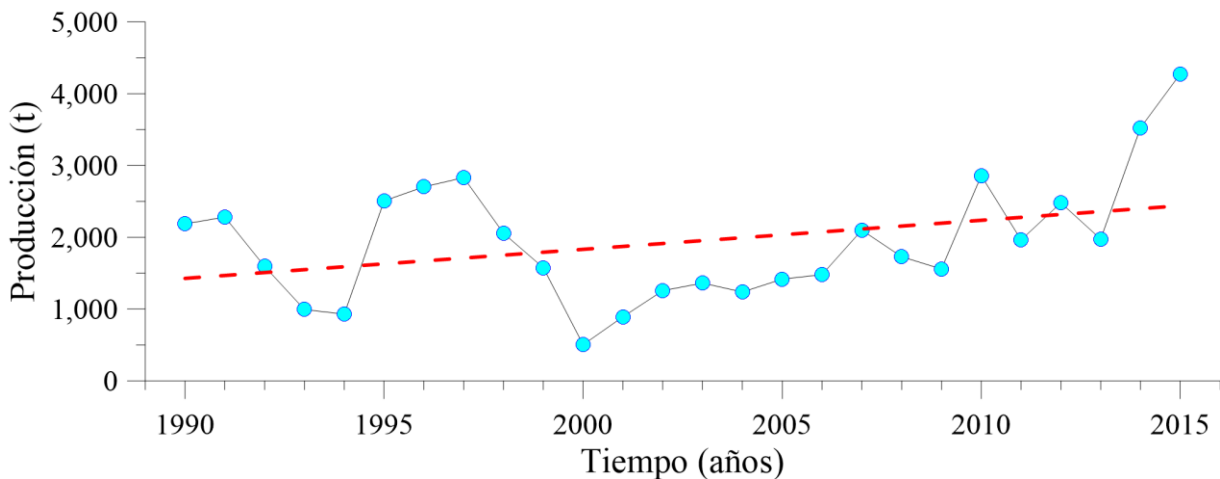


Figura 1. Producción acuícola anual del ostión japonés, *Magallana gigas* (Thunberg, 1793), en México (línea continua con círculos) y su tendencia histórica (línea quebrada), periodo 1990-2015 (Datos FAO, 2017).

Las altas mortalidades no son exclusivas de nuestra nación, ya que desde principios de los 1960 se registraron en Japón y EE. UU. y posteriormente han ocurrido en todas las áreas del mundo donde se cultiva *M. gigas*, reduciendo los volúmenes de producción a nivel regional (Mori, 1979; Perdue et al., 1981; Samain y Mccombe, 2007). El fenómeno es mundialmente conocido como “síndrome de mortalidades de verano”, porque inicialmente se describió que su incidencia ocurría en la parte tardía de esa estación (Cheney et al., 2000). Por las críticas consecuencias económicas que tiene sobre la industria ostrícola, desde entonces ha existido un gran interés en desarrollar investigación científica que ayude a comprender las causas y sobre la base del conocimiento generado tratar de atenuar los impactos negativos. Si bien hay avances, el problema continúa y a corto o mediano plazo no será fácil de resolver, principalmente porque se han encontrado una gran cantidad de factores asociados a las mortalidades masivas, los cuales

tienen interrelaciones poco claras y no desencadenan una respuesta única y lineal. Entre los principales factores asociados se encuentran deficiencias metabólicas propiciadas por estrés ambiental y el costo reproductivo, condiciones genéticas, agentes patógenos, contaminación de los cuerpos de agua, deficiente manejo de los sistemas de cultivo y más recientemente se han atribuido a intrincadas relaciones sinérgicas de factores diversos (Barbosa Solomieu et al., 2015; de Kantzow et al., 2016; Li et al., 2007; Pernet et al., 2014, 2012, Petton et al., 2015a, 2015b; Samain et al., 2007; Soletchnik et al., 2007).

Esta tesis aborda aspectos ecofisiológicos de *M. gigas* en el noroeste de México. El interés de desarrollar este estudio fue generar conocimiento sobre cómo el estrés ambiental, medido a través de variaciones en la temperatura, repercute en las condiciones metabólicas de los organismos cultivados en esta zona. Los resultados aquí obtenidos dan indicios para, desde esta perspectiva, comprender el fenómeno de las mortalidades masivas a nivel regional y eventualmente contribuir al manejo óptimo de su cultivo.

En ese sentido, se realizó una caracterización térmica en dos zonas de cultivo, esteros El Cardón (EC) y Rancho Bueno (RB), utilizando para ello bases de datos con distintas resoluciones espaciotemporales (Figura 2). Lo anterior permitió determinar la variación térmica real en el que se desarrollan los organismos de *M. gigas* en la región noroeste de México y expone señales referentes al monitoreo de alta frecuencia de la temperatura superficial del mar (TSM) que pudieran ser importantes respecto a sus respuestas ecofisiológicas frente al impacto futuro del cambio climático. Asimismo, mediante un bioensayo de dosis respuesta en laboratorio, se obtuvo la temperatura a la que 50% de los individuos en experimentación ya no sobreviven a diferentes tiempos de exposición (máximo de 96 h), la cual se conoce como temperatura letal media (TL50) y se determinó también el tiempo al cual sobreviven la mitad de los organismos a diferentes temperaturas, conocido como tiempo letal medio (tL50). Lo anterior es relevante porque fisiológicamente estos resisten el estrés ambiental a través de cambios en la regulación bioquímica que mantienen la homeostasis, lo que necesariamente exige compensaciones en el metabolismo. Al tener certeza de a qué temperatura ya no les es posible efectuar esa compensación y conociendo la frecuencia con que se presenta esta en las zonas de cultivo, sobre la base de los registros *in situ*, se estableció el grado de susceptibilidad a las que

se enfrentan los organismos en condiciones naturales. Finalmente, mediante otro bioensayo en condiciones de laboratorio se obtuvo el potencial de crecimiento (PDC) en temperaturas subletales (≤ 30 °C) bajo respuestas agudas y crónicas de aclimatación térmica, con lo que se determinó el costo metabólico efectuado por los organismos para poder sobrevivir en cada zona de cultivo.

Es importante señalar que en el noroeste de México, al igual que en otras partes del mundo (p. ej. Sudáfrica), no se cuenta con un pie de cría propio que garantice el abasto de semilla de *M. gigas* para el total de las granjas acuícolas, por ello anualmente se siguen importando una gran cantidad de organismos de diversos laboratorios de producción (Chávez-Villalba, 2014; Pieterse et al., 2012). Establecer cuáles son las líneas genéticas más favorables para el noroeste de México es un paso fundamental en la obtención de un pie de cría apto para nuestros cuerpos de agua. Cabe recordar que la capacidad de adaptación poblacional a la variación ambiental depende de la plasticidad genética de los organismos, respecto a la reasignación de la energía metabólica que les permita desempeñarse adecuadamente en el lugar donde viven. Sobre esa base, en los bioensayos de TL50 / tL50 y PDC se evaluaron las respuestas de los organismos pertenecientes a 4 líneas genéticas aclimatadas en cada uno de los sitios de cultivo.

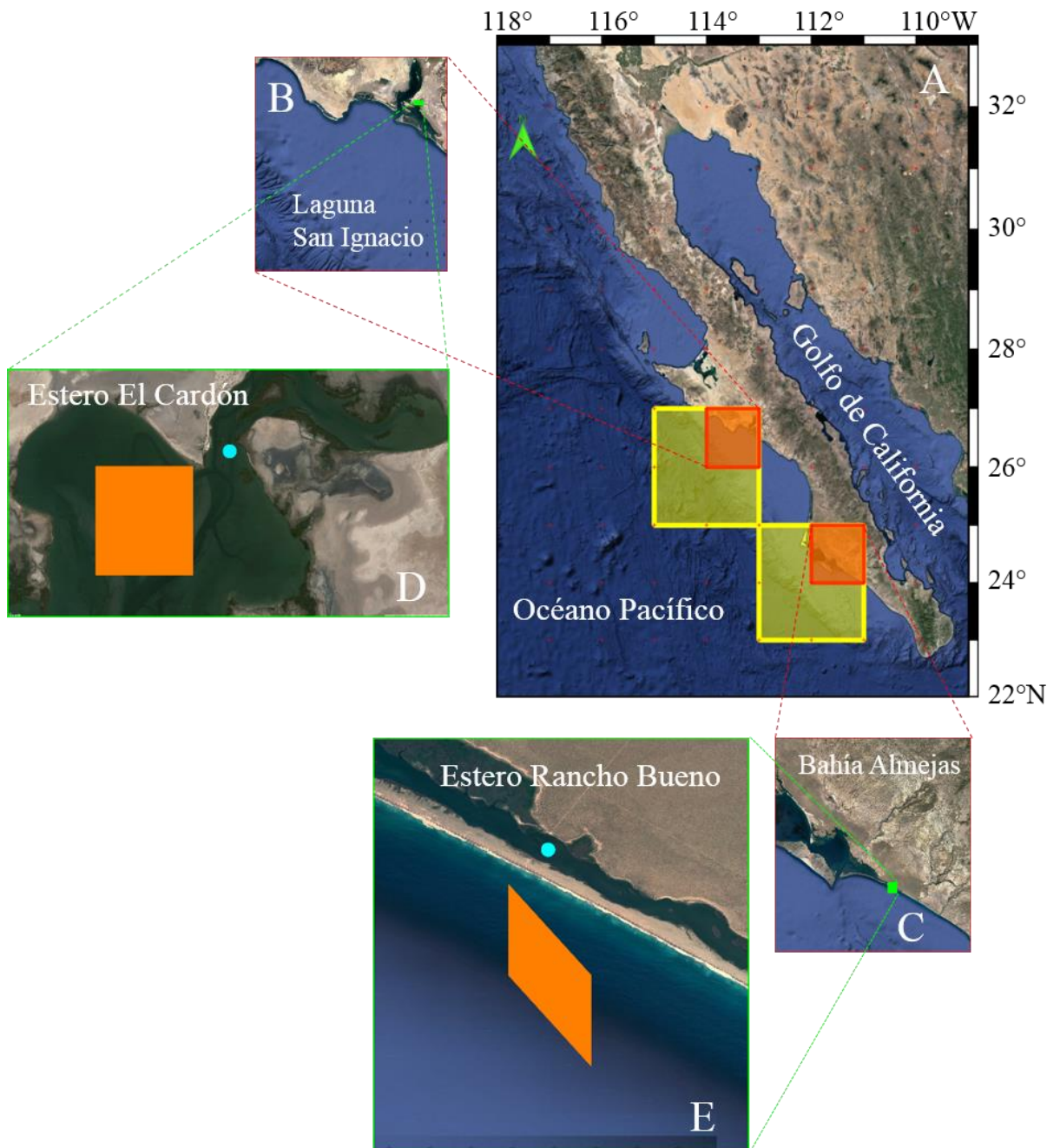


Figura 2. Ubicación de los sitios de cultivo de *Magallana gigas* en la Península de Baja California (A): Estero El Cardón (D) localizado dentro de la Laguna San Ignacio (B) y Estero Rancho Bueno (E) en Bahía Almejas (C). Los recuadros internos en los paneles A, D y E muestran la resolución espacial de los registros de temperatura superficial del mar obtenidos de bases de datos globales: amarillos, Extended Reconstructed Sea Surface Temperature V4; rojos, Optimum Interpolation Sea Surface Temperature V2; y anaranjados, Multi-Scale Ultra-High Resolution Sea Surface Temperature. Los círculos azules de los paneles D y E indican la posición de los termógrafos digitales, que fueron asociados a las artes de cultivo para registros *in situ* de alta frecuencia. Los mapas de esta Figura fueron obtenidos de Google Earth Pro V7.3.0.3832 y reproyectados en QGIS 2.18.4.

2. ANTECEDENTES

2.1. Monitoreo térmico del agua en la zona costera

2.1.1. Importancia

La TSM es el parámetro climático que con más frecuencia se ha monitoreado en los océanos del mundo (Yasunaka y Hanawa, 2011). Dado que los mares y océanos cubren la mayoría de la superficie terrestre (> 70%) y que en sus primeros metros se concentra una cantidad de energía, similar a la de toda la columna atmosférica, la TSM juega un rol clave en la regulación del clima y su variabilidad (Deser et al., 2010). Se ha observado que sus patrones de variación se relacionan con la abundancia y distribución de los organismos marinos a diferentes escalas temporales y espaciales, por lo que el registrarla eficientemente permitirá elaborar mejores modelos y pronósticos que nos indiquen el grado de relación entre ésta y los recursos vivos de los que dependemos. Esto es muy relevante sobre todo de cara al cambio climático y particularmente en la zona costera (ZC), porque si bien esta solo representa el 0.01% de la superficie total del océano mundial en ella se concentran los niveles más altos de diversidad biológica marina (Doney et al., 2012; Holman y Haller, 2013; Stuart-Smith et al., 2015; Tittensor et al., 2010). Además es necesario considerar que su manejo adecuado de la ZC, donde se maximicen los beneficios sociales y económicos, debe estar sustentado en el monitoreo continuo de variables críticas como la temperatura (Brewin et al., 2015).

2.1.2. Bases de datos globales de temperatura superficial del mar

La TSM ha sido registrada desde mediados del siglo XIX en el océano mundial por medio de sensores dispuestos en plataformas marinas, boyas y barcos (Rayner, 2003). Estos han sido almacenados en bases de datos globales (BDG) que generalmente en la escala espacial están compartimentadas en una cuadrícula amplia (p. ej. 1° latitud X 1° longitud) y en la escala espacial integrados en intervalos con frecuencia mensual (Reynolds et al., 2002; Woodruff et al., 2011). A partir de 1970 y debido a la implementación de teledetección por satélites artificiales se potencializó el registro de indicadores en la superficie marina, gracias a estos la

disponibilidad de información referente a la TSM aumentó en su resolución espacial a cuadros de pocos kilómetros y con el paso del tiempo ha afinado su periodicidad a días (Kilpatrick et al., 2015). Recientemente, mediante la combinación de diferentes fuentes de información y el uso de modelos matemáticos se han sistematizado datos para todo el océano mundial, con la finalidad de que exista valores de TSM en todo el arreglo espaciotemporal; estas nuevas BDG, referenciadas en la literatura científica como de nivel 4 (L4), son accesibles fácilmente vía internet (Dash et al., 2012; Donlon et al., 2007; Martin et al., 2012).

En buena medida la frecuencia espaciotemporal de los registros de TSM en las BDG determina que patrones de variabilidad térmica pueden ser observados, por lo tanto la elección de cuál de ellas se debe utilizar está supeditada al propósito particular de la investigación a realizar (Reynolds et al., 2007). De forma general se puede establecer que aquellas de corta duración y mayor resolución espacial son útiles para observar patrones de mesoescala, pero no permiten identificar la variabilidad multidecadal, mientras que las que cubren extensos periodos con baja frecuencia en sus registros y que generalmente están ordenados en cuadrículas espaciales amplias no proporcionan información local detallada, pero revelan patrones de largo plazo (Deser et al., 2010). Mediante estudios comparativos también se ha observado que hay algunas diferencias entre la TSM de distintas BDG, atribuidas principalmente a el(los) tipo(s) de sensor utilizado(s), a si la información fue o no interpolada (y en su caso al tipo de interpolación realizada), la resolución de la cuadrícula espacial en donde están contenidos los datos y a la zona de la columna donde son registrados (Okuro et al., 2014; Vazquez-Cuervo et al., 2013; Yasunaka y Hanawa, 2011).

2.1.3. Monitoreo *in situ* de la temperatura superficial del mar en la zona costera

Los océanos exhiben variaciones temporales y espaciales (vertical y horizontal) de la temperatura que son muy difíciles de interpretar, particularmente en la ZC (Baldock et al., 2014). En esta zona, la incertidumbre de los valores mostrados en las BDG es alta, porque cuando se realiza la integración, la interpolación y el modelaje muchos procesos o características locales que tienen gran influencia en los patrones de variabilidad térmica no son considerados (p. ej. el efecto de la marea; Cervantes-Duarte et al., 2017). Por su parte, aquellas BDG basadas

exclusivamente en registros verdaderos o en imágenes tomadas por sensores remotos no ofrecen datos para ciertas localidades de la ZC, o cuando los indican su confiabilidad suele ser baja porque representan áreas espaciales grandes donde el valor promedio es obtenido a partir de pocos registros (Woodruff et al., 2011). Ya que no hay mucha información disponible de la TSM *in situ* para la ZC, a escala global hay una creciente necesidad de mejorar su cobertura de monitoreo y por ello propuestas recientes incluyen la colocación de sensores en animales acuáticos o en objetos usados en ciertas actividades de esparcimiento costero realizadas por humanos (Brewin et al., 2017, 2015; del Villar-Guerra et al., 2012). Algo más común es colocar dispositivos electrónicos de registro periódico en posiciones geográficas fijas, lo cual ha permitido contar con información de la TSM en la ZC durante los pasados ~20 años en lapsos no continuos, en el oeste, suroeste, sur y sureste de Australia, Tasmania, norte y centro de Chile, noroeste de México, centro de Argentina, Mar Caribe, centro y oeste del Mar Mediterráneo, Sudáfrica e Islas de Seychelles (Aravena et al., 2014; Baldock et al., 2014; Bernardello et al., 2016; Deidun et al., 2016; Lathlean et al., 2011; Ponce-Díaz et al., 2003; Sicard-Gonzalez et al., 2012; Sicard et al., 2006; Smale y Wernberg, 2009; Smit et al., 2013; Stobart et al., 2016, 2008; Williams et al., 2014).

2.1.4. Comparaciones de la temperatura superficial del mar entre bases de datos globales e *in situ*

Cuando se han realizado análisis comparativos entre la TSM de BDG y la de registros *in situ* muestreados en grandes áreas del océano se han encontrado algunas diferencias en los valores promedio, que principalmente han sido atribuidas al tipo de sensor y la profundidad de las mediciones *in situ* (Alvera-Azcárate et al., 2011). A pesar de estas inconsistencias las correlaciones entre las series son buenas, pero algunas consideraciones deben tomarse en cuenta para dimensionar adecuadamente la concordancia. Por ejemplo, se ha observado que en el Atlántico Norte la relación entre ambas fuentes de información muestra coherencia solo cuando la comparación se hace con series mayores a 3 años, además de que los rango de temperaturas suele ser diferentes entre una y otra base (Hughes et al., 2009); también pueden existir diferencias importantes entre las dos fuentes de información cuando se compara entre zonas de una misma región, como se ha demostrado en la Península de Corea donde se incrementa la

variación de los valores mensuales promedio en la ZC, 2 a 3°C, respecto a la zona oceánica, ~1 °C (Kwak et al., 2015).

En la mayoría de los estudios en el que se relacionan la TSM de las BDG contra los registros *in situ* de la ZC se ha demostrado que las series históricas están altamente correlacionadas, sobre todo a medida que aumenta la escala temporal de comparación (Stobart et al., 2016). Sin embargo, lo anterior no se cumple para dos ZC de la Península de Baja California, México, en donde la relación entre los promedios mensuales del ciclo anual no resultó significativa (Sicard et al., 2006). También se ha observado que entre estaciones o épocas del año (parte cálida y fría del año) las BDG tienden a sobre o subestimar la TSM, si bien ese comportamiento no muestra un patrón entre regiones distantes e incluso tampoco existe entre zonas de una misma región (Bernardello et al., 2016; Deidun et al., 2016; Smale y Wernberg, 2009; Stobart et al., 2016). Al comparar periodos sincrónicos de meses y/o días se ha observado que los sesgos entre los valores de las dos fuentes de información tienden a aumentar conforme se reduce la frecuencia temporal de los registros (diferencias en meses < diferencias en días), llegándose a observar días que presentan variaciones $> |6|$ °C entre BDG e *in situ* (Aravena et al., 2014; Lathlean et al., 2011; Smale y Wernberg, 2009; Smit et al., 2013).

Algunas características locales relativas a la hidrografía y topografía han sido señaladas como determinantes en las ZC del oeste del Mar Mediterráneo y Chile para explicar las diferencias entre los promedios, anuales, estacionales, mensuales o diarios de las BDG y los registros *in situ* (Aravena et al., 2014; Bernardello et al., 2016). Pero más allá de la(s) causa(s) que determine(n) esta(s) diferencia(s) en términos hidrofisiográficos, su relevancia biológica debe ser cuidadosamente tratada, incluso considerando que para algunas zonas éstas pudieran no ser muy amplias (< 1 °C), particularmente cuando se estudian especies que viven en zonas donde se encuentran cercanas a sus límites de tolerancia térmica (Smale y Wernberg, 2009). También hay que señalar que las BDG no muestran adecuadamente la variabilidad de la TSM a escalas bajas, ni proporcionan información confiable respecto a temperaturas extremas en la ZC; en ese sentido, la precisión y resolución de las BDG parecen no ser apropiadas para sostener hipótesis ecológicas específicas para hábitats costeros y particularmente cuando estas son concernientes a organismos intermareales, por ello se sugiere utilizar mediciones *in situ* con

frecuencia de monitoreo que permita identificar la variación de temperatura relevante a las respuestas biológicas que se estudian (Lathlean et al., 2011; Sicard et al., 2006; Smale y Wernberg, 2009; Smit et al., 2013).

2.1.5. Variaciones diurnas de la temperatura superficial del mar y su importancia en los recursos biológicos

Los cambios diurnos en la TSM, causados por la radiación y la rotación de La Tierra, deben ser considerados como uno de los modos dominantes de variación para este factor, pero realmente se han contemplado poco y sus efectos, como en la interacción aire-mar a escala diaria, no han podido ser estudiados y comprendidos en toda su dimensión (Kawai y Wada, 2007). Es difícil establecer la magnitud de este tipo de variación utilizando las BDG actuales, aunque esfuerzos recientes donde se contemplan registros de boyas a la deriva y modelación han permitido establecer climatologías y ciclos estacionales de la variación diurna para el océano mundial (Hosoda, 2016; Morak-Bozzo et al., 2016). El registro *in situ* de la TSM en la ZC es escaso, aunque se cuenta con monitoreos recientes para zonas específicas lo cual permite saber que en algunos cuerpos de agua protegidos la magnitud de la variación diaria durante una gran parte del año fue < 2 °C, pero en la zona intermareal de lugares más expuestos alcanzó frecuentemente entre 15 °C y 20 °C (El-Geziry, 2013; Helmuth et al., 2016).

Esta variación en lapsos breves es muy significativa para los organismos marinos, ya que muchos de sus ritmos biológicos están estrechamente relacionados con complejas fluctuaciones de su entorno ambiental que se dan en escalas diarias o menores, incluyendo los propios ciclos circadianos de variabilidad térmica, pero también otros como las fases de luz/oscuridad, el régimen de marea, además de las complejas interrelaciones entre ellos. Si bien se reconoce ampliamente su importancia, aún el conocimiento es limitado sobre cuál es su verdadera influencia en la regulación de patrones determinantes en términos ecológicos, fisiológicos, bioquímicos, genéticos y moleculares (Bulla et al., 2017; Connor y Gracey, 2011; Sun et al., 2016; Tessmar-Raible et al., 2011). Sin embargo, esta variabilidad puede brindarnos más y mejor información de las condiciones de vida de los organismos, sobre todo a nivel de nicho más que de hábitat o ambiente (*sensu* Kearney, 2006). Mucho se ha explorado respecto a

la variabilidad temporal de los parámetros físicos y químicos del ambiente, sobre todo de la temperatura, y su efecto sobre los organismos, que frecuentemente es descrita sobre promedios mensuales, anuales o decenales los cuales no pueden empatarse con condiciones ecológicas o experimentales de menor escala (Helmuth et al., 2014; Kingsolver y Woods, 2016). Esas mediciones promedio pueden ser información útil para tratar de explicar fenómenos de gran escala, pero podría no ser un buen indicador del estrés fisiológico de los organismos, los cuales están sujetos a una variación mucho más marcada a nivel de microclima, que es la señal ambiental que realmente experimenta el individuo y por ello la realmente importante (Kearney et al., 2014).

2.1.6. La temperatura superficial del mar en la zona costera del noroeste de México

En el caso de la ZC se han empezado a utilizar pequeños aparatos electrónicos de fácil colocación que recopilan registros de alta frecuencia (RAF)¹. Para el noroeste de México, Sicard-Gonzalez et al. (2012) describieron una red de RAF que contempla el monitoreo de la TSM en 47 sitios con importancia para acuicultura y/o pesquera ubicados en la parte sur de la Península de Baja California y Golfo de California, los datos son de libre acceso y distribuidos actualmente en el sitio web <http://observatorio.cibnor.mx/> a través de una plataforma soportada por un archivo KMZ utilizando Google Earth®; la descripción incluye la visualización de los ciclos anuales sobre una base mensual, las amplitudes mensuales de variación y las curvas de frecuencias de temperatura para los 10 sitios con el registro más continuo. Utilizando RAF se han realizado análisis más extensos de la variabilidad térmica en la ZC de la costa occidental de BCS para algunos puntos específicos. Los ciclos circadianos por estación, el ciclo anual y la variación interanual fue obtenida para una zona abulonera de Isla Asunción (Ponce-Díaz et al., 2003); mientras que para Laguna Manuela y RB, sitios con potencial para la acuicultura, se determinaron los ciclos estacionales sobre promedios mensuales, las frecuencias de cambio térmico entre horas y días sucesivos, así como para las frecuencias de distribución del periodo total de registro (Sicard et al., 2006). En ambos casos y para las tres ZC se establecen relaciones entre los patrones de variabilidad térmica y el desarrollo de organismos con importancia

¹ En este caso la alta frecuencia se refiere a monitoreos continuos en el orden de meses o más tiempo y que incluye registros periódicos de 1 hora o menos.

comercial; particularmente para *M. gigas* se menciona que debido a su temperatura óptima de crecimiento, límite superior de tolerancia térmico y las distribuciones de frecuencia registradas Laguna Manuela es un sitio conveniente de cultivo, mientras que en RB podría ser cultivado únicamente en condiciones subóptimas, por lo que su crecimiento y calidad podrían no ser los más adecuados.

2.2. Relevancia biológica de la temperatura en los organismos y estrés térmico

2.2.1. Temperatura y cambio climático

La temperatura es uno de los factores ambientales que más afectan a los ectotermos marinos, sobre todo en aspectos metabólicos respecto a la energía cinética de las moléculas y reacciones bioquímicas (Lim et al., 2016; Madeira et al., 2012). Diversos parámetros tanto a nivel individual (tasas de crecimiento, excreción, ingestión, etc.), como a nivel poblacional (tasas de mortalidad y reproducción, reclutamiento, abundancia, distribución, etc.) dependen de la temperatura (Calosi et al., 2013; Pörtner, 2002; Pörtner et al., 2008). El aumento notable de la temperatura ambiental direccionado por el cambio climático tiene notables efectos sobre esos parámetros lo que conlleva a continuas alteraciones a nivel de ecosistema respecto a su distribución, migración, fenología, alimentación y estructura de la red trófica, los cuales han llevado a colapsos poblacionales e incluso a erradicaciones locales (Pörtner y Farrell, 2008). Por ello hay una necesidad creciente por conocer cómo varían espaciotemporalmente las condiciones térmicas (como una aproximación de las condición ambiental general) y cuáles son las respuestas ecofisiológicas de los organismos ante esa variabilidad, para poder principalmente entender y predecir impactos futuros respecto a los patrones de biodiversidad, abundancia, distribución y servicios del ecosistema (Helmuth et al., 2016; Williams et al., 2016). Sin embargo, poco se conoce como estas variaciones afectan a los organismos y cuáles son las consecuencias fisiológicas en términos de su adaptación y aclimatación (Helmuth et al., 2006; Somero, 2005).

Recientemente Goh y Lai (2014) documentaron que las especies o poblaciones dependiendo de sus respuestas fisiológicas pueden tener tres resultados respecto a la intensidad

del cambio climático: 1) sí el cambio ambiental no es muy intenso los organismos pueden aclimatarse; 2) si las condiciones no superan las capacidades de todos los individuos sus genotipos podrían ser seleccionados favorablemente y la población no cambiar de área, aunque posiblemente si sus frecuencias alélicas; y 3) sí los cambios son severos todos los organismos de la población morirán o emigrarán a un nuevo rango de distribución.

2.2.2. Cambio climático y sinergia con la acidificación del océano

Se debe considerar que la temperatura ambiental tiene un efecto directo en todos los procesos fisiológicos y metabólicos de los ectotermos (Hochachka y Somero, 2002). Aunque actualmente esos efectos pudieran ser alterados por la sinergia del aumento de temperatura por el cambio climático y la disminución del potencial de hidrógeno (pH) por la acidificación de los océanos sobre la energía del metabolismo, lo que estrecharía la ventana de tolerancia térmica en los organismos marinos (Pörtner y Farrell, 2008). Lo anterior fue comprobado experimentalmente en *M. gigas* al observarse que manteniendo durante un mes niveles altos de dióxido de carbono (CO₂) en el agua, que inducen acidificación, se incrementan los costos de mantenimiento basal sobre todo a temperaturas altas; lo cual es relevante porque los organismos de ésta especie, al igual otros invertebrados estuarinos, diariamente soportan fluctuaciones importantes de CO₂, pH y temperatura en sus hábitats, pero al parecer no responden igual ante cambios de más largo plazo (Lannig et al., 2010).

2.2.3. Estrés y temperatura

2.2.3.1. Concepto de estrés

En términos ecológicos y evolutivos se menciona que el estrés es el impacto significativamente negativo de los factores abióticos y/o bióticos sobre el desempeño individual o poblacional (Calow, 1989; Grime, 1989; Vinebrooke et al., 2004). Pero, el equilibrio entre tolerancia y sensibilidad puede determinar si un factor de estrés tiene un efecto favorable (eustrés) o adverso (diestrés), ya que sus etapas (amenaza, resistencia y agotamiento) definen respuestas del organismo de una naturaleza mucho más elástica y hasta cierto grado podrían no ser

irreparablemente catastróficas (Kranner et al., 2010). De acuerdo con Sokolova et al. (2012b) también se debe considerar que 1) el efecto del estrés es una respuesta integrada a todos los niveles de complejidad funcional interna del organismo (molecular, celular y fisiológica), 2) esas respuestas son dinámicas e involucran alteraciones en las propiedades estructurales y funcionales a través del tiempo y 3) el estrés potencial puede ser compensado por mecanismos de homeostasis, aunque estos pueden ser metabólicamente costosos. En cualquier especie la desviación de los factores ambientales del óptimo evolutivo tienen efectos negativos sobre la homeostasis energética, ya que las condiciones subóptimas crean demandas que pueden exceder la energía suministrada por la alimentación y se deprime la maquinaria celular en la producción de trifosfato de adenosina (ATP, por sus siglas en inglés) a tal grado que no es suficiente para mantener el metabolismo de rutina (Sokolova et al., 2012a).

2.2.3.2. Estrés en ambientes intermareales

Particularmente los organismos que habitan ambientes intermareales y sobre todo los que son sésiles, como es el caso de *M. gigas*, han estado sujetos a presión selectiva que les condujo a favorecer una serie de mecanismos para soportar el estrés ambiental; causado por amplias fluctuaciones diarias y estacionales principalmente de temperatura, pero también de otros factores como la salinidad, pH, CO₂ y el nivel del mar (Sanford y Kelly, 2011). Este forzamiento aunado a otros, como el estrés por parásitos e incluso algunas actividades humanas, p. ej. la acuicultura, puede influenciar la estructura genética de las poblaciones y derivar en adaptaciones locales (Zhang et al., 2016).

Algunos organismos de *M. gigas* viven expuestos al aire libre durante ciertas horas del día, tanto en condiciones naturales como de cultivo. Por acción de las mareas el nivel del mar baja y el contacto con el aire de forma directa desencadena el endurecimiento de las valvas (conchas), que en términos comerciales permite una mejor presentación y alarga la vida de anaquel del producto (Chávez-Villalba, 2014). En términos ecológicos esto es relevante porque la concha es la barrera de defensa inicial contra el estrés ambiental, proporcionando protección contra la depredación y desecación y su proceso de biomineralización, en la cual participan una gran cantidad de proteínas a través de complejos ensamblajes celulares, pudiera estar modulado,

como ocurre en otros bivalvos, por la temperatura (Olson et al., 2012; Zhang et al., 2012). Al cerrar las valvas para evitar la desecación se interrumpe el flujo de oxígeno (O_2) por respiración y la temperatura al interior aumenta, también se incrementa significativamente la presión parcial de CO_2 (P_{CO_2}), disminuyendo el pH y la presión parcial de O_2 (P_{O_2}) (Allen y Burnett, 2008). Bajo condiciones de hipoxia disminuye el suministro de O_2 a nivel celular, por lo cual la producción de ATP podría mantenerse en las ostras al aumentar el catabolismo de carbohidratos y metabolismo anaeróbico, aunque también podría bajar la producción y utilización de ATP para disminuir la tasa metabólica y las tasas de rotación de ATP, permitiendo ahorrar energía manteniendo el equilibrio de demanda de suministro de esta, aunado a esto se desencadenan procesos para la regulación de la expresión de genes que codifican proteínas del choque térmico (HSP, por sus siglas en inglés) y enzimas de la cadena respiratoria (David et al., 2005). Debe considerarse que esta transición puede sostenerse solo por tiempo limitado, porque *M. gigas* y los moluscos en general no pueden permanecer sin respirar O_2 indefinidamente ya que el cambio de ruta metabólica a anaerobia para producción de ATP, conlleva a la producción de ácido láctico y bajo una prolongación en esta ruta, los organismos mueren por acidosis (Allen y Burnett, 2008; Michaelidis et al., 2005).

La TSM influye sobre los organismos intermareales aún en marea baja, estableciendo la temperatura inicial después de la inmersión e influyendo en la temperatura de la zona de mareas que queda expuesta, pero la importancia relativa de la temperatura aérea y acuática en el desempeño global de los organismos y su supervivencia es algo aun no entendido; si bien se puede suponer que cuando el régimen de mareas hace que estos queden expuestos a la radiación solar directa durante el mediodía y horas posteriores, especialmente en el verano, hay un aumento considerable de su temperatura y es entonces cuando el estado fisiológico se ve más comprometido (Helmuth et al., 2006).

2.2.3.3. Estrés térmico en función del tiempo

Permanentemente los cambios diarios y estacionales de temperatura producen estrés en los organismos, por lo que el fenómeno del cambio climático (y su sinergia con la acidificación) solo está potenciando ese estrés. En moluscos bivalvos, como en otros organismos, la capacidad

de respuesta estaría restringida por sus límites de tolerancia frente al aumento de la temperatura en función de la duración y el alcance del estrés térmico (Madeira et al., 2012). Sin embargo, la duración y el patrón de exposición térmica pueden tener efectos dependientes del tiempo, los cuales afectan el rendimiento biológico de los organismos de forma negativa o positiva (Kingsolver y Woods, 2016). Bajo condiciones de estrés moderado, los organismos pueden compensar la demanda elevada de energía, incrementando su asimilación. Sin embargo, bajo exposiciones extremas prolongadas, el estrés provocado sobrepasa la capacidad metabólica de los organismos para producir energía, se pierde la homeostasis y eventualmente provoca mortalidad (Lannig et al., 2010; Pörtner et al., 2017; Sokolova et al., 2012a, 2012b).

2.2.3.4. Estrés térmico en la reproducción de *Magallana gigas*

En *M. gigas* incrementos en la temperatura han sido correlacionados con el decremento en la capacidad de sus hemocitos para matar agentes patógenos (Allen y Burnett, 2008). En esta especie tal depresión de la inmunocompetencia por efectos térmicos es mayor cuando se combina con eventos de desove, ya que pasado este se observa una disminución tanto en la fagocitosis por hemocitos como en la actividad antimicrobial a nivel de hemolinfa; también los organismos desovados mostraron concentraciones moderadas de HSP y baja carga energética de adenilato (Li et al. 2007). Después del desove el almacenamiento de glucógeno, que es fundamental en el suministro de energía para la gametogénesis y la movilización de reservas energéticas en la reproducción, se encuentra en su mínimo nivel (Berthelin et al., 2000; Ruiz et al., 1992). Se ha propuesto que, sobre la base de las consideraciones antes descritas, la energía consumida durante la reproducción compromete la tolerancia térmica y el estado inmune de los organismos, principalmente el de las hembras, dejándolos susceptibles, por ello si incrementa la temperatura después del desove es fácil que se presenten mortandades masivas (Li et al., 2007; Patrick et al., 2006; Rodríguez-Jaramillo, 2014).

2.2.3.5. Modelo conceptual: rangos de tolerancia térmica limitada por oxígeno

Las respuestas de los parámetros biológicas de un organismo en función de la temperatura son definidas por una serie de mecanismos y variables que cambian en función de los niveles de

estrés a los que se ve sometido; esto ha sido integrado en un modelo conceptual denominado rangos de tolerancia térmica limitada por oxígeno (RTTLO) propuesto por Pörtner (2002) y recientemente actualizado por Pörtner et al. (2017). En la Figura 3 se ilustra el modelo de RTTLO, en ella el rango de tolerancia térmica activa (temperaturas óptimas) marca los niveles más altos del desempeño biológico de cualquier función, los cuales son sustentados por metabolismo aeróbico como estrategia metabólica rutinaria (normal); estos niveles decrecen sucesivamente, hacía ambos lados de la curva de desempeño, a partir de las temperaturas subóptimas; hay un rango de desempeño crítico (temperaturas críticas) vinculado con las temperaturas limitantes y letales, donde los niveles de estrés térmico son extremos, mientras que las temperaturas subóptimas se asocian a niveles de estrés moderados; la transición a la tolerancia térmica pasiva (iniciando en las temperaturas subóptimas), marca el inicio en la disminución de la P_{O_2} en la hemolinfa causando estrés oxidativo, codificación de HSP y cambios en la estrategia metabólica, con una conversión del metabolismo aerobio / anaerobio (compensación) a uno exclusivamente anaerobio (conservación); estas transiciones de condiciones subletales a agudas letales implican retroalimentación entre todo el organismo y los niveles moleculares; en términos ecológicos el rango de tolerancia pasiva (temperaturas subóptimas, limitantes y críticas) es un componente del nicho utilizado de forma rutinaria por organismos que experimentan temperaturas extremas, logrando una tolerancia térmica extendida mediante mecanismos metabólicos de protección.

Se debe considerar que la amplitud del rango térmico es mayor a nivel molecular que de organismo y que ellos son interdependientes en escalas de tiempo evolutivas (Pörtner et al., 2012). Además estos rangos son el resultado de la aclimatación o adaptación local y las compensaciones asociadas hacia otros factores de estrés, por ello difieren entre especies e incluso entre poblaciones de la misma especie y al menos para peces también entre sus etapas ontogenéticas de desarrollo (Pörtner y Farrell, 2008; Pörtner y Peck, 2010).

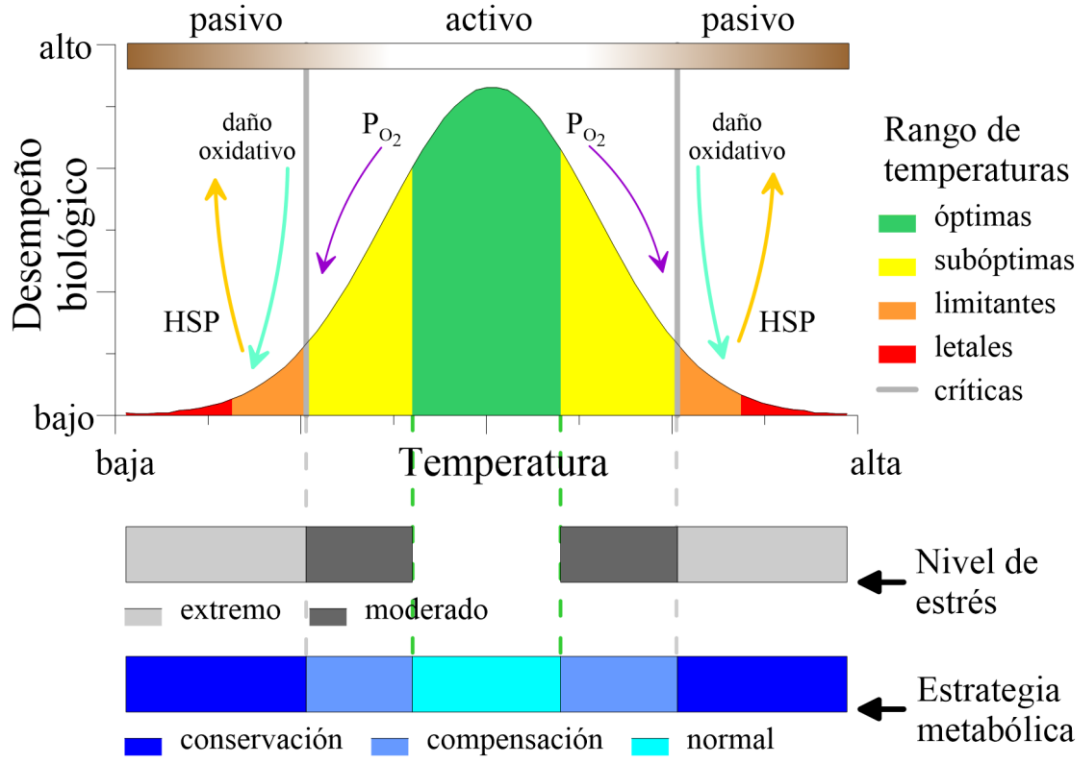


Figura 3. Concepto de tolerancia térmica limitada por oxígeno (modificado de Pörtner et al., 2017); ver texto para explicación.

2.2.3.6. Modelo conceptual: tolerancia al estrés limitada por energía

La tolerancia térmica limitada por energía (TTLE) es un modelo conceptual que explica la asignación de la energía para los diferentes procesos que la demandan y el tipo de metabolismo que la suministra en función de los rangos óptimos, subóptimos, limitantes y letales del factor (o factores) de estrés (Sokolova, 2013; Sokolova et al., 2012a, 2012b): en el rango óptimo, el alcance aeróbico es máximo y el suministro de ATP aeróbico es lo suficientemente alto para cubrir el metabolismo basal (MB) e invertir en crecimiento, reproducción, desarrollo, etc., e incluso hay exceso de energía que se almacena (como glucógeno o lípidos); en condiciones subóptimas el estrés es moderado, pero los costos de mantenimiento aumentan, se reduce el gasto energético en otras funciones y no se almacena energía, pero se satisfacen las demandas de protección y reparación de daños, también puede bajar la tasa de asimilación y con ella el nivel de energía aerobio; en los rangos limitantes el estrés ya es extremo y el suministro de

energía es únicamente para MB, el metabolismo aeróbico se reduce significativamente o desaparece, cambiando a anaerobiosis parcial o total para sostener la supervivencia del organismo durante un tiempo limitado, también en algunas especies se reduce las tasas de recambio de energía a expensas de cortar gastos de ATP que no son esenciales para la supervivencia inmediata. En el rango letal, el equilibrio entre demanda y suministro de ATP está totalmente desbalanceado (se pierde la homeostasis) y se interrumpe permanentemente como consecuencia del desempeño en un ámbito anaeróbico negativo, resultando en la muerte del organismo. Vale la pena puntualizar que 1) el equilibrio de energía se interrumpe temporalmente durante las transiciones entre sin estrés a estrés moderado y de estrés moderado a extremo, pero finalmente se restablece a medida que el organismo se aclimata a sus nuevas condiciones y 2) la supervivencia a largo plazo de la población solo es posible en los rangos óptimo y subóptimo.

2.2.3.7. Respuesta celular de *Magallana gigas* al estrés térmico

El estrés térmico a nivel genético ha sido estudiado para entender los ajustes en la expresión molecular y de genes que son desencadenados a la par de los cambios fisiológicos y metabólicos, lo cual permite formular hipótesis más precisas sobre cómo los diferentes tejidos y el individuo como sistema responden a fluctuaciones bióticas o abióticas específicas (Meistertzheim et al., 2007). La exposición a estrés induce una serie de anomalías en la función celular, principalmente en la inhibición general de la síntesis proteica, alteraciones en la estructura y función de las proteínas, reordenamientos del citoesqueleto y alteraciones en la dinámica de la membrana celular, las cuales desencadenan cambios en la transcripción de genes y la síntesis de proteínas como respuesta celular al estrés mediado principalmente por HSP, que son chaperonas intracelulares evolutivamente antiguas (Fabbri et al., 2008). Conocer cómo se da la transcripción y codificación de genes para las HSP nos acerca a entender los mecanismos reguladores de tolerancia al calor (Yang et al., 2017). En ese sentido, uno de los principales procesos para mantener la homeostasis celular es la regulación de HSP, cuya inducción transcripcional como respuesta al estrés térmico es un proceso altamente conservado en eucariotas superiores (Zhang et al., 2016); y al menos en *M. gigas* las HSP también participan en el ajuste molecular ante estresores diferentes a la temperatura, como O₂, CO₂, salinidad, metales pesados y patógenos

(David et al., 2005; De-la-Re-Vega et al., 2017; Ginger et al., 2013; Kawabe y Yokoyama, 2011; Yang et al., 2016). También la expresión de genes relacionados con el metabolismo energético, tiene comportamientos de respuesta dependientes del tiempo de exposición ante cambios bruscos de temperatura, y al inicio del evento de calentamiento se disparan mecanismos de estabilización metabólica y reparación de daño celular, aunque si la temperatura se mantiene a niveles altos por muchas horas los costos de mantenimiento son insostenibles y el daño se vuelve irreparable (Yang et al., 2017).

Altas concentraciones de proteínas de la familia HSP70 (HSP con pesos moleculares cercanos a los 70 kDa) fueron identificadas en *M. gigas* después de aplicarles choques térmicos para inducir termotolerancia, comportamiento que ha sido interpretado como un mecanismo de aclimatación y adaptación importante a su medio de crecimiento natural (Clegg et al., 2009; Hamdoun et al., 2003); por ello las HSP70 son las moléculas más estudiadas en esta especie (Zhang et al., 2016). Además, asociado a estos altos niveles de HSP70, motivados por incrementos notables en la temperatura, hay una depresión en la expresión de genes típicamente asociados al metabolismo de proteínas, los cuales participan tanto en su degradación como su biosíntesis (Lim et al., 2016). También las respuestas son diferenciales entre organismos susceptibles y resistentes a los cambios agudos de temperatura, con bajas significativas para los segundos respecto a su expresión transcripcional en los genes que codifican tanto las HSP70 como aquellos para captación de O₂ (Kim et al., 2017). Incluso, en esta especie la capacidad genética utilizada en contrarrestar el estrés por temperatura podría tener una expresión vinculada a la estacionalidad térmica natural, ya que cambios abruptos de temperatura en condiciones tipo de diferentes meses del año marcan diferencias significativas entre genes que codifican la expresión de HSP70, meses de verano > meses de invierno (Farcy et al., 2009).

2.2.4. Distribución térmica y geográfica de *Magallana gigas*

La distribución geográfica de las especies marinas está determinada principalmente por patrones de temperatura del agua y sus ventanas térmicas reflejan la tolerancia sobre bases fisiológicas a la cual están adaptadas (Pörtner, 2012); por ello, los efectos de la temperatura sobre la supervivencia y el rendimiento fisiológico ha sido un foco principal de investigación durante

décadas (Somero, 2005). Los rangos geográficos de distribución en las especies son esencialmente la expresión de su nicho ecológico en el espacio (Sexton et al., 2009). En la gran mayoría de las especies tal expresión se ha desarrollado de manera natural y su adaptación a nuevos hábitats (cerca de los márgenes) va ampliando su rango total de distribución, conformando la evolución del nicho (Holt y Gomulkiewicz, 1997). Lo anterior no aplica totalmente para *M. gigas*, una especie que por acción humana se ha insertado en la ZC de todas las regiones templadas y algunas áreas tropicales de todo el mundo; hasta la década pasada se tenía registro de 59 países a los cuales se introdujo para cultivo, acción que comenzó en 1902 en EE. UU., cuando se importaron organismos de Corea y Japón, pero que tuvo su mayor auge en las décadas de 1970s y 1980s con ~65 % de esos países (59) que por vez primera introdujeron a la especie en sus cuerpos de agua (Ruesink et al., 2005).

En la mayoría de los lugares donde *M. gigas* se introdujo hubo una reconversión de la actividad ostrícola respecto a las especies objetivo del cultivo, desplazando a las especies nativas y en muchos de ellos logró establecerse dentro del ecosistema como una población feral; incluso de esos sitios se dispersó exitosamente a otros alrededores, expandiendo su rango de distribución, situación que fue promovida inicialmente por la selección artificial al crear resistencia ante las nuevas condiciones ambientales (Melo et al., 2010; Troost, 2010). En muchos de los lugares donde no se han logrado establecer, las actividades de acuicultura se mantienen año tras año (Ruesink et al., 2005). Considerando una gran cantidad de lugares donde se cultiva la especie, incluyendo aquellos donde existen o no poblaciones naturalizadas, se determinó que el rango promedio de TSM en el cual habita es entre 1.9 °C y 28.6 °C (Carrasco y Barón, 2010).

2.2.5. Marco ambiental

El marco ambiental se establece experimentalmente determinando la temperatura óptima de crecimiento y los límites fisiológicos de tolerancia térmica (Bayne, 1976; Fry, 1947). Estos indicadores representan una forma amplia de observar procesos y gradientes de desempeño ecológico y se ha observado que el ajuste de esa distribución por especie es proporcional a la cantidad de poder metabólico disponible para el crecimiento, la actividad y la reproducción (Kelsch y Neill, 1990). Los organismos ectotérmicos prefieren temperaturas ambientales más

bajas, pero cercanas a la óptima fisiológica; lo anterior parece ser una constante en organismos terrestres, mientras que en marinos se ha investigado poco en ese sentido, aunque donde se ha hecho se muestra un mejor desempeño en temperaturas ambientales mucho más bajas que la óptima fisiológica (Tepler et al., 2011). Por su parte, los límites térmicos se consideran ecológicamente relevantes porque indican el rango de actividad para una población bajo condiciones de exposición aguda (Somero, 2005). Si bien, los límites fisiológicos térmicos letales, sobre todo en ectotermos terrestres, son frecuentemente más extremos que las temperaturas a las cuales están expuestos los organismos en su hábitat natural, lo que les confiere un margen de seguridad para lidiar contra cambios de temperatura abruptos o incrementos constantes de este factor durante periodos prolongados (Sunday et al., 2014, 2012). Hay que considerar que este margen de seguridad se va reduciendo conforme la temperatura máxima del hábitat se incrementa, por lo que organismos tropicales e/o intermareales pudieran ser más vulnerables ante fenómenos de calentamiento extremo como los que está propiciando el cambio climático (Somero, 2010).

Lo anterior es muy trascendente para especies como *M. gigas* que tienen una amplia plasticidad adaptativa; sin embargo, debe tomarse en cuenta que la tolerancia térmica al ser un atributo poblacional delimita condiciones ambientales particulares de los organismos, lo cual para esta especie es particularmente relevante respecto a las diferencias térmicas de los cultivos en cada zona. Por ejemplo, en Francia se ha determinado que al subir la temperatura del agua por arriba de los 19 °C el factor de riesgo para que ocurran mortandades de verano es cercano al 100% (Ropert et al., 2007), lo que contrasta con las poblaciones cultivadas en el noroeste de México, en las cuales experimentalmente se ha determinado como una temperatura favorable para el crecimiento y se ha observado que la frecuencia de registro de TSM mayores a 19 °C es muy alta en los cuerpos de agua donde tradicionalmente se cultiva *M. gigas*, por ello ese límite no representa problema para los organismos de cultivos locales (Sicard et al., 2006).

2.3. Potencial de crecimiento

2.3.1. Generalidades

Los organismos requieren sustratos (luz, nutrientes, alimentos, etc.) de donde tomar energía para mantenerse vivos y si hay un excedente pueden realizar otras actividades como crecer y reproducirse. Fry (1947) argumentó que dependiendo de sus niveles energéticos estos podían tener, bajo la condicionante de un factor ambiental, tasas metabólicas mínimas (estándar) y máximas (activas) y definió la diferencia entre ellas como su marco de actividad bajo ese factor particular. Sobre esa base, Warren y Davis (1967) conceptualizaron por primera vez el término de PDC y lo enunciaron como la diferencia de energía entre el alimento que consumen los organismos y todos sus usos y pérdidas bajo circunstancias ambientales particulares. Desde entonces el concepto de PDC ha variado poco y actualmente se expresa como la energía libre de la que dispone un organismo después de satisfacer sus costos de mantenimiento, lo cual matemáticamente se sustenta en la ecuación de balance energético derivada a partir de los trabajos de Ivlev (1939), Warren y Davis (1967) y Winberg (1960)². De acuerdo con Widdows y Johnson (1988) a nivel individual la respuesta fisiológica del consumo de energía a través de alimento (C) tiene un balance, tal como se muestra en la siguiente ecuación:

$$C = P + R + U + F$$

donde P = producción de tejido somático y gametos, R = gasto energético a través de la respiración, U = energía perdida por excreción y F = pérdida de energía por materia fecal. Dado que la ración absorbida (A) es el producto de C por la eficiencia de absorción (EA), entonces P puede ser expresado como:

$$P = A - R - U$$

Si consideramos que todos los términos que definen P pueden ser referenciados como tasas equivalentes en unidades de energía, peso y tiempo (A = tasa de absorción o TA, C = tasa

² Publicado originalmente en 1954 en ruso.

de ingestión o TI, R = tasa respiratoria o TR y U = tasa de excreción o TE), entonces P puede ser homologada al PDC, por lo tanto:

$$PDC = TA - TR - TE$$

Debe tomarse en cuenta que en la gran mayoría de los casos las pérdidas por excreción de productos nitrogenados (TE) no son consideradas para el cálculo del PDC, porque son poco significativas respecto al balance total de energía (p. ej. Tamayo et al., 2014; Ropert y Gouilletquer, 2000). El PDC también puede ser referido como balance energético neto o producción neta, cuya terminología es de uso más común cuando se modela bajo este marco teórico (Barillé et al., 2003; Filgueira et al., 2011).

El enfoque de PDC supone que la energía asimilada está disponible inmediatamente para funciones de catabolismo (TR y TE) y el excedente puede ser gastado también al instante o se va a reserva; esa simplificación en las vías de colocación de la energía, considerada como una respuesta integral instantánea del estado fisiológico del individuo, permite estudiar a los organismos a partir de procesos importantes que son relativamente fáciles de medir (Filgueira et al., 2011; Widdows, 1978; Widdows y Johnson, 1988). El valor de PDC puede ser positivo, indicando que la energía sobrante puede ser usada en funciones como el crecimiento, la reproducción y otras, o negativo en cuyo caso se está perdiendo peso porque el mantenimiento usa las reservas de energía previamente acumulada en los tejidos (Thompson y Bayne, 1974). Entonces, el PDC principalmente en organismos de cultivo es un buena alternativa como indicador del crecimiento y tiene la ventaja de que no se requiere esperar periodos amplios para su evaluación, como si es el caso en los métodos clásicos de seguimiento morfométrico (Sicard-González., 2006).

Como el PDC ofrece una respuesta cuantitativa de la condición fisiológica general de los organismos, este ha sido utilizado para indicar el efecto que tiene un gran número de estresor sobre ellos, ya sea de forma aislada o interactiva; lo anterior principalmente se ha evaluado en moluscos bivalvos y particularmente en *Mytilus edulis* en relación al efecto de contaminantes químicos (Widdows et al., 1995).

2.3.2. Tasas fisiológicas y potencial de crecimiento en *Magallana gigas*

Bayne (1999), usando a organismos de *M. gigas* como caso de estudio, mencionó que las diferencias entre las tasas de crecimiento de individuos estrechamente emparentados y que crecen bajo condiciones ambientales similares pueden explicarse considerando aspectos fisiológicos, incorporados en el marco teórico del PDC, bajo tres condiciones: 1) se crece más rápido cuando las TA son más altas (lo llamó modelo de adquisición de energía); 2) las tasa de crecimiento son el resultado de bajos costos de mantenimiento ($TR + TE$ bajos, modelo de asignación de energía); y 3) se crece más si el costo del crecimiento metabólico es más eficiente (modelo de eficiencia metabólica); es importante observar que la TR tiende a aumentar con incrementos de TA y la respiración debida a mantenimiento y por gasto en crecimiento no puede discriminarse, por lo que la relevancia entre los modelos de asignación y eficiencia se enmascara. Diferentes estudios en *M. gigas* permiten sustentar los tres modelos (Tamayo et al., 2014).

Los valores del PDC varían en *M. gigas* en función tanto de la concentración de alimento disponibles en el medio como de la fase del periodo reproductiva en el que se encuentren los organismos, lo que determina fluctuaciones estacionales no necesariamente coincidentes con el ciclo de temperatura ambiental, aunque las tasas por sí mismas, sobre todo la TR, si muestran relaciones directas con este parámetro; lo anterior se ha observado en grupos de organismos de crecimiento lento y acelerado y en ambos grupos los valores de PDC son negativos o muy bajos durante y después de la reproducción (Enríquez-Díaz, 2004; Mao et al., 2006; Soletchnik et al., 1997, 1996). El PDC en niveles normales de O_2 también se ve afectado por la reproducción y tiende ser incluso más bajo en condiciones de hipoxia (Burgeot et al., 2007). En la Tabla 1, se anotan valores de PDC obtenidos en algunos estudios previos.

Tabla 1. Valores promedio (\pm desviación estándar) de potencial de crecimiento (PDC) referenciados en la literatura para *Magallana gigas*, en donde consideran diferentes factores para su evaluación; Se indican también valores de tasas de asimilación (TA) y respiración (TR). Las unidades anotadas son las contempladas en la referencia corresponden unidades de peso seco, salvo donde se anota PHT = peso húmedo de tejido.

Factor	TA	TR	PDC	Referencia
Genotipos		1.26 \pm 0.54 mg O ₂ h ⁻¹ g ⁻¹	146.1 \pm 75.9 J h ⁻¹ g ⁻¹	Haure et al., 2003
Genotipo 1/1		0.079 \pm 0.006 mg O ₂ h ⁻¹ g ⁻¹ PHT	48.8 J h ⁻¹ g ⁻¹	Huvet et al., 2008
Genotipo 1/2		0.084 \pm 0.010 mg O ₂ h ⁻¹ g ⁻¹ PHT	54.7 J h ⁻¹ g ⁻¹	
Genotipo 1/3		0.083 \pm 0.009 mg O ₂ h ⁻¹ g ⁻¹ PHT	47.3 J h ⁻¹ g ⁻¹	
Genotipo 2/5		0.094 \pm 0.012 mg O ₂ h ⁻¹ g ⁻¹ PHT	57.3 J h ⁻¹ g ⁻¹	
Comparación entre especies	154.31 J h ⁻¹ g ⁻¹	0.68 ml O ₂ h ⁻¹ g ⁻¹	61.96 J h ⁻¹ g ⁻¹	
Invierno, normoxia	997.6 \pm 693.4 cél h ⁻¹ kg ⁻¹	11.2 \pm 5.8 ml O ₂ h ⁻¹ kg ⁻¹	8.2 \pm 1.2 J día ⁻¹ kg ⁻¹	Burgeot et al. 2008
Invierno, anoxia	265.7 \pm 160.9 cél h ⁻¹ kg ⁻¹	2.6 \pm 1.5 ml O ₂ h ⁻¹ kg ⁻¹	4.1 \pm 0.4 J día ⁻¹ kg ⁻¹	
Verano, normoxia	6,173.9 \pm 952.7 cél h ⁻¹ kg ⁻¹	89.4 \pm 11.1 ml O ₂ h ⁻¹ kg ⁻¹	9.1 \pm 4.1 J día ⁻¹ kg ⁻¹	
Verano, anoxia	1,283.8 \pm 630.6 cél h ⁻¹ kg ⁻¹	22.5 \pm 15.1 ml O ₂ h ⁻¹ kg ⁻¹	1.5 \pm 3.2 J día ⁻¹ kg ⁻¹	
Otoño, normoxia	1,539.5 \pm 274.0 cél h ⁻¹ kg ⁻¹	33.0 \pm 1.32 ml O ₂ h ⁻¹ kg ⁻¹	-1.1 \pm 0.9 J día ⁻¹ kg ⁻¹	
Otoño, anoxia	8,10.3 \pm 320.7 cél h ⁻¹ kg ⁻¹	5.0 \pm 1.27 ml O ₂ h ⁻¹ kg ⁻¹	3.1 \pm 1.2 J día ⁻¹ kg ⁻¹	

3. JUSTIFICACIÓN

Durante las últimas tres décadas el cultivo de *M. gigas* ha sido una de las actividades acuícolas relevantes dentro de la ZC de la región noroeste de México, aunque sus niveles de producción han sido muy fluctuantes a lo largo del tiempo. El interés por seguir desarrollando esta actividad es creciente y por ello aportar bases científicas para llegar a su sustentabilidad es una tarea necesaria y apremiante. También, se sabe que México no cuenta con un pie de cría de *M. gigas* que garantice el abasto anual de semilla para producir los volúmenes actuales que maneja la industria ostrícola nacional, este se debe establecer. Sin embargo, ese pie de cría debe ser seleccionado a partir de las mejores aptitudes ecofisiológicas de los organismos para sobrevivir, crecer y potencializar su producción considerando las condiciones de variabilidad térmica que existen en nuestra ZC. Si se logra conocer cómo responden fisiológicamente algunas líneas genéticas de *M. gigas*, previamente aclimatadas en nuestros cuerpos de agua, se proporcionará información valiosa que contribuya a tomar mejores decisiones respecto a aspectos de la problemática que presenta su cultivo. Este trabajo se desarrolló en ese sentido.

4. HIPÓTESIS

Se ha observado que los límites fisiológicos de tolerancia térmica de organismos ectotermos exceden en amplitud a los rangos térmicos ambientales en los que viven, implicando un margen de seguridad contra cambios abruptos y/o extremos de temperatura en su hábitat natural; también se ha visto que el desempeño biológico en los ectotermos marinos varía en función de niveles de estrés térmico y esos niveles condicionan sus respuestas metabólicas. Dado que los principios fisiológicos y bioenergéticos son aplicables a cualquier organismo, se espera que en *Magallana gigas* las temperaturas letales medias a las 96 h de exposición y los tiempos letales medios a temperaturas extremas sean mayores que las condiciones registradas en las zonas de cultivo; además de que sus valores de potencial de crecimiento, en función del tiempo de exposición a temperaturas subletales, permitirán identificar diferencias entre la capacidad de respuesta de líneas genéticas adaptadas a diferentes condiciones ambientales.

5. OBJETIVOS

5.1. Objetivo general

Establecer las respuestas fisiológicas de cuatro líneas genéticas de ostión japonés, *Magallana gigas*, adaptadas a dos zonas costeras del noroeste de México, El Cardón y Rancho Bueno, con diferente variabilidad térmica.

5.2. Objetivos específicos

1. Determinar si la variabilidad térmica del agua medida *in situ* en El Cardón y Rancho Bueno es comparable a los datos proporcionados en fuentes de datos globales.
2. Determinar la temperatura letal media y tiempo letal medio de cuatro líneas genéticas de *Magallana gigas* aclimatadas previamente en El Cardón y Rancho Bueno.
3. Estimar el potencial de crecimiento en respuestas crónicas y agudas a diferentes temperaturas de cuatro líneas genéticas de *Magallana gigas* aclimatadas previamente en El Cardón y Rancho Bueno.

6. METODOLOGÍA

6.1. Sitios de cultivo

Las aguas que cubren la península de Baja California corresponden con la parte sur de la Corriente de California, un típico sistema de los bordes orientales modulado por procesos advectivos de meso y gran escala y por la estacionalidad de las surgencias costeras (Checkley y Barth, 2009). Dentro de esa extensa zona se consideraron dos esteros, EC y RB, como caso de estudio, porque en ellos tradicionalmente se ha cultivado *M. gigas* en el estado de Baja California Sur, México (Figura 1). Ambos cuerpos de agua presentan condiciones antiestuarinas, con vegetación acuática dominada por *Zoostera marina* y en sus bordes tienden a presentar grandes extensiones de manglar (Amador et al., 2006; Danemann y de la Cruz Agüero, 1993; Mendoza y Carmona, 2013; Santamaría-Gallegos et al., 2007). En ellos el clima característico es semicálido y muy seco, con variaciones diarias muy amplias de temperatura del aire, mientras que la variabilidad diaria de la TSM se relaciona fuertemente con las mareas y el periodo de irradiación solar (Contreras, 1985; Flores-Báez et al., 1983; Mendoza-Salgado y Lechuga-Deveze, 1995).

El Cardón (Figura 2D) se encuentra localizado en la parte sureste de la Laguna San Ignacio (Figura 2B), es un cuerpo de agua costero de ~20 km de largo por ~15 km de ancho y profundidades medias de 2 a 4 m y de 20 m en las desembocaduras que comunican con el Océano Pacífico (Contreras, 1985; Núñez-López et al., 1998; Swartz y Cummings, 1978); En EC se presentan algunos parches de salitral, áreas arenosas y bajos lodosos sin declives abruptos que quedan expuestas con las mareas más bajas (Danemann y Guzmán-Poo, 1992; Mendoza y Carmona, 2013). El estero RB (Figura 2E) se encuentra situado en la porción sureste de Bahía Almejas (Figura 2C), la cual forma parte de un sistema lagunar muy extenso conocido como Magdalena-Almejas; esta bahía tiene comunicación al mar en su parte sur mediante una boca muy somera, por lo que las condiciones hidrológicas dentro de ella parecen tener poca influencia del mar abierto (Alvarez-Borrego et al., 1975). Rancho Bueno es un cuerpo de agua costero poco profundo, entre 3 y 5 m, que corre paralelo a la costa, cuenta con extensión de 36 km², con 12 km de longitud y 300 m promedio de ancho y se comunica en la parte norte a Bahía Almejas

y en la parte media al Océano Pacífico por una boca muy estrecha (Amador et al., 2006; Mendoza-Salgado y Lechuga-Deveze, 1995).

6.2. Variabilidad térmica del agua de mar asociada a los sitios de cultivo

6.2.1. Fuentes de información

6.2.1.1. Registros de alta frecuencia de temperatura superficial del mar *in situ*

Se trabajó con los RAF de EC y RB para el periodo 2001-2016, que corresponden con datos de temperatura *in situ* tomados cada 30 min mediante termógrafos digitales (Optic Stow Away Temp WTA32-5+37 con precisión de $\pm 0.2^{\circ}\text{C}$ hasta junio del 2006 y posterior a ese año por HOBO® Pendant Temperature/Light Data Logger, Onset Computer Corp. con precisión $\pm 0.2^{\circ}\text{C}$), colocados a profundidades promedio de 1 m y asociados a los sistemas de cultivos de *M. gigas* (Figuras 2D y 2E). Los termógrafos se reemplazaban periódicamente y se les extraía la información (fecha, hora y temperatura), aunque por diversos motivos las series correspondientes a cada sitio no son continuas. Estos RAF fueron obtenidos de <http://observatorio.cibnor.mx/monitoreo.htm> (consultado el 7 de febrero del 2017) para los años 2001-2011. Los datos del 2012 al 2016 fueron proporcionados por el Comité de Sanidad Acuícola de BCS. En el caso de RB, la primera parte de esta serie de datos, de febrero del 2001 a mayo del 2002, fue previamente analizada (Sicard et al., 2006).

Los termógrafos de RB se asociaron a organismos en fases finales de cultivo, por ello durante el tiempo que bajaba la marea estuvieron en contacto directo con el aire y los registros correspondían a temperaturas fuera del agua. Con el fin de evitar errores al compararlos contra la TSM de las BDG, se eliminaron las temperaturas de los RAF de RB correspondientes con los mareas cercanas o iguales a la bajamar inferior del ciclo circadiano de mareas, asumiendo que los registros eran temperatura del aire. Para obtener este ciclo se utilizaron las series temporales de predicción de mareas para Puerto San Carlos, BCS, que fueron obtenidas de

<http://redmar.cicese.mx/nmar/predmar/>³ (consultado 9 de febrero del 2017), de enero 1 del 2000 al 31 de diciembre del 2016 con valores cada 30 min; se eligió la estimación de marea de este lugar por ser el más cercano a RB de todos los disponibles. En el caso de EC los termógrafos se asociaron a los organismos en fases de cultivo iniciales, por lo mismo siempre estuvieron sumergidos y se usaron todos los datos para su análisis y la comparación contra las BDG. El interés de comparar RAF vs BDG es con la intención de establecer el grado de semejanza que existe entre ellas y para saber cuáles son las consecuencias de usar cada fuente de información al describir, sobre la base de sus características térmicas, zonas potenciales de cultivo.

6.2.1.2. Datos de bases globales

Se utilizó información de tres BDG: 1) “Extended Reconstructed Sea Surface Temperature v4” (referida de aquí en adelante como ERSST), 2) “NOAA Optimum Interpolation Sea Surface Temperature v2” (referida de aquí en adelante como OI) y 3) “Multi-scale Ultra-high Resolution Sea Surface Temperature L4 (referida de aquí en adelante como MUR).

Los datos ERSST son derivados de los registros *in situ* contenidos en “International Comprehensive Ocean–Atmosphere Data Set” que son acoplados para una cuadrícula de 2° latitud x 2° longitud con cobertura mundial y temporalidad mensual a partir de enero de 1854, los cuales son optimizados mediante una serie de métodos estadísticos que permiten la interpolación de los valores de temperatura a fin de que no existan huecos de información en la malla espaciotemporal (Huang et al., 2015; Liu et al., 2015). Se obtuvo todo el set de datos en la dirección electrónica <https://www.ncdc.noaa.gov/data-access/marineocean-data/extended-reconstructed-sea-surface-temperature-ersst-v4>, (consultado 15 de febrero del 2017), a partir de un archivo ascii, del que se extrajeron los valores asociados a cada uno de los sitios de cultivo (Figura 2A). Para cada sitio se utilizó la serie de tiempo solo entre enero de 1917 y diciembre del 2016.

³ La predicción de mareas es elaborada por el Laboratorio de Marea del Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada Baja California, México

Los datos OI incorporan registros de TSM tanto *in situ* como satelitales que mediante un algoritmo estadístico, que incorpora un método de interpolación lineal, utiliza información en resolución semanal o diaria y produce valores a escala mundial organizados en una cuadrícula espacial de 1° latitud x 1° longitud y temporalidad mensual que comienza en diciembre de 1981 (Reynolds et al., 2002). Estos datos se encuentran disponibles en <https://www.esrl.noaa.gov/psd/data/gridded/data.noaa.oisst.v2.html> (consultado 15 de febrero del 2017) en un archivo nc, del que se obtuvieron los valores correspondientes a los cuadros de 1° x 1° mostrados en la Figura 2A. La serie utilizada incluyó hasta diciembre del 2016.

Los datos MUR fueron obtenidos del sitio <https://mur.jpl.nasa.gov/> (consultado el 24 de enero del 2017). Estos datos disponen de información espacialmente distribuida en una cuadrícula de 1 km², agrupando registros provenientes de diferentes sensores remotos (MODIS, AMSR-E y AVHRR), datos *in situ* y modelos, que son acoplados mediante una técnica de interpolación basada en una descomposición estadística tipo wavelet (Chin et al., 1998; Dash et al., 2012). Los datos vienen contenidos en archivos diarios (formato nc y compactación bz2) con información mundial, de ellos se recortaron pequeños cuadros de 4 píxeles para cada zona; en EC los píxeles abarcaron en conjunto entre 113.165° y 113.154 O y 26.7902 y 26.7792° N (coordenadas decimales; Figura 2D) y en RB entre 111.407° y 111.396 O y 24.2963° y 24.2853° N (Figura 2D). Estos cuadros representan los registros MUR más cercanos a las zonas de cultivo. Por píxel se construyó una serie de tiempo desde el 1 de julio del 2002 y hasta el 31 de diciembre con intervalos diarios; para cada zona los valores de los 4 píxeles fueron promediados para tener una serie MUR representativa.

6.2.2. Análisis de datos

6.2.2.1. Distribución de frecuencias

Se obtuvo por sitio de cultivo y considerando por separado las bases de datos RAF, MUR, OI y ERSST la frecuencia de distribución de la TSM en intervalos de decimas de °C. Lo anterior permite comparar las fuentes de información en cuanto al rango total de temperaturas que cubre

cada una y determinar el potencial de un sitio para cultivar una especie en términos de sus características térmicas (Sicard et al., 2006).

6.2.2.2. Comparación entre valores diarios de temperatura superficial del mar

Se generó una serie de tiempo de promedios diarios de los RAF por sitio, pero solo se consideraron días que tuvieron el 75% de los registros. Los RAF se compararon contra los datos MUR mediante una correlación lineal y con la diferencia de valores entre los mismos días (p. ej. dato RAF EC de enero 15 de 2008 – dato MUR de enero 15 de 2008).

6.2.2.3. Comparación entre valores mensuales de temperatura superficial del mar

Para los datos RAF y MUR se generó una serie de tiempo de promedios mensuales por sitio, pero solo se consideraron meses que contaron con el 75% de los registros posibles. Las cuatro bases de datos se compararon entre ellas mediante correlaciones lineales y las tres BDG fueron comparadas contra las series RAF mediante la diferencia de valores entre los mismos meses (p. ej. dato RAF EC de enero del 2008 – dato ERSST de enero del 2008).

6.2.2.4. Ciclos circadianos

Se obtuvieron ciclos circadianos tipo de TSM para cada sitio de cultivo a partir de los RAF, considerando todo el set de datos en cada caso, a partir de los promedios para horas específicas (p. ej. el promedio de todos los valores a las 00:30 h), resultado en 48 promedios por serie. También, de manera análoga se obtuvieron ciclos circadianos, pero por estación; considerando primavera entre marzo 21 y junio 20, verano de junio 21 a septiembre 20, otoño de septiembre 21 a diciembre 20 e invierno de diciembre 21 a marzo 20.

6.2.2.5. Ciclos anuales

Los ciclos anuales se obtuvieron para EC y RB con cada una las series de RAF y MUR diarias a partir de promediar días calendario, generando ciclos tipo con 365 datos ya que en los años bisiestos el 28 y 29 de febrero se promediaron y contemplaron como un solo día. Se compararon

las series de los años tipo RAF y MUR por sitio de cultivo mediante correlaciones lineales y con la diferencia de días equivalentes entre ellas.

6.2.2.6. Anomalías de temperatura

Por sitio se obtuvieron series de anomalías diarias con los datos RAF y MUR; a partir de las diferencias de cada día en la serie original, menos el valor promedio de su día correspondiente a su ciclo anual. En el caso de los datos OI y ERSST, se obtuvieron anomalías mensuales a partir de diferencia entre los valores mensuales originales y su valor medio del mes calendario correspondiente.

6.2.2.7. Variación térmica en periodos equivalentes y consecutivos

Con los datos RAF de TSM se obtuvieron nuevas series por sitio de cultivo, considerando los cambios de TSM entre periodos equivalentes y sucesivos: cada 30 min, dentro del día (24 horas), día a día (48 horas), dentro del mes y mes a mes, Para ello se calculó la diferencia absoluta entre los valores mínimos y máximos registrados dentro o entre los periodos considerados. También se obtuvieron nuevas series con las diferencias absolutas de temperatura día a día y dentro del mes (el día con el máximo valor registrado – el día con el valor mínimo en 1 mes) para los datos MUR y se compararon contra los RAF mediante distribuciones de frecuencias. De manera análoga a los RAF, se obtuvieron series de las diferencias de temperatura mes a mes para las tres BDG, en el caso de los OI y ERSST con las diferencias absolutas entre los valores de los meses sucesivos y en el caso de los MUR con las diferencias absolutas de los valores extremos de los días de dos meses contiguos (día con el valor máximo– día con el valor mínimo en 2 meses sucesivos); estas diferencias también se compararon contra las obtenidas para los RAF con distribuciones de frecuencias.

6.3. Rangos térmicos y eventos extremos

6.3.1. Consideraciones

Es necesario cuantificar las señales ambientales a escalas temporales y espaciales apropiadas a las múltiples respuestas fisiológicas, ya que generalmente la BDG coleccionan registros en escalas espaciotemporales muy amplias y los valores promedio derivados de estas bases ocultan variaciones térmicas ecológicamente importantes que son determinantes en la biología de los organismos (Helmuth et al., 2010). Estas variaciones en periodos relativamente cortos han sido contempladas en otras ZC para observar que los cambios térmicos que experimentan los organismos en su medio natural pueden ser mucho más abruptos y frecuentes a los observados con señales interanuales e incluso a la reflejada en ciclos anuales o más breves (Sicard et al., 2006). La intención es buscar una métrica que permita delimitar adecuadamente las condiciones de estrés fisiológico a las que están expuestos los organismos en su medio natural (Helmuth et al., 2006). Sin embargo, primero se debe caracterizar y describir esas variaciones en localidades particulares, independientemente de sus posibles efectos en los organismos, para después incluirlas dentro de protocolos experimentales que nos permitan conocer las respuestas biológicas de poblaciones o comunidades que allí habitan (Jentsch et al., 2007). Parte de esa caracterización está contemplada en el apartado anterior, pero algunas señales extremas deben ser consideradas con más detalle para poder interpretar el grado de estrés al que están sometidos los organismos.

6.3.2. Eventos de calentamiento $\geq 30^\circ$ y $\geq 35^\circ\text{C}$

Se utilizaron todos los RAF para calcular otras métricas de estrés fisiológico relevantes a *M. gigas* en EC y RB. Primero, se contabilizó el número de ocasiones que los termógrafos registraron cuando las temperaturas fue $\geq 30^\circ\text{C}$ y se contabilizó el tiempo en que se sostuvo esta condición térmica, cada una de estas ocasiones se consideraron como eventos independientes; de la misma forma se contempló la incidencia de eventos de calentamiento $\geq 35^\circ\text{C}$. Se establecieron estas dos temperaturas porque 30°C puede considerarse como un valor de temperatura subletal de *M. gigas* y 35°C como temperatura letal si los organismos son

llevados hasta ese nivel mediante cambios muy abruptos (p. ej. cambiarlos de una temperatura de aclimatación de 15°C a 35 °C; Carvalho-Saucedo, 2003).

6.3.3. Variación de rangos diarios promedio

6.3.3.1. Estacional

Con todos los datos RAF de temperatura de RB se generaron nuevas series de rangos de temperatura por día (valor máximo – valor mínimo en 24 horas); estas series son homólogas a las variaciones de TSM dentro del día consideradas en el punto 6.2.2.7., pero incluyen la variación térmica total a la que están sometidos los organismos en este sitio. En el caso de EC se utilizó la serie RAF de diferencias diarias descrita en 6.2.2.7. Los valores de esos rangos fueron promediados por estación (tal como fueron caracterizadas en el punto 6.2.2.4.).

6.3.3.2. Ciclos anuales de valores extremos

Se obtuvieron por sitio de cultivo los ciclos anuales de los valores extremos diarios, mediante los promedios de cada uno en su día calendario, haciéndose para los años bisiestos la misma consideración del punto 6.2.2.5. Adicionalmente se generaron series de ciclos anuales con los máximos y mínimos valores diarios por día calendario (p. ej. ciclo anual de valores máximos = el valor máximo de todos los enero 1, el valor máximo de todos los enero 2, etc.; paralelamente se generó un ciclo anual de valores mínimos).

6.4. Cultivo de organismos

6.4.1. Diseño de cruzamiento y fertilización

Lotes de ostión diploide provenientes de Bahía de Tongoy, Chile y Shelton Bay, Washington, EE. UU., fueron cultivados desde semilla hasta su fase adulta en EC. Cuando los organismos estuvieron sexualmente maduros (\pm 10 meses de cultivo) se transportaron al laboratorio de Mejoramiento Animal Acuícola del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, SC (CIBNOR) para reproducirse. El diseño de cruzamiento fue dialélico, considerando 25 familias

por cada línea genética parental [línea A (1A), ♂Chile - ♀Chile; y línea B (1B), ♂USA - ♀USA] y cada cruce recíproca [línea C (1C), ♂Chile - ♀USA; y línea D (1D), ♂USA - ♀Chile]. Para la reproducción la selección de los organismos maduros fue por observación de la gónada, determinando sexo y condición. Los gametos (♂ y ♀) se obtuvieron por rasgado de la gónada el 20 de mayo del 2007 colocándose en vasos de 1 l con agua de mar a 24 °C, esterilizada por luz UV y filtrada a 1 µm; estas tres condiciones del agua se mantuvieron durante todo el ciclo de cultivo en laboratorio.

Para evitar células pedunculadas y garantizar que el núcleo no estuviera roto antes de la fertilización, los ovocitos fueron hidratados por 30 min. Tanto lo anterior como la motilidad de los espermatozoides fueron verificados mediante observaciones al microscopio. Se recolectaron los ovocitos mediante tamices de 15 µm y se usó uno de 75 µm para contener el resto del tejido gonadal. Se realizó la fecundación incorporando espermatozoides en el recipiente de los ovocitos y agitando ligeramente. Después de la liberación del cuerpo polar (± 15 min después de la fecundación) el producto de cada cruce fue colocado en cubetas de 14 l durante 24 h, hasta que los organismos alcanzaron el estadio de larva D y fueron recuperadas por tamizado (45 µm y 75 µm para retener basura) colocándose en recipientes limpios. Para poder estimar la densidad por familia el contenido de las cubetas fue homogenizado manualmente con un agitador plástico; los organismos fueron contados en una cámara Sedgewick Rafter a partir de muestras de 250 µl más 2 gotas de formol para inmovilizarlos y se observaron en un microscopio a 5X. Lo anterior para poder sembrar por duplicado 1×10^7 organismos de cada línea genética en tanques cilíndricos de fondo plano con capacidad de 1,000 l; por réplica la contribución de las familias fue equitativa (4×10^5 organismos c/u).

6.4.2. Cultivo larvario

Para el cultivo larvario se utilizó un sistema de cultivo estático, con recambios totales cada tercer día y separando basura de las larvas por tamizado. La luz de malla de los tamices varió dependiendo de los días que se llevaban de cultivo. Los tamices que contenían la larva fueron evaluados a título orientativo, para calcular el porcentaje de retención en cada uno y a su vez se tomaba una muestra para evaluar el aspecto y actividad de los organismos con la ayuda del

microscopio. Durante los primeros tres días de cultivo se alimentaron con *I. galbana* (30×10^3 células $\text{ml}^{-1} \text{ día}^{-1}$), a partir del cuarto día se suministró *I. galbana* y *C. calcitrans* en proporciones iguales, 40×10^3 células $\text{ml}^{-1} \text{ día}^{-1}$, aumentando la concentración a 50×10^3 células $\text{ml}^{-1} \text{ día}^{-1}$ el día 7, a 60×10^3 células $\text{ml}^{-1} \text{ día}^{-1}$ el día 11 y 80×10^3 células $\text{ml}^{-1} \text{ día}^{-1}$ el día 14 y se mantuvo en esta concentración hasta el final del cultivo larvario (~ día 21), cuando los organismos ya eran larva pediveliger. A partir de esta etapa comenzó la fase de fijación larvaria, para ello las larvas fueron retenidas en un tamiz de 250 μm y colocadas en los sistemas de fijación.

6.4.3. Fijación de semilla

Para el sistema de fijación se utilizaron tamices circulares de 0.55 m de diámetro con malla de 180 μm , en los cuales se colocaron conchas trituradas de ostión (pedazos de entre 180 y 300 μm) a 1 mm de espesor. El nivel del agua dentro del tamiz fue de 1 cm, donde posteriormente se agregó la larva fijadora a una densidad no mayor de $1 \times 10^6 \text{ m}^2$. Durante la fijación se utilizó un sistema descendente con un flujo continuo de 16 l h^{-1} . En esta etapa se alimentaron las larvas con *Isochrysis galbana* y *Chaetoceros calcitrans* en proporciones iguales de 15×10^3 células $\text{ml}^{-1} \text{ día}^{-1}$. Al tercer día se tamizó (315 μm) la semilla y se colocó en un sistema cerrado de circulación ascendente para su crecimiento en el laboratorio, esta etapa duró ~45 días hasta que alcanzaron un tamaño de ~4 mm y diariamente se realizó limpieza, recambio de agua de todo el sistema y se alimentaron los organismos con *I. galbana* y *C. calcitrans*, iniciando con 50×10^3 células $\text{ml}^{-1} \text{ día}^{-1}$ en proporciones equivalentes y aumentando por semana la misma cantidad.

6.4.4. Crecimiento en campo

Lotes de cada línea genética fueron llevados para su cultivo en EC y RB (Figuras 1D y 1E). En EC los organismos fueron cultivados en las instalaciones de la empresa ostrícola Sol Azul SA de CV y en RB en Cultivos Marinos SA de CV. Durante la primera etapa de cultivo en campo (preengorda) las semillas fueron cultivadas en suspensión de canastas ostrícolas (55 cm^2) forradas internamente con malla mosquitero de 1 mm, en una densidad máxima por canasta de 6,000 individuos; esta etapa duró ~35 días. La segunda etapa de crecimiento en campo (primera fase de engorda) duró ~5 meses; al inicio de esta fase entre 850 y 1,00 organismos fueron colocados en costales ostrícolas de 90 cm x 50 cm con luz de malla de 9 mm, los cuales se

situaron en la zona intermareal. Se colocaron por línea genética entre 10 y 40 costales. En EC estos costales descansaron sobre unas camas de varilla separadas ~20 cm del fondo, en RB se colocaron directamente en el piso marino. Al final de esta etapa organismos de ambos sitios de cultivo fueron llevados a las instalaciones del CIBNOR para experimentación.

6.5. Selección de ejemplares para experimentación y mantenimiento en laboratorio

Se seleccionaron al azar ~200 organismos de cada línea genética por sitio de cultivo. Estos se transportaron de EC y RB al Laboratorio de Ecofisiología de Organismos Marinos del CIBNOR. El transporte fue en hieleras de polietileno y los organismos fueron envueltos en papel periódico humedecido con agua de mar. Al llegar al CIBNOR se colocaron dentro de taras plásticas de 80 l llenadas con agua marina a 24 °C (± 0.5), 39 ups, aireación constante y previamente esterilizada por luz UV y filtrada a 1 μm . Esta temperatura fue seleccionada porque era cercana al promedio de todos los RAF en ambos sitios para ese momento (del 2000 al 2007). En el laboratorio, el control de temperatura del agua se logró colocando las taras en un cuarto cerrado, donde la temperatura del aire se mantuvo a 22 °C usando un aire acondicionado y el ajuste de temperatura del agua se realizó por tara con calentadores sumergible de 300 W con termostato incluido (Ebbo Jäger); las temperaturas dentro de las taras se verificaban permanentemente con un termómetro de alta precisión. Un día después de su llegada los organismos fueron limpiados, utilizando cepillos de cerdas plásticas, para quitar epibiontes y posteriormente colocados en densidades de 60 organismos por tara que contenían agua de mar con las mismas características descritas previamente. Los organismos se alimentaron con 3 dosis diarias de *I. galbana* a una concentración de 80×10^3 células ml^{-1} , removiéndose las heces por las mañanas mediante succión del fondo y recambios parciales de agua. Se aclimataron los organismos en estas condiciones de 10 a 30 días.

6.6. Evaluación de la termotolerancia y la resistencia térmica

Para la evaluación de la termotolerancia se estimó la TL50 a 96 horas de exposición y se utilizó el método propuesto por Rand y Petrocelli (1985), el cual consiste en pasar un número determinado de organismos de la temperatura de aclimatación a otras temperaturas predefinidas, registrando cuántos de ellos mueren y el tiempo, hasta las 96 horas, en el que esto ocurre.

Después de 10 días de aclimatación, tres réplicas de 10 organismos de *M. gigas* por línea genética y sitio de cultivo fueron sometidos a choques térmicos de 30 °C, 35 °C, 40 °C y 45 °C. En las taras con las temperaturas de experimentación la salinidad, oxigenación, esterilización, filtración y recambios de agua, así como la alimentación de los organismos se mantuvieron de acuerdo a la descripción del punto 6.5. El control del agua a las temperaturas de experimentación se logró usando en cada tara calentadores sumergibles de 300 W con termostato incluido (Ebbo Jäger) y de titanio de 800 W con controlador externo (Procese Biology). El registro de la supervivencia se realizó cada hora y los organismos se asumieron como muertos cuando mantenían las valvas abiertas por más de 10 min y no respondían a ningún estímulo externo. Se consideró la mortalidad por línea genética y sitio de cultivo como el promedio acumulado de las tres réplicas a las 24, 32, 48, 64, 72 y 96 horas de haber iniciado el bioensayo. Utilizando modelos lineales generalizados (MLG) (Nelder y Wedderburn, 1972) se obtuvieron las TL50 a 24, 48, 72 y 96 h y los tiempos letales medios superiores (tL50) a cada temperatura de experimentación.

6.7. Evaluación de la capacidad de respuesta fisiológica

6.7.1. Diseño experimental

Para evaluar la capacidad de respuesta de las líneas genéticas se estimó el PDC y las tasas fisiológicas que determinan esa respuesta integrada fueron obtenidas en tres condiciones experimentales: 1) en respuesta crónica a 24 °C (RC24), 2 en respuesta aguda a 30 °C (RA30) y en respuesta crónica a 30°C (RC30). Se utilizaron estas condiciones experimentales porque como se mencionó previamente 24 °C puede ser considerada como una temperatura cercana a la media en ambos sitios de cultivo, por lo tanto después de la aclimatación en laboratorio por un periodo total de 30 días se procedió con el bioensayo de RC24. Paralelamente a otros ejemplares de *M. gigas* se les fue aumentando la temperatura a razón de 1°C hasta que llegaron a 30 °C (el día 16 a 25°, el días 17 a 26°C, y así sucesivamente hasta llegar a 30°C); después de un día a esa temperatura se realizó el bioensayo a 30RA. Los organismos con los que no se experimentó permanecieron en 30 °C por 29 días más y al final de ese plazo fueron utilizados para el bioensayo a 30RC. Se consideró 30 °C porque para *M. gigas* no es una temperatura letal, pero si extrema y se quería evaluar el efecto del estrés térmico durante la fase inicial y después

de periodos prolongados de exposición a temperaturas extremas. Salvo por la temperatura las características de mantenimiento de los organismos fueron aquellas descritas en el punto 6.5. Los organismos utilizados en cada bioensayo requirieron ser sacrificados y por lo tanto en cada bioensayo se utilizaron distintos ejemplares pertenecientes a cada línea genética por sitio de cultivo.

6.7.2. Desarrollo de bioensayos

6.7.2.1. Consideraciones previas y sistema de cámaras de incubación

Veinticuatro horas antes de cada bioensayo los organismos se alimentaron a saciedad y se pasaron a tinas con agua de mar filtrada a la temperatura experimental y con aireación continua, pero sin alimento. Lo anterior para tener certeza de que la producción de heces cesara antes de los experimentos. Para los bioensayos se utilizó un sistema de cámaras de vidrio de flujo abierto controlado que estaban inmersas, a modo de incubación, en tinas llenas de agua a la temperatura experimental; este sistema es similar al descrito por Sicard-González (2006). Después del día sin alimentación, se colocó un organismo en cada una de 10 cámaras de vidrio y una cámara más quedó vacía a modo de blanco; las tapas de cada cámara tienen una cara interna en forma cónica para desplazar agua y evitar la formación de burbujas de O₂ y cierran herméticamente. Todas las cámaras del sistema fueron llenadas por gravedad, a partir de un tanque elevado con agua de mar filtrada que contenía $\sim 5 \times 10^4$ células ml⁻¹ de *I. galbana*. Antes de alimentar las cámaras el agua pasa por dos serpentines de acero inoxidable, para una mejor regulación de la temperatura experimental. Desde allí mediante válvulas plásticas y mangueras de silicón se alimentaba cada cámara; para ello, estas mangueras se insertaban hacia el borde de cada tapa mediante un orificio igual a su diámetro exterior y así se permitía la entrada de agua. De la misma forma otra manguera insertada en el centro de la tapa permite la salida del agua hasta una T de plástico que derivaba en un brazo para regular el flujo y drenar y otro que conecta en un sistema de válvulas para muestrear O₂ sin que se modifique la velocidad del flujo de agua. Durante los bioensayos el flujo de las cámaras se mantuvo entre 50 y 60 ml min⁻¹ (de 3 a 3.6 l h⁻¹). Se incubó a la vez organismos de una línea genética provenientes de un sitio de cultivo.

6.7.2.2. Muestreo de células de *Isochrysis galbana* de las cámaras

Después de 30 min de iniciada la incubación se tomaron por separado de cada cámara, incluido el blanco, 20 ml de muestra de agua; este procedimiento se repitió pasado ese mismo lapso en dos ocasiones más. De cada muestra se contó el número de células ml^{-1} de *I. galbana* utilizando un contador de partículas Beckman Coulter modelo Multisizer 3. El promedio de las tres mediciones se consideró como el valor válido del número de células en cada cámara.

6.7.2.3. Colecta de heces

Después de 2 horas de iniciada la incubación los organismos se dejaron de alimentar y fueron removidos del sistema, pero se mantuvieron con aireación en las mismas cámaras por 10 horas más. Al término de este periodo, se sacaron los organismos de las cámaras y el agua fue pasada por filtros de fibra de vidrio de $0.75 \mu\text{m}$ bajo presión negativa para retener las heces, utilizando un filtro por cada cámara. Estos filtros fueron lavados previamente con agua destilada e incinerados en una mufla a $450 \text{ }^\circ\text{C}$ por 12 h para eliminar la materia orgánica y se llevaron a peso constante; los pesos se obtuvieron usando una microbalanza de alta precisión. Para eliminar sales de sodio los filtros con heces se lavaron con formato de amonio al 3% y se secaron a $65 \text{ }^\circ\text{C}$ hasta tener pesos constantes; la diferencia entre este peso y el peso del filtro es el peso total de las heces. Posteriormente se incineraron y se llevaron a pesos constantes para que quedaran libres de cenizas; la diferencia entre este peso y el peso del filtro es el peso de la materia orgánica en las heces.

6.7.2.4. Muestreo de oxígeno

La concentración de O_2 en las cámaras se empezó a registrar después de 30 min de iniciada la incubación, mediante el uso de un oxímetro Microx TX equipado con un sensor de fibra de vidrio de $50 \mu\text{m}$ de diámetro; ese sensor era colocado en la salida del agua que por medio de válvulas abría o cerraba el flujo de cada cámara. Las lecturas del oxímetro fueron continuas a razón de un dato cada segundo y se realizaron alternando un minuto de medición en la cámara del blanco por dos minutos en una cámara con organismo; el promedio de los registros en esos 2 min en c/u de las cámaras con organismo se consideró como su valor válido de concentración

de O₂ y para el blanco el promedio de los valores medidos en el minuto previo y posterior. Se registró la hora de medición en cada cámara para poder relacionarla con el archivo digital que el aparato guardaba.

6.7.2.5. Muestreo de desechos nitrogenados

Después de dos horas de incubación se tomaron por cámara, incluida la del blanco, tres muestras de agua en tubos Eppendorf de 2 ml, las cuales fueron congeladas inicialmente en nitrógeno líquido y después pasadas a un ultracongelador a -80 °C hasta que fueron analizadas. Se estimó la concentración de amonio mediante la técnica a la microplaca propuesta por Hernández-López y Vargas-Albores (2003), la cual es una modificación al método de Solorzano (1969) que permite hacer estimaciones con una cantidad menor de muestra de agua, en menos tiempo, a una mayor amplitud de registro y a menor costo. El valor promedio de las tres réplicas fue considerado como el valor válido de concentración de amonio por cámara.

6.7.2.6. Longitud, peso húmedo y peso seco de tejido blando

Al finalizar las incubaciones cada organismo fue medido con un vernier electrónico, además se les eliminó el exceso de agua y se pesaron en una balanza. Posteriormente, se desprendió el tejido blando de la concha con la ayuda de un bisturí y se secó a 65 °C hasta llevarlo a peso constante, con lo que se obtuvo el valor de pesos seco (PS) por organismo.

6.7.3. Cálculo de las tasas fisiológicas y el potencial de crecimiento

6.7.3.1. Tasa de absorción

A cada organismo (i) se le estimó la TA a partir del producto de su TI y EA:

$$TA_i = TI_i * EA_i$$

Se obtuvo la TI_i utilizando la siguiente ecuación:

$$TI_i = (CC_b - CC_c) * F_{j_c} / PS_i$$

donde CC_b = concentración de células de *I. galbana* en el blanco (células ml^{-1}), CC_c = concentración de células de *I. galbana* en la cámara experimental (células ml^{-1}), F_{j_c} = flujo del agua a través de esa cámara ($ml\ h^{-1}$) y PS_i = peso seco del organismo (g).

Por su parte la EA_i , que es la proporción de materia orgánica que utiliza cada organismo a partir del alimento consumido, fue estimada con la ecuación propuesta por Conover (1966):

$$EA_i = (F_i - E_i) / [(1 - E_i) * F_i]$$

donde F_i = peso del material orgánico del alimento ÷ peso total del alimento y E_i = peso del material orgánico de las heces del organismo i ÷ peso total de las heces del organismo i . De acuerdo con Lora-Vilchis y Doktor (2001) en promedio el PS libre de ceniza de una célula de *I. galbana* = 24.7 pg y su promedio de PS total = 28.5 pg; por lo tanto se consideró a $E_i = 0.87$. El valor promedio de PS total de *I. galbana* también se usó para convertir la TA_i a unidades energéticas (de células $g^{-1}\ h^{-1}$ a $J\ g^{-1}\ h^{-1}$), tomando como referencia en la transformación el valor de materia orgánica particulada de 23,500 $J\ g^{-1}$ (Widdows et al., 1979).

6.7.3.2. Tasa respiratoria

La TR por organismo i se calculó mediante la siguiente ecuación:

$$TR_i = (O_{2b} - O_{2c}) * F_{j_c} / PS_i$$

donde O_{2b} = concentración de oxígeno disuelto en el blanco ($ml\ l^{-1}$) y O_{2c} = concentración de oxígeno disuelto en la cámara del organismo i ($ml\ l^{-1}$). Las TR_i fueron transformadas a unidades energéticas (de $ml\ O_2\ g^{-1}\ h^{-1}$ a $J\ g^{-1}\ h^{-1}$), asumiendo que 1 ml de O_2 equivale a 20.2 J (Elliott y Davison, 1975).

6.7.3.3. Tasa de excreción

La TE por organismo i se calculó mediante la siguiente ecuación:

$$TE_i = (E_c - E_b) * F_{j_c} / PS_i$$

donde E_c = concentración de amonio en la cámara con organismos ($\mu\text{gNH}_4 \text{ ml}^{-1}$), E_b = concentración de amonio en la cámara control ($\mu\text{gNH}_4 \text{ ml}^{-1}$). Las TE_i fue transformada a unidades energéticas ($\mu\text{gNH}_4 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ a $\text{J g}^{-1} \text{ h}^{-1}$) asumiendo que 1 ml de O_2 equivale a $7.37 \times 10^{-3} \text{ J } \mu\text{gNH}_4^{-1}$ (Logan y Epifanio, 1978).

6.7.3.4. Potencial de crecimiento

Las TA, TR y TI transformadas en unidades energéticas en función del peso y el tiempo se utilizaron para calcular el PDC de cada organismo i mediante $PDC_i = TA_i - TR_i - TE_i$. Se consideraron las TA_i , TI_i , TR_i , TE_i , la EA_i y el PDC_i con respecto a su condición experimental (RC24, RA30 o RC30), a su línea genética (IA, IB, IC o ID) y su sitio de cultivo (EC o RB) y sobre esa base se sometieron a un análisis de varianza.

6.8. Análisis estadístico

La semejanza entre las series RAF, MUR, OI y ERSST de TSM fueron evaluadas por sitio de cultivo de la siguiente manera: de c/u se seleccionaron aleatoriamente 60 valores por remuestreo tipo bootstrap y se compararon mediante una prueba no paramétrica Kruskal Wallis (K-W), en donde el estadístico de prueba, H , sigue una distribución χ^2 con $k - 1 \text{ gl}$ (Efron, 1979; Nussbaum, 2015); este procedimiento se repitió 10 veces para probar la consistencia de la significancia. Lo anterior porque la aplicación directa de la prueba estadística a las series completas reflejaría *de facto* diferencias significativas, debido al exceso de poder generado por el gran número de datos con el que cuenta cada serie.

Dentro de cada sitio las series diarias RAF y MUR y mensuales RAF, MUR, OI y ERSST se compararon por pares mediante correlaciones y su significancia fue observada con un análisis

de variancia (andeva) paramétrico de 1 vía; además para estimar la fortaleza de la relación se aplicaron 2 de las medidas estándar más utilizadas en los análisis entre BDG y datos *in situ* (Brewin et al., 2017; Doney et al., 2009): el coeficiente de correlación de Pearson (r) y la raíz media del error cuadrado (Ψ).

Las series RAF y MUR de cambio sucesivo entre días y dentro de cada mes por sitio de cultivo fueron comparadas con una prueba no paramétrica U Mann-Whitney (U) y las series RAF, MUR, OI y ERSST de cambio entre meses sucesivos fueron comparadas con una prueba K-W. También una prueba K-W fue aplicada para comparar por sitio de cultivo las diferencias estacionales de rangos diarios de temperatura. Cuando las pruebas K-W arrojaron diferencias significativas se aplicó, como prueba *a posteriori*, la técnica de comparaciones pareadas múltiples basado en la suma de rangos (Dunn, 1964).

Para determinar las TL50S y tL50S de acuerdo al sitio de cultivo se aplicaron MLG (Nelder y Wedderburn, 1972):

$$\eta = x'_{i'}\Gamma$$

donde η es la función identidad del componente sistemático basado en una combinación lineal del vector de variables independientes $x'_{i'}$ y el vector de los estimadores de los parámetros Γ . En este caso se utilizaron como variables cuantitativas las temperaturas de experimentación (30 °C, 35 °C, 40 °C y 45 °C) y los tiempos de observación de los eventos (24 h, 32 h, 48 h, 64 h, 72 h y 96 h) y como variable categórica las líneas genéticas (1A, 1B, 1C y 1D). Los parámetros fueron estimados por máxima verosimilitud. Se construyeron modelos basados en una distribución binomial con funciones identidad logit [$\eta = \ln(\bar{y} / (1 - \bar{y}))$] y probit [$\eta = \Phi^{-1}(\bar{y})$], para encontrar en su inversa la probabilidad de supervivencia. La selección del mejor modelo de acuerdo al sitio de cultivo de los organismos se basó en el criterio de información de Akaike (AIC, por sus siglas en inglés) (Burnham y Anderson, 2002). El desempeño de cada modelo fue proporcional a la devianza no contenida en el modelo completo respecto al total de la devianza en el modelo nulo (Zuur et al., 2009).

Las TA_i , TI_i , TR_i , TE_i , la EA_i y el PDC_i fueron evaluadas por separado utilizando andevas no paramétricos tipo rangos alineados transformados (ART, por sus siglas en inglés) de tres vías, usando como factores su condición experimental, línea genética y sitio de cultivo; el modelo ART de 3 factores con interacciones es descrito por la siguiente expresión (Higgins et al., 1990):

$$X_{jkl} = \mu + \alpha_j + \beta_k + \gamma_l + (\alpha\beta)_{jk} + (\alpha\gamma)_{jl} + (\beta\gamma)_{kl} + (\alpha\beta\gamma)_{jkl} + e_{jkl}$$

Para este caso μ = gran media, α = efecto de los sitios de cultivo, β = efecto de las líneas genéticas, γ = efectos de la condición experimental y e = error residual; j , k y l representan las variables aleatorias dentro de los grupos de cada efecto con distribución $N(0, \sigma^2)$.

En este caso se utilizaron la serie de alineamientos propuestas por Wobbrock et al. (2011), pero con las transformaciones para diseños multifactoriales descritas en Luepsen (2017). La significancia estadística de cada factor (α , β o γ) o interacción ($\alpha\beta$, $\alpha\gamma$, $\beta\gamma$ o $\alpha\beta\gamma$) fue evaluada por separado. Para ello, primero se transformaron los valor originales del parámetro a evaluar (TA_i , TI_i , TR_i , TE_i , la EA_i o PDC_i) sumándoles el promedio del grupo al que pertenecía en el factor o la interacción que se estaba evaluando y el error residual, este último obtenido de su andeva paramétrico de 3 vías completo. Después, esos valores transformados fueron modificados nuevamente mediante una jerarquización de rangos, tomando como referencia el valor máximo, éste siempre tuvo el rango 240 porque es el número de organismos con el que se experimentó y en esa lógica el valor mínimo fue rango 1. Por último, esos valores jerarquizados se sometieron a un andeva paramétrico de 3 vías completo, pero solo se consideró el valor de F del factor o interacción que se estaba evaluando. Como pruebas *a posteriori* se utilizaron análisis de Bonferroni.

Todos los análisis estadísticos fueron contrastados contra un $P = 0.05$.

7. RESULTADOS

7.1. Variabilidad térmica del agua de mar en los sitios de cultivo

7.1.1. Relación temperatura y mareas en Rancho Bueno

La relación entre los ciclos circadianos de temperatura de las RAF de RB y la estimación del nivel de marea de Puerto San Carlos define que en promedio hubo dos bajamares por día, una alrededor de las 3:00 h y otra alrededor de las 15:00 h, está última estuvo asociada a los valores altos de los promedios de temperaturas en el día (Figura 4). Basado en esa relación se extrajeron de los RAF de RB todas las lecturas entre las 2:00 h y 4:00 h y entre las 14 h y 16:30 h, porque en esos lapsos se registraron los valores de mareas que están más de una desviación estándar por debajo del promedio del nivel medio del mar (msnm) en el ciclo diario; asumiéndose que esos valores correspondieron con temperaturas del aire. Se realizó lo anterior para evitar sesgos al comparar los RAF de RB contra las BDG de TSM. Por la extracción de los valores para el análisis de la TSM se trabajó con el 77.1% de las lecturas efectuadas por los termógrafos en este sitio (140,187 registros; Tabla 2).

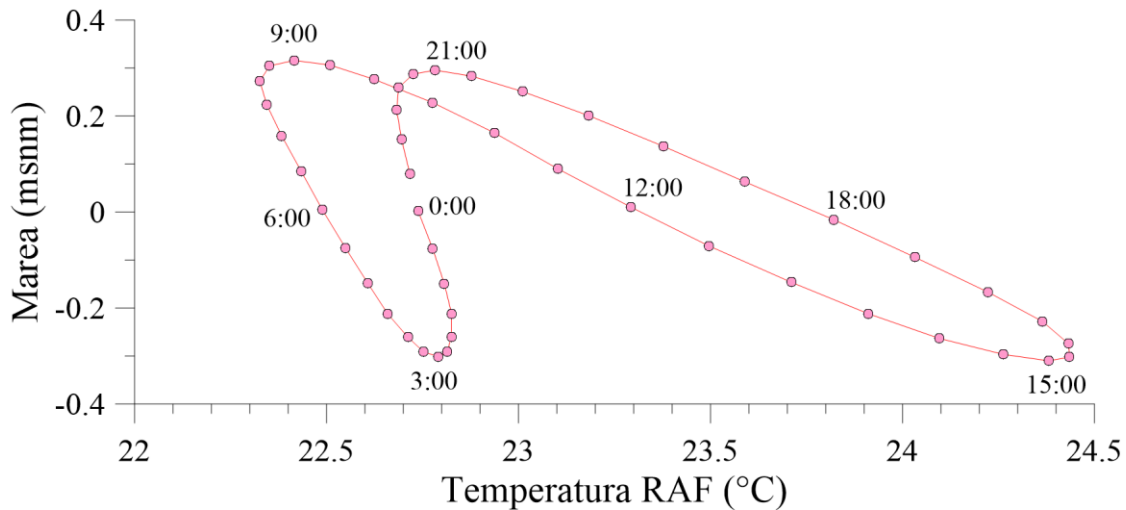


Figura 4. Relación de los ciclos circadianos de temperatura de los RAF de Rancho Bueno con el modelo de estimación de marea de Puerto San Carlos (los datos de marea se obtuvieron de <http://redmar.cicese.mx/nmar/predmar/>). Los puntos representan valores asociados cada 30 minutos y los números indican horas específicas del día.

El 53.2% de los registros $> 33^{\circ}\text{C}$ pertenecen a los datos extraídos, por ello gran parte de la variabilidad térmica asociada a temperaturas altas de estos RAF se perdió (Figura 5); aunque considerando la base completa menos del 0.6% corresponde con esas temperaturas.

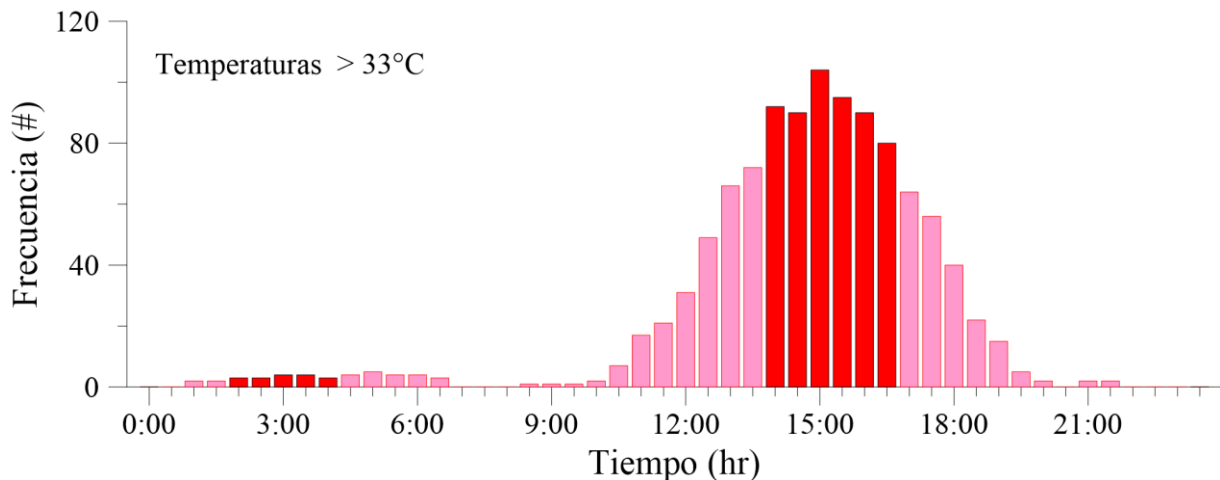


Figura 5. Frecuencias de temperatura por arriba de 33°C en la serie RAF de Rancho Bueno de acuerdo a la hora del día en el que se hicieron las lecturas. Los registros indicados por las barras rojas no fueron incluidos en el análisis de temperatura superficial del mar.

7.1.2. Temperatura superficial del mar

7.1.2.1. Comparación general entre bases de datos

Las series MUR fueron generadas del promedio de los cuatro píxeles más cercanos a las zonas de cultivo, estos promedios tienen una desviación estándar baja, porque los valores de los píxeles son extremadamente parecidos; en promedio esta desviación fue tanto en EC como en RB = 0.02°C .

Las series MUR, OI y ERSST no tienen huecos de información respecto al periodo analizado. Sin embargo, esto no es así en el caso de los RAF porque tanto en EC como RB hay discontinuidades en el tiempo y se analizó solo el 71.9% (189,864 datos) en EC y el 47.8% (140,187 datos) en RB de todos los registros posibles considerando la fecha de inicio del muestreo en cada zona (Figura 6; Tabla 2). Lo anterior debido a que hubo periodos en que la información no se pudo recuperar, aunque se hizo el esfuerzo continuo de colocar termógrafos

en las zonas de cultivo y adicionalmente en RB por la extracción de datos previamente referida (punto 7.1.1.). Por sitio de cultivo los valores promedios de las bases de datos son muy parecidos, $\sim 2\text{ }^{\circ}\text{C}$ mayor en RB respecto a EC, cambiando entre ellas solo por algunas décimas de grado, pero en el caso de los RAF sus desviaciones estándar, máximos, mínimos y rangos difieren considerablemente respecto a los observados en las BDG (Tabla 2).

La comparación de K-W para las bases de TSM por sitio de cultivo arroja que no hay diferencias significativas entre ellas, lo cual está sustentado en la consistencia estadística del remuestreo aleatorio de 10 réplicas (60 datos por fuente de información en cada réplica), que en todos los casos resultan en valores de χ^2 que representan $P > 0.05$ (Tabla 3).

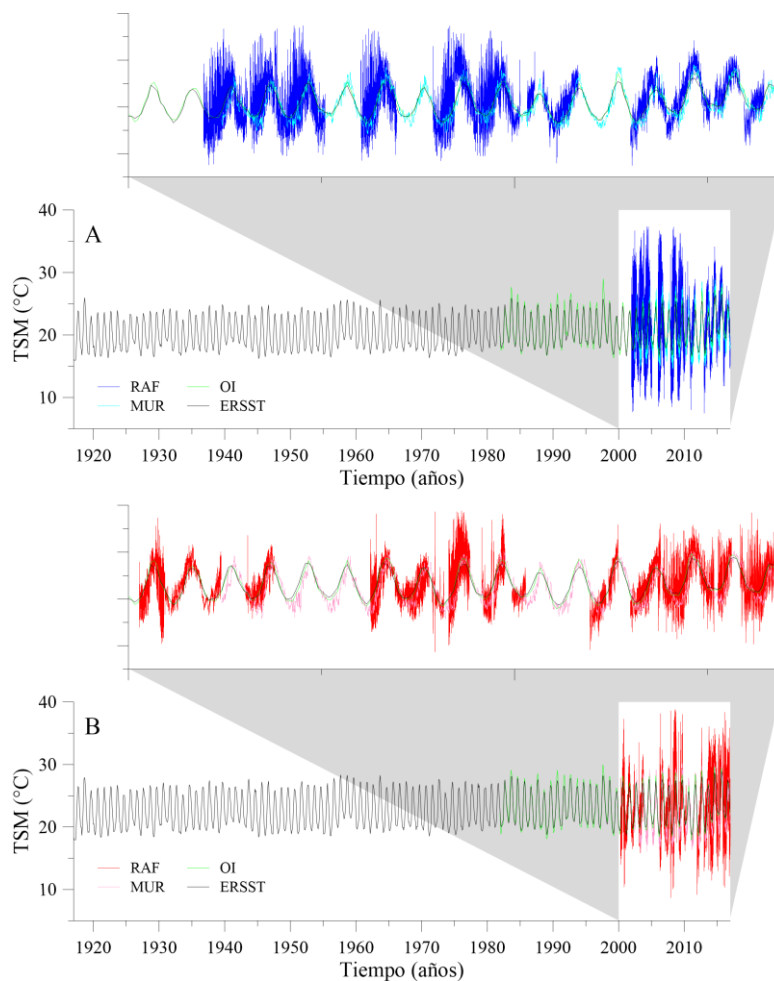


Figura 6. Series históricas de temperatura superficial del mar (TSM) para cada sitio de cultivo; El Cardón (A) y Rancho Bueno (B). Se proyecta para cada caso la información contenida entre enero del 2000 y diciembre del 2016.

Tabla 2. Fuentes de información utilizadas para la caracterización térmica en las zonas de cultivo. Para cada base de datos se refiere su tiempo y frecuencia de registro, así como algunos de sus estadísticos básicos (promedio, desviación estándar, valor máximo, valor mínimo, rango y número de datos).

Localidad	Fuente	Periodo	Frecuencia	\bar{x}	σ	Valor máximo	Valor mínimo	Rango	Número de datos
El Cardón	RAF	12/2001 a 12/2016 ³	30 min	21.3	4.4	37.34	7.48	29.9	189,864
	ERSST	01/1917 a 12/2016	Mensual	20.5	2.5	26.61	15.89	10.7	1,200
	OI	12/1981 a 12/2016	Mensual	21.0	2.8	28.99	16.32	12.7	422
	MUR	06/2002 a 12/2016	Diario	20.7	3.3	28.98	14.24	14.7	5,328
Rancho	RAF ¹	04/2000 a 12/2016 ⁴	30 min	23.1	4.0	38.83	8.68	30.2	181,772
Bueno	RAF ²	04/2000 a 12/2016 ⁴	30 min	22.9	3.9	38.27	8.68	29.6	140,187
	ERSST	01/1917 a 12/2016	Mensual	22.9	2.7	28.84	17.93	10.9	1,200
	OI	12/1981 a 12/2016	Mensual	23.2	3.1	29.96	17.91	12.1	422
	MUR	06/2002 a 12/2016	Diario	22.7	3.5	30.31	15.75	14.6	5,328

¹ Serie de tiempo que considera todos los datos registrados

² Serie de tiempo en la que se excluyen los datos en donde se asumió que el valor correspondía a una temperatura fuera del agua

³ Incluye datos tomados entre los siguientes periodos: 11/12/2001 a 30/1/2003, 25/2/2003 a 4/2/2005, 6/1/2006 a 13/12/2006, 21/11/2007 a 23/2/2010, 30/4/2010 a 9/7/2010, 23/9/2010 a 25/8/2011, 1/1/2013 a 31/5/2013, 7/6/2013 a 23/1/2015, 3/3/2015 a 31/10/2015, 10/12/2015 a 14/6/2016 y 4/10/2016 a 31/12/2016.

⁴ Incluye datos tomados entre los siguientes periodos: 13/4/2000 a 24/1/2001, 10/2/2001 a 26/5/2002, 14/1/2003 a 17/10/2003, 7/5/2006 a 15/10/2007, 12/11/2007 a 29/1/2008, 1/2/2008 a 4/3/2008, 17/4/2008 a 6/11/2008, 25/2/2009 a 31/5/2009, 17/6/2009 a 30/9/2009, 8/12/2009 a 15/4/2010, 14/12/2011 a 14/5/2012, 7/6/2012 a 7/9/2012, 1/1/2013 a 13/10/2013, 1/11/2013 a 28/2/2015, 8/4/2015 a 12/8/2015 y 4/11/2015 a 31/12/2016

Tabla 3. Valores de χ^2 y su significancia (P), según el análisis de Kruskal Wallis por sitio de cultivo para 10 réplicas aleatorias ($n = 60$) entre las cuatro fuentes de información: RAF, MUR, OI y ERSST.

Replica	El Cardón		Rancho Bueno	
	χ^2	P	χ^2	P
1	2.5	0.47	1.7	0.63
2	1.9	0.60	7.3	0.06
3	0.8	0.85	1.1	0.79
4	3.1	0.38	6.4	0.09
5	1.0	0.81	1.0	0.81
6	0.6	0.91	3.1	0.37
7	4.8	0.19	6.8	0.08
8	5.3	0.15	4.5	0.22
9	3.7	0.30	3.9	0.27
10	1.7	0.64	3.5	0.32

Si bien estadísticamente las series de TSM por sitio de cultivo son iguales, existe un porcentaje de variabilidad capturada por los RAF hacia los extremos de su distribución que no se observa en las BDG, esto es muy evidente cuando se grafican las distribuciones de frecuencia

de temperatura de cada serie (Figura 7). Para ambas zonas el porcentaje de pérdida se incrementa conforme se amplifica la cobertura de la base utilizada; en EC los MUR dejan de cubrir el 7.5% de la distribución observada con los RAF (3% en el extremo frío y 4.5% en el cálido), los OI el 17% (12.5% en el extremo frío y 4.5% en el cálido) y los ERSST el 22.8% (9.7% en el extremo frío y 13.1% en el cálido); por su parte los MUR dejan de cubrir el 4.8% de los RAF en RB (1.7% en el extremo frío y 3.1% en el cálido), los OI el 12.1% (8.3% en el extremo frío y 3.9% en el cálido) y los ERSST el 16.3% (6.1% en el extremo frío y 10.2% en el cálido).

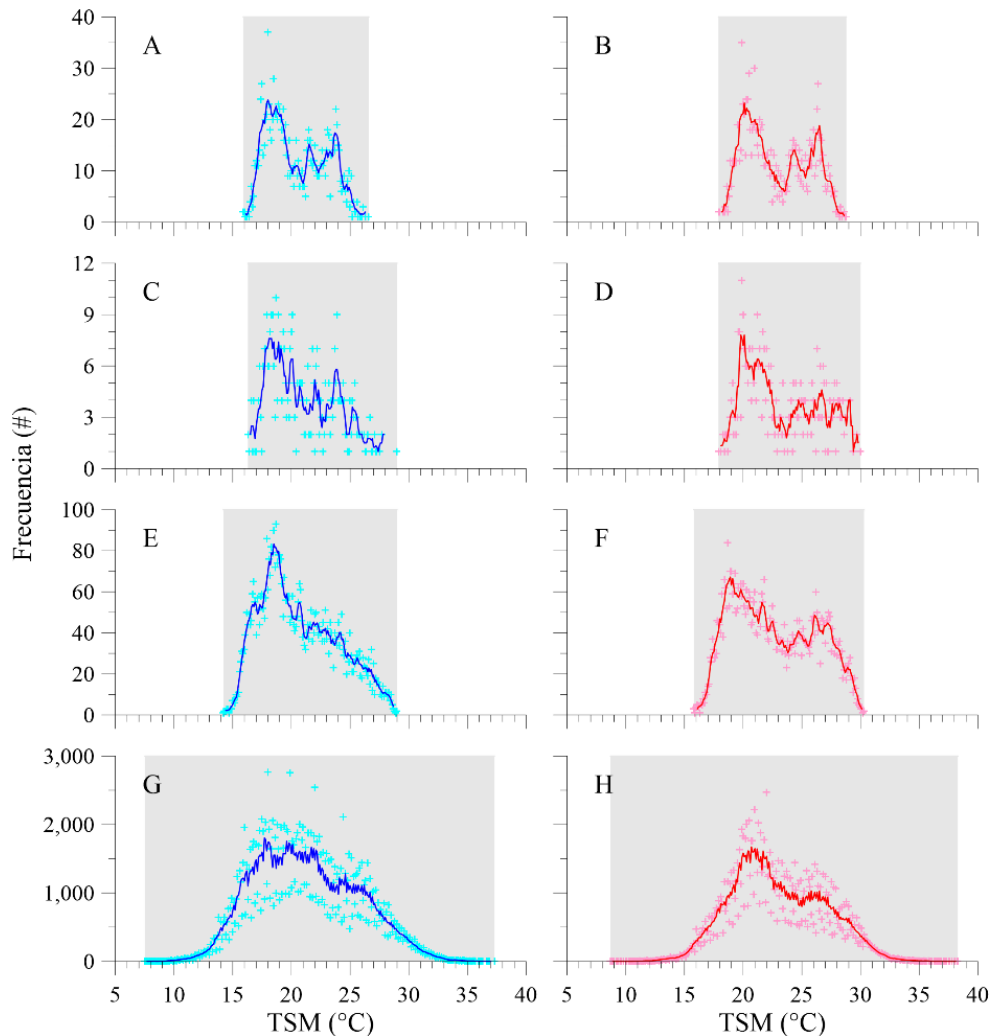


Figura 7. Distribución de frecuencias de temperatura superficial del mar, en décimas de grado centígrado, de acuerdo a cada base de datos consultada por sitio de cultivo. Aparece del lado izquierdo, en azul, lo relativo a El Cardón y en el derecho, en rojo, lo de Rancho Bueno. Las fuentes de información son ERSST (A y B), OI (C y D), MUR (E y F) y RAF (G y D). Las cruces son los datos y las líneas las series suavizadas con un promedio móvil de cinco términos centrado en el dato medio. La zona gris es la referencia de amplitud de cada serie.

7.1.2.2. Comparación entre series diarias

Existe una variación diaria muy importante en los RAF de ambos sitios de cultivo, observada por sus series de valores máximos y mínimos, pero por la naturaleza de los datos MUR (un solo valor diario) no es posible comparar (Figura 8A y 9A). Por ello, la única referencia de similitud a esta escala tiene que considerar los promedios diarios de los RAF y el valor único diario de los MUR. La correlación entre esas series (Figuras 8B y 9B) son estadísticamente significativas tanto para EC ($F_{1, 3777} = 4,506$; $P < 0.001$) como para RB ($F_{1, 3015} = 4,506$; $P < 0.001$) y con altos valores de coeficiente r (0.74 y 0.8, respectivamente) y una gran cantidad de datos incorporados en el análisis (3,778 y 3016, respectivamente), aunque los errores (Ψ) señalan una gran variabilidad alrededor del modelo (2.26 y 2.11, respectivamente). En el caso de EC, los registros entre las series solo coinciden en el 68.7% de los días, tanto por los huecos que existen en la serie RAF como porque la serie MUR comienza siete meses después (1 de enero del 2002) y las diferencias entre ellas varían entre -8.1 °C y 11.7 °C por día (Figura 8C); su mayor porcentaje de variación en valores absolutos es < 2 °C con el 48.9% de los días y > 4 °C en el 15.2% de los casos (Figura 8D). En el caso de RB los registros diarios entre las series concuerdan solo en el 49.4% de los días, ya que los RAF también son discontinuos y en este sitio empiezan casi 2 años antes (13 de abril del 2000) que los MUR (Figura 9C); su variación en valores absolutos es < 2 °C con el 61.1% y > 4 °C en el 7.3% de los casos (Figura 8D).

7.1.2.3. Comparación entre series mensuales

En la Figura 10 se observan las diferencias entre la series mensuales RAF y las MUR, OI y ERSST de RB; el rango de variación es de 11.6 °C entre RAF y MUR, -3.5 °C a 8.1 °C (Figura 10B), con diferencias < 2 °C en el 52.5% de los meses y > 4 °C en el 5.7% (Figura 10C); en las comparaciones RAF y OI hay un rango de 12.8 °C, entre -5 °C y 7.8 °C (Figura 10D), cambiando el 48% de los meses < 2 °C y > 4 °C en el 5.4% (Figura 10E); y entre RAF y ERSST un rango de 12.1 °C, entre -4 °C y 8.1 °C (Figura 10F), con el 56.7% < 2 °C y > 4 °C en el 2.4% de los meses (Figura 10G). Todas las correlaciones entre las series de TSM mensuales de EC son significativas a $P < 0.001$ (Figura 11). Las comparaciones entre las series mensuales de TSM de RB se muestran en la Figura 12; en este caso el rango de variación fue de ~ 8.1 °C entre RAF y MUR y también entre RAF y OI, -4.1 °C a 3.9 °C (Figura 12B) y -3.7 °C a 4.4 °C (Figura 12D),

respectivamente, cambiando el 66% y 83% de los meses $< 2\text{ }^{\circ}\text{C}$ y $> 4\text{ }^{\circ}\text{C}$ en el 1.1% y 0.86, respectivamente (Figuras 12C y 12E); y entre RAF y ERSST un rango de $7.7\text{ }^{\circ}\text{C}$, entre $-4\text{ }^{\circ}\text{C}$ y $3.7\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Figura 12F), con el 79.5% $< 2\text{ }^{\circ}\text{C}$ y no se registran diferencias $> 4\text{ }^{\circ}\text{C}$ entre los meses (Figura 12G). Al igual que en EC, todas las correlaciones entre las series de TSM mensuales de RB son significativas a $P < 0.001$ (Figura 13).

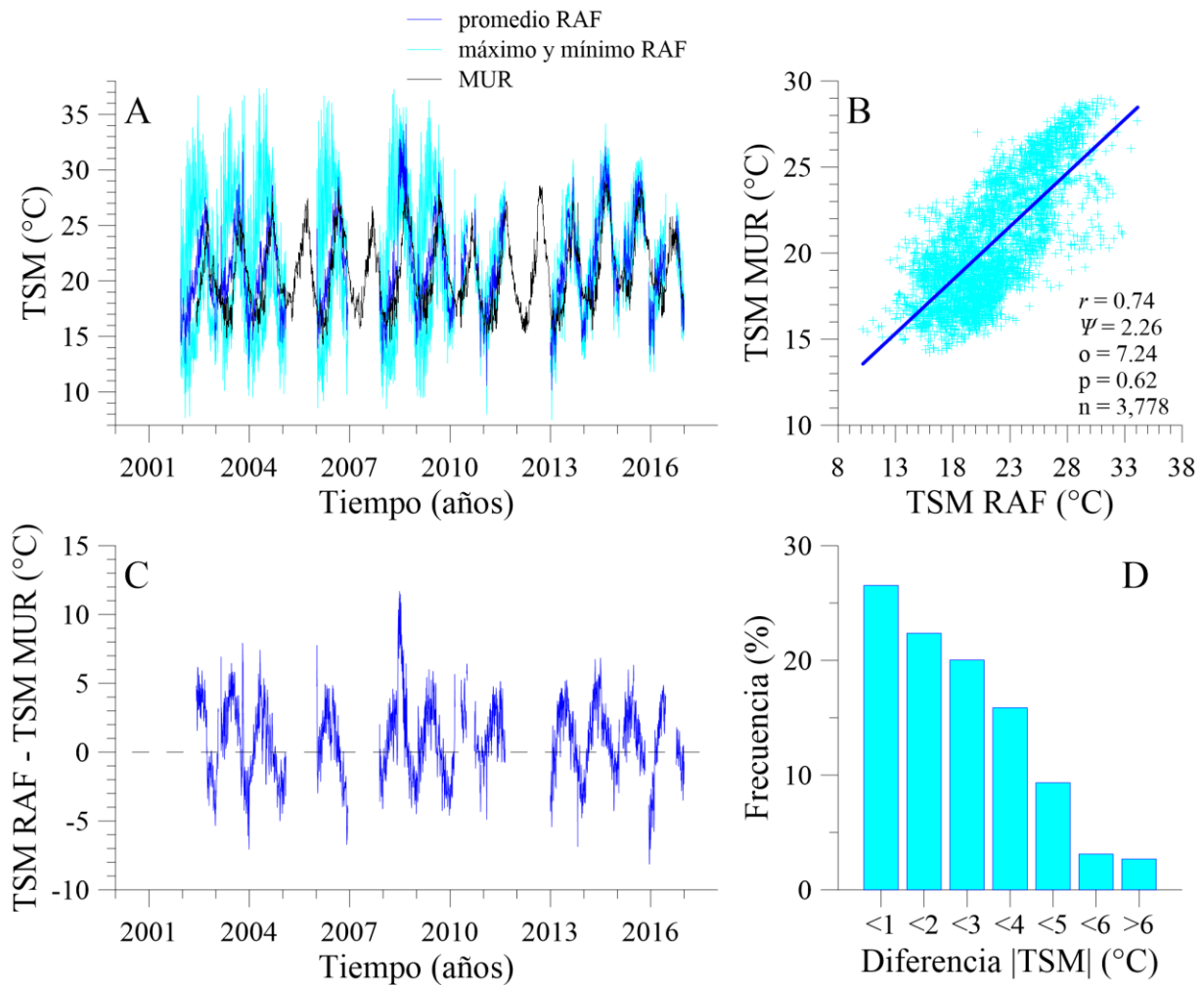


Figura 8. Comparaciones entre las series diarias de temperatura superficial del mar (TSM) RAF y MUR para El Cardón. Los datos diarios extremos de las series RAF se ponen solo como referencia, pero lo que se compara es el promedio (A). La correlación (B) es significativa ($F_{1, 3777} = 4,506$; $P < 0.001$); se anota, el coeficiente de correlación de Pearson (r), la raíz media del error cuadrado (Ψ), la ordenada al origen (o), la pendiente (p) y el número de datos (n). Se dibuja la serie de diferencias para los mismos días (C) y la frecuencia de esas diferencias en valores absolutos (D).

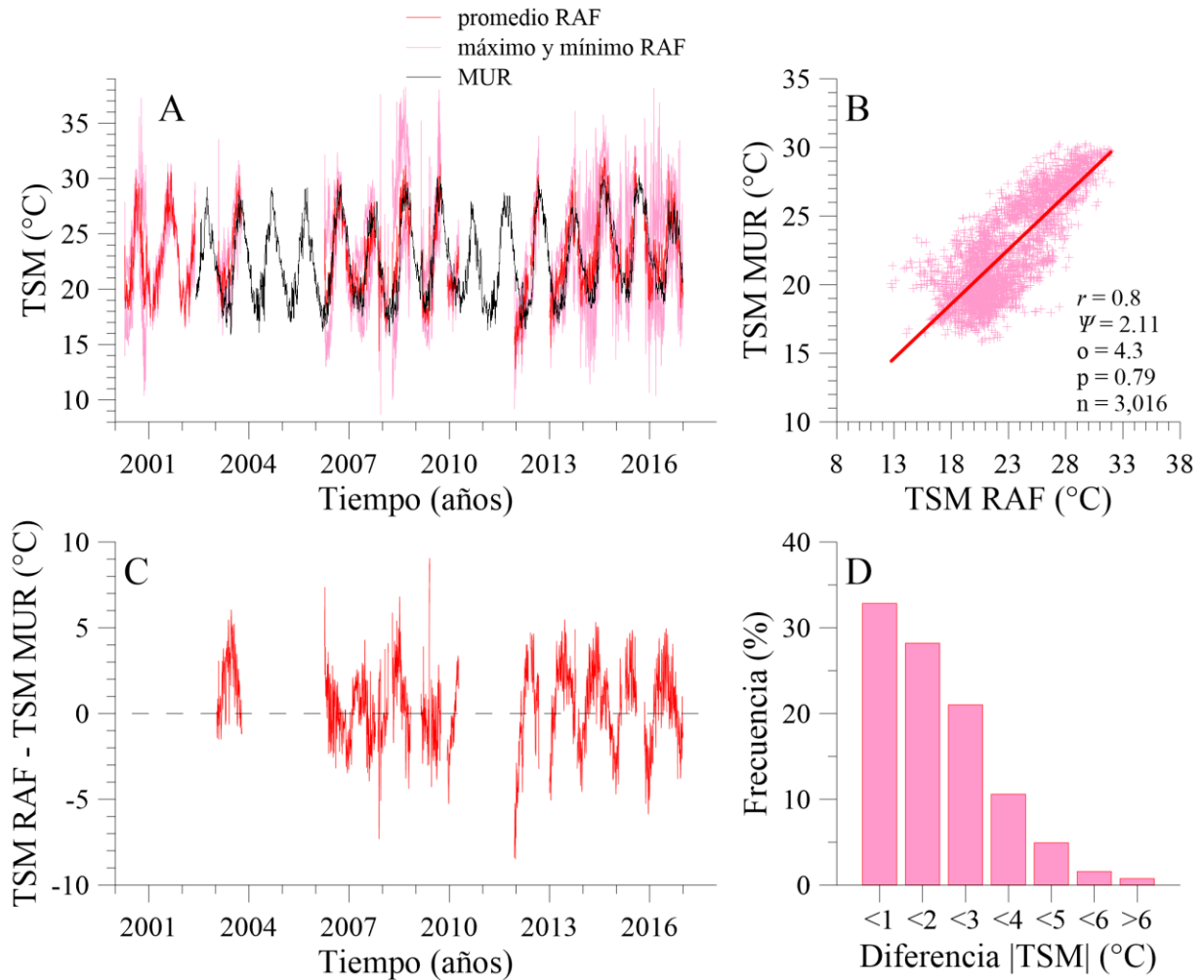


Figura 9. Comparaciones entre las series diarias de temperatura superficial del mar (TSM) RAF y MUR para Rancho Bueno. Los datos diarios extremos de las series RAF se ponen solo como referencia, pero lo que se compara es el promedio (A). La correlación (B) es significativa ($F_{1, 3015} = 4,506$; $P < 0.001$); se anota, el coeficiente de correlación de Pearson (r), la raíz media del error cuadrado (Ψ), la ordenada al origen (o), la pendiente (p) y el número de datos (n). Se dibuja la serie de diferencias para los mismos días (C) y la frecuencia de esas diferencias en valores absolutos (D).

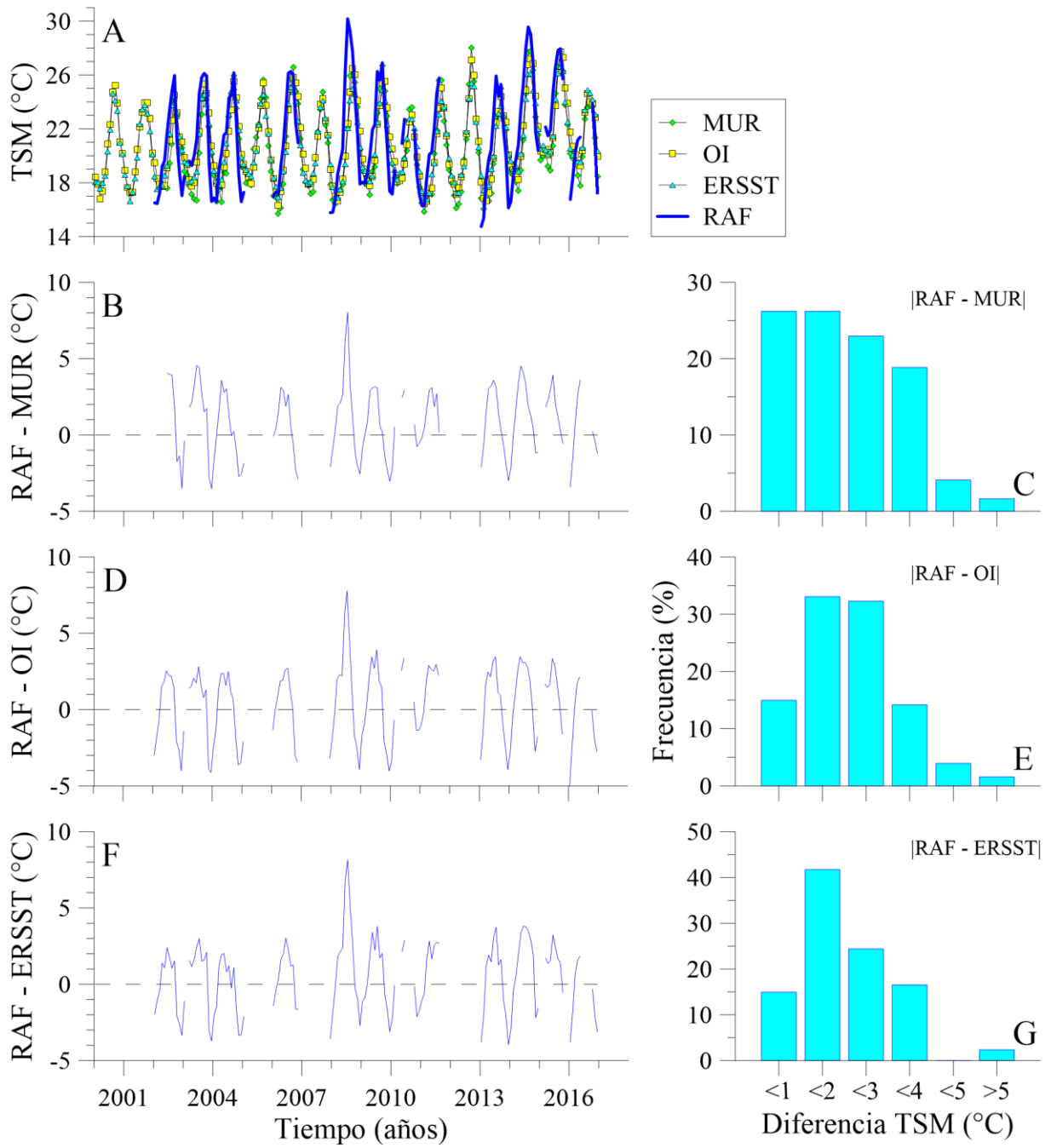


Figura 10. Series mensuales de temperatura superficial del mar (TSM) RAF, MUR, OI y ERSST para El Cardón (A); se dibuja la serie de diferencias para los mismos meses y la frecuencia de esas diferencias en valores absolutos entre RAF - MUR (B y C), RAF - OI (D y E) y RAF - ERSST (F y G).

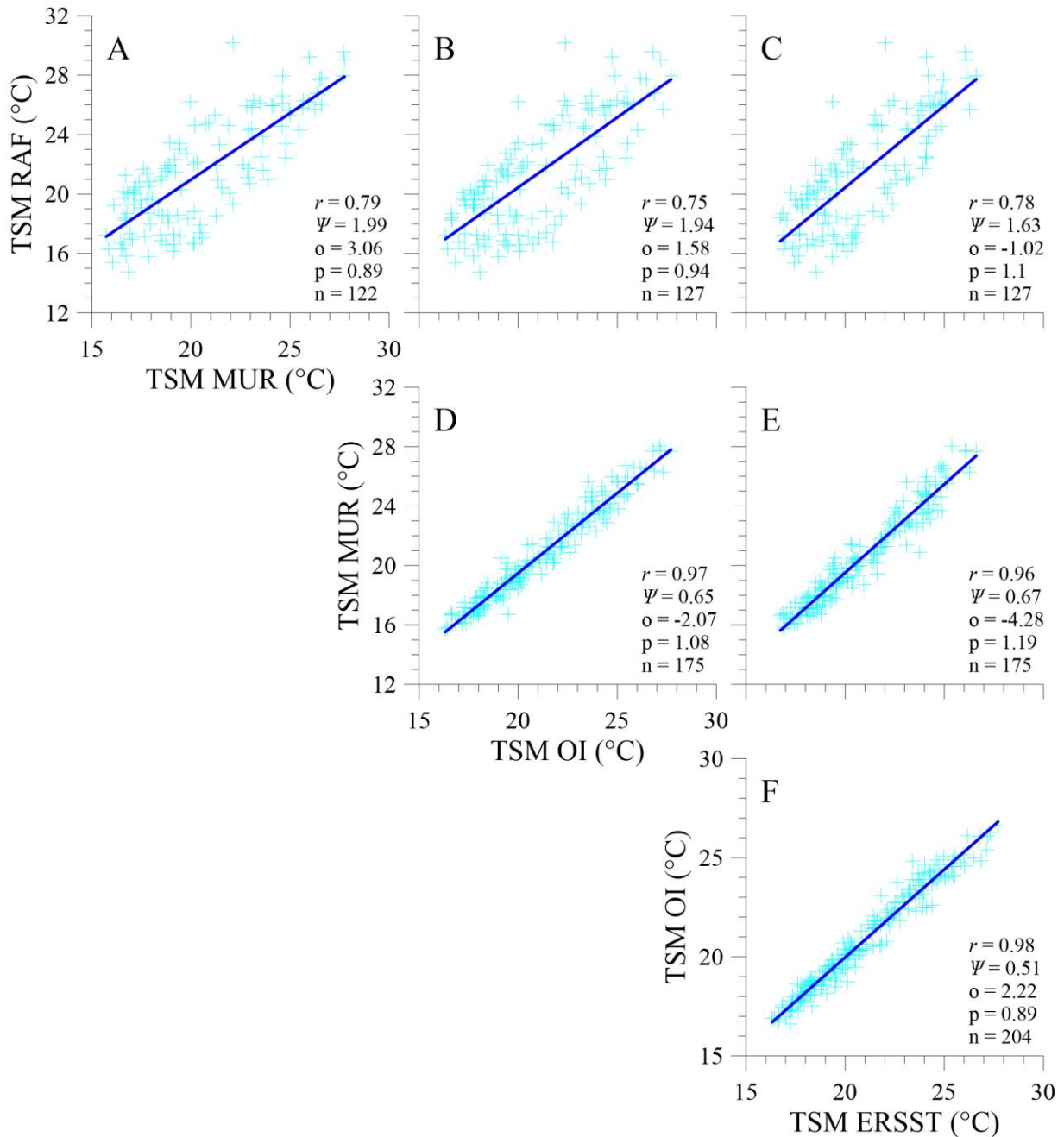


Figura 11. Correlaciones entre las series mensuales de temperatura superficial del mar (TSM) de El Cardón, todas resultaron estadísticamente significativas $P < 0.001$; MUR - RAF $F_{1, 121} = 201.6$ (A), OI - RAF $F_{1, 126} = 160.9$ (B), ERSST - RAF $F_{1, 126} = 201.5$ (C), MUR - OI $F_{1, 174} = 3,146.3$ (D), MUR - ERSST $F_{1, 174} = 2,332.6$ (E) y OI - ERSST $F_{1, 203} = 4,841.6$ (F). Se anota para cada caso el coeficiente de correlación de Pearson (r), la raíz media del error cuadrado (Ψ), la ordenada al origen (o), la pendiente (p) y el número de datos (n).

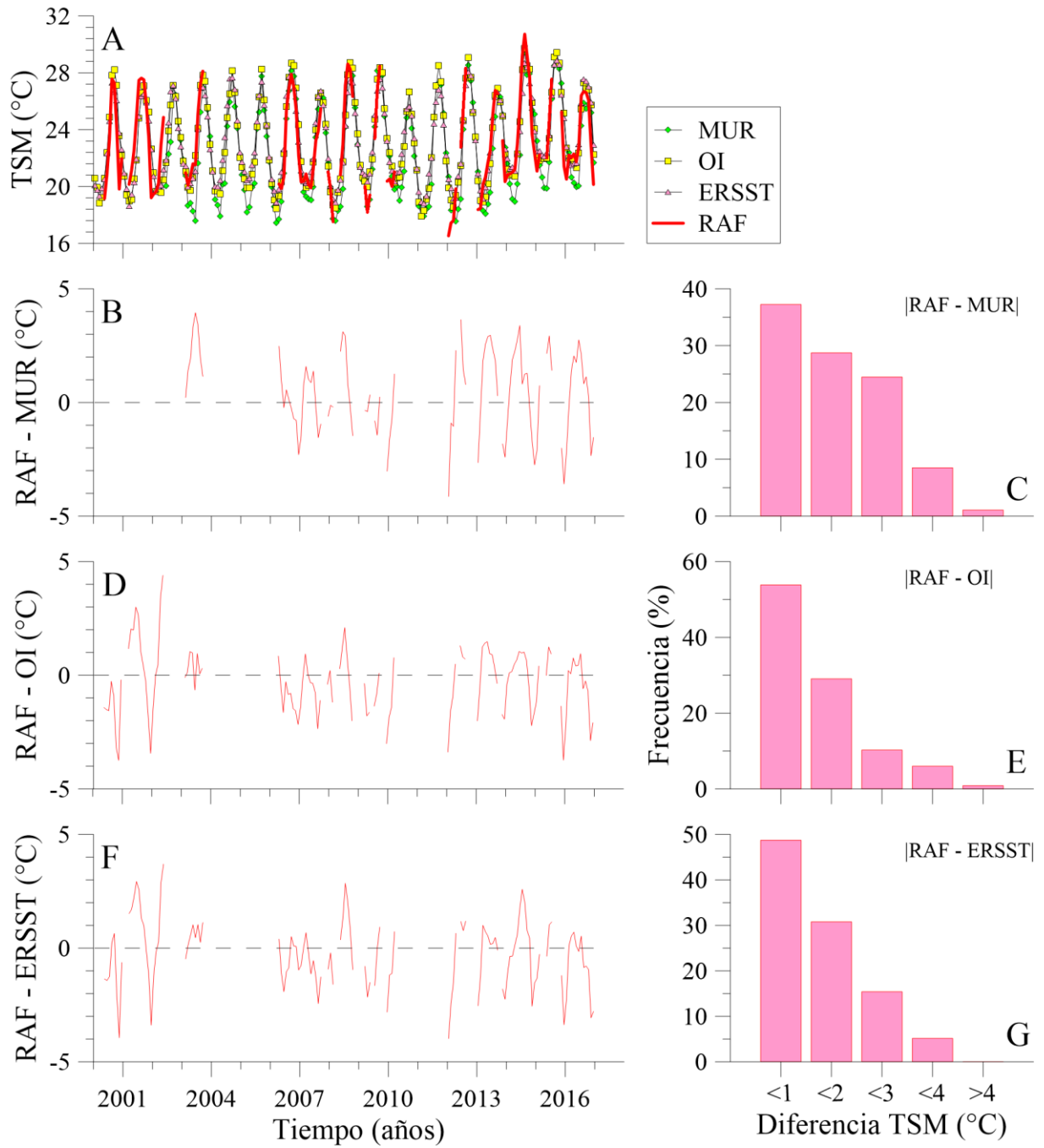


Figura 12. Series mensuales de temperatura superficial del mar (TSM) RAF, MUR, OI y ERSST para Rancho Bueno (A). Se dibuja la serie de diferencias para los mismos meses y la frecuencia de esas diferencias en valores absolutos entre RAF - MUR (B y C), RAF - OI (D y E) y RAF - ERSST (F y G).

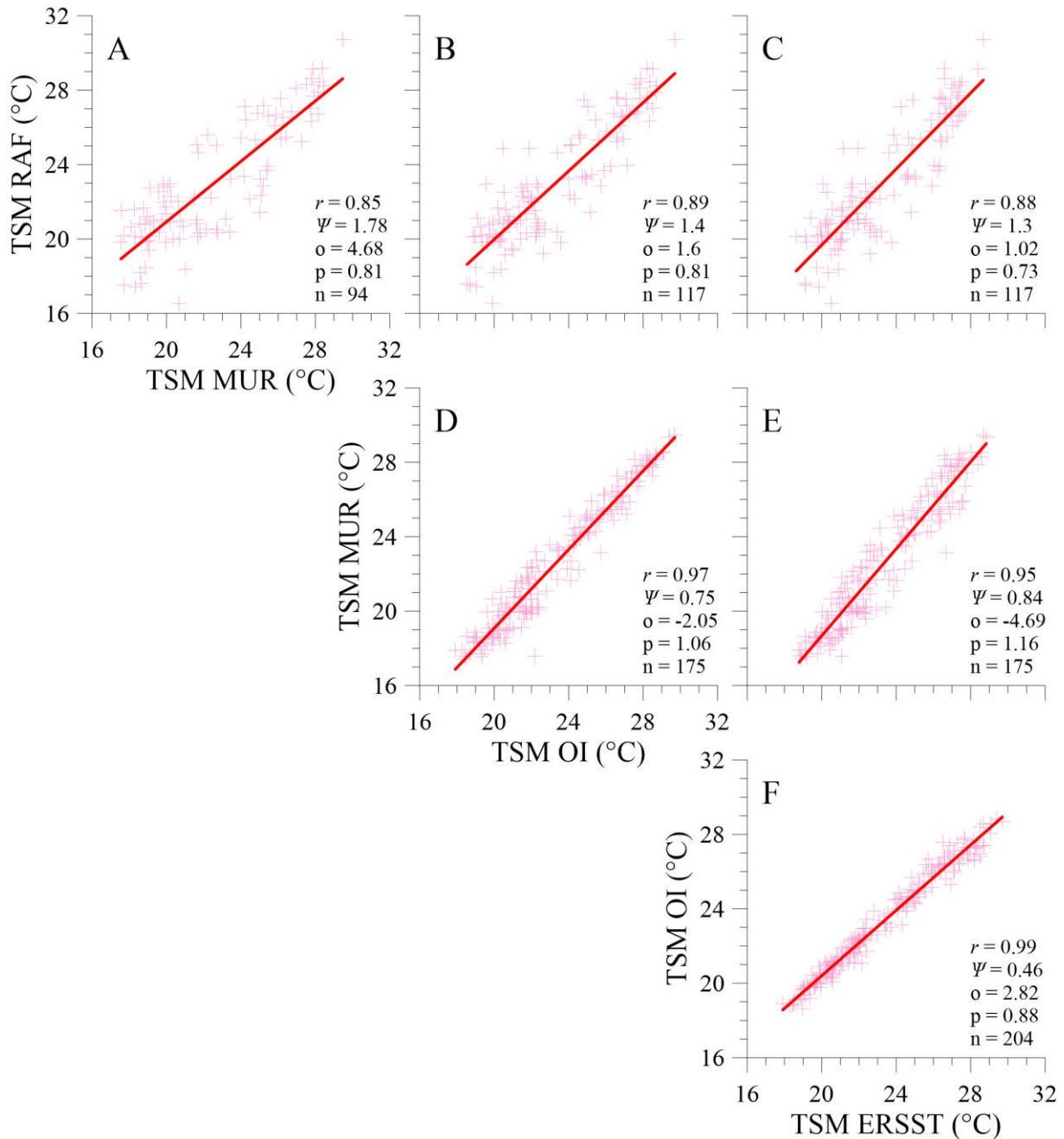


Figura 13. Correlaciones entre las series mensuales de temperatura superficial del mar (TSM) de Rancho Bueno, todas resultaron estadísticamente significativas $P < 0.001$; MUR - RAF $F_{1, 93} = 241.7$ (A), OI - RAF $F_{1, 116} = 445.8$ (B), ERSST - RAF $F_{1, 116} = 403.9$ (C), MUR - OI $F_{1, 174} = 2,820.7$ (D), MUR - ERSST $F_{1, 174} = 1,704.5$ (E) y OI - ERSST $F_{1, 203} = 7,086.2$ (F). Se anota para cada caso el coeficiente de correlación de Pearson (r), la raíz media del error cuadrado (Ψ), la ordenada al origen (o), la pendiente (p) y el número de datos (n).

7.1.2.4. Ciclos circadianos, anuales y anomalías de temperatura

La Figura 14 muestra los ciclos circadianos estacionales y anuales de los dos esteros, los cuales fueron obtenidos a partir de los RAF, en todos ellos se observa un máximo y un mínimo durante el día. En EC tanto los máximos estacionales como el anual se dan entre las 15:00 h y las 16:00 h y los mínimos entre las 5:00 h y las 6:00 h. En RB no se puede establecer con precisión las horas a las que se presentan los máximos de TSM, debido a que hay un hueco de información entre las 14 h y las 16:30 h, aunque con la interpolación efectuada se observa un comportamiento similar a EC; sin embargo, los valores mínimos están desfasados entre 30 min y 2 horas respecto a EC, excepto en invierno en el que en ambos la TSM más baja se presenta a las 7:00h. La tendencia general de las curvas en ambos sitios es similar, tanto en los patrones estacionales como en el anual, pero en EC durante la primavera y verano hay un cambio muy abrupto de temperaturas a lo largo del día y se ve como entre las 9:00 h y las 00:00 h los valores en las dos estaciones son similares a los de RB, sitio que en promedio es ~ 2 °C más cálido; este comportamiento no domina en la tendencia anual, donde se observan las curvas claramente diferenciadas entre los dos sitios.

Los ciclos anuales de TSM de cada sitio de cultivo fueron obtenidos de las series diarias RAF y MUR y se muestran en las Figuras 15 (EC) y 16 (RB). Para ambas zonas se observa que de mediados de febrero hasta septiembre los valores promedio del ciclo RAF son más cálidos que los del ciclo MUR y en el resto del año este comportamiento se invierte (Figuras 15A y 16A). Los ciclos de estas series muestran correlaciones significativas ($P < 0.001$) en ambos cuerpos de agua ($F_{1, 364} = 638.9$ EC, Figura 16B; $F_{1, 364} = 1,112$ RB, Figura 17B). En EC el rango de variación entre las diferencias de ambas series es de -8.1 °C, con valores entre -3.4 °C y 4.5 °C (Figura 15C) y un poco menor en RB donde es de 6 °C, entre -3.1 y 2.9 °C (Figura 16C). Para EC su mayor porcentaje de variación en valores absolutos es > 2 °C con el 50.4% y < 1 °C en el 22.7% de los casos (Figura 15D). En el caso de RB la variación en valores absolutos > 2 °C solo en el 28.8% de la serie y < 1 °C en el 29.6% (Figura 16D).

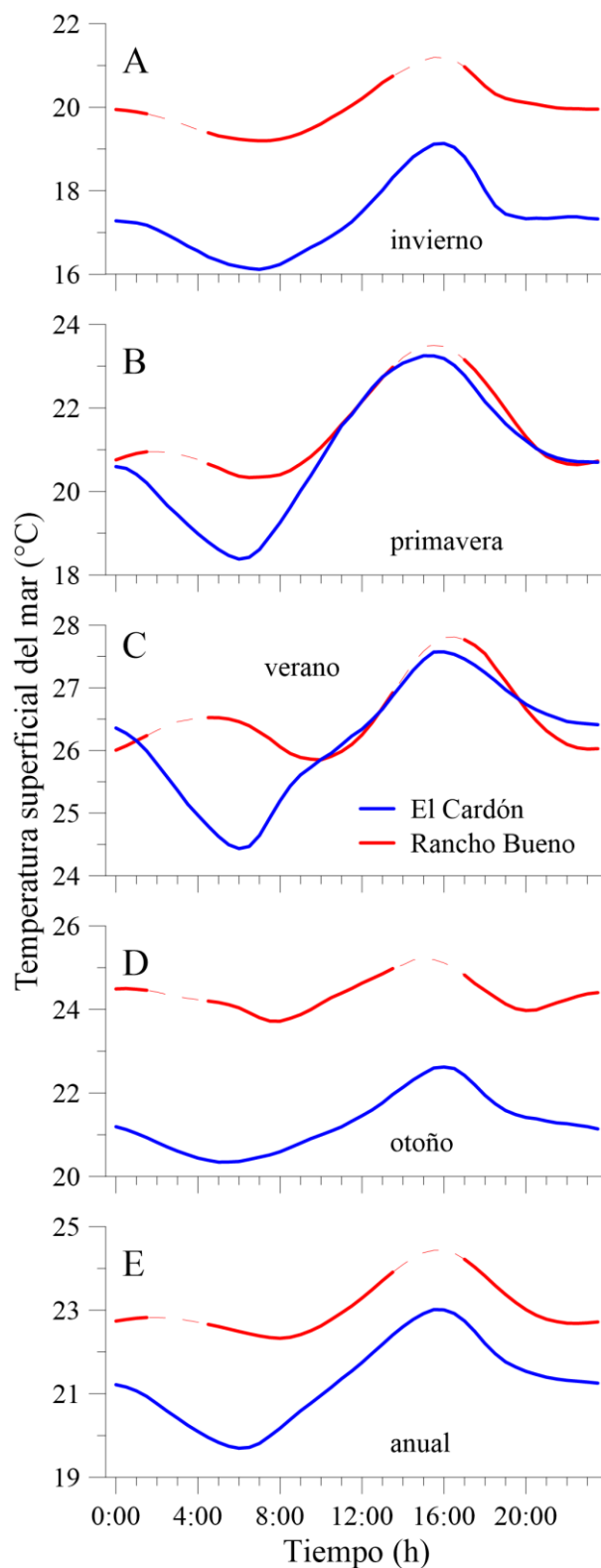


Figura 14. Ciclos circadianos de temperatura superficial del mar para El Cardón y Rancho Bueno en invierno (A), primavera (B), verano (C), otoño (D) y anual (E). Las curvas son derivadas a partir de los promedios de los RAF cada 30 min; en el caso de Rancho Bueno la parte punteada es la interpolación durante los lapsos en que se extrajo la información de temperaturas.

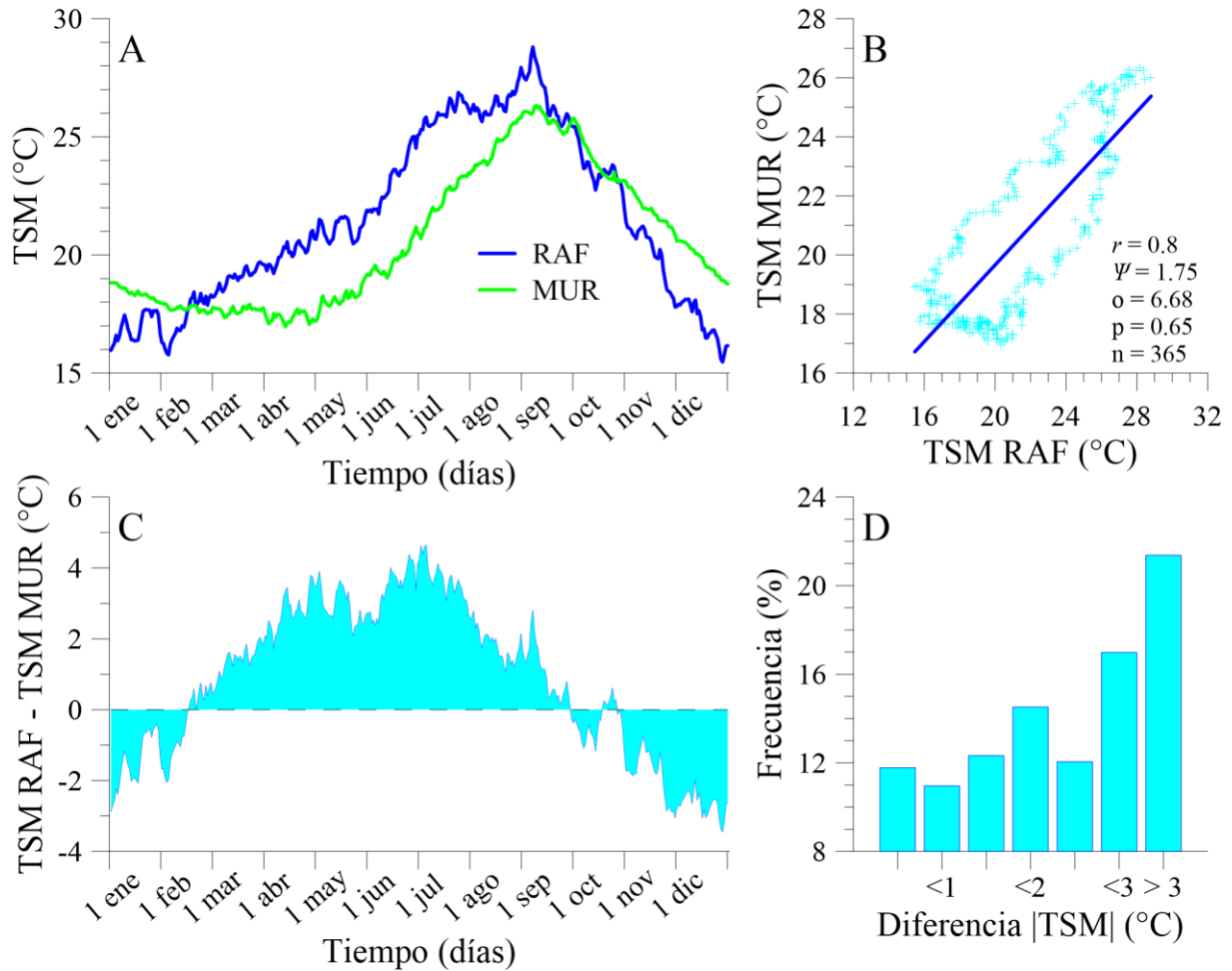


Figura 15. Ciclo anual de temperatura superficial del mar (TSM) en El Cardón considerando los promedios de los días calendario para las series RAF y MUR (A). La correlación entre estas series (B) es significativa ($F_{1, 364} = 638.9$; $P < 0.001$); se anota, el coeficiente de correlación de Pearson (r), la raíz media del error cuadrado (ψ), la ordenada al origen (o), la pendiente y el número de datos (n). Se dibujan las diferencias entre las series para los mismos días (C) y la frecuencia de esas diferencias en valores absolutos (D).

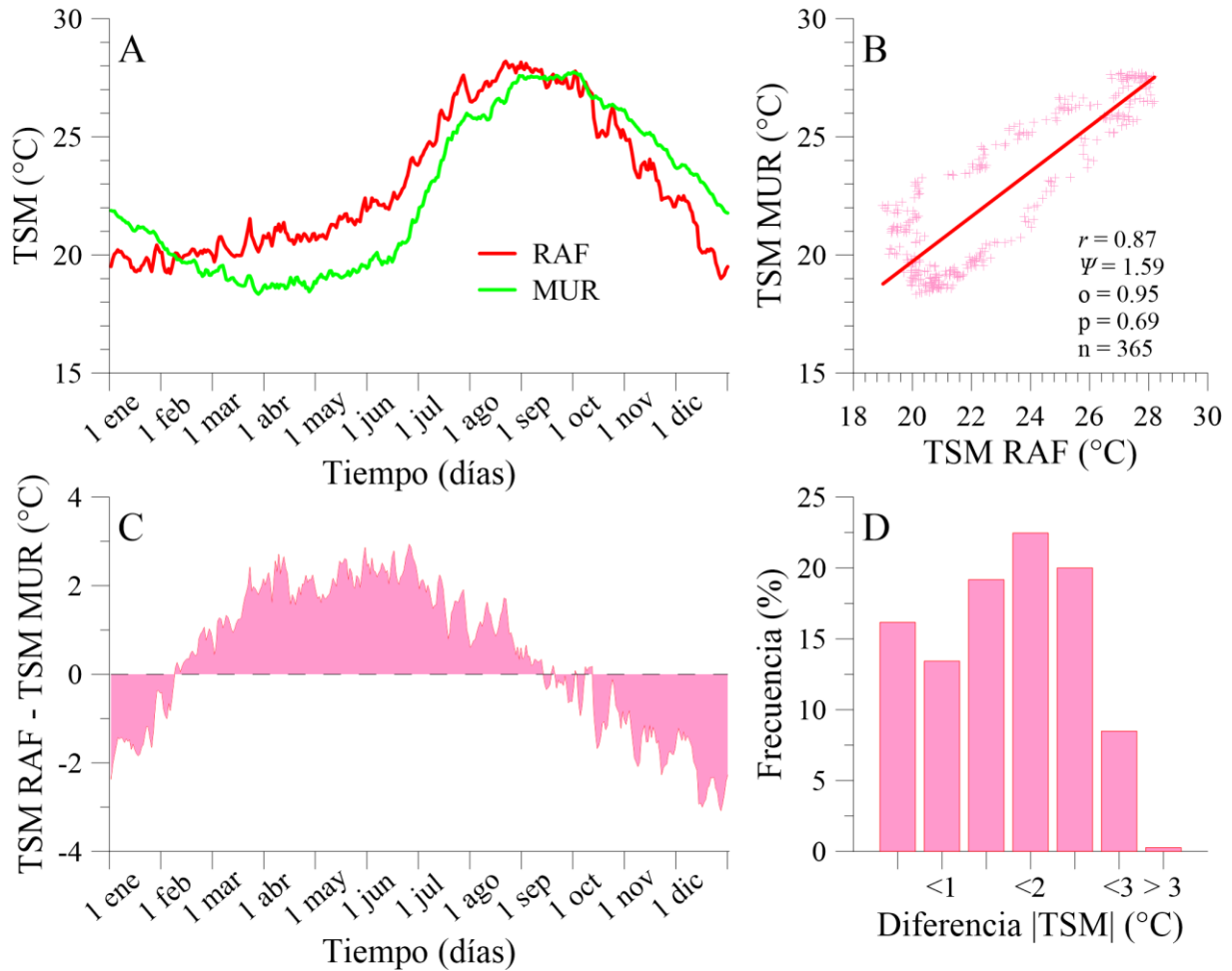


Figura 16. Ciclo anual de temperatura superficial del mar (TSM) en Rancho Bueno considerando los promedios de los días calendario para las series RAF y MUR (A). La correlación entre estas series (B) es significativa ($F_{1, 364} = 1,112$; $P < 0.001$); se anota, el coeficiente de correlación de Pearson (r), la raíz media del error cuadrado (Ψ), la ordenada al origen (o), la pendiente y el número de datos (n). Se dibujan las diferencias entre las series para los mismos días (C) y la frecuencia de esas diferencias en valores absolutos (D).

La Figura 17 muestra por sitio de cultivo los valores de anomalías de TSM obtenidos a partir de las series diarias RAF y MUR y mensuales OI y ERSST. Nótese que estas dos últimas, solo fueron dibujadas para el periodo 2000 – 2016, aunque para obtenerlas se usaron todos los valores de TSM considerados en las series completas (Tabla 2; Figura 6). Tanto para EC (Figura 17A) como para RB (Figura 17B) las series están estandarizadas al promedio de su día o mes calendario, según sea el caso. Se observa que los valores de anomalía OI y MUR asociados a los dos cuerpos de agua varían entre los años 2000 a 2013 casi en una sucesión estacional normal; con pocos y aislados registros por debajo de $-1\text{ }^{\circ}\text{C}$ o por arriba de $1\text{ }^{\circ}\text{C}$, salvo por un breve periodo entre julio del 2010 y marzo del 2011 en que hay un enfriamiento, incluso el valor OI de EC de octubre del 2010 estuvo cercano a los $-3\text{ }^{\circ}\text{C}$. Sin embargo, las anomalías de ambas fuentes de información a partir de marzo del 2014 y prácticamente hasta agosto del 2016 se mantuvieron por arriba de $1\text{ }^{\circ}\text{C}$, excepto los ERSST de EC que decrecieron abruptamente desde enero del 2016. Las tendencias descritas por la serie de anomalías OI y ERSST también son observadas en las series de anomalías MUR y RAF aunque su variabilidad es marcadamente más amplia. Es notable que entre los años 2014 y 2015 los valores de anomalías de los MUR en EC son positivos en el 94.9% de los días y el 91.6% en RB; respectivamente los días con anomalías $> 1\text{ }^{\circ}\text{C}$ representan el 71 % y 64.9%, $> 2\text{ }^{\circ}\text{C}$ el 37.5° y 31.8 y $> 3\text{ }^{\circ}\text{C}$ el 9.3% y 9.5%. Algo similar se observa con los RAF, aunque para ese lapso el 11.5% y el 17.5% de los días no tienen registro en EC y RB, respectivamente; observándose en ese orden días con anomalías positivas el 88.5% y 82.9% de los días, anomalías $> 1\text{ }^{\circ}\text{C}$ en el 68.7% y 63.8 %, $> 2\text{ }^{\circ}\text{C}$ en el 45.3% y 37.8%° y $> 3\text{ }^{\circ}\text{C}$ en el 11.5% y 17.3%. También en las series RAF se aprecian otros eventos de calentamiento o enfriamiento más intensos, pero más breves, como 2008 en EC.

7.1.2.5. Cambios de temperatura superficial del mar en periodos sucesivos

Una de las consideraciones importantes respecto a las comparaciones entre las series RAF y las BDG es saber si estas últimas reflejan bien las condiciones térmicas de la ZC; en principio, porque los cuerpos de agua con registros continuos de TSM son escasos en nuestra región y hasta cierto punto se puede establecer que tan bien caracterizados pudieran estar al utilizar solo información global. Adicional a la variabilidad visualizada en los resultados anteriores, es

necesario contabilizar condiciones térmicas captadas en los registros *in situ* que por su origen, precisión y periodicidad no pueden ser observadas por las demás fuentes de información.

En ese sentido se estableció que observar las diferencias de temperatura durante periodos sucesivos puede dar información relevante, tanto en las escalas que solo contemplan los RAF como en aquellas que se pueden comparar con las BDG (Figura 18). De los RAF se obtuvo la variación de TSM cada 30 min en EC (Figura 18A) y RB (Figura 18B). No hay en ambos sitios cambio en ~20% de los casos y ~60% varían ≤ 0.5 °C. También, solo con los RAF se puede establecer la variación dentro de un día (24 h), la cual se muestra para EC en la Figura 18C y para RB en la Figura 18D; la mayor variación se da en rangos < 6 °C (63.5% EC y 67.8% RB), aunque hay una gran cantidad de días que varían en un rango > 9 °C, sobre todo en EC (22.4% contra 12% en RB).

Los cambios de temperatura día a día fueron derivados de los datos RAF y MUR y los resultados obtenidos a partir de estas dos fuentes de información muestran efectos disimiles respecto a la variación térmica (Figuras 19E y 18F). Utilizando los MUR se obtiene que el 99.9% de la variación día a día es < 3 °C en ambas zonas, incluso es < 1 °C en el 95.6% en EC y 96.2% en RB (estos dos últimos porcentajes no se pueden derivar de la Figura); de manera opuesta los RAF muestran variaciones día a día > 3 °C en el 88.2% de los casos en EC y en el 74.6% en RB, incluso muestran variación > 12 °C 14.6% y 6.8% de los datos, respectivamente; la comparación entre las series mediante una prueba U arroja diferencias significativas ($P < 0.001$) en ambos sitios de cultivo (EC $U = 13,464$ y RB $U = 68,091.5$).

Del mismo modo, los datos RAF y MUR fueron utilizados para observar cuales son los rangos de variación dentro de cada mes (Figuras 18G y 18H) y tal como en el caso anterior (variaciones día a día) la comparación mediante una prueba U señala diferencias estadísticamente significativas en ambos sitios de cultivo (EC $U = 7$, $P < 0.001$ y RB $U = 320$, $P < 0.001$). Su visualización mediante frecuencias indica condiciones térmicas casi opuestas entre estas fuentes de información. Por un lado, la variación < 6 °C observada con los MUR en EC es de 99.4% dentro de los meses y en RB de 95.4% (con variaciones < 3 °C en el 54.3% y 57.1% de los meses, respectivamente). Por el otro, con los RAF la variación dentro de los meses

es $> 6\text{ }^{\circ}\text{C}$ en el 99.2% de los casos para EC y 91.4% para RB, incluso $> 12\text{ }^{\circ}\text{C}$ en el 58.2 % y 40.5% de los meses, respectivamente.

La variación de TSM entre meses fue evaluada con las cuatro bases de datos (Figura 18I y 18J). También en este caso las variaciones más abruptas se observan con los RAF, mostrando diferencias $> 9\text{ }^{\circ}\text{C}$ en el 94% de los casos en EC y 78.4% en RB, incluso sus mayores porcentajes de cambio son $> 15\text{ }^{\circ}\text{C}$ en ambos sitios (56.4% y 38.2%, respectivamente). Mientras que los MUR marcan variaciones $> 3\text{ }^{\circ}\text{C}$ y $\leq 9\text{ }^{\circ}\text{C}$ en el 82.8% para EC y en el 83.9% para RB. Por su parte los OI y los ERSST muestran que las series asociadas a EC y RB cambian $\leq 3\text{ }^{\circ}\text{C}$ en más del 95% de las ocasiones. Estas series fueron sometidas a un análisis de K-W por sitio de cultivo, arrojando diferencias significativas ($P < 0.001$) para ambos (EC $\chi^2 = 531.5$ y RB $\chi^2 = 504.9$); también en ambos sitios, la prueba de comparaciones múltiples de Dunn señala semejanzas únicamente entre las series OI y ERSST (EC $D = 24.7$, $P = 0.217$; y RB $D = 24.39$, $P = 0.212$).

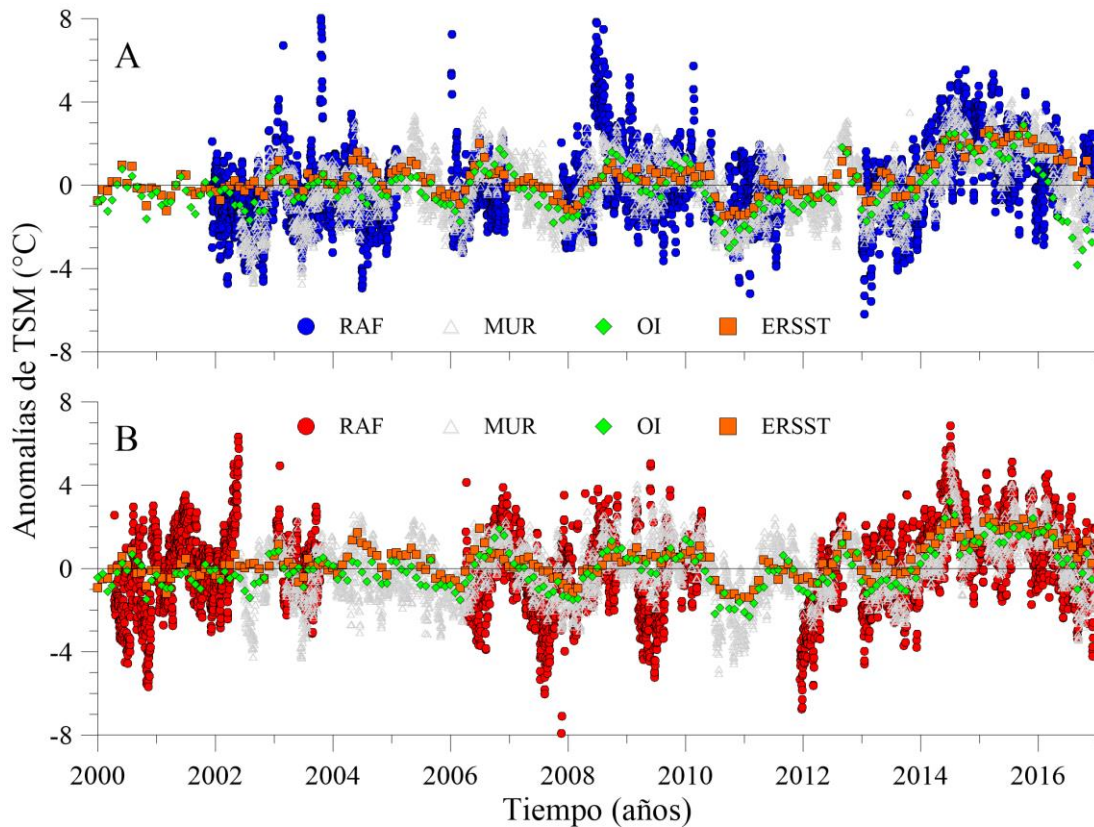


Figura 17. Anomalías estandarizadas por día calendario para las series RAF y MUR y por mes para las series OI y ERSST en El Cardón (A) y Rancho Bueno (B).

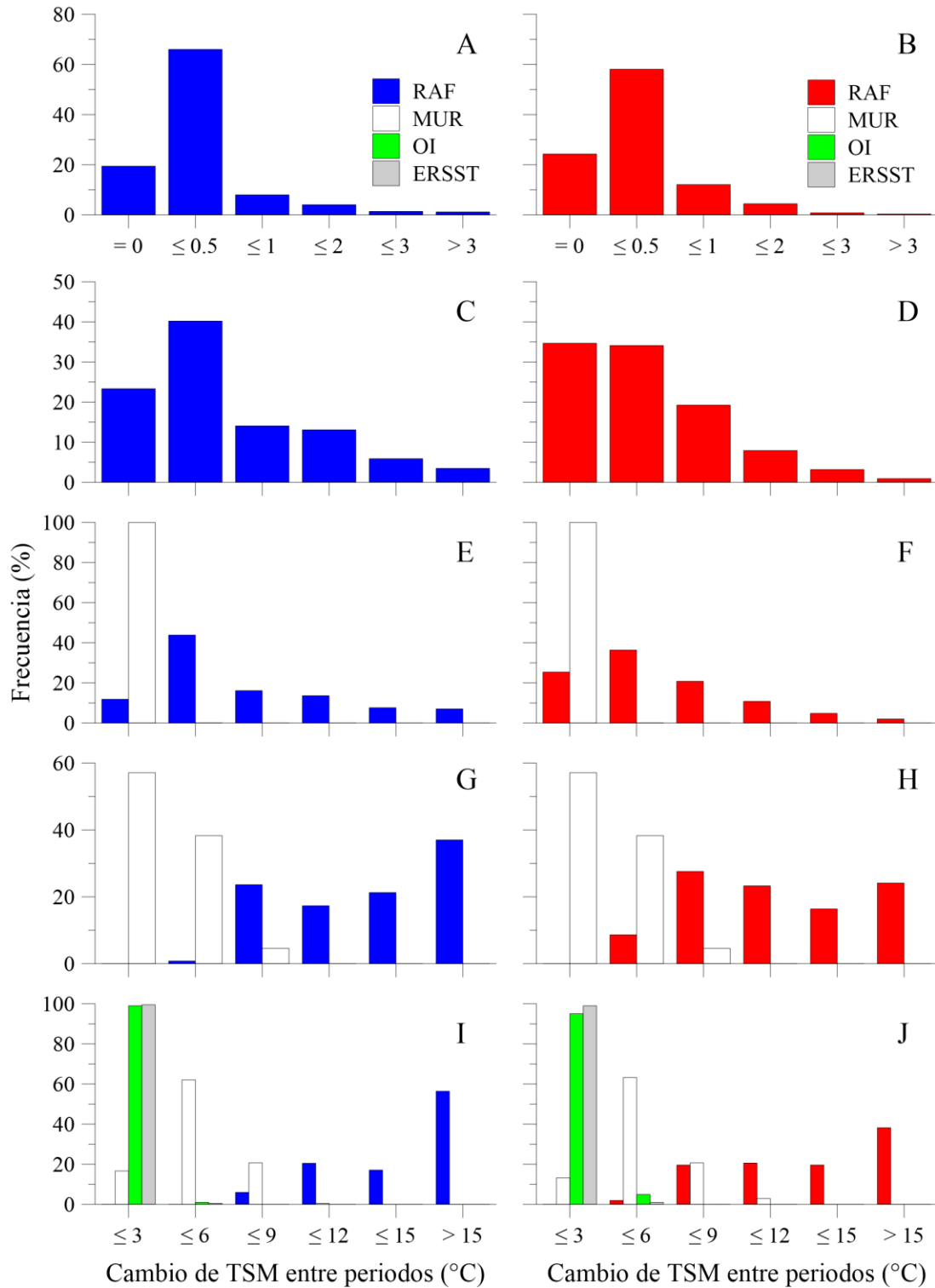


Figura 18. Frecuencias de cambio de temperatura superficial del mar (TSM) entre periodos equivalentes y sucesivos. Del lado izquierdo se observa la información relativa a El Cardón y en el derecho la de Rancho Bueno. Se comparan los cambios cada 30 min (A y B), dentro del día (C y D), entre días (E y F), dentro del mes (G y H) y entre meses (I y J). Nótese que las escala del eje X en los páneces A y B es diferente a la del resto.

7.2. Variación térmica de eventos extremos

Como se mencionó en la Metodología (apartado 6.3.2.), es necesario estudiar señales térmicas extremas, que de forma más apropiada permiten inferir el grado de estrés al que están sometidos los organismos en su medio natural. En ese sentido se cuantifico el número de registros y la duración de los eventos térmicos en la parte cálida de la distribución superior y también los rangos de variación térmica diaria (sobre días calendario) y estacionales. En la Figura 19 se muestra el número, frecuencia (en porcentaje) y duración de los eventos térmicos $\geq 30\text{ }^{\circ}\text{C}$ y $\geq 35\text{ }^{\circ}\text{C}$ que se compilaron en los RAF de cada sitio de cultivo. Se observa que en RB se registran más eventos que en EC, tanto $\geq 30\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Figura 19A) como $\geq 35\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Figura 19B). En los 2 sitios se registra un pequeño porcentaje de eventos $\geq 30\text{ }^{\circ}\text{C}$ que duran más de 48 h, 0.8% EC y 0.4% RB; estos se presentaron siempre en el verano, en EC dos en agosto del 2008 [60.5 h y 58.5 h de duración; con promedio de TSM $32.7\text{ }^{\circ}\text{C} \pm (1.7)$ y $31.8\text{ }^{\circ}\text{C} (\pm 1.1)$, respectivamente] y dos en agosto del 2014 [67 h y 63.5; $31.7\text{ }^{\circ}\text{C} \pm (0.85)$ y $31.1\text{ }^{\circ}\text{C} (\pm 0.6)$, respectivamente] y en RB dos en agosto del 2014 [138 h y 72.5 h; $31.7\text{ }^{\circ}\text{C} (\pm 0.9)$ y $31.6\text{ }^{\circ}\text{C} (\pm 0.7)$, respectivamente] y uno en septiembre del 2015 [70 h; $31.5\text{ }^{\circ}\text{C} (\pm 0.8)$]. En cada sitio más del 95% de los eventos $\geq 35\text{ }^{\circ}\text{C}$ duraron ≤ 6 h y ninguno duro > 12 h.

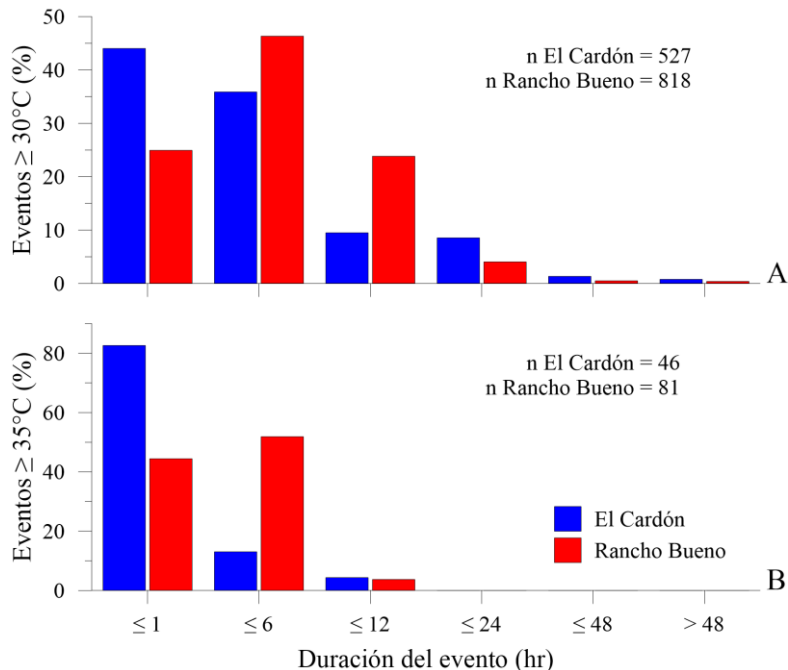


Figura 19. Duración de eventos extremos cálidos contenidos en los RAF para El Cardón y Rancho Bueno; eventos $\geq 30\text{ }^{\circ}\text{C}$ (A) y $\geq 35\text{ }^{\circ}\text{C}$ (B).

Considerando el total de RAF indicados en la Tabla 2, las temperaturas fueron $\geq 30\text{ }^{\circ}\text{C}$ en el 2.5% para EC y 4.6% para RB. La distribución de estos registros térmicos a lo largo del tiempo se muestra en la Figura 20. En EC estos se presentaron más en el 2008, después en el 2014 y con un pequeño pico en el 2003 (Figura 20A). En RB también el 2008 tiene una gran cantidad de temperaturas que rebasan este umbral, pero la mayor parte de los registros se observan en el 2014, particularmente en el mes de agosto (1,156 registros); en este sitio casi en todos los veranos de los años donde se tomaron lecturas hay una alta frecuencia de temperaturas $\geq 30\text{ }^{\circ}\text{C}$.

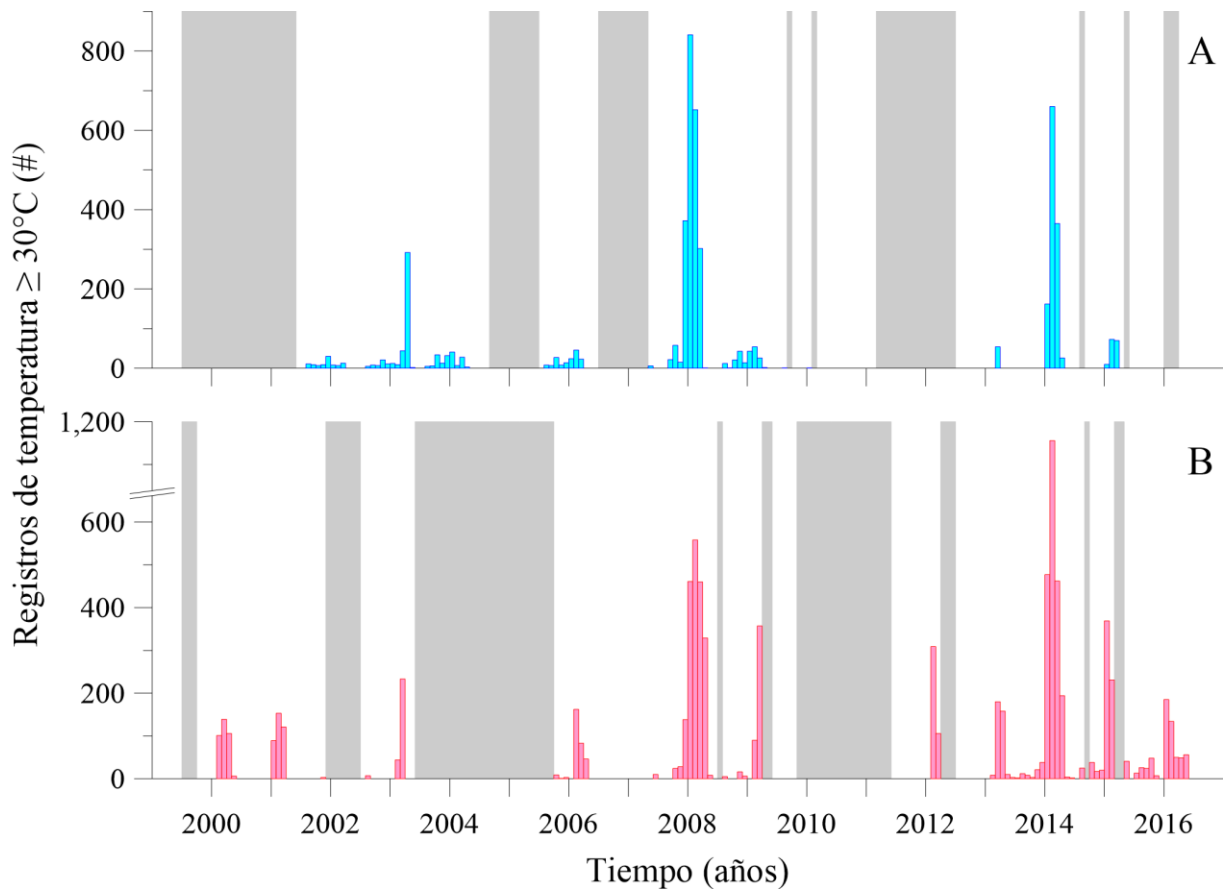


Figura 20. Frecuencias de eventos mayores a $30\text{ }^{\circ}\text{C}$ a lo largo del tiempo en El Cardón (A) y Rancho Bueno (B). Cada barra indica el registro por mes, de acuerdo con la información contenida en los RAF; las áreas grises indican ausencia de información en los registros.

Los RAF que tienen temperaturas ≥ 35 °C son pocos, en EC solo fueron el 0.06 %, mientras que en RB el 0.17%. En la Figura 21 se observan la distribución de estos registros térmicos a lo largo del periodo donde los RAF fueron tomados. Tanto en EC (Figura 21A) como en RB (Figura 21B) la mayor proporción de frecuencias de estas temperaturas ocurrieron en el 2008.

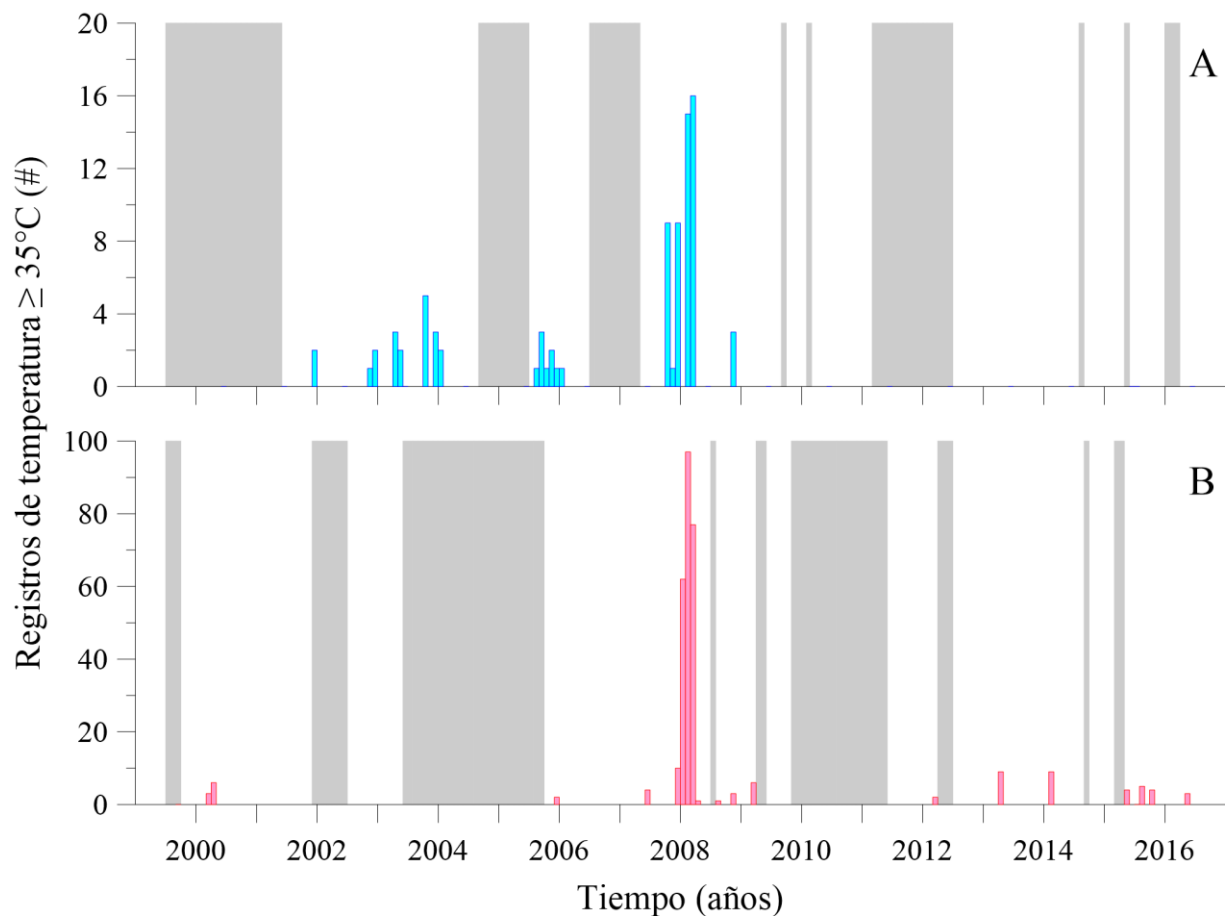


Figura 21. Frecuencias de eventos mayores a 30 °C a lo largo del tiempo en El Cardón (A) y Rancho Bueno (B). Cada barra indica el registro por mes de acuerdo con la información contenida en los RAF; las áreas grises indican ausencia de información en los registros.

De acuerdo con las pruebas de K-W existe una variación estacional significativa ($P < 0.001$) en los rangos diarios de temperatura de ambos sitios de cultivo (EC $\chi^2 = 531.5$ y RB $\chi^2 = 531.6$). Las pruebas de comparaciones múltiples de Dunn son significativas en todos los casos, por lo cual los rangos de cada estación son diferentes (Tabla 4). Tanto en EC como en RB la

primavera es la estación con la mayor amplitud térmica por día y la mínima se presenta en otoño para EC y en invierno para RB.

Tabla 4. Pruebas Dunn para comparaciones múltiples pareadas (*D*), aplicado a los rangos diarios de temperatura por estaciones del año a partir de los RAF de El Cardón y Rancho Bueno.

Comparaciones	El Cardón		Rancho Bueno	
	<i>D</i>	<i>P</i>	<i>D</i>	<i>P</i>
Otoño - Invierno	361.22	< 0.001	-322.77	< 0.001
Otoño - Verano	-547.68	< 0.001	-814.43	< 0.001
Otoño - Primavera	-1,137.89	< 0.001	-1,025.46	< 0.001
Invierno - Verano	-186.47	< 0.001	-491.66	< 0.001
Invierno - Primavera	-776.67	< 0.001	-702.69	< 0.001
Verano - Primavera	590.20	< 0.001	211.03	< 0.001

En la Figura 23 se muestran los máximos y mínimos promedio por día calendario (su diferencia debe considerarse como la amplitud diaria promedio) y los valores máximos y mínimos registrados en un día calendario (su diferencia es la amplitud diaria extrema). Estas series en general siguen la tendencia del ciclo promedio, sobre todo las de los máximos y mínimos promedio. Durante el ciclo anual, los máximos promedio de EC están solo algunos días de septiembre por arriba de 30 °C y prácticamente siempre se encuentran por arriba de 19°C, salvo en algunos días de enero y diciembre en que los valores son un poco más bajos (Figura 23A). Por su parte en RB incluso los máximos promedio rebasan los 30°C durante buena parte de agosto, todo septiembre y algunos días de octubre, mientras que el umbral de los 19 °C es sobrepasado todos los días del ciclo en al menos 1.7 °C (Figura 23B). En EC hay 31 días en que los máximos absolutos sobrepasaron los 35 °C, estos ocurrieron principalmente en los meses de primavera; mientras que en RB fueron 68 días donde se observa esa condición, principalmente en los meses de verano.

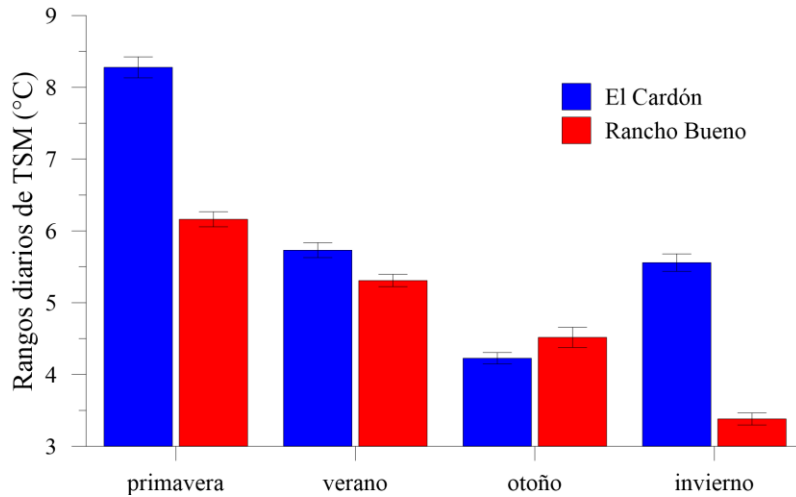


Figura 22. Rangos de variación diaria promedio (\pm error estandar) de los RAF segregados por estación del año en ambos sitios de cultivo.

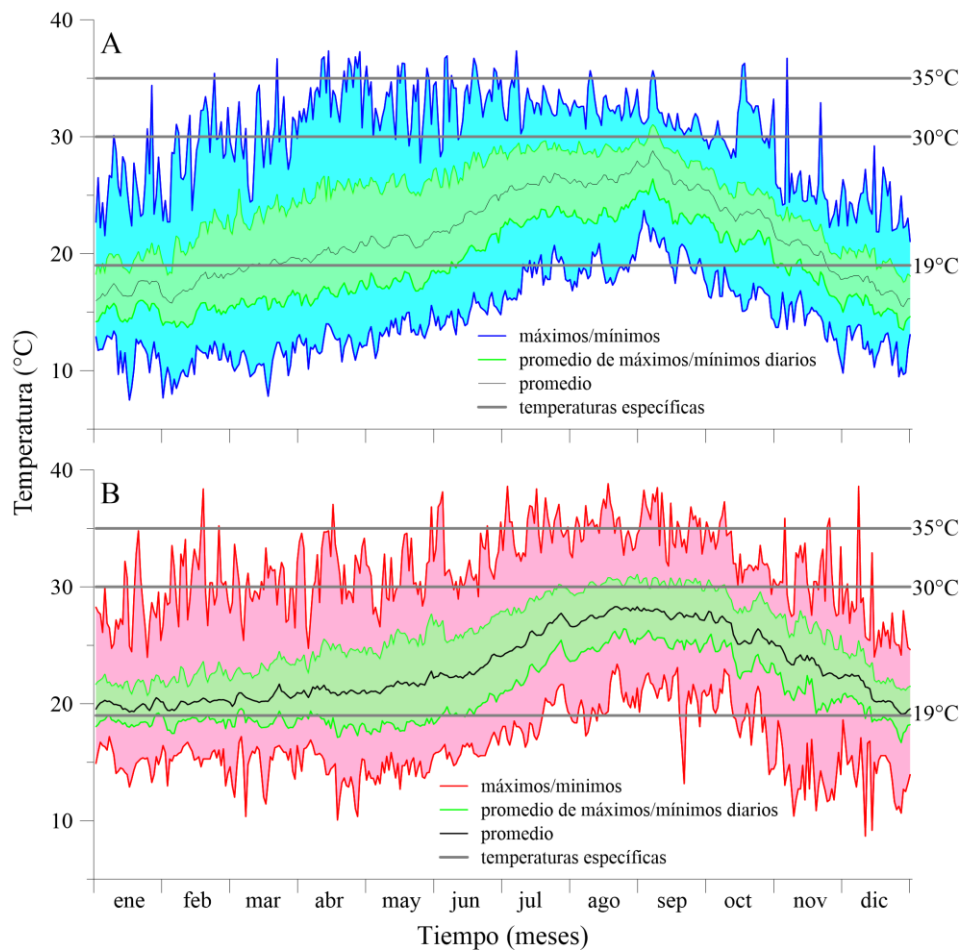


Figura 23. Ciclo anual de rangos diarios promedio y rangos diarios extremos de temperatura para El Cardón (A) y Rancho Bueno (B). El ciclo promedio anual se añaden como referencia, al igual que las líneas para las temperaturas de 19 °C, 30 °C y 35 °C.

7.3. Temperatura y tiempo letal medio superior

De acuerdo al protocolo de experimentación para determinar las TL50 y los tL50 se usaron tres réplicas de 10 organismos por cada línea genética cultivada en cada sitio de cultivo; en la Tabla 5 se observan las longitudes y los pesos promedio (\pm desviación estándar) de estos organismos (en cada celda $n = 30$). Después de cambiarlos de su temperatura de aclimatación (24 °C) a taras con temperaturas de 30 °C, 35 °C, 40 °C y 45°C se observó a las 24 h, 32 h, 48 h, 64 h, 72 h y 96 h la supervivencia por línea genética y sitio de cultivo; esta fue medida como la proporción del número de ejemplares muertos sobre los vivos en las tres réplicas; con esta información se construyeron los MLG.

Tabla 5. Longitudes y pesos promedio (\pm desviación estándar) de los de los organismos utilizados para determinar temperaturas y tiempos letales medios en su límite superior, considerando las temperaturas de experimentación (Temperatura) y líneas genéticas (Línea) A (IA), B (IB), C (IC) y D (ID). Los valores son derivados de las medidas tomados en 30 organismos.

Temperatura	Línea	El Cardón		Rancho Bueno	
		Largo (mm)	Peso (g)	Largo (mm)	Peso (g)
30 °C	IA	59.7 (\pm 6.2)	26.1 (\pm 5.2)	43.9 (\pm 9.1)	10.4 (\pm 5.5)
	IB	54.1 (\pm 6.8)	20.0 (\pm 4.3)	44.2 (\pm 7.8)	12.1 (\pm 5.2)
	IC	53.3 (\pm 4.6)	21.1 (\pm 4.7)	52.4 (\pm 11.9)	14.4 (\pm 4.6)
	ID	56.7 (\pm 5.9)	28.4 (\pm 4.1)	49.8 (\pm 9.7)	14.8 (\pm 7.0)
35 °C	IA	56.6 (\pm 6.3)	27.4 (\pm 7.0)	49.0 (\pm 9.7)	14.9 (\pm 4.8)
	IB	59.0 (\pm 8.1)	27.0 (\pm 6.8)	42.5 (\pm 5.1)	11.8 (\pm 2.4)
	IC	53.3 (\pm 5.1)	21.4 (\pm 4.1)	44.3 (\pm 8.9)	12.1 (\pm 5.9)
	ID	58.7 (\pm 4.7)	25.0 (\pm 3.4)	48.3 (\pm 11.3)	12.6 (\pm 5.9)
40 °C	IA	58.4 (\pm 6.3)	28.8 (\pm 4.5)	43.7 (\pm 4.8)	11.6 (\pm 3.3)
	IB	53.3 (\pm 7.5)	19.4 (\pm 4.1)	45.3 (\pm 8.2)	12.2 (\pm 4.2)
	IC	57.0 (\pm 4.0)	22.6 (\pm 3.7)	39.8 (\pm 8.6)	10.9 (\pm 4.8)
	ID	60.0 (\pm 5.7)	27.7 (\pm 4.6)	43.0 (\pm 4.3)	10.0 (\pm 3.7)
45 °C	IA	58.5 (\pm 5.6)	28.5 (\pm 6.6)	45.4 (\pm 7.7)	12.9 (\pm 6.2)
	IB	55.9 (\pm 9.4)	22.8 (\pm 6.9)	40.6 (\pm 7.0)	10.4 (\pm 3.0)
	IC	53.5 (\pm 4.6)	21.7 (\pm 3.8)	45.4 (\pm 12.2)	14.3 (\pm 5.9)
	ID	59.3 (\pm 5.8)	27.1 (\pm 3.8)	43.5 (\pm 4.6)	10.4 (\pm 3.8)

Tanto para EC como para RB los valores de AIC señalan como mejores modelos a los que utilizaron una función identidad logit, por ello los modelos que fueron construidos con funciones identidad probit no se contemplaron para la descripción de los resultados de TL50S

y tL50S; AIC modelo logit EC = 580.2 y AIC modelo probit EC = 615.1; AIC modelo logit RB = 567.4 y AIC modelo probit RB = 582.4.

En el caso de EC las funciones utilizadas por línea genética fueron las siguientes:

$$IA = 57.54 + (-0.15)t + (-1.25)T$$

$$IB = 57.54 + (-0.15)t + (-1.25)T + 14.64 + (-0.09)t + (-0.3)T$$

$$IC = 57.54 + (-0.15)t + (-1.25)T + (-2.09) + 0.0001t + 0.05T$$

$$ID = 57.54 + (-0.15)t + (-1.25)T + 17.69 + (-0.08)t + (-0.39)T$$

donde t = tiempo y T = temperatura.

La devianza del modelo nulo fue 5,729.3 (335 gl) y la devianza residual del modelo utilizado fue 456.1 (324 gl), entonces se asume que para este sitio el modelo construido describe, bajo las condiciones experimentales consideradas, la supervivencia de *M. gigas* con una precisión del 92%.

En el caso de RB las funciones utilizadas por línea genética fueron las siguientes:

$$IA = 169.51 + (-0.39)t + (-3.73)T$$

$$IB = 169.51 + (-0.39)t + (-3.73)T + (-87.48) + 0.2t + 1.92T$$

$$IC = 169.51 + (-0.39)t + (-3.73)T + (-34.01) + 0.08t + 0.76T$$

$$ID = 169.51 + (-0.39)t + (-3.73)T + (-95.85) + 0.22t + 2.1T$$

En este caso la devianza del modelo nulo fue 5,861.2 (335 gl) y la del modelo utilizado fue 507.8 (324 gl), por lo que se asume que el modelo construido describe, bajo las condiciones experimentales consideradas, la supervivencia de *M. gigas* con una precisión del 91.3%.

En la Figura 24 se observan los ajustes de los MLG para las TL50 en función de las horas de exposición (24 h, 48 h, 72 h y 96 h), donde claramente se aprecia una relación inversa entre ellas por cada sitio de cultivo y línea genética. En RB la TL50 a 96 h de exposición es ≥ 35.4 °C en las cuatro líneas genéticas (Figuras 24B, D, E y H), mientras que la más baja en EC se estima en 31.9 °C para la IB (Figura 24C) siendo ligeramente superior en la ID (Figura 24G) y ≥ 34.1 °C en las IA y IC (Figuras 24A y E).

También hay una relación inversa entre el tL50 y la temperatura de exposición (Figura 25). Experimentalmente no se presentó mortalidad en los organismos procedentes de RB a 30 °C y 35°C y tampoco de EC a 30 °C, mientras que para este último sitio el tL50 a 35°C más corto es de 75.4 h en la IB. Por línea genética los organismos de RB toleran más tiempo la temperatura de 40°C antes de llegar a su tL50, que se presentan entre 51.4 h y 54.4 h en RB (Figuras 25B, D, F y H) y entre 42.4 h y 49.6 h en EC (Figuras 25A, C, E, y G). Sin embargo, a 45 °C ese patrón se invierte y resultan más tolerantes los organismos de EC mostrando a esta temperatura tL50 entre 7.6 h y 9.3h (Figuras 25A, C, E, y G), mientras que en RB van de 3.3 h a 6.5 h (Figuras 25B, D, F y H).

7.4. Evaluación de las tasas fisiológicas y el potencial de crecimiento

En la Tabla 6 se anotan las medidas y pesos promedios de los 10 ejemplares que fueron utilizados por sitio, línea genética y condición experimental para el análisis del PDC.

Los andevas ART muestran diferencias significativas en los tres factores considerados y todas sus interacciones para las TI, TA, TR, TE y PDC y solo en la EA a línea genética es el único factor que no muestra diferencias significativas. En la Tabla 7 se observan los resultados de este análisis para los factores y las interacciones de dos factores; en cada caso los grupos diferentes derivados de las pruebas Bonferroni son indicados con distintas letras minúsculas.

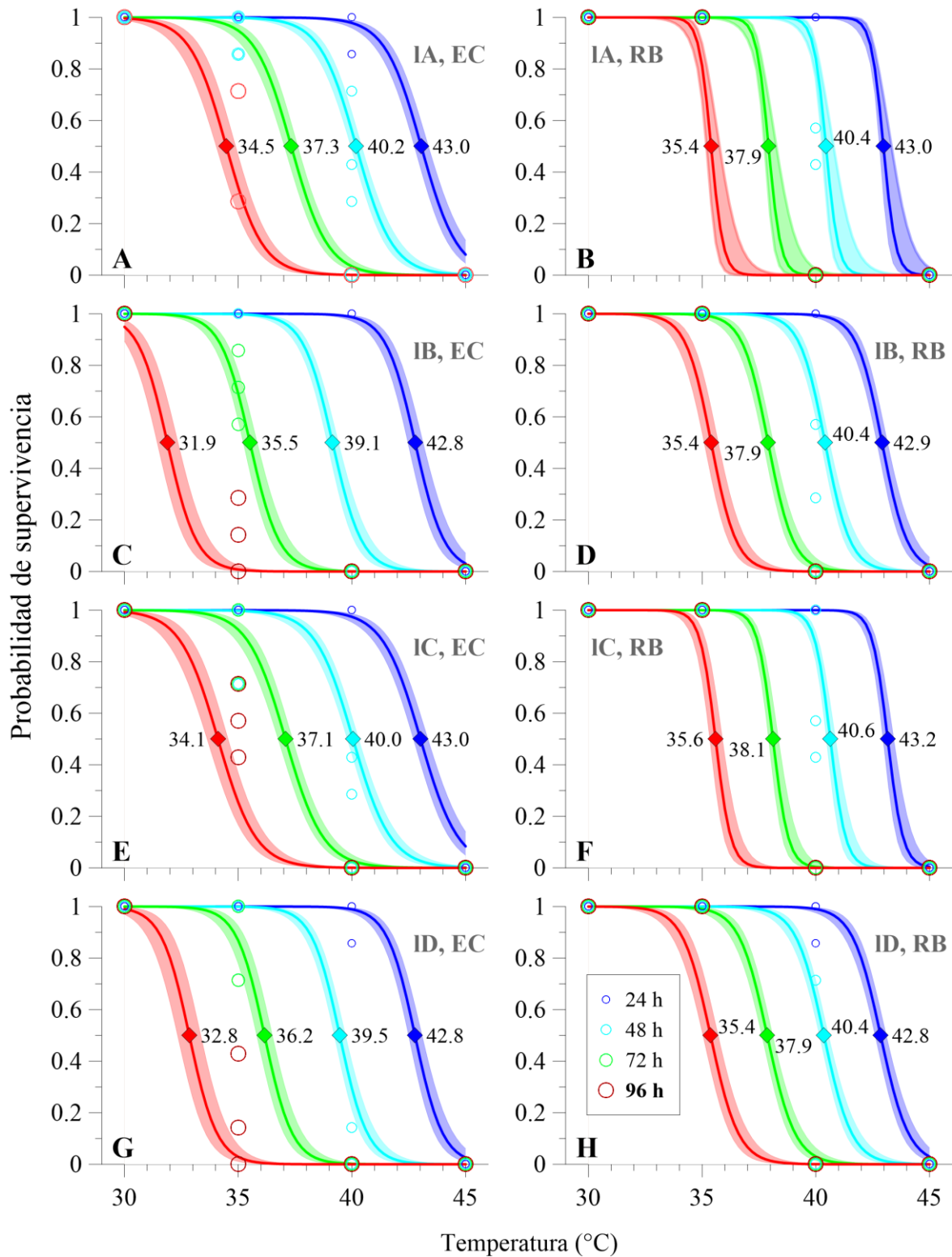


Figura 24. Temperatura letal media (TL50) a 24 h, 48 h, 72 h y 96 h para los organismos de las líneas genéticas A (IA), B (IB), C (IC) y D (ID) de El Cardón (EC) y Rancho Bueno (RB). Los círculos son los datos originales, las líneas curvas los ajustes de los MLG aplicados y las partes sombreadas delimitan sus intervalos de confianza; el color de ellos varía en función de las horas de exposición. Las TL50 se indican con los números asociados a las curvas.

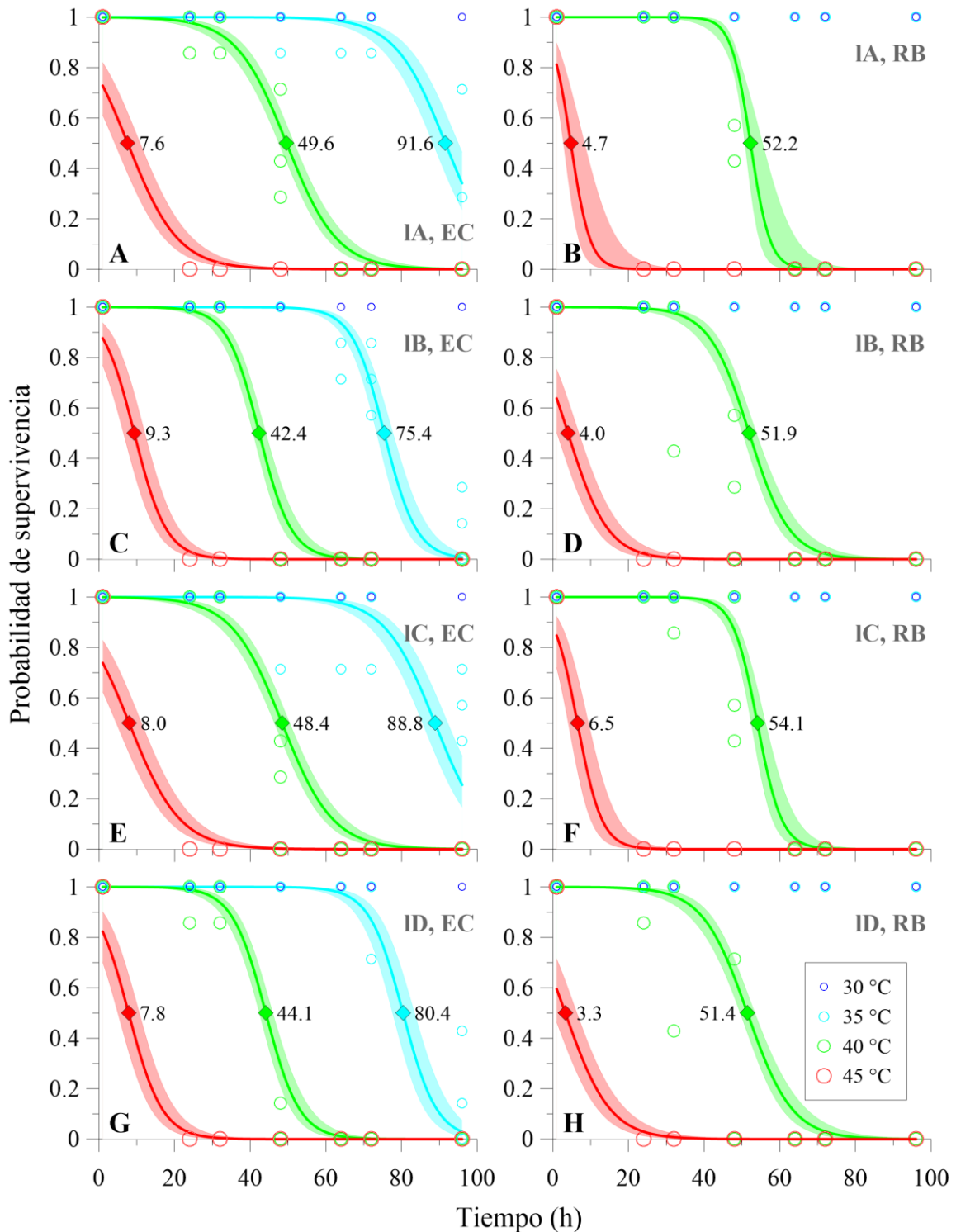


Figura 25. Tiempo letal medio (tL50) a 30 °C, 35 °C, 40 °C y 45 °C para los organismos de las líneas genéticas A (IA), B (IB), C (IC) y D (ID) de El Cardón (EC) y Rancho Bueno (RB). Los círculos son los datos originales, las líneas curvas los ajustes de los MLG aplicados y las partes sombreadas delimitan sus intervalos de confianza; el color de ellos varía en función de la temperatura de experimentación en los bioensayos. Los tL50 se indican con los números asociados a las curvas.

Los resultados de las interacciones de los tres factores de los andevas ART para cada indicador fisiológico se observan en la Figura 26; como en el caso de la Tabla 7, para cada uno, de acuerdo a las pruebas Bonferroni, se indican con distintas letras minúsculas los grupos diferentes; todos los andevas ART son significativos ($P = 0.001$) con estos valores de $F_{6, 216}$: TI = 11.6, EA = 6.24, TA = 13.0, TR = 24.9, TE = 56.7 y PDC = 66.1.

Tabla 6. Longitudes y pesos por sitio, línea genética y condición experimental de los organismos de *Magallana gigas* usados en el bioensayo de potencial de crecimiento. Los sitios son: El Cardón (EC) y Rancho Bueno (RB); las líneas genéticas son A (IA), B (IB), C (IC) y D (ID); y las condiciones experimentales son 24 °C en respuesta crónica (24RC), 30°C en respuesta aguda (30RA) y 30 °C en respuesta crónica (30RC). Los pesos húmedos y secos totales son en referencia al tejido blando. Los valores son derivados de las medidas tomados en 10 organismos.

Sitio	Línea genética	Condición experimental	Longitud (mm)	Peso total (g)	Peso húmedo total (g)	Peso seco total (g)
EC	IA	24RC	38.8 (±7.8)	9.3 (±3.2)	1.7 (±0.47)	0.10 (±0.03)
		30RA	54.0 (±4.3)	18.0 (±2.7)	1.8 (±0.39)	0.11 (±0.03)
		30RC	43.7 (±2.3)	9.6 (±1.9)	1.5 (±0.58)	0.10 (±0.02)
	IB	24RC	39.4 (±3.7)	9.4 (±2.6)	1.3 (±0.39)	0.13 (±0.04)
		30RA	51.6 (±4.6)	16.7 (±2.2)	1.7 (±0.50)	0.10 (±0.04)
		30RC	40.9 (±4.9)	10.0 (±0.8)	1.4 (±0.34)	0.11 (±0.05)
	IC	24RC	35.4 (±4.9)	8.9 (±2.7)	1.6 (±0.46)	0.12 (±0.05)
		30RA	57.9 (±6.4)	18.1 (±4.2)	1.9 (±0.54)	0.13 (±0.05)
		30RC	43.1 (±5.4)	10.2 (±1.9)	1.6 (±0.51)	0.12 (±0.09)
	ID	24RC	43.7 (±4.6)	10.2 (±2.0)	1.5 (±0.25)	0.11 (±0.05)
		30RA	54.9 (±10.)	19.0 (±5.1)	1.9 (±0.47)	0.08 (±0.03)
		30RC	42.4 (±4.7)	8.0 (±1.8)	1.1 (±0.56)	0.09 (±0.04)
RB	IA	24RC	58.9 (±7.1)	28.2 (±5.3)	4.4 (±0.82)	0.61 (±0.17)
		30RA	59.9 (±6.3)	30.4 (±5.4)	5.1 (±1.32)	0.38 (±0.18)
		30RC	55.8 (±4.6)	23.6 (±3.7)	4.5 (±0.84)	0.41 (±0.14)
	IB	24RC	51.9 (±3.5)	20.0 (±4.2)	3.4 (±0.54)	0.37 (±0.11)
		30RA	63.0 (±6.7)	28.4 (±5.1)	5.0 (±1.69)	0.58 (±0.18)
		30RC	51.4 (±5.8)	17.8 (±2.6)	3.4 (±0.59)	0.31 (±0.08)
	IC	24RC	57.7 (±4.9)	23.2 (±2.4)	4.0 (±0.93)	0.58 (±0.20)
		30RA	51.3 (±2.7)	18.8 (±3.7)	3.0 (±0.65)	0.27 (±0.13)
		30RC	54.4 (±4.3)	22.9 (±4.5)	4.4 (±0.86)	0.50 (±0.16)
	ID	24RC	58.0 (±4.3)	29.4 (±4.5)	4.5 (±1.05)	0.60 (±0.28)
		30RA	58.8 (±5.0)	26.5 (±4.7)	4.5 (±1.29)	0.35 (±0.16)
		30RC	58.5 (±7.1)	25.1 (±1.8)	4.8 (±0.73)	0.47 (±0.19)

Tabla 7. Pesos y valores promedio (\pm desviación estándar) de los indicadores fisiológicos para los organismos experimentales agrupados por factor (sitio, S; línea genética, LG; y condición experimental, CE) o interacción de dos factores (S - LG, S - CE y LG - CE). Los indicadores fisiológicos son las tasas de ingestión (TI), absorción (TA), respiración (TR) y excreción (TE), la eficiencia de absorción (EA) y el potencial de crecimiento (PDC). Los grupos son El Cardón (EC), Rancho Bueno (RB), líneas genéticas A (IA), B (IB), C (IC) y D (ID), 24 °C en respuesta crónica (24RC), 30°C en respuesta aguda (30RA) y 30 °C en respuesta crónica (30RC). En el primer renglón de cada factor o interacción se indica el número de organismos (n) por grupo y el valor de F para los indicadores fisiológicos de acuerdo al análisis de variancia de 3 factores no paramétrico ART, los cuales indican diferencias significativas ($P < 0.001$ sin indicador, $P < 0.01$ con * y $P < 0.05$ con **); la no significancia se indica con ns; de acuerdo a una prueba de Bonferroni por factor o interacción e indicador fisiológico las letras diferentes (colocadas después del paréntesis) indican distintos grupos.

Factores o interacciones	Grupos	Peso seco (g)	TI (#cel x 10 ⁸ g ⁻¹ h ⁻¹)	EA (%)	TA (#cel x 10 ⁸ g ⁻¹ h ⁻¹)	TR (ml O ₂ g ⁻¹ h ⁻¹)	TE (mg NH ₄ g ⁻¹ h ⁻¹)	PDC (J g ⁻¹ h ⁻¹)
S	-	n = 120	F _{1,216} = 2048.2	F _{1,216} = 200.3	F _{1,216} = 2056.6	F _{1,216} = 991.7	F _{1,216} = 352.6	F _{1,216} = 23.9
	EC	0.11 (± 0.05)	4.1 (± 3.0) a	87.1 (± 4.6) b	3.6 (± 2.6) a	11.7 (± 6.9) a	0.63 (± 0.45) a	-0.1 (± 25.1) a
	RB	0.46 (± 0.2)	1.2 (± 1.2) b	90.2 (± 3.8) a	1.1 (± 1.0) b	5.4 (± 2.7) b	0.33 (± 0.34) b	-3.6 (± 8.1) b
LG	-	n = 60	F _{3,216} = 109.9	F _{3,216} = 0.5 ns	F _{3,216} = 112.7	F _{3,216} = 25.3	F _{3,216} = 35.4	F _{3,216} = 229.4
	IA	0.29 (± 0.23)	2.9 (± 2.8) b	88.9 (± 4.3)	2.5 (± 2.4) b	8.7 (± 6.1) b	0.35 (± 0.27) c	-1.0 (± 19.4) b
	IB	0.27 (± 0.2)	2.3 (± 2.3) c	88.7 (± 4.1)	2.0 (± 1.9) c	8.0 (± 5.5) bc	0.48 (± 0.41) b	-2.9 (± 18.4) c
	IC	0.29 (± 0.23)	3.5 (± 3.1) a	88.6 (± 4.8)	3.1 (± 2.8) a	7.5 (± 5.7) c	0.51 (± 0.48) b	5.2 (± 19.6) a
	ID	0.29 (± 0.26)	2.0 (± 2.3) d	88.4 (± 4.7)	1.8 (± 2.0) d	10.0 (± 7.0) a	0.58 (± 0.48) a	-8.6 (± 14.9) d
CE	-	n = 80	F _{2,216} = 911.7	F _{2,216} = 41.1	F _{2,216} = 955.8	F _{2,216} = 265.8	F _{2,216} = 44.6	F _{2,216} = 1490.1
	24RC	0.33 (± 0.27)	4.1 (± 3.0) a	89.3 (± 4.6) a	3.6 (± 2.6) a	5.3 (± 3.8) c	0.38 (± 0.39) b	13.0 (± 12.9) a
	30RA	0.25 (± 0.2)	3.0 (± 2.6) b	89.5 (± 3.3) a	2.6 (± 2.3) b	9.0 (± 5.2) b	0.53 (± 0.46) a	-0.8 (± 17.1) b
	30RC	0.27 (± 0.2)	0.97 (± 0.97) c	87.1 (± 5.0) b	0.83 (± 0.81) c	11.3 (± 7.3) a	0.53 (± 0.42) a	-17.8 (± 11.1) c
S - LG	-	n = 30	F _{3,216} = 49.8	F _{3,216} = 6.7	F _{3,216} = 55.9	F _{3,216} = 4.9 *	F _{3,216} = 3.5 **	F _{3,216} = 59.7
	EC - IA	0.11 (± 0.03)	4.7 (± 2.9) a	86.8 (± 4.1) c	4.0 (± 2.6) a	12.3 (± 6.6) ab	0.46 (± 0.31) b	1.9 (± 26.5) b
	EC - IB	0.12 (± 0.05)	3.0 (± 2.6) b	86.9 (± 3.8) c	2.6 (± 2.2) b	10.6 (± 6.5) bc	0.65 (± 0.47) a	-4.8 (± 23.4) d
	EC - IC	0.13 (± 0.07)	5.5 (± 3.1) a	87.4 (± 5.1) c	4.9 (± 2.8) a	9.9 (± 6.6) c	0.61 (± 0.43) a	12.4 (± 25.3) a
	EC - ID	0.10 (± 0.05)	3.3 (± 2.7) b	87.3 (± 5.4) c	2.9 (± 2.3) b	14.2 (± 7.3) a	0.79 (± 0.53) a	-10.1 (± 20.4) e
	RB - IA	0.47 (± 0.19)	1.1 (± 0.9) c	90.9 (± 3.3) a	0.98 (± 0.82) d	5.1 (± 2.5) d	0.24 (± 0.18) d	-4.0 (± 6.8) c
	RB - IB	0.42 (± 0.17)	1.6 (± 1.7) d	90.6 (± 3.7) ab	1.5 (± 1.5) c	5.3 (± 2.1) d	0.30 (± 0.26) cd	-1.1 (± 11.7) b
	RB - IC	0.45 (± 0.21)	1.5 (± 1.1) d	89.7 (± 4.3) ab	1.3 (± 0.95) c	5.2 (± 3.3) d	0.41 (± 0.51) bc	-2.0 (± 5.7) b
	RB - ID	0.48 (± 0.24)	0.8 (± 0.48) e	89.5 (± 3.6) b	0.72 (± 0.42) e	5.8 (± 3.0) d	0.37 (± 0.32) c	-7.2 (± 5.7) e
	S - CE	-	n = 40	F _{2,216} = 5.2 *	F _{2,216} = 96.8	F _{2,216} = 7.2	F _{2,216} = 17.4	F _{2,216} = 25.1
EC - 24RC		0.12 (± 0.05)	6.3 (± 2.5) a	86.3 (± 3.9) d	5.4 (± 2.2) a	7.2 (± 4.4) c	0.56 (± 0.44) b	21.4 (± 12.3) a
EC - 30RA		0.11 (± 0.05)	4.4 (± 2.9) b	90.0 (± 3.2) b	4.0 (± 2.6) b	11.3 (± 5.8) b	0.59 (± 0.46) b	3.3 (± 22.9) c
EC - 30RC		0.11 (± 0.06)	1.6 (± 1.0) c	85.0 (± 5.0) d	1.3 (± 0.86) d	16.6 (± 6.8) a	0.74 (± 0.45) a	-25.2 (± 11.0) f
RB - 24RC		0.54 (± 0.22)	1.9 (± 1.3) d	92.3 (± 2.9) a	1.7 (± 1.2) c	3.4 (± 1.7) e	0.20 (± 0.22) e	4.5 (± 6.0) b
RB - 30RA		0.40 (± 0.2)	1.5 (± 1.0) c	89.0 (± 3.4) c	1.3 (± 0.86) d	6.6 (± 3.1) cd	0.46 (± 0.46) c	-4.9 (± 5.5) d
RB - 30RC		0.43 (± 0.16)	0.36 (± 0.21) e	89.2 (± 4.0) bc	0.31 (± 0.17) d	6.1 (± 2.1) d	0.32 (± 0.25) d	-10.4 (± 4.3) e
LG - CE	-	n = 20	F _{6,216} = 78.3	F _{6,216} = 10.1	F _{6,216} = 79.7	F _{6,216} = 15.2	F _{6,216} = 13.0	F _{6,216} = 79.1
	GA - 24RC	0.36 (± 0.29)	3.9 (± 2.7) b	88.1 (± 5.7) bcde	3.3 (± 2.2) b	6.0 (± 4.0) d	0.23 (± 0.14) e	9.7 (± 8.3) cd
	GA - 30RA	0.25 (± 0.19)	4.1 (± 3.0) ab	89.3 (± 3.6) ab	3.7 (± 2.7) ab	7.4 (± 3.2) cd	0.37 (± 0.18) cd	9.6 (± 14.2) cd
	GA - 30RC	0.26 (± 0.19)	0.64 (± 0.53) f	89.2 (± 3.2) bc	0.56 (± 0.46) f	12.8 (± 8.0) a	0.45 (± 0.39) cd	-22.5 (± 13.3) h
	GB - 24RC	0.25 (± 0.15)	4.7 (± 2.2) a	89.0 (± 4.5) bc	4.1 (± 1.8) a	4.3 (± 1.5) e	0.42 (± 0.27) cd	18.7 (± 10.5) a
	GB - 30RA	0.34 (± 0.28)	1.4 (± 0.95) cd	89.6 (± 3.2) cdef	1.3 (± 0.83) cd	8.6 (± 5.8) b	0.44 (± 0.36) ab	-9.2 (± 9.5) e
	GB - 30RC	0.21 (± 0.13)	0.73 (± 0.75) ef	87.6 (± 4.5) def	0.63 (± 0.66) ef	10.9 (± 5.8) ab	0.58 (± 0.56) ab	-18.2 (± 8.4) gh
	GC - 24RC	0.35 (± 0.28)	4.2 (± 3.6) ab	91.2 (± 3.7) a	3.8 (± 3.3) ab	3.9 (± 2.8) e	0.52 (± 0.58) bc	17.0 (± 17.2) ab
	GC - 30RA	0.20 (± 0.12)	4.8 (± 2.8) a	88.5 (± 3.6) bcd	4.3 (± 2.5) a	7.9 (± 3.9) c	0.61 (± 0.55) ab	12.3 (± 15.6) bc
	GC - 30RC	0.31 (± 0.24)	1.5 (± 1.3) c	86.0 (± 5.6) ef	1.2 (± 1.1) c	10.8 (± 7.3) ab	0.40 (± 0.24) cd	-13.8 (± 8.4) ef
	GD - 24RC	0.36 (± 0.32)	3.6 (± 3.2) b	89.0 (± 3.7) bc	3.1 (± 2.8) b	7.2 (± 5.3) cd	0.35 (± 0.40) de	6.3 (± 10.2) d
	GD - 30RA	0.22 (± 0.18)	1.5 (± 0.93) cd	90.6 (± 2.8) bcdef	1.3 (± 0.82) c	12.0 (± 6.4) ab	0.68 (± 0.60) a	-15.7 (± 8.5) fg
	GD - 30RC	0.28 (± 0.24)	1.0 (± 0.89) de	85.7 (± 5.8) e	0.88 (± 0.76) de	10.8 (± 8.3) ab	0.70 (± 0.37) a	-16.5 (± 12.5) fg

Comparando entre líneas genéticas iguales y considerando la misma condición experimental las TI son más altas para los organismos provenientes de EC (Figura 26A). El rango de valores promedio fue de 1.07 cél x 10⁸ g⁻¹ h⁻¹ a 7.13 cél x 10⁸ g⁻¹ h⁻¹ en EC y de 2.03 cél x 10⁷ g⁻¹ h⁻¹ a 3.62 cél x 10⁸ g⁻¹ h⁻¹ en RB, aunque las tasas más altas se presentaron en 24RC para

ambos sitios, se mantienen solo en IA y IC de EC a 30RA y todas de ambos sitios decrecen mucho en 30RC. El porcentaje de eficiencia de absorción es en general mayor en las líneas genéticas de los organismos procedentes de RB y varían menos entre condiciones experimentales que los de EC (Figura 26B). El rango de valores promedio fue de 82.7% a 90.5% en EC y de 87.7% a 93.4% en RB.

En el caso de las TA (Figura 26C) estas resultan en un patrón muy similar al mostrado por las TI, por línea genética y condición experimental son siempre más altas en los organismos de EC, las tasas más altas se presentaron en 24RC para ambos sitios, condición que se mantienen solo en IA y IC de EC a 30RA y para todos los casos decrecen mucho en 30RC. El rango de valores promedio fue de $9.34 \text{ cél} \times 10^7 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ a $6.38 \text{ cél} \times 10^8 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ en EC y de $1.35 \text{ cél} \times 10^7 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ a $3.34 \text{ cél} \times 10^8 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ en RB.

Las TR (Figura 26D) también son más altas por línea genética y condición experimental en los organismos de EC, solo que en este caso van aumentando conforme el estrés térmico se incrementa, los valores más bajos se presentan en 24RC, son medios en 30RA y máximos en 30RC; sin embargo, en el caso de RB no parece haber un patrón tan definido respecto a sus TR, salvo que si se observa que en 24RC los valores son considerablemente más bajos respecto a las otras dos condiciones. El rango total de valores promedio fue de $4.3 \text{ ml O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ a $19.3 \text{ ml O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ en EC y de $2.3 \text{ ml O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ a $8.7 \text{ ml O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ en RB.

Por su parte las TE (Figura 26E) varían ampliamente entre líneas genéticas, condiciones experimentales y sitio de procedencia. El rango total de valores promedio fue de $0.27 \text{ mg NH}_4 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ a $0.96 \text{ mg NH}_4 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ en EC y de $0.08 \text{ mg NH}_4 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ a $0.83 \text{ mg NH}_4 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ en RB.

Finalmente, el PDC (Figura 26F) es ampliamente determinado por las altas TA en 24RC y en esta condición tiene valores positivos en todas las líneas genéticas, excepto en la ID de RB; mientras que en 30RA solo se observan valores positivos en IA y IC de EC y en las demás líneas muestra valores negativos independientemente del origen; en 30RC todos los valores observados de PDC son negativos. Comparando entre las mismas líneas genéticas y condiciones experimentales, el PDC es más alto o más bajo en los organismos provenientes de EC respecto

a los de RB. El rango total de valores promedio fue de $-33.4 \text{ J g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ a $30.9 \text{ J g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ en EC y de $-13.2 \text{ J g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ a $13.3 \text{ J g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ en RB.

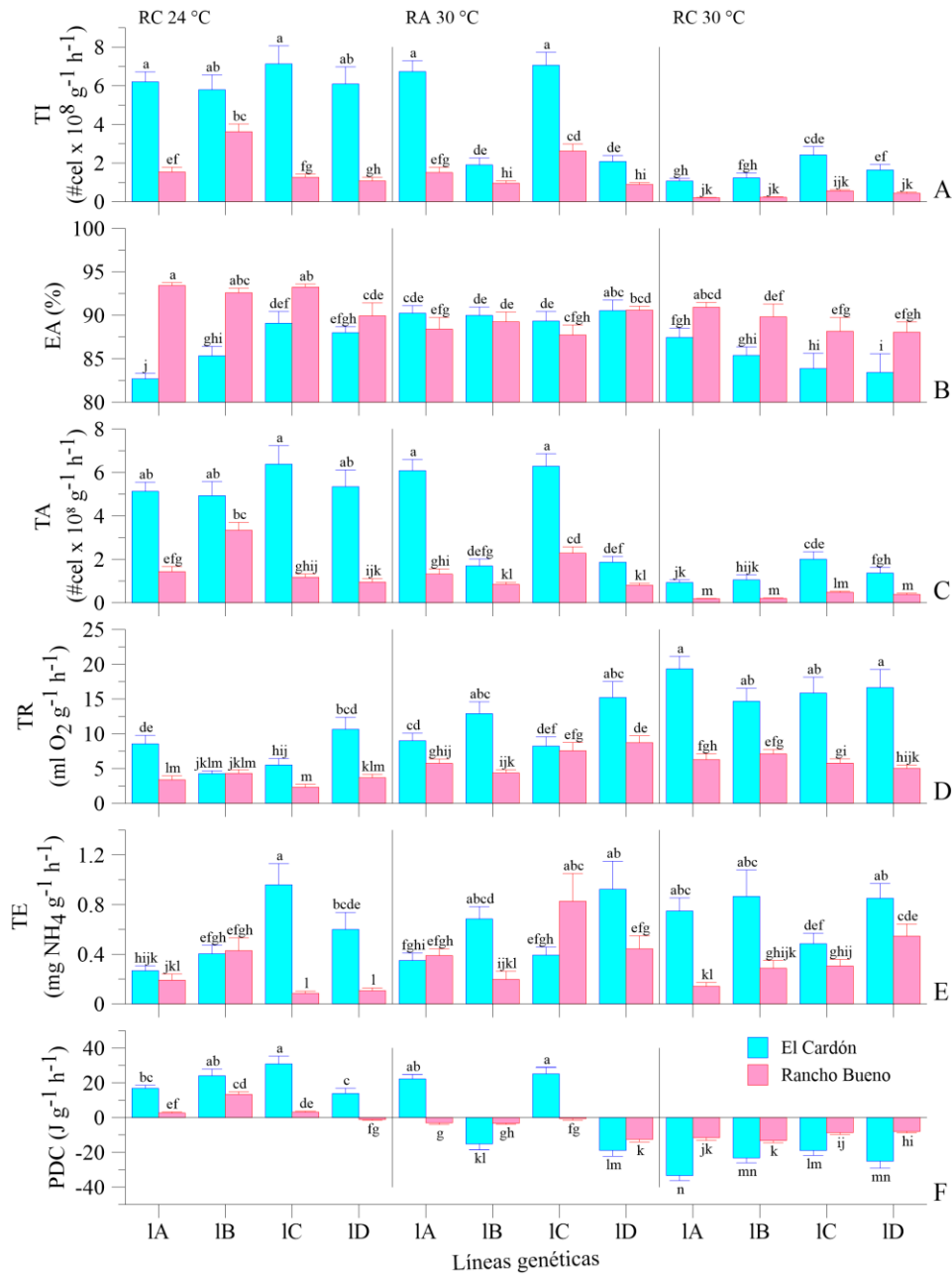


Figura 26. Valores promedio de las tasas de ingestión (TI), absorción (TA), respiración (TR) y excreción (TE), la eficiencia de absorción (EA) y el potencial de crecimiento (PDC) para los organismos experimentales agrupados por sitio (El Cardón y Rancho Bueno), línea genética (A, 1A; B, 1B; C, 1C; y D, 1D) y condición experimental (24 °C en respuesta crónica, 24RC; 30 °C en respuesta aguda, 30RA; y 30 °C en respuesta crónica, 30RC); en cada caso $n = 10$. Por indicador fisiológico se observan diferencias significativas ($P < 0.001$) en la interacción de los 3 factores (sitio, línea y condición experimental) de acuerdo al análisis de variancia de 3 factores no paramétrico ART y las letras diferentes indican distintos grupos de acuerdo a las pruebas de Bonferroni.

8. DISCUSIÓN

8.1. Planteamiento general

En este estudio se evaluaron mediante bioensayos las respuestas fisiológicas de organismos pertenecientes a cuatro líneas genéticas de *M. gigas*, que fueron aclimatadas en dos esteros de BCS, EC y RB, en los cuales tradicionalmente se ha cultivado la especie. El interés radicó en generar información para determinar en cuál de ellas responde mejor la especie ante las condiciones térmicas locales y también conocer si bajo las características naturales de cada cuerpo de agua los organismos pueden morir por el efecto simple de la temperatura. Lo anterior cobra importancia por dos motivos: 1) frecuentemente se alude en la literatura científica que valores térmicos altos deprimen la condición fisiológica de los organismos de esta especie, lo que provoca mortandades masivas en las zonas de cultivo; y 2) nuestro país no cuenta con un pie de cría propio que abastezca de semilla a las granjas del país y es importante que éste sea seleccionado de organismos fisiológicamente aptos para crecer en las condiciones naturales que ocurrieron en la región noroeste de México.

En ese contexto, primero se realizó una amplia caracterización de la variabilidad de la TSM en cada sitio. Se usó con tal fin la información contenida en tres BDG y los RAF asociados a los sistemas de cultivo en cada estero. Se compararon estas fuentes de información y se observó que las BDG y los RAF muestran tendencias de largo plazo similares y tienen correlaciones estadísticamente significativas; sin embargo, también se muestran discrepancias entre ellas al relacionar la amplitud total de las frecuencias, los valores de las mismas fechas y los cambios de temperatura entre periodos sucesivos. También se observó que los RAF captan una variación térmica grande en escalas ≤ 1 día, la que no se puede saber con las BDG utilizadas, de tal forma que los RAF brindan mejor información respecto al grado de estrés térmico en el que se desarrollan los organismos en sus condiciones de cultivo. Adicionalmente, se estimó la TL50 y tL50 en el extremo térmico superior de su distribución y con ello se pudo establecer que los límites fisiológicos térmicos letales observados en el laboratorio fueron más altos que las temperaturas más cálidas registradas con los RAF en EC y RB, lo cual indica que la temperatura por sí misma no es un factor que determine la mortalidad en los sitios de cultivo. Finalmente,

mediante evaluaciones del PDC se observó que ante diferentes niveles de estrés térmico, las líneas genéticas estudiadas de *M. gigas* poseen una capacidad fisiológica diferencial, la cual también es influenciada por el sitio de cultivo donde se aclimataron los organismos; sin embargo, independientemente de la línea genética y el sitio de procedencia el PDC es siempre negativo bajo condiciones de estrés térmico alto mantenido por periodos prolongados, por lo tanto si en el medio natural se presentan condiciones similares, los organismos serán más susceptibles a morir.

8.2. Temperatura superficial del mar en los sitios de cultivo: comparación entre bases de datos globales y registros de alta frecuencia *in situ*

Los RAF usados en este estudio provienen de una colección de registros de 47 sitios ubicados en la parte sur de la península de Baja California y Golfo de California y si bien la gran mayoría de las localidades cuenta con una temporalidad en sus registros que no rebasa los 3 años, los de EC y RB son aquellas de las que más continuidad presentan (Sicard-González et al., 2012). Sin duda, esta colección contiene información única y valiosa, pero el monitoreo en tiempo y espacio de la TSM en la ZC a nivel regional sigue siendo escaso. Lo anterior es un problema global y no regional, en el que algunos autores enfatizan que se debe hacer un esfuerzo mayor, incluso desde niveles gubernamentales, para encaminar programas de investigación que integren un monitoreo frecuente *in situ* de largo plazo para la zona costera, sobre todo de parámetros tan importantes como la temperatura (Brewin et al., 2015; Smit et al., 2013).

Dado que la ZC está submuestreada, en la gran mayoría de los casos hay necesidad de utilizar información que es registrada ocasionalmente en zonas muy amplias, como en el caso de los ERSST y OI, o que derivan de modelos, como el caso de los MUR, que no pueden reproducir la dinámica y variabilidad térmica de zonas someras específicas (Brewin et al., 2017). En este caso, mediante la comparación de la TSM entre BDG y RAF para EC y RB, se trató de establecer que tanto se puede inferir sobre las condiciones térmicas de la ZC en la región noroeste de México, al utilizar diferentes fuentes de información.

En ese sentido, es claro que la amplitud de las frecuencias registradas en las BDG es más corta que la delimitada por los RAF, entonces en las BDG se está subestimando la variabilidad

real de la ZC hacia las partes cálidas y frías de la distribución (Sicard et al., 2006). Aquí se ha indicado que, para ambos sitios, la pérdida de información se incrementa hacia los extremos de la curva de distribución conforme se amplifica la cobertura espacial de la BDG utilizada, $MUR < OI < ERSST$, con un rango registrado en los RAF que puede ser más amplio hasta en un 22.8% (ERSST vs RAF de EC).

Se encuentran discrepancias entre las BDG y datos *in situ* de la ZC entre los valores observados en los mismos días o meses, las cuales también han sido señalada en comparaciones hechas en distintas ZC del mundo, como Australia, Chile y Sudáfrica, donde se llegan a presentar diferencias $> |6|$ °C entre los mismos periodos, principalmente entre las observaciones diraias (Aravena et al., 2014; 2014; Lathlean et al., 2011; Smale y Wernberg, 2009; Smit et al., 2013). Tanto en RB como en EC, por día si se registran diferencias $> |6|$ °C, pero son porcentajes menores en el total de la serie y la mayor frecuencia de registros es $\leq |2|$ °C; aunque esos pequeños cambios si pueden ser muy relevantes, no solo para *M. gigas* sino también para las especies que cohabitan en sus sitios de cultivo, pero dependerán de sus propias características biológicas sobre su resistencia al estrés térmico y a que tan alejadas se encuentren de sus núcleos de distribución (Smale y Wernberg, 2009).

El hecho de delimitar adecuadamente la variabilidad térmica que se presenta en cada sitio de cultivo, no se realizó simplemente para descartar entre bases de datos, sino que el interés estuvo fundamentado en identificar con mayor detalle el estrés ambiental al que se ven sometidos los organismos. Los cambios de temperatura durante periodos sucesivos pueden ser utilizados como una métrica muy valiosa en ese sentido, pero siempre y cuando estos reflejen adecuadamente la variabilidad térmica en la ZC (Helmuth et al., 2006; Sicard et al., 2006). Aquí se ha mostrado que los cambios de temperaturas entre días, dentro de un mes y entre meses, medidos con una extensa cantidad de datos obtenidos en frecuencias altas (RAF) son mucho más amplio que los delimitados por promedios gruesos (BDG). En los OI y ERSST la variación entre meses, para cualquiera de los dos sitios de cultivo, es ≤ 3 °C en el 95.1% de los registros, mientras que es de 0% en el caso de los RAF; estos últimos definen una variación más amplia incluso en periodos mucho más cortos (p. ej. solo el 23.3% de los días en EC y el 34.7% en RB varían ≤ 3 °C, el resto presentan fluctuaciones de TSM mayores). Por lo anteriormente descrito,

las BDG no indican con certeza el grado de estrés térmico al que se enfrentan los organismos, de tal forma que pueden tener muy poca relación tanto con su vulnerabilidad como con las características de variabilidad de los ecosistemas en donde habitan (Helmuth et al., 2014). Lo anterior es muy relevante, sobre todo de cara a los rápidos efectos que el cambio climático está presentando sobre la ZC; un ejemplo de ello es que a nivel global el gradiente latitudinal de temperatura está cambiando más rápido de lo esperado y hay una gran cantidad de áreas con un significativo descenso de eventos fríos y aumento considerable de días cálidos (Baumann y Doherty, 2013; Lima y Wetthey, 2012). Ese tipo de aspectos que, por su importancia a nivel global, deben estar siendo evaluados constantemente, pueden llevar a conclusiones erróneas si la variabilidad térmica de la ZC está siendo subestimada.

Otra diferencia entre series se presenta cuando se comparan los ciclos anuales derivados de las series derivadas de los MUR y los RAF; los primeros presentan respecto a los segundos, en ambas zonas de cultivo, valores más altos entre octubre y febrero y menores en el resto del año. Este comportamiento de alternancia entre BDG y datos *in situ* de la ZC también se ha observado en distintas regiones del mundo, pero no existe un patrón entre regiones e incluso tampoco existe entre zonas de una misma región y parece ser determinado por las características de la información comparada, p. ej. tipos de sensores usados, tratamiento previo de la información, características hidrográficas locales, etcétera (Aravena et al., 2014, Bernardello et al., 2016; Deidun et al., 2016; Smale y Wernberg, 2009; Stobart et al., 2016).

Respecto a las diferencias arrojadas por las fuentes de información (BDG vs RAF) hay que tomar en cuenta que siempre habrá dificultades al tratar de comparar series de tiempo de variables físicas tomadas en un solo punto, contra los promedios derivados de los registros en un área (Hughes et al., 2009); este tipo de problemas aumentan cuando las series puntuales están, como en este estudio, asociados a zonas netamente costeras y las áreas contra las que se compara tienden a representar, como en los OI y los ERSST, zonas muy grandes y en algunas ocasiones los registros con los que se caracterizan fueron tomados muy lejos de los datos *in situ* (Smit et al., 2013).

Otra consideración para entender porque se dan estas diferencias es saber en qué parte de la columna de agua se están registrando los datos de TSM. De acuerdo con Donlon et al. (2007) los MUR, al ser derivados principalmente de una mezcla de registros satelitales, están siendo monitoreados básicamente en la capa más superficial del agua, mientras que los RAF están registrando en mayores profundidades de la columna de agua y por ello presentan otras características térmicas, las cuales están implícitas en las variaciones observadas al comparar ambas fuentes de información (Okuro et al., 2014). También la dinámica hidrográfica de la ZC debe ser incorporada para entender estas diferencias (Aravena et al., 2014; Bernardello et al., 2016).

Puesto que las BDG no muestra adecuadamente la variabilidad de la TSM en escalas \leq a 1 día, ni proporcionan valores adecuados para observar la amplia variabilidad que se muestra en las ZC, señalada mediante las observaciones contenidas en los RAF, estas no parecen ser útiles para contrastar hipótesis ecológicas concernientes a hábitats cercanos a la costa y a los organismos que allí viven; por la misma razón se ha sugerido que cuando se estudie la ZC o los organismos pertenecientes a esta zona se debe contemplar usar mediciones *in situ* con frecuencia de monitoreo alta, para poder identificar con mucha más precisión la variación térmica y poder interpretar mejor las respuestas biológicas de los organismos que se están estudiando (Lathlean et al., 2011; Sicard et al., 2006; Smale y Wernberg, 2009; Smit et al., 2013).

Un aspecto que también se debe resaltar es que si bien la información contenida en las BDG es útil, al punto que se han relacionado ampliamente con ciertos procesos ecológicos (p.ej. el reclutamiento o la abundancia poblacional), estas no pueden usarse para observar la variación dentro del día, pasando por alto a esta escala muchos procesos que pueden ser importantes, sobre todo a nivel individual (Bulla et al., 2017; Kearney et al., 2014). Incluso se ha observado en *Mytilus californianus*, un bivalvo predominantemente intermareal al igual que *M. gigas*, que alrededor del 90% de su actividad genética, asociada a aspectos fisiológicos, presenta ciclos muy marcados que duran cerca de 24 h, y aparentemente muestran una relación estrecha con los cambios de temperatura durante el día (Connor y Gracey, 2011). También se ha observado, pero en regiones terrestres, que el uso de los valores extremos de la temperatura diaria (máximos y mínimos) brinda más información al momento de relacionar los impactos de este parámetro

sobre el ambiente con algunas actividades productivas como la agricultura (Braganza et al., 2004; Iqbal et al., 2016; Zhang et al., 2007); para poder buscar este tipo de relaciones en regiones marinas es indispensable contar con registros mucho más frecuentes que los considerados en la mayoría de las BDG que existen en la actualidad. Durante décadas, la ecología ha considerado los valores medios como indicadores potentes de las condiciones climáticas del sitio, mientras que las desviaciones a corto plazo se consideraron mediciones extraordinarias y no representativas, pero recientemente se ha empezado a enfatizar la importancia de las tendencias graduales sobre los eventos discretos y esa distinción ha sido matizada por el aumento en la resolución temporal de las observaciones ambientales (Jentsch et al., 2007).

Si bien existen discrepancias entre la comparación entre fuentes de información en ambos sitios de cultivo, las BDG y los RAF también presentan coincidencias en las tendencias observadas y las correlaciones estimadas de las series históricas diarias y mensuales. Lo anterior es un patrón que se ha observado en otras partes del mundo, incluso se ha mencionado que el grado de correlación aumenta a medida que aumenta la escala temporal de comparación (Stobart et al., 2016). Opuesto a esto, Sicard et al. (2006) mostraron que no existía relación entre los ERSST y los RAF para dos ZC de la Península de Baja California, una de ellas fue RB; sin embargo, ellos solo compararon los promedios mensuales del ciclo anual, los cuales en el caso de los datos *in situ* fueron calculados considerando una ventana temporal muy corta, < 2 años de información en los RAF.

Los ciclos circadianos estacionales y el anual que fueron derivados de los RAF para EC y RB muestran patrones que difieren un poco con los observados en otra ZC del suroeste de la Península de Baja California. En Bahía Asunción (~110 km al NO de EC) el ciclo circadiano anualizado de la TSM presenta un comportamiento sinusoidal con valores mínimos durante la noche y valores máximos pasado el mediodía en un rango que fluctúa alrededor de los 16 °C con una variación < 1 °C, lo anterior está ampliamente influido por los patrones de verano y otoño ya que en invierno y primavera se presentan dos picos de temperatura (Ponce-Díaz et al., 2003); por su parte, en EC y RB tanto los ciclos circadianos de las cuatro estaciones del año como su expresión anual muestran solo un máximo y un mínimo de TSM, los rangos anuales del ciclo van de 19.7 °C a 23 °C en EC y de 22.3 °C a 24.4 en RB. En este último sitio, los ciclos

circadianos de TSM pudieran estar ligeramente subestimados, porque se eliminaron los valores de las horas que debieran corresponder con las temperaturas más altas del día, pero que en este caso fueron asumidos como lecturas que se hicieron fuera del agua.

Por su parte, los ciclos anuales de TSM fueron obtenidos con las series diarias de los MUR y los RAF para cada sitio de cultivo. Independientemente de la serie en la que se observa el ciclo anual, este muestra un patrón estacional con las temperaturas más bajas durante invierno y primavera y más altas en verano y otoño, un comportamiento propiciado a esas latitudes en gran medida por el efecto de las surgencias costeras, que se refleja en el enfriamiento de las aguas superficiales durante la primera parte del año, tal como se ha mostrado previamente en la parte central de Bahía Magdalena (~50 km al NO de RB) y en Bahía Asunción (Lluch-Belda et al., 2000; Ponce-Díaz et al., 2003; Schwing et al., 1996).

Las series de anomalías, derivadas a partir de los valores mensuales de las bases OI y ERSST y diarios de los RAF y MUR, muestran tendencias históricas similares en ambos sitios de cultivo. Entre 2000 y 2013 las series de anomalías OI y ERSST muestran casi exclusivamente valores entre $-1\text{ }^{\circ}\text{C}$ y $1\text{ }^{\circ}\text{C}$. Pero a partir de marzo del 2014 y prácticamente hasta agosto del 2016 se mantuvieron por arriba de $1\text{ }^{\circ}\text{C}$ en todas las bases de datos analizadas, al menos para RB. Estas tendencias también son observadas en las series de anomalías MUR y RAF, aunque su variabilidad es marcadamente más amplia.

Robinson (2016) observó este amplio fenómeno de calentamiento en el océano adyacente a la costa occidental de la Península de Baja California y argumentó que este periodo anómalo fue determinado por dos mecanismos físicos completamente diferenciados, los cuales no coincidieron en el tiempo de incidencia; el primero se dio entre mayo del 2014 y abril del 2015. Durante esos meses hubo un claro debilitamiento de los vientos costeros conduciendo a una reducción del estrés del viento, lo que se reflejó en bajos niveles de surgencias que no transportaron agua fría a la costa. Adicionalmente se presentó un alto flujo descendente de calor debido a un forzamiento atmosférico anómalo y este flujo de calor superficial superior a lo normal creó un océano superficial extremadamente cálido y altamente estratificado en toda la parte sur del Sistema de Corrientes de California, el cual no estuvo en fase con las condiciones

en el Ecuador asociadas a eventos El Niño, ya que las anomalías de la TSM ecuatorial se mantuvieron negativas o neutras entre enero y octubre de 2014 (Zaba and Rudnick, 2016). El segundo evento de calentamiento reciente se observó, de acuerdo a Robison (2016), entre septiembre y diciembre del 2015, producto del desarrollo de El Niño 2015-16. Este evento ha sido objeto de una amplia investigación oceánico-atmosférica para entender su compleja dinámica de formación y desarrollo y se ha establecido como uno de los más intensos en la historia reciente (Levine y McPhaden, 2016; Lian et al., 2017; Xue and Kumar, 2017). En el océano de la costa occidental de la Península de Baja California las anomalías de TSM fueron más altas durante la parte final del año 2015 que las observadas previamente (Robinson, 2016). Sin embargo, en la ZC de EC y RB si bien el ambiente acuático si es más cálidos de lo normal, no hubo un aumento extremo en las condiciones térmicas de los cuerpos de agua.

8.3. Significado ecofisiológico de la estimación de temperaturas y tiempos letales

Se conoce bien que *M. gigas* se distribuye en las zonas intermareal y submareal somera de las regiones templadas y subtropicales de gran parte del mundo; esta amplia dispersión, mayormente propiciada por la acción humana, ha permitido que la especie pueda vivir en un extenso rango de temperaturas. Carrasco y Barón (2010) establecieron que a nivel mundial el rango promedio de TSM en el cual habita la especie es de 1.9 °C a 28.6 °C y entre -23 °C y 31°C de temperatura media del aire. Lo anterior es el resultado de aclimataciones y adaptaciones locales a nivel poblacional y su expresión para soportar extensos rangos térmicos, lo cual es un rasgo común en organismos marinos que se distribuyen en áreas geográficas extensas (Pernet et al., 2008). Pero estos rangos también pueden variar entre sus etapas ontogenéticas de desarrollo (Portner et al., 2017; Pörtner y Peck, 2010).

Es posible entonces que esas variaciones en la distribución térmica durante las diferentes etapas de vida sea la clave para explicar por qué ciertas poblaciones se han podido naturalizar (incluso algunas han ido colonizando áreas aledañas) y otras no en los lugares donde se ha llevado *M. gigas*. Para el noroeste de México esta especie fue introducida desde los 1970, de entonces a la fecha se ha cultivado, pero no existe evidencia de que la especie se haya naturalizado en nuestras aguas, a pesar de que los organismos maduran y desovan en los sitios

de cultivo (Islas-Olivares, 1975; Chávez-Villalba, 2014). Es posible que las condiciones térmicas en las que se están reproduciendo no sean aptas para el desarrollo de sus estadios tempranos. En este trabajo se comprobó experimentalmente que los organismos preadultos de las cuatro líneas genéticas aclimatadas en RB no mueren después de 96 h de exposición a 30 °C y 35°C y tampoco los de EC a 30 °C, mientras que el tL50 a 35°C más corto de este último sitio es de 75.4 h para la IB. Sin embargo, de acuerdo a los RAF no hay eventos ≥ 35 °C que duren más de 12 h; las TL50 a 96 h fueron ≥ 35.4 °C en RB y ≥ 31.9 °C en EC, pero igualmente en los RAF no se registraron condiciones similares. Entonces los límites de tolerancia térmicos, que fueron observados en el laboratorio, son más altos que las condiciones de temperatura más extremas registradas en las zonas de cultivo. Como previamente se mencionó, estos límites varían entre las diferentes etapas de vida y aparentemente en *M. gigas* también entre diferentes tallas, siendo más altos en los organismos de mayor longitud (Carvalho-Saucedo, 2003). Por ello es necesario conocerlos a lo largo de la ontogenia de la especie y así poder delimitar adecuadamente su susceptibilidad a la muerte por efecto de la temperatura.

Sin embargo, el que *M. gigas* aún no se hayan establecido poblaciones naturalizadas en el noroeste de México, debe ser motivo para intensificar la investigación y tratar de evitar que una especie altamente invasiva empiece a ser parte de la fauna habitual de nuestras costas. Sorpresivamente, en la ZC de San Diego Bay, California, EE. UU., y sus alrededores, un área relativamente cercana a los sitios de cultivo aquí estudiados, esta especie se estableció en sus aguas a finales del siglo pasado, después de varias décadas de haber sido introducida con fines comerciales (Crooks et al., 2015). Lo anterior debe ser observado con detalle, porque en México hay un creciente interés de que desarrollemos nuestro propio pie de cría, parte de la motivación de este trabajo ronda en ese sentido, pero en ello hay un riesgo particularmente alto para el establecimiento e invasión, ya que se seleccionan líneas genéticas que presentan mejores respuestas fisiológicas a las condiciones térmicas de los cuerpos de agua locales y por ello la adaptación podría suscitarse en lapsos muy breves (p.ej. Diederich et al., 2005). Además, hay que considerar que los modelos que predicen la expansión de la especie sustentan que debido al inminente desarrollo del cambio climático esta incrementará en los próximos años (Rinde et al., 2017; Thomas et al., 2016). Estudios moleculares muestran que las poblaciones europeas de *M. gigas* presentan una diversidad genética mucho mayor a la que se tenía de origen cuando fue

introducida la especie, hace poco más de cuatro décadas con fines de acuicultura (Rohfritsch et al., 2013).

Shamseldin et al. (1997), mediante experimentos donde indujeron termotolerancia para *M. gigas*, estimaron la TL50 en 42.3 °C, mediante un procedimiento donde los organismos eran sometidos a choques térmicos a temperaturas hasta de 50 °C durante 1 h y después llevados a temperatura de aclimatación. Ese valor de TL50 es superior a los obtenidos en este trabajo mediante el uso del método propuesto por Rand y Petrocelli (1985); para organismos aclimatados a 24 °C. Después de 96 h de exposición la estimación de TL50 por MLG indica que para EC fue: IA = 34.5 °C, IB = 31.9 °C, IC = 34.1 °C y ID = 32.8 °C; mientras que en organismos procedentes de RB las TL50 fueron ligeramente mayores por línea genética: IA = 35.4 °C, IB = 35.4 °C, IC = 35.6 °C y ID = 35.4 °C. Estos resultados se asemejan más a los obtenidos por Carvalho-Saucedo (2003) que encontró TL50 entre 32.5 °C y 37.5 °C, usando también el método de Rand y Petrocelli (1985); pero en ese estudio se utilizaron diferentes temperaturas de aclimatación (15 °C, 22 °C y 28 °C).

Las estimaciones de tL50 son importantes porque el comportamiento regulatorio de la temperatura es más significativo en el corto plazo, como ocurre en un ciclo diario, porque a largo plazo el organismo podría tener suficiente tiempo para modificar sus sistemas bioquímicos y sobrevivir a condiciones térmicas extremas (Hochachka y Somero, 2002). Aquí se ha estimado que a 45 °C, la temperatura más alta con la que se experimentó, los organismos de las cuatro líneas genéticas en EC resisten un poco de tiempo más antes de morir que sus homólogas en RB (tL50 a 45 °C en EC: IA = 7.6 h, IB = 9.3 h, IC = 8 h y ID = 7.8 h; RB: IA = 4.7 h, IB = 4 h, IC 6.5 h y ID = 3.3h). Si bien, como se ha mencionado con anterioridad, estas temperaturas tan altas no se presentan en los sitios de cultivo, conocerlas permite establecer las capacidades reales de respuesta de los organismos ante el estrés térmico en función del tiempo (Madeira et al., 2012; Kingsolver y Woods, 2016).

El hecho de que en el laboratorio se hayan presentado límites térmicos fisiológicos por encima de las temperaturas más altas registradas en las zonas de cultivo, funciona como un mecanismo que aplica como un margen de seguridad ante cambios abruptos de temperatura o

incrementos sostenidos durante periodos prolongados y es una característica común, aunque variable, en ectotermos; si bien para una gran cantidad de organismos marinos estos márgenes parecen ser estrechos (Sunday et al., 2012 y 2014). Las implicaciones ecológicas respecto a cambios y reducciones en este margen pueden tener consecuencias negativas; de cara al cambio climático se afectaría en primer grado a organismos que se encuentren en condiciones altas de estrés térmico, volviendo altamente vulnerables a organismos tropicales e intermareales (Somero, 2010; Pörtner et al., 2017); incluyendo algunas poblaciones de *M. gigas*, como las que se cultivan en nuestra región. En ese sentido se observa, para ambos sitios de cultivo, que los periodos \geq a 30 °C de más duración, se presentaron donde hubo calentamientos extremos de acuerdo con las series RAF de anomalías en 2008 y 2014; lo que en términos naturales son las condiciones más extremas y cercanas a las delimitadas por los límites fisiológicos obtenidos experimentalmente.

La variabilidad térmica a la que se ven sometidos los organismos de *M. gigas* diariamente es diferencial entre estaciones del año y posiblemente esta característica les ha permitido ampliar su plasticidad adaptativa como especie. Se ha observado en algunos crustáceos intermareales, que el hecho de vivir en esta zona les ha permitido aumentar su tolerancia térmica, al expandir su intervalo térmico óptimo, reducir el subóptimo y volver más extremas sus temperaturas limitantes (Jost et al., 2012). Sin embargo, la tolerancia térmica es un atributo poblacional y en *M. gigas* tal condición es muy clara. En las poblaciones francesas hay una mortandad casi absoluta si las TSM es > 19 °C (Ropert et al., 2007). En EC y RB las temperaturas promedio más bajas por día se encuentran por arriba de ese nivel (19 °C) casi todo el año, delimitando una termotolerancia en otro intervalo de distribución para las poblaciones cultivadas en el noroeste de México.

8.4. Indicadores fisiológicos y estrés térmico

Bajo condiciones de estrés un organismo necesita aumentar el gasto de energía en mantenimiento, defensa y reparación del daño a nivel celular. Esos ajustes se dan para restablecer la homeostasis, tratando de asegurar su supervivencia y en consecuencia el mantenimiento de la población. En condiciones de desarrollo óptimo, la demanda de energía del

organismo debe cubrirse al 100%, incluso debe existir una ganancia neta de energía para invertir en aspectos como el crecimiento somático y/o la reproducción. Si los factores ambientales se modifican, de tal forma que los organismos empiecen a vivir en condiciones subóptimas o limitantes habrá una reducción de energía para su desarrollo y estado de salud.

En ese sentido, el PDC al ser una respuesta integral instantánea del estado fisiológico del individuo, permite inferir los efectos que provocan los agentes estresores sobre la condición del organismo, lo cual puede extrapolarse a nivel poblacional (Widdows, 1978). Cuando sus valores son positivos es un indicio de que el organismo tiene suficiente energía no solo para realizar sus labores de mantenimiento, sino también de que existe energía excedente que puede ser usada para otros aspectos como crecimiento o reproducción; pero cuando son negativos estos son un indicador de que no existe suficiente energía ni siquiera para sus labores de mantenimiento y para poder sobrevivir está utilizando sus reservas de energía (Thompson y Bayne, 1974). En este estudio se pudo cuantificar que esta respuesta es diferencial entre el grado de estrés térmico, las líneas genéticas consideradas y los sitios de aclimatación. En 24RC casi todos los organismos presentaron valores positivos de PDC, excepto aquellos de la ID proveniente de RB, aunque las líneas genéticas cultivadas en EC presentaron valores muy por encima de los vistos en las líneas de RB. En 30RA solo IA y IC de EC tuvieron valores positivos, similares e incluso por arriba (para la IA) de los que mostraron en 24RC. En 30RC las cuatro líneas genéticas de ambos sitios de cultivo tienen valores negativos.

Hay una relación aparente entre las TA y el PDC, ya que este presenta valores positivos cuando las TA son altas. Esta condición fue nombrada por Bayne (1999) como el modelo de adquisición de energía. Conforme se aumentó el estrés térmico experimentalmente, el PDC fue negativo, pero las TA también tendió a disminuir y aumentaron las TR sobre todo en las líneas genéticas del EC, porque las de RB tuvieron TR un poco menos variables. Las TE fueron altamente cambiantes a lo largo de las tres condiciones experimentales, tanto por línea genética como por sitio de cultivo, aunque en cada caso (la interacción de sitio, línea y condición) estas representan poco respecto a la contribución porcentual de la energía en el balance total; promedio = 1.2% (± 0.6), mínimo de 0.4% y máximo = 3.2% (valores no mostrados en la sección de resultados). Esta baja contribución es la razón por la cual muchos autores prefieren no

incluirlos en el cálculo de PDC (Tamayo et al., 2014; Ropert y Gouletquer, 2000). Sin embargo, altas TE indican mayores condiciones de estrés porque los niveles de excreción de amonio están asociados al catabolismo de proteínas; en este caso aunque su aportación porcentual pudiera no ser tan significativa, comparada con los valores observados en otros bivalvos (p. ej. mitílicos, 1% a 10% de la energía total en el balance; Navarro, 2002), es proporcionalmente alta para algunos grupos genéticos estudiados, sobre todo de EC, en las condiciones experimentales de 30RA y 30RC.

El intervalo de valores de PDC observado para *M. gigas* en este trabajo parece mostrar niveles muy bajos de energía ($-33.4 \text{ J g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ a $30.9 \text{ J g}^{-1} \text{ h}^{-1}$), sobre todo comparado con los obtenidos en Soletchnik et al. (1997), Haure et al., (2003) y Barille et al. (2003) (-15 J h^{-1} a 169 J h^{-1} , $70.2 \text{ J h}^{-1} \text{ g}^{-1}$ a $222 \text{ J h}^{-1} \text{ g}^{-1}$ y $163 \text{ J h}^{-1} \text{ g}^{-1}$ a $282 \text{ J h}^{-1} \text{ g}^{-1}$, respectivamente). Una de las consideraciones probables para encontrar esas diferencias, es que los experimento desarrollados por esos autores se realizaron en un rango de temperaturas de $13 \text{ }^{\circ}\text{C}$ a $23 \text{ }^{\circ}\text{C}$, valores mucho más cercanos a las descritos como óptimos para el crecimiento de esta especie, $18 \text{ }^{\circ}\text{C}$ – $19 \text{ }^{\circ}\text{C}$ (Bougrier ' et al., 1995; Salazar-Virgen, 2004). De acuerdo con la bibliografía consultada, los valores del PDC en *M. gigas* solo habían sido negativos cuando los organismos experimentales estaban en fase reproductiva o postreproductiva, lo cual es un signo de que estas etapas son altamente críticas (Enríquez-Díaz, 2004; Mao et al., 2006; Soletchnik et al., 1997, 1996).

De acuerdo con Sokolova et al. (2012), los estudios en ectotermos acuáticos demuestran que las consideraciones energéticas respecto al estrés se pueden utilizar como un criterio objetivo para medir, comparar e integrar los efectos de diferentes factores sobre los organismos e interpolarlas con confianza a nivel poblacional, lo cual debe permitir caracterizar y predecir los límites de tolerancia en escenarios ambientales reales; así pues, algunas respuestas fisiológicas y metabólicas delimitan situaciones de estrés moderado (tasas metabólicas basales elevadas, altos costos de síntesis de proteínas asociados con la sobreexpresión de proteínas de estrés y/o estimulación de las rutas de degradación de proteínas y potencial aeróbico reducido) y condicionan estrategias compensatorias de los organismos ante intervalos subóptimos de desarrollo, en los cuales es posible la persistencia de la población a largo plazo, pero a costa de reducir la actividad reproductiva y las tasas de crecimiento; mientras que otro tipo de respuestas

son indicadoras de estrés extremo (como la transición a anaerobiosis parcial, depresión de la tasa metabólica, reducción de las tasas de ventilación y circulación, supresión de la síntesis global de proteínas e inhibición de las bombas iónicas) y promueven estrategias conservativas de los individuos ante condiciones limitantes, en las cuales no pueden sobrevivir indefinidamente.

Los valores negativos de PDC indican condiciones de estrés en los organismos y por comparación se podría decir que los que presentan los valores más negativos están más estresados, pero no se puede saber con más exactitud en qué condiciones particulares se encuentran (óptimas o limitantes). En la condición experimental más extrema, 30RC, las cuatro líneas genéticas de EC muestran valores menores de PDC que las de RB, lo que puede ser un reflejo no solo del alto nivel de estrés, sino también de que previamente los organismos de EC habían acumulado mucho más energía que los de RB y la están perdiendo proporcionalmente.

En este estudio se investigó el efecto de un factor, la temperatura, sobre el PDC (como la respuesta integrada de las TA, TR y TE) en cuatro líneas genéticas aclimatadas en dos sitios de cultivo del noroeste de México. Si bien es una base, en estudio futuros se deben considerar los efectos de más factores, porque en su medio natural los organismos están expuestos a múltiples factores de estrés que actúan simultáneamente en una dinámica de covariación espaciotemporal compleja (Gunderson et al., 2016). Incluir esa variación ambiental en los experimentos futuros permitirá hacer inferencias ecológicamente más precisas (Sicard-González, 2006).

9. CONCLUSIONES

La comparación de temperatura entre las series históricas (diarias y mensuales) de las bases de datos globales y aquellas derivadas de los registros de alta frecuencia tomados *in situ* y asociados a los sitios de cultivo, muestran coherencia entre las tendencias históricas y correlaciones lineales estadísticamente significativas.

La comparación de temperatura entre las bases de datos globales y los registros de alta frecuencia muestra diferencias notables entre la amplitud de las distribuciones de frecuencia, valores típicos de desviación, valores de registro para los mismos días o meses y entre la amplitud y distribución de las series de diferencias de periodos sucesivos.

Los registros de alta frecuencia muestran una alta variación térmica en escalas ≤ 1 día, que de origen no puede ser detectada con las bases de datos globales utilizadas. Esta alta variabilidad diaria es trascendental, para entender el grado de estrés térmico al que está sometido *Magallana gigas* en las zonas de cultivo.

Los ciclos circadianos de temperatura superficial del mar muestran un patrón sinusoidal, con máximos entre las 14:00 h y 16:30 h y mínimos entre las 5:00 y 8:00 h. Estos ciclos están subestimados para Rancho Bueno porque a ciertas horas del día no se tienen registros de temperatura superficial del mar.

Los ciclos anuales de temperatura superficial muestran una clara tendencia estacional, propia de las costas pertenecientes a los bordes orientales dominados por eventos de surgencia, con los valores cálidos durante verano y otoño y los fríos en invierno y primavera.

Las series de anomalías derivadas de la BDG y los RAF muestran una variación casi normal entre 2000 y 2013 y un periodo extenso de calentamiento anómalo entre 2014 y 2015.

Los límites térmicos fisiológicos (temperatura letal media y tiempo letal medio) fueron más extremos que las temperaturas y periodos de calentamiento observados en cada sitio de cultivo,

lo cual es una característica normal en ectotermos, que opera como un margen de seguridad ante cambios abruptos de temperatura o incrementos sostenidos durante periodos prolongados.

Los organismos de las diferentes líneas genéticas aclimatados en cada sitio de cultivo presentan distintas capacidades fisiológicas ante el estrés térmico. En el tratamiento de respuesta crónica a 24 °C la gran mayoría de los individuos mostraron potencial de crecimiento positivo; sin embargo, en respuesta aguda a 30 °C esta capacidad solo pudieron mantenerla los organismos de las líneas genéticas ♂ Chile - ♀ Chile y ♂ Chile - ♀ EE. UU. provenientes de El Cardón. Ante estrés térmico alto de largo plazo, respuesta crónica a 30 °C, las altas tasas respiratorias y de excreción, aunadas a las bajas tasas de asimilación, resultaron en balances energéticos negativos en las cuatro líneas genéticas de ambos sitios de cultivo. Por lo tanto, si en las zonas de cultivo se observan periodos prolongados de intenso calentamiento, los organismos, independientemente de su origen, serán más susceptibles a morir.

10 LITERATURA CITADA

- Allen, S.M., Burnett, L.E., 2008. The effects of intertidal air exposure on the respiratory physiology and the killing activity of hemocytes in the pacific oyster, *Crassostrea gigas* (Thunberg). *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 357, 165–171. doi:10.1016/j.jembe.2008.01.013
- Alvarez-Borrego, S., Galindo-Bect, L.A., Chee-Barragán, A., 1975. Características hidroquímicas de Bahía Magdalena, B. C. S. *Ciencias Mar.* 2, 94–110. doi:10.7773/cm.v2i2.285
- Alvera-Azcárate, A., Troupin, C., Barth, A., Beckers, J.M., 2011. Comparison between satellite and *in situ* sea surface temperature data in the Western Mediterranean Sea. *Ocean Dyn.* 61, 767–778. doi:10.1007/s10236-011-0403-x
- Amador, E., Mendoza-Salgado, R., Anda-Montañez, J.A., 2006. Estructura de la avifauna durante el periodo invierno-primavera en el Estero Rancho Bueno, Baja California Sur, México. *Rev. Mex. Biodivers.* 77, 251–259.
- Aravena, G., Broitman, B., Stenseth, N.C., 2014. Twelve years of change in coastal upwelling along the central-northern coast of Chile: Spatially heterogeneous responses to climatic variability. *PLoS One* 9. doi:10.1371/journal.pone.0090276
- Baldock, J., Bancroft, K.P., Williams, M., Shedrawi, G., Field, S., 2014. Accurately estimating local water temperature from remotely sensed satellite sea surface temperature: A near real-time monitoring tool for marine protected areas. *Ocean Coast. Manag.* 96, 73–81. doi:10.1016/j.ocecoaman.2014.05.007
- Barbosa Solomieu, V., Renault, T., Travers, M.A., 2015. Mass mortality in bivalves and the intricate case of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*. *J. Invertebr. Pathol.* 131, 2–10. doi:10.1016/j.jip.2015.07.011
- Barillé, L., Haure, J., Pales-Espinosa, E., Morançais, M., 2003. Finding new diatoms for intensive rearing of the pacific oyster (*Crassostrea gigas*): Energy budget as a selective tool. *Aquaculture* 217, 501–514. doi:10.1016/S0044-8486(02)00257-0
- Baumann, H., Doherty, O., 2013. Decadal Changes in the world's coastal latitudinal temperature gradients. *PLoS One* 8. doi:10.1371/journal.pone.0067596
- Bayne, B.L., 1999. Physiological components of growth differences between individual oysters (*Crassostrea gigas*) and a comparison with *Saccostrea commercialis*. *Physiol. Biochem. Zool.* 72, 705–713. doi:10.1086/316714
- Bayne, B.L., 1976. *Marine mussels, their ecology and physiology*. Cambridge University Press, London.
- Béné, C., Arthur, R., Norbury, H., Allison, E.H., Beveridge, M., Bush, S., Campling, L., Leschen, W., Little, D., Squires, D., Thilsted, S.H., Troell, M., Williams, M., 2016. Contribution of fisheries and aquaculture to food security and poverty reduction: Assessing the current evidence. *World Dev.* 79, 177–196. doi:10.1016/j.worlddev.2015.11.007
- Bernardello, R., Serrano, E., Coma, R., Ribes, M., Bahamon, N., 2016. A comparison of remote-sensing SST and *in situ* seawater temperature in near-shore habitats in the western Mediterranean Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 559, 21–34. doi:10.3354/meps11896
- Berthelin, C., Kellner, K., Mathieu, M., 2000. Storage metabolism in the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) in relation to summer mortalities and reproductive cycle (West Coast of France). *Comp. Biochem. Physiol. - B Biochem. Mol. Biol.* 125, 359–369. doi:10.1016/S0305-0491(99)00187-X
- Bostock, J., McAndrew, B., Richards, R., Jauncey, K., Telfer, T., Lorenzen, K., Little, D., Ross, L., Handisyde, N., Gatward, I., Corner, R., 2010. Aquaculture: global status and trends. *Philos. Trans. R. Soc. London B Biol. Sci.* 365, 2897–2912. doi:10.1098/rstb.2010.0170
- Bougrier, S., Geairon, P., Deslous-Paoli, J.M., Bather, C., Jonquikres, G., 1995. Allometric relationships and effects of temperature on clearance and oxygen consumption rates of *Crassostrea gigas* (Thunberg). *Aquaculture* 134, 143–154. doi:10.1016/0044-8486(95)00036-2

- Braganza, K., Karoly, D.J., Arblaster, J.M., 2004. Diurnal temperature range as an index of global climate change during the twentieth century. *Geophys. Res. Lett.* 31, 2–5. doi:10.1029/2004GL019998
- Brewin, R.J.W., de Mora, L., Billson, O., Jackson, T., Russell, P., Brewin, T.G., Shutler, J.D., Miller, P.I., Taylor, B.H., Smyth, T.J., Fishwick, J.R., 2017. Evaluating operational AVHRR sea surface temperature data at the coastline using surfers. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 196, 276–289. doi:10.1016/j.ecss.2017.07.011
- Brewin, R.J.W., De Mora, L., Jackson, T., Brewin, T.G., Shutler, J., 2015. On the potential of surfers to monitor environmental indicators in the coastal zone. *PLoS One* 10, 1–22. doi:10.1371/journal.pone.0127706
- Bulla, M., Oudman, T., Bijleveld, A.I., Piersma, T., Kyriacou, C.P., 2017. Marine biorhythms: bridging chronobiology and ecology. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 372, 20160253. doi:10.1098/rstb.2016.0253
- Burgeot, T., Gagnaire, B., Renault, T., Haure, J., Moraga, D., David, D., Boutet, I., 2007. Oyster summer mortality risks associated with environmental stress, in: Samain, J.F., McCombie, H. (Eds.), *Summer Mortality of Pacific Oyster *Crassostrea gigas**, The Morest Project. pp. 107–151.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. *Model Selection and Multimodel Inference*, Book. doi:10.1007/978-3-319-02868-2_3
- Cáceres-Martínez, J., Vásquez-Yeomans, R., 2013. Enfermedades, parásitos y episodios de mortalidad de ostiones de importancia comercial en México y sus implicaciones para la producción. *Cienc. Pesq.* 21, 5–48.
- Cáceres-Martínez, J., Vásquez-Yeomans, R., 2003. Presence of giant polymorphic cells in *Crassostrea gigas* cultured in Bahía Falsa, Baja California NW México. *J. Shellfish Res.* 22, 711–714. doi:10.2983/035.029.0302
- Calosi, P., Turner, L.M., Hawkins, M., Bertolini, C., Nightingale, G., Truebano, M., Spicer, J.I., 2013. Integrative and comparative biology multiple physiological responses to multiple environmental Challenges : An Individual Approach 1–11. doi:10.1093/icb/ict041
- Calow, P., 1989. Proximate and ultimate responses to stress in biological systems. *Biol. J. Linn. Soc.* 37, 173–181. doi:10.1111/j.1095-8312.1989.tb02101.x
- Carrasco, M.F., Barón, P.J., 2010. Analysis of the potential geographic range of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) based on surface seawater temperature satellite data and climate charts: The coast of South America as a study case. *Biol. Invasions* 12, 2597–2607. doi:10.1007/s10530-009-9668-0
- Carvalho-Saucedo, L., 2003. Temperatura óptima y temperatura letal superior en dos poblaciones de juveniles de ostión japonés *Crassostrea gigas*. Tesis de Maestría, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del Instituto Politécnico Nacional, México, 84 p.
- Cervantes-Duarte, R., Mata-Rodríguez, L.M., López-López, S., 2017. Efecto de la marea en la concentración de nutrientes, clorofila a y parámetros físicos y químicos en una laguna costera subtropical (Bahía Magdalena , México). *Hidrobiológica* 27, 253–264.
- Chávez-Villalba, J., 2014. Cultivo de ostión *Crassostrea gigas*: Análisis de 40 años de actividades en México. *Hidrobiológica* 24, 175–190.
- Chávez-Villalba, J., Villelas-Ávila, R., Cáceres-Martínez, C., 2007. Reproduction, condition and mortality of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg) in Sonora, México. *Aquac. Res.* 38, 268–278. doi:10.1111/j.1365-2109.2007.01662.x
- Checkley Jr., D.M., Barth, J. a., 2009. Patterns and processes in the California Current System. *Prog. Oceanogr.* 83, 49–64. doi:10.1016/j.pcean.2009.07.028
- Cheney, D.P., MacDonald, B.F., Elston, R.A., 2000. Summer mortality of Pacific oysters, *Crassostrea gigas* (Thunberg): Initial findings on multiple environmental stressors in Puget Sound, Washington,

1998. *J. Shellfish Res.* 19, 353–359.
- Chin, T.M., Milliff, R.F., Large, W.G., 1998. Basin-scale, high-wavenumber sea surface wind fields from a multiresolution analysis of scatterometer data. *J. Atmos. Ocean. Technol.* 15, 741–763. doi:10.1175/1520-0426(1998)015<0741:BSHWSS>2.0.CO;2
- Clegg, J.S., Uhlinger, K.R., Jackson, S.A., 2009. Induced thermotolerance and the heat shock protein – 70 family in the Pacific oyster *Crassostrea gigas*. *Mol. Mar. Biol. Biotechnol.* 7, 21–30.
- Connor, K.M., Gracey, A.Y., 2011. Circadian cycles are the dominant transcriptional rhythm in the intertidal mussel *Mytilus californianus*. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 108, 16110–16115. doi:10.1073/pnas.1111076108
- Conover, R.J., 1966. Assimilation of organic by zooplankton. *Limnol. Oceanogr.* 11, 338–345.
- Contreras, F., 1985. Las lagunas costeras mexicanas. Centro de Ecodesarrollo, Secretaría de Pesca, México, DF.
- Crooks, J.A., Crooks, K.R., Crooks, A.J., 2015. Observations of the non-native Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) in San Diego County, California. *Calif. Fish Game* 101, 101–107.
- Danemann, G.D., de la Cruz-Agüero, J., 1993. Ichthyofauna of San Ignacio Lagoon, Baja California Sur, Mexico. *Ciencias Mar.* 19, 333–341.
- Danemann, G.D., Guzmán-Poo, J., 1992. Notes on the birds of San Ignacio Lagoon, Baja California Sur, México. *West. Birds* 23, 11–19.
- Dash, P., Ignatov, A., Martin, M., Donlon, C., Brasnett, B., Reynolds, R.W., Banzon, V., Beggs, H., Cayula, J.F., Chao, Y., Grumbine, R., Maturi, E., Harris, A., Mittaz, J., Sapper, J., Chin, T.M., Vazquez-Cuervo, J., Armstrong, E.M., Gentemann, C., Cummings, J., Piollé, J.F., Autret, E., Roberts-Jones, J., Ishizaki, S., Høyer, J.L., Poulter, D., 2012. Group for High Resolution Sea Surface Temperature (GHRSSST) analysis fields inter-comparisons-Part 2: Near real time web-based level 4 SST Quality Monitor (L4-SQUAM). *Deep. Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 77–80, 31–43. doi:10.1016/j.dsr2.2012.04.002
- David, E., Tanguy, A., Pichavant, K., Moraga, D., 2005. Response of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* to hypoxia exposure under experimental conditions. *FEBS J.* 272, 5635–5652. doi:10.1111/j.1742-4658.2005.04960.x
- De-la-Re-Vega, E., Sánchez-Paz, A., Gallardo-Ybarra, C., Lastra-Encinas, M.A., Castro-Longoria, R., Grijalva-Chon, J.M., López-Torres, M.A., Maldonado-Arce, A.D., 2017. The Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) Hsp70 modulates the Ostreid herpes virus 1 infectivity. *Fish Shellfish Immunol.* 71, 127–135. doi:10.1016/j.fsi.2017.09.079
- de Kantzow, M., Hick, P., Becker, J., Whittington, R., 2016. Effect of water temperature on mortality of Pacific oysters *Crassostrea gigas* associated with microvariant ostreid herpesvirus 1 (OsHV-1 μ Var). *Aquac. Environ. Interact.* 8, 419–428. doi:10.3354/aei00186
- Deidun, A., Gauci, A., Azzopardi, J., Cutajar, D., Farrugia, H., Drago, A., 2016. Which is the best predictor of sea temperature: satellite, model or data logger values? A case study from the Maltese Islands (Central Mediterranean). *J. Coast. Res.* 75, 627–631. doi:10.2112/SI75-126.1
- del Villar-Guerra, D., Cronin, M., Dabrowski, T., Bartlett, D., 2012. Seals as collectors of oceanographic data in the coastal zone. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 115, 272–281. doi:10.1016/j.ecss.2012.09.010
- Deser, C., Alexander, M.A., Xie, S.-P., Phillips, A.S., 2010. Sea surface temperature variability: Patterns and mechanisms. *Ann. Rev. Mar. Sci.* 2:115–43. doi:10.1146/annurev-marine-120408-151453
- Diederich, S., Nehls, G., van Beusekom, J.E., Reise, K., 2005. Introduced Pacific oysters (*Crassostrea gigas*) in the northern Wadden Sea: Invasion accelerated by warm summers? *Helgol. Mar. Res.* 59, 97–106. doi:10.1007/s10152-004-0195-1
- Doney, S.C., Lima, I., Moore, J.K., Lindsay, K., Behrenfeld, M.J., Westberry, T.K., Mahowald, N., Glover, D.M., Takahashi, T., 2009. Skill metrics for confronting global upper ocean ecosystem-biogeochemistry models against field and remote sensing data. *J. Mar. Syst.* 76, 95–112.

- doi:10.1016/j.jmarsys.2008.05.015
- Doney, S.C., Ruckelshaus, M., Emmett Duffy, J., Barry, J.P., Chan, F., English, C.A., Galindo, H.M., Grebmeier, J.M., Hollowed, A.B., Knowlton, N., Polovina, J., Rabalais, N.N., Sydeman, W.J., Talley, L.D., 2012. Climate Change Impacts on Marine Ecosystems. *Ann. Rev. Mar. Sci.* 4, 11–37. doi:10.1146/annurev-marine-041911-111611
- Donlon, C., Rayner, N., Robinson, I., Poulter, D.J.S., Casey, K.S., Vazquez-Cuervo, J., Armstrong, E., Bingham, A., Arino, O., Gentemann, C., May, D., LeBorgne, P., Piollé, J., Barton, I., Beggs, H., Merchant, C.J., Heinz, S., Harris, A., Wick, G., Emery, B., Minnett, P., Evans, R., Llewellyn-Jones, D., Mutlow, C., Reynolds, R.W., Kawamura, H., 2007. The Global Ocean Data Assimilation Experiment High-resolution Sea Surface Temperature Pilot Project. *Bull. Am. Meteorol. Soc.* 88, 1197–1213. doi:10.1175/BAMS-88-8-1197
- Dunn, O.J., 1964. Multiple Comparisons Using Rank Sums. *Technometrics* 6, 241–252.
- Efron, B., 1979. Bootstrap methods: another look at the jackknife. *Ann. Stat.* 7, 1–26.
- El-Geziry, T.M., 2013. On the diurnal variations of in-situ sea surface temperature (SST) in Alexandria Eastern Harbour, Egypt. *J. Oper. Oceanogr.* 6. doi:10.1080/1755876X.2013.11020145
- Elliott, J.M., Davison, W., 1975. Energy equivalents of oxygen consumption in animal energetics. *Oecologia* 19, 195–201. doi:10.1007/BF00345305
- Enríquez-Díaz, M.R., 2004. Variabilidad y bioenergética de la reproducción en la ostra creusa *Crassostrea gigas*. Tesis de Doctorat, Université de Bretagne Occidentale.
- Fabbri, E., Valbonesi, P., Franzellitti, S., 2008. HSP expression in bivalves. *Invertebr. Surviv. J.* 5, 135–161.
- FAO, 2017. FishStatJ: Universal software for fishery statistical time series [WWW Document]. FAO Fish. Aquac. Dep. Stat. Inf. URL <http://www.fao.org/fishery/statistics/global-aquaculture-production/query/en>
- FAO, 2016. El estado mundial de la pesca y la acuicultura 2016. Contribución a la seguridad alimentaria y la nutrición para todos. Roma. 224 pp. doi:978-92-5-306675-9
- Farcy, É., Voiseux, C., Lebel, J.M., Fiévet, B., 2009. Transcriptional expression levels of cell stress marker genes in the pacific oyster *Crassostrea gigas* exposed to acute thermal stress. *Cell Stress Chaperones* 14, 371–380. doi:10.1007/s12192-008-0091-8
- Filgueira, R., Rosland, R., Grant, J., 2011. A comparison of scope for growth (SFG) and dynamic energy budget (DEB) models applied to the blue mussel (*Mytilus edulis*). *J. Sea Res.* 66, 403–410. doi:10.1016/j.seares.2011.04.006
- Flores-Báez, B.P., Galindo_Bect, S.D., Vidal-Musiño, M., 1983. Estero al Cardon, Baja California Sur 1. Hidrología (noviembre 1978 - junio 1979). *Ciencias Mar.* 9, 137–149.
- Fry, F.E.J., 1947. Effects of environmental of animal activity. publications of Ontario Fisheries Research Laboratory, No. 68, University of Toronto Studies, Biological Series, No. 55. 62 pp.
- Ginger, K.W.K., Vera, C.B.S., R, D., Dennis, C.K.S., Adela, L.J., Yu, Z., Thiyagarajan, V., 2013. Larval and post-larval stages of Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) are resistant to elevated CO₂. *PLoS One* 8, 1–12. doi:10.1371/journal.pone.0064147
- Goh, B.P.L., Lai, C.H., 2014. Establishing the thermal threshold of the tropical mussel *Perna viridis* in the face of global warming. *Mar. Pollut. Bull.* 85, 325–331. doi:10.1016/j.marpolbul.2013.10.041
- Góngora-Gómez, A.M., García-Ulloa, M., Hernández-Sepulveda, J.A., Domínguez-Orozco, A.L., 2012. Crecimiento del ostión *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1795) cultivado en el estero La Piedra, Sinaloa, México. *Av. en Investig. Agropecu.* 16, 91–104.
- Grime, J.P., 1989. The stress debate--symptom of impending synthesis. *Biol. J. Linnean Soc.* 37, 3–17.
- Gunderson, A.R., Armstrong, E.J., Stillman, J.H., 2016. Multiple stressors in a changing world: The need for an improved perspective on physiological responses to the dynamic marine environment. *Ann. Rev. Mar. Sci.* 8, 357–378. doi:10.1146/annurev-marine-122414-033953

- Hall, S.J., Delaporte, A., Phillips, M.J., 2011. Blue frontiers: Manging the environmental costs of aquaculture. The WorldFish Center, Rep # 2011-33. Penang, Malaysia. 92 pp. http://www.worldfishcenter.org/global_aquaculture.
- Hamdoun, A.M., Cheney, D.P., Cherr, G.N., 2003. Phenotypic plasticity of HSP70 and HSP70 gene expression in the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*): implications for resting thermal limits and induction of thermal tolerance. Biol. Bull. 205, 160–169.
- Helm, M.M., 2005. *Crassostrea gigas* [WWW Document]. Programa Inf. especies acuáticas. Dep. Pesca y Acuic. FAO Roma. URL http://www.fao.org/fishery/culturedspecies/Crassostrea_gigas/es
- Helmuth, B., Broitman, B.R., Blanchette, C., Gilman, S., Halpin, P., Harley, C.D., O'Donnell, M.J., Hofmann, G., Menge, B., Strickland, D., 2006. Mosaic patterns of thermal stress in the rocky intertidal zone: Implications for climate change. Ecol. Monogr. 76, 461–479. doi:10.1890/0012-9615(2006)076[0461:MPOTSI]2.0.CO;2
- Helmuth, B., Broitman, B.R., Yamane, L., Gilman, S.E., Mach, K., Mislan, K.A.S., Denny, M.W., 2010. Organismal climatology: analyzing environmental variability at scales relevant to physiological stress. J. Exp. Biol. 213, 995–1003. doi:10.1242/jeb.038463
- Helmuth, B., Choi, F., Matzelle, A., Torossian, J.L., Morello, S.L., Mislan, K.A.S., Yamane, L., Strickland, D., Szathmary, P.L., Gilman, S.E., Tockstein, A., Hilbish, T.J., Burrows, M.T., Power, A.M., Gosling, E., Mieszkowska, N., Harley, C.D.G., Nishizaki, M., Carrington, E., Menge, B., Petes, L., Foley, M.M., Johnson, A., Poole, M., Noble, M.M., Richmond, E.L., Robart, M., Robinson, J., Sapp, J., Sones, J., Broitman, B.R., Denny, M.W., Mach, K.J., Miller, L.P., O'Donnell, M., Ross, P., Hofmann, G.E., Zippay, M., Blanchette, C., Macfarlan, J.A., Carpizo-Ituarte, E., Ruttenberg, B., Peña Mejía, C.E., McQuaid, C.D., Lathlean, J., Monaco, C.J., Nicastro, K.R., Zardi, G., 2016. Long-term, high frequency in situ measurements of intertidal mussel bed temperatures using biomimetic sensors. Sci. Data 3, 160087. doi:10.1038/sdata.2016.87
- Helmuth, B., Russell, B.D., Connell, S.D., Dong, Y., Harley, C.D., Lima, F.P., Sará, G., Williams, G.A., Mieszkowska, N., 2014. Beyond long-term averages: making biological sense of a rapidly changing world. Clim. Chang. Responses 1, 6. doi:10.1186/s40665-014-0006-0
- Hernández-López, J., Vargas-Albores, F., 2003. A microplate technique to quantify nutrients (NO₂-, NO₃-, NH₄⁺ and PO₄³⁻) in seawater. Aquac. Res. 34, 1201–1204. doi:10.1046/j.1365-2109.2003.00928.x
- Higgins, J.J., Blair, R.C., Tashtoush, S., 1990. The aligned rank transform procedure. Annu. Conf. Appl. Stat. Agric. 185–195.
- Hochachka, P.W., Somero, G.N., 2002. Biochemical adaptation: Mechanism and Process in Physiological Evolution. Oxford University Press, Oxford.
- Holman, R., Haller, M.C., 2013. Remote Sensing of the Nearshore. Ann. Rev. Mar. Sci. 5, 95–113. doi:10.1146/annurev-marine-121211-172408
- Holt, D., Gomulkiewicz, R., 1997. How does immigration influence local adaptation? A reexamination of a familiar. Am. Nat. 149, 563–572.
- Hosoda, K., 2016. Global space-time scales for day-to-day variations of daily-minimum and diurnal sea surface temperatures: their distinct spatial distribution and seasonal cycles. J. Oceanogr. 72, 281–298. doi:10.1007/s10872-015-0327-z
- Huang, B., Banzon, V.F., Freeman, E., Lawrimore, J., Liu, W., Peterson, T.C., Smith, T.M., Thorne, P.W., Woodruff, S.D., Zhang, H.M., 2015. Extended reconstructed sea surface temperature version 4 (ERSST.v4). Part I: Upgrades and intercomparisons. J. Clim. 28, 911–930. doi:10.1175/JCLI-D-14-00006.1
- Hughes, S.L., Holliday, N.P., Colbourne, E., Ozhigin, V., Valdimarsson, H., Østerhus, S., Wiltshire, K., 2009. Comparison of in situ time-series of temperature with gridded sea surface temperature datasets in the north Atlantic. ICES J. Mar. Sci. 66, 1467–1479. doi:10.1093/icesjms/fsp041
- Iqbal, M.A., Penas, A., Cano-Ortiz, A., Kersebaum, K.C., Herrero, L., del Río, S., 2016. Analysis of

- recent changes in maximum and minimum temperatures in Pakistan. *Atmos. Res.* 168, 234–249. doi:10.1016/j.atmosres.2015.09.016
- Islas-Olivares, R., 1975. El ostión japonés, *Crassostrea gigas*, en Baja California. *Ciencias Mar.* 2, 58–59.
- Ivlev, V.S., 1939. Transformation of energy by aquatic animals. Coefficient of energy consumption by *Tubifex tubifex* (Oligochaeta). *Int. Rev. der gesamten Hydrobiol. und Hydrogr.* 38, 449–458. doi:10.1002/iroh.19390380126
- Jentsch, A., Kreyling, J., Beierkuhnlein, C., 2007. A new generation of climate change experiments : events, not trends. *Front. Ecol. Environ.* 5, 365–374. doi:10.1890/1540-9295(2007)5[365:ANGOCE]2.0.CO;2
- Jost, J.A., Podolski, S.M., Frederich, M., 2012. Enhancing thermal tolerance by eliminating the pejus range: A comparative study with three decapod crustaceans. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 444, 263–274. doi:10.3354/meps09379
- Kawabe, S., Yokoyama, Y., 2011. Novel isoforms of heat shock transcription factor 1 are induced by hypoxia in the pacific oyster *Crassostrea gigas*. *J. Exp. Zool. Part A Ecol. Genet. Physiol.* 315 A, 394–407. doi:10.1002/jez.685
- Kawai, Y., Wada, A., 2007. Diurnal sea surface temperature variation and its impact on the atmosphere and ocean: A review. *J. Oceanogr.* 63, 721–744. doi:10.1007/s10872-007-0063-0
- Kearney, M., 2006. Habitat, environment and niche: What are we modelling? *Oikos* 115, 186–191. doi:10.1111/j.2006.0030-1299.14908.x
- Kearney, M.R., Isaac, A.P., Porter, W.P., 2014. microclim: Global estimates of hourly microclimate based on long-term monthly climate averages. *Sci. Data* 1, 1–9. doi:10.1038/sdata.2014.6
- Kelsch, S.W., Neill, W.H., 1990. Temperature preference versus acclimation in fishes: Selection for changing metabolic optima. *Trans. Am. Fish. Soc.* 119, 601–610. doi:10.1577/1548-8659(1990)119
- Kilpatrick, K.A., Podestá, G., Walsh, S., Williams, E., Halliwell, V., Szczodrak, M., Brown, O.B., Minnett, P.J., Evans, R., 2015. A decade of sea surface temperature from MODIS. *Remote Sens. Environ.* 165, 27–41. doi:10.1016/j.rse.2015.04.023
- Kim, B.M., Kim, K., Choi, I.Y., Rhee, J.S., 2017. Transcriptome response of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* susceptible to thermal stress: A comparison with the response of tolerant oyster. *Mol. Cell. Toxicol.* 13, 105–113. doi:10.1007/s13273-017-0011-z
- Kingsolver, J.G., Woods, H.A., 2016. Beyond thermal performance curves: modeling time-dependent effects of thermal stress on ectotherm growth rates. *Am. Nat.* 187, 283–294. doi:10.1086/684786
- Kranner, I., Minibayeva, F. V., Beckett, R.P., Seal, C.E., 2010. What is stress? Concepts, definitions and applications in seed science. *New Phytol.* 188, 655–673. doi:10.1111/j.1469-8137.2010.03461.x
- Kwak, M.T., Seo, G.H., Cho, Y.K., Kim, B.G., You, S.H., Seo, J.W., 2015. Long-term comparison of satellite and *in-situ* sea surface temperatures around the Korean Peninsula. *Ocean Sci. J.* 50, 109–117. doi:10.1007/s12601-015-0009-1
- Lannig, G., Eilers, S., Pörtner, H.O., Sokolova, I.M., Bock, C., 2010. Impact of ocean acidification on energy metabolism of oyster, *Crassostrea gigas* - Changes in metabolic pathways and thermal response. *Mar. Drugs* 8, 2318–2339. doi:10.3390/md8082318
- Lathlean, J.A., Ayre, D.J., Minchinton, T.E., 2011. Rocky intertidal temperature variability along the southeast coast of Australia: Comparing data from *in situ* loggers, satellite-derived SST and terrestrial weather stations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 439, 83–95. doi:10.3354/meps09317
- Levine, A.F.Z., McPhaden, M.J., 2016. How the July 2014 easterly wind burst gave the 2015–2016 El Niño a head start. *Geophys. Res. Lett.* 43, 6503–6510. doi:10.1002/2016GL069204
- Li, Y., Qin, J.G., Abbott, C. a, Li, X., Benkendorff, K., 2007. Synergistic impacts of heat shock and spawning on the physiology and immune health of *Crassostrea gigas*: an explanation for summer

- mortality in Pacific oysters. *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.* 293, 2353–2362. doi:10.1152/ajpregu.00463.2007
- Lian, T., Chen, D.K., Tang, Y.M., 2017. Genesis of the 2014–2016 El Niño events. *Sci. China Earth Sci.* 60, 1589–1600. doi:10.1007/s11430-016-8315-5
- Lim, H., Kim, B., Joon, I., Lee, J., Choi, I., Kim, Y., Rhee, J., 2016. Thermal stress induces a distinct transcriptome profile in the Pacific oyster *Crassostrea gigas*. *Comp. Biochem. Physiol. Part D* 19, 62–70. doi:10.1016/j.cbd.2016.06.006
- Lima, F.P., Wethey, D.S., 2012. Three decades of high-resolution coastal sea surface temperatures reveal more than warming. *Nat. Commun.* 3, 1–13. doi:10.1038/ncomms1713
- Liu, W., Huang, B., Thorne, P.W., Banzon, V.F., Zhang, H.M., Freeman, E., Lawrimore, J., Peterson, T.C., Smith, T.M., Woodruff, S.D., 2015. Extended reconstructed sea surface temperature version 4 (ERSST.v4): Part II. Parametric and structural uncertainty estimations. *J. Clim.* 28, 931–951. doi:10.1175/JCLI-D-14-00007.1
- Lluch-Belda, D., Hernández-Rivas, M.E., Saldierna-Martínez, R., Guerrero-Caballero, R., 2000. Variabilidad de la temperatura superficial del mar en Bahía Magdalena. *Oceanides* 15, 1–23.
- Logan, D.T., Epifanio, C.E., 1978. A laboratory energy balance for the larvae and juveniles of the American lobster *Homarus americanus*. *Mar. Biol.* 47, 381–389. doi:10.1007/BF00388930
- Lora-Vilchis, M.C., Doktor, N., 2001. Evaluation of seven algal diets for spat of the Pacific scallop *Argopecten ventricosus*. *J. World Aquac. Soc.* 32, 228–235. doi:10.1111/j.1749-7345.2001.tb01100.x
- Luepsen, H., 2017. Comparison of nonparametric analysis of variance methods: A vote for van der Waerden. *Commun. Stat. Simul. Comput.* 1–30. doi:10.1080/03610918.2017.1353613
- Madeira, D., Narciso, L., Cabral, H.N., Vinagre, C., 2012. Thermal tolerance and potential impacts of climate change on coastal and estuarine organisms. *J. Sea Res.* 70, 32–41. doi:10.1016/j.seares.2012.03.002
- Maeda-Martínez, A.N., 2008. Estado actual del cultivo de bivalvos en México, in: Lovatelli, A., Farías, A., Uriarte, I. (Eds.), Estado Actual del cultivo y manejo de moluscos bivalvos y su proyección futura: Factores que afectan su sustentabilidad en América Latina. FAO, Actas de Pesca y Acuicultura. No. 12., 91–100 pp.
- Mao, Y., Zhou, Y., Yang, H., Wang, R., 2006. Seasonal variation in metabolism of cultured Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, in Sanggou Bay, China. *Aquaculture* 253, 322–333. doi:10.1016/j.aquaculture.2005.05.033
- Martin, M., Dash, P., Ignatov, A., Banzon, V., Beggs, H., Brasnett, B., Cayula, J.F., Cummings, J., Donlon, C., Gentemann, C., Grumbine, R., Ishizaki, S., Maturi, E., Reynolds, R.W., Roberts-Jones, J., 2012. Group for High Resolution Sea Surface temperature (GHRSSST) analysis fields inter-comparisons. Part 1: A GHRSSST multi-product ensemble (GMPE). *Deep. Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 77–80, 21–30. doi:10.1016/j.dsr2.2012.04.013
- Meistertzheim, A.-L., Tanguy, A., Moraga, D., Thébault, M.-T., Thebault, M.T., 2007. Identification of differentially expressed genes of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* exposed to prolonged thermal stress. *FEBS J.* 274, 6392–6402. doi:10.1111/j.1742-4658.2007.06156.x
- Melo, C.M.R., Silva, F.C., Gomes, C.H.A.M., Solé-Cava, A.M., Lazoski, C., 2010. *Crassostrea gigas* in natural oyster banks in southern Brazil. *Biol. Invasions* 12, 441–449. doi:10.1007/s10530-009-9475-7
- Mendoza-Salgado, R.A., Lechuga-Deveze, C.L., 1995. Diagnóstico ambiental preliminar: Rancho Bueno, Bahía Magdalena, Reporte Técnico Interno, CIB, B. C. S. La Paz, BCS.
- Mendoza, L.F., Carmona, R., 2013. Distribución espacial y temporal de aves playeras (orden: Charadriiformes) en Laguna San Ignacio, Baja California Sur, México. *Rev. Biol. Trop.* 61, 229–241.

- Merino, G., Barange, M., Blanchard, J.L., Harle, J., Holmes, R., Allen, I., Allison, E.H., Badjeck, M.C., Dulvy, N.K., Holt, J., Jennings, S., Mullan, C., Rodwell, L.D., 2012. Can marine fisheries and aquaculture meet fish demand from a growing human population in a changing climate? *Glob. Environ. Chang.* 22, 795–806. doi:10.1016/j.gloenvcha.2012.03.003
- Michaelidis, B., Haas, D., Grieshaber, M.K., 2005. Extracellular and intracellular acid-base status with regard to the energy metabolism in the oyster *Crassostrea gigas* during exposure to air. *Physiol. Biochem. Zool.* 78, 373–383. doi:10.1086/430223
- Miossec, L., Le Deuff, R.-M., Gouletquer, P., 2009. Alien Species Alert: *Crassostrea gigas* (Pacific oyster), ICES Cooperative Research Report.
- Morak-Bozzo, S., Merchant, C.J., Kent, E.C., Berry, D.I., Carella, G., 2016. Climatological diurnal variability in sea surface temperature characterized from drifting buoy data. *Geosci. Data J.* 3, 20–28. doi:10.1002/gdj3.35
- Mori, K., 1979. Effects of artificial eutrophication on the metabolism of the Japanese oyster *Crassostrea gigas*. *Mar. Biol.* 53, 361–369.
- Naranjo-García, E., Castillo-Rodríguez, Z.G., 2017. First inventory of the introduced and invasive mollusks in Mexico. *Nautilus (Philadelphia)*. 131, 107–126.
- Navarro, J.M., 2002. Fisiología energética de los pectínidos iberoamericanos, in: Maeda-Martínez, A.M. (Ed.), *Los moluscos pectínidos de Iberoamérica: ciencia y acuicultura*. LIMUSA, pp. 61–76.
- Nehring, S., 2011. NOBANIS–Invasive Alien Species Fact Sheet–*Crassostrea gigas*. Online Database Eur. Netw. Invasive Alien Species - NOBANIS 1–18.
- Nelder, J.A., Wedderburn, R.W.M., 1972. Generalized Linear Models. *J. R. Stat. Soc. Ser. A* 135, 370–384. doi:10.2307/2344614
- Núñez-López, R.A., Casas-Valdez, M.M., Mendoza-González, A.C., Mateo-Cid, L.E., 1998. Flora fitológica de la laguna San Ignacio, B. C. S., México. *Hidrobiológica* 8, 33–42.
- Nussbaum, E.M., 2015. *Categorical and Nonparametric Data Analysis*. Routledge, Taylor and Francis Group, New York, NY.
- Okuro, A., Kubota, M., Tomita, H., Hihara, T., 2014. Inter-comparison of various global sea surface temperature products. *Int. J. Remote Sens.* 35, 5394–5410. doi:10.1080/01431161.2014.926415
- Olson, I.C., Kozdon, R., Valley, J.W., Gilbert, P.U.P.A., 2012. Mollusk shell nacre ultrastructure correlates with environmental temperature and pressure. *J. Am. Chem. Soc.* 134, 7351–7358. doi:10.1021/ja210808s
- Patrick, S., Faury, N., Gouletquer, P., 2006. Seasonal changes in carbohydrate metabolism and its relationship with summer mortality of Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg) in Marennes-Oléron bay (France). *Aquaculture* 252, 328–338. doi:10.1016/j.aquaculture.2005.07.008
- Perdue, J.A., Beattie, J.H., Chew, K.K., 1981. Some relationships between gametogenic cycle and summer mortality phenomenon in the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) in Washington State. *J. Shellfish Res.* 1, 9–16. doi:10.2983/035.029.0302
- Pernet, F., Barret, J., Le Gall, P., Corporeau, C., Dégremont, L., Lagarde, F., Pépin, J.F., Keck, N., 2012. Mass mortalities of Pacific oysters *Crassostrea gigas* reflect infectious diseases and vary with farming practices in the Mediterranean Thau lagoon, France. *Aquac. Environ. Interact.* 2, 215–237. doi:10.3354/aei00041
- Pernet, F., Lagarde, F., Gall, P. Le, D'Orbcastel, E.R., 2014. Associations between farming practices and disease mortality of Pacific oyster *Crassostrea gigas* in a Mediterranean lagoon. *Aquac. Environ. Interact.* 5, 99–106. doi:10.3354/aei00096
- Petton, B., Boudry, P., Alunno-Bruscia, M., Pernet, F., 2015a. Factors influencing disease-induced mortality of Pacific oysters *Crassostrea gigas*. *Aquac. Environ. Interact.* 6, 205–222. doi:10.3354/aei00125
- Petton, B., Bruto, M., James, A., Labreuche, Y., Alunno-Bruscia, M., Le Roux, F., 2015b. *Crassostrea*

- gigas* mortality in France: The usual suspect, a herpes virus, may not be the killer in this polymicrobial opportunistic disease. *Front. Microbiol.* 6, 1–10. doi:10.3389/fmicb.2015.00686
- Pieterse, A., Pitcher, G., Naidoo, P., Jackson, S., 2012. Growth and Condition of the Pacific Oyster *Crassostrea gigas* at Three Environmentally Distinct South African Oyster Farms. *J. Shellfish Res.* 31, 1061–1076. doi:10.2983/035.031.0418
- Ponce-Díaz, G., Lluch-Cota, S.E., Bautista-Romero, J.J., Llunch-Belda, D., 2003. Multiscale characterization of the sea temperature in an area of abalone banks (*Haliotis spp.*) at Bahía Asunción, Baja California Sur, Mexico. *Ciencias Mar.* 29, 291–303.
- Pörtner, H.O., 2012. Integrating climate-related stressor effects on marine organisms: Unifying principles linking molecule to ecosystem-level changes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 470, 273–290. doi:10.3354/meps10123
- Pörtner, H.O., 2002. Climate variations and the physiological basis of temperature dependent biogeography: Systemic to molecular hierarchy of thermal tolerance in animals. *Comp. Biochem. Physiol. - A Mol. Integr. Physiol.* 132, 739–761. doi:10.1016/S1095-6433(02)00045-4
- Pörtner, H.O., Bock, C., Knust, R., Lannig, G., Lucassen, M., Mark, F.C., Sartoris, F.J., 2008. Cod and climate in a latitudinal cline : physiological analyses of climate effects in marine fishes. *Clim. Res.* 37, 253–270. doi:10.3354/cr00766
- Pörtner, H.O., Bock, C., Mark, F.C., 2017. Oxygen- and capacity-limited thermal tolerance: bridging ecology and physiology. *J. Exp. Biol.* 220, 2685–2696. doi:10.1242/jeb.134585
- Pörtner, H.O., Farrell, A.P., 2008. Physiology and Climate Change. *Science* 322, 690–692.
- Pörtner, H.O., Peck, M.A., 2010. Climate change effects on fishes and fisheries: Towards a cause-and-effect understanding. *J. Fish Biol.* 77, 1745–1779. doi:10.1111/j.1095-8649.2010.02783.x
- Rand, G.M., Petrocelli, S.R., 1985. *Fundamentals of aquatic toxicology*. Hemisphere Publishing, New York, NY.
- Rayner, N.A., 2003. Global analyses of sea surface temperature, sea ice, and night marine air temperature since the late nineteenth century. *J. Geophys. Res.* 108, 4407. doi:10.1029/2002JD002670
- Reynolds, R.W., Rayner, N.A., Smith, T.M., Stokes, D.C., Wang, W., 2002. An improved in situ and satellite SST analysis for climate. *J. Clim.* 15, 1609–1625. doi:10.1175/1520-0442(2002)015<1609:AIISAS>2.0.CO;2
- Reynolds, R.W., Smith, T.M., Liu, C., Chelton, D.B., Casey, K.S., Schlax, M.G., 2007. Daily high-resolution-blended analyses for sea surface temperature. *J. Clim.* 20, 5473–5496. doi:10.1175/2007JCLI1824.1
- Rinde, E., Tjomsland, T., Hjermann, D.O., Kempa, M., Norling, P., Kolluru, V.S., 2017. Increased spreading potential of the invasive Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) at its northern distribution limit in Europe due to warmer climate. *Mar. Freshw. Res.* 68, 252–262. doi:10.1071/MF15071
- Robinson, C.J., 2016. Evolution of the 2014–2015 sea surface temperature warming in the central west coast of Baja California, Mexico, recorded by remote sensing. *Geophys. Res. Lett.* 43, 7066–7071. doi:10.1002/2016GL069356
- Rodríguez-Jaramillo, C., 2014. Cambios fisiológicos durante la gametogénesis en respuesta a incremento de temperatura experimental y natural: comparación entre una especie de ostión templada (*Crassostrea gigas*) y una tropical (*C. corteziensis*). Tesis doctoral, Universidad Autónoma de Baja California Sur, México, 206 p.
- Rohfritsch, A., Bierne, N., Boudry, P., Heurtebise, S., Cornette, F., Lapègue, S., 2013. Population genomics shed light on the demographic and adaptive histories of European invasion in the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*. *Evol. Appl.* 6, 1064–1078. doi:10.1111/eva.12086
- Ropert, M., Gouilletquer, P., 2000. Comparative physiological energetics of two suspension feeders: Polychaete annelid *Lanice conchilega* (Pallas 1766) and Pacific cupped oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg 1795). *Aquaculture* 181, 171–189. doi:10.1016/S0044-8486(99)00216-1

- Roport, M., Mazurié, J., Bédier, E., Le Coz, E., Soletchnik, P., 2007. Evaluation of summer mortality risk factors in shellfish farming ecosystems, in: Samain, J.F., McCombie, H. (Ed.), Summer Mortality of Pacific Oyster *Crassostrea gigas*, The Morest Project. Quae Ed, pp. 1–61.
- Ruesink, J.L., Lenihan, H.S., Trimble, A.C., Heiman, K.W., Micheli, F., Byers, J.E., Kay, M.C., 2005. Introduction of non-native oysters: Ecosystem effects and restoration implications. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 36, 643–689. doi:10.1146/annurev.ecolsys.36.102003.152638
- Ruiz, C., Abad, M., Sedano, F., Garcia-Martin, L.O., López, J.L.S., 1992. Influence of seasonal environmental changes on the gamete production and biochemical composition of *Crassostrea gigas* (Thunberg) in suspended culture in El Grove, Galicia, Spain. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 155, 249–262. doi:10.1016/0022-0981(92)90066-J
- Salazar-Virgen, H.S., 2004. Efecto de la temperatura sobre la tasa rutinaria de consumo de oxígeno y el crecimiento, en juveniles de dos poblaciones de ostión japonesas *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1873). Tesis de licenciatura, Escuela Nacional de Ingeniería Pesquera de la Universidad Autónoma de Nayarit, Mexico.
- Salvi, D., Mariottini, P., 2016. Molecular taxonomy in 2D: A novel ITS2 rRNA sequence-structure approach guides the description of the oysters' subfamily Saccostreinae and the genus *Magallana* (Bivalvia: Ostreidae). *Zool. J. Linn. Soc.* doi:10.1111/zoj.12455
- Samain, J.-F., Roport, M., Bedier, E., Soletchnik, P., Mazurié, J., Le Coz, F., Blin, J., Costil, K., Mille, D., Tringnac, P., Boudry, P., Haffray, P., Bacher, C., Grengeré, K., Pouvreau, S., Bourles, Y., Sylvand, B., Misko, P., Gohin, E., Woerther, P., 2007. A synthesis of the morest project and recommendations for forecasting and managing oyster summer mortalities, in: Summer Mortality of Pacific Oyster *Crassostrea gigas*, The Morest Project. pp. 307-339.
- Samain, J., McCombie, H., 2007. Summer mortality of Pacific Oyster *Crassostrea gigas*. The Morest Project, Quae. Ed.
- Sanford, E., Kelly, M.W., 2011. Local adaptation in marine invertebrates. *Ann. Rev. Mar. Sci.* 3, 509–535. doi:10.1146/annurev-marine-120709-142756
- Santamaría-Gallegos, N.A., Félix-Pico, E.F., Sánchez-Lizaso, J.L., Riosmena-Rodríguez, R., 2007. Ecología de la fanerógama *Zostera marina* en el sistema lagunar Bahía Magdalena-Bahía Almejas, in: Funes-Rodríguez, R., Gómez-Gutiérrez, J., Palomares-García, R. (Eds.), Estudios ecológicos en Bahía Magdalena. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. - Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del Instituto Politécnico Nacional, La Paz, BCS, pp. 101–112.
- Schwing, F.B., O'Farrel, M., Steger, J.M., Baltz, K., 1996. Coastal upwelling indices, West Coast of North America, 1946-1995, NOAA Technical Memorandum NMFS-SWFSC-231.
- Sexton, J.P., McIntyre, P.J., Angert, A.L., Rice, K.J., 2009. Evolution and ecology of species range limits. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 40, 415–436. doi:10.1146/annurev.ecolsys.110308.120317
- Shamseldin, A.A., Clegg, J.S., Friedman, C.S., Cherr, G.N., Pillai, M.C., 1997. Induced thermotolerance in the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*. *J. Shellfish Res.* 16, 487–491.
- Sicard-González, M.T., 2006. Efecto de la oscilación térmica en la fisiología de la almeja mano de león (*Nodipecten subnodosus* Sowerby, 1835). Tesis doctoral, Universidad Autónoma De Nuevo León, México, 185 p.
- Sicard-Gonzalez, M.T., Tripp-Valdez, L.O., Maeda-Martinez, A.N., Lluch-Cota, S.E., 2012. Coastal sea surface temperature records along the Baja California Peninsula. *Oceanides* 27, 65–69.
- Sicard, M.T., Maeda-Martínez, A.N., Lluch-Cota, S.E., Lodeiros, C., Roldán-Carrillo, L.M., Mendoza-Alfaro, R., 2006. Frequent monitoring of temperature: An essential requirement for site selection in bivalve aquaculture in tropical-temperate transition zones. *Aquac. Res.* 37, 1040–1049. doi:10.1111/j.1365-2109.2006.01527.x
- Slater, M.J., 2017. Societal and economic impacts of aquaculture. *J. World Aquac. Soc.* 48, 539–541. doi:10.1111/jwas.12445

- Smale, D.A., Wernberg, T., 2009. Satellite-derived SST data as a proxy for water temperature in nearshore benthic ecology. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 387, 27–37. doi:10.3354/meps08132
- Smit, A.J., Roberts, M., Anderson, R.J., Dufois, F., Dudley, S.F.J., Bornman, T.G., Olbers, J., Bolton, J.J., 2013. A coastal seawater temperature dataset for biogeographical studies: Large biases between in situ and remotely-sensed data sets around the coast of South Africa. *PLoS One* 8. doi:10.1371/journal.pone.0081944
- Sokolova, I.M., 2013. Energy-limited tolerance to stress as a conceptual framework to integrate the effects of multiple stressors. *Integr. Comp. Biol.* 53, 597–608. doi:10.1093/icb/ict028
- Sokolova, I.M., Frederich, M., Bagwe, R., Lannig, G., Sukhotin, A.A., 2012a. Energy homeostasis as an integrative tool for assessing limits of environmental stress tolerance in aquatic invertebrates. *Mar. Environ. Res.* 79, 1–15. doi:10.1016/j.marenvres.2012.04.003
- Sokolova, I.M., Sukhotin, A.A., Lanning, G., 2012b. Stress effects on metabolism and energy budgets in mollusks, in: Abele, D., Vázquez-Medina, J.P., Zenteno-Savín, T. (Eds.), *Oxidative Stress in Aquatic Ecosystems*. Wiley-Blackwell, U. K., pp. 263–280.
- Soletchnik, P., Gouletquer, P., Héral, M., Razet, D., Geairon, P., 1996. Évaluation du bilan énergétique de l’huitre creuse, *Crassostrea gigas*, en baie de Marennes-Oléron (France). *Aquat. Living Resour.* 9, 65–73. doi:10.1051/alr:1996009
- Soletchnik, P., Razet, D., Geairon, P., Faury, N., Gouletquer, P., 1997. Ecophysiologie de la maturation sexuelle et de la ponte de l’huitre creuse *Crassostrea gigas*: réponses métaboliques (respiration) et alimentaires (filtration, absorption) en fonction des différents stades de maturation. *Aquat. Living Resour.* 10, 177–185.
- Soletchnik, P., Ropert, M., Mazurié, J., Gildas Fleury, P., Le Coz, F., 2007. Relationships between oyster mortality patterns and environmental data from monitoring databases along the coasts of France. *Aquaculture* 271, 384–400. doi:10.1016/j.aquaculture.2007.02.049
- Solorzano, L., 1969. Determination of ammonia in natural seawater by the phenol-hypochlorite method. *Limnol. Oceanogr.* 14, 799–801. doi:10.4319/lo.1969.14.5.0799
- Somero, G.N., 2010. The physiology of climate change: how potentials for acclimatization and genetic adaptation will determine “winners” and “losers.” *J. Exp. Biol.* 213, 912–920. doi:10.1242/jeb.037473
- Somero, G.N., 2005. Linking biogeography to physiology: Evolutionary and acclimatory adjustments of thermal limits. *Front. Zool.* 2, 1. doi:10.1186/1742-9994-2-1
- Stobart, B., Downing, N., Buckley, R., Teleki, K., 2008. Comparison of *in situ* temperature data from the southern Seychelles with SST data : can satellite data alone be used to predict coral bleaching events ? 7–11.
- Stobart, B., Mayfield, S., Mundy, C., Hobday, A.J., Hartog, J.R., 2016. Comparison of *in situ* and satellite sea surface-temperature data from South Australia and Tasmania: How reliable are satellite data as a proxy for coastal temperatures in temperate southern Australia? *Mar. Freshw. Res.* 67, 612–625. doi:10.1071/MF14340
- Stuart-Smith, R.D., Edgar, G.J., Barrett, N.S., Kininmonth, S.J., Bates, A.E., 2015. Thermal biases and vulnerability to warming in the world’s marine fauna. *Nature*. doi:10.1038/nature16144
- Sun, X.J., Zhou, L.Q., Tian, J.T., Liu, Z.H., Wu, B., Dong, Y.H., Yang, A.G., Ma, W.M., 2016. Transcriptome survey of phototransduction and clock genes in marine bivalves. *Genet. Mol. Res.* 15, 1–10. doi:10.4238/gmr15048726
- Sunday, J.M., Bates, A.E., Dulvy, N.K., 2012. Thermal tolerance and the global redistribution of animals. *Nat. Clim. Chang.* 2, 686–690. doi:10.1038/nclimate1539
- Sunday, J.M., Bates, A.E., Kearney, M.R., Colwell, R.K., Dulvy, N.K., Longino, J.T., Huey, R.B., 2014. Thermal-safety margins and the necessity of thermoregulatory behavior across latitude and elevation. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 111, 5610–5615. doi:10.1073/pnas.1316145111

- Swartz, S.L., Cummings, W.C., 1978. Gray whales, *Eschrichtius robustus*, in Laguna san Ignacio, Baja California Sur, México.
- Tamayo, D., Ibarrola, I., Urrutxurtu, I., Navarro, E., 2014. Physiological basis of extreme growth rate differences in the spat of oyster (*Crassostrea gigas*). Mar. Biol. 161, 1627–1637. doi:10.1007/s00227-014-2447-1
- Tepler, S., Mach, K., Denny, M., 2011. Preference versus performance: Body temperature of the intertidal snail *Chlorostoma funebralis*. Biol. Bull. 220, 107–117.
- Tessmar-Raible, K., Raible, F., Arboleda, E., 2011. Another place, another time: Marine species and the rhythms of life. BioEssays 33, 165–172. doi:10.1002/bies.201000096
- The World Bank, 2013. Fish to 2030: Prospects for fisheries and aquaculture, Agriculture and environmental services discussion paper 03, World Bank Report No. 83177-GLB. doi:83177-GLB
- Thomas, Y., Pouvreau, S., Alunno-Bruscia, M., Barillé, L., Gohin, F., Bryère, P., Gernez, P., 2016. Global change and climate-driven invasion of the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) along European coasts: A bioenergetics modelling approach. J. Biogeogr. 43, 568–579. doi:10.1111/jbi.12665
- Thompson, R.J., Bayne, B.L., 1974. Some relationships between growth, metabolism and food in the mussel *Mytilus edulis*. Mar. Biol. 27, 317–326. doi:10.1007/BF00394367
- Tittensor, D.P., Mora, C., Jetz, W., Lotze, H.K., Ricard, D., Berghe, E. Vanden, Worm, B., 2010. Global patterns and predictors of marine biodiversity across taxa. Nature 466, 1098–1101. doi:10.1038/nature09329
- Troost, K., 2010. Causes and effects of a highly successful marine invasion: Case-study of the introduced Pacific oyster *Crassostrea gigas* in continental NW European estuaries. J. Sea Res. 64, 145–165. doi:10.1016/j.seares.2010.02.004
- Vásquez-Yeomans, R., García-Ortega, M., Cáceres-Martínez, J., 2010. Gill erosion and herpesvirus in *Crassostrea gigas* cultured in Baja California, Mexico. Dis. Aquat. Organ. 89, 137–144. doi:10.3354/dao02189
- Vazquez-Cuervo, J., Dewitte, B., Chin, T.M., Armstrong, E.M., Purca, S., Alburqueque, E., 2013. An analysis of SST gradients off the Peruvian Coast: The impact of going to higher resolution. Remote Sens. Environ. 131, 76–84. doi:10.1016/j.rse.2012.12.010
- Vinebrooke, R.D., Cottingham, K.L., Norberg, J., Scheffer, M., Dodson, S.I., Maberly, S.C., Sommer, U., 2004. Impacts of multiple stressors on biodiversity and ecosystem functioning: The role of species co-tolerance. Oikos 104, 451–457. doi:10.1111/j.0030-1299.2004.13255.x
- Warren, C.E., Davis, G.E., 1967. Laboratory studies on the feeding, bioenergetics, and growth of fish, The Biological Basis of Freshwater Fish Production. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Widdows, J., 1978. Physiological indices of stress in *Mytilus edulis*. J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom 58, 125-142. doi:10.1017/S0025315400024450
- Widdows, J., Donkin, P., Brinsley, M.D., Evans, S. V, Salkeld, P.N., Franklin, A., Law, R.J., Waldock, M.J., 1995. Scope for growth and contaminant levels in North-Sea mussels *Mytilus-edulis*. Mar. Ecol. Ser. 127, 131–148. doi:10.3354/meps127131
- Widdows, J., Fieth, P., Worrall, C.M., 1979. Relationships between seston, available food and feeding activity in the common mussel *Mytilus edulis*. Mar. Biol. 50, 195–207. doi:10.1007/BF00394201
- Widdows, J., Johnson, D., 1988. Physiological energetics of *Mytilus edulis*: Scope for growth. Mar. Ecol. Prog. Ser. 46, 113–121. doi:10.3354/meps046113
- Williams, C.M., Buckley, L.B., Sheldon, K.S., Vickers, M., Pörtner, H.O., Dowd, W.W., Gunderson, A.R., Marshall, K.E., Stillman, J.H., 2016. Biological impacts of thermal extremes: mechanisms and costs of functional responses matter. Integr. Comp. Biol. 56, 73–84. doi:10.1093/icb/icw013
- Williams, G.N., Zaidman, P.C., Glembocki, N.G., Narvarte, M. a, González, R. a C., Esteves, J.L., Gagliardini, D. a, 2014. Comparison between remotely-sensed sea-surface temperature (AVHRR)

- and in situ records in San Matías Gulf (Patagonia, Argentina). *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 42, 192–203.
- Winberg, G.G., 1960. Rate of metabolism and food requirements of fishes. *Fish. Res. Board Can. Transl. Ser.* 194, 202.
- Wobbrock, J.O., Findlater, L., Gergle, D., Higgins, J.J., 2011. The aligned rank transform for nonparametric factorial analyses using only anova procedures. *Proc. 2011 Annu. Conf. Hum. factors Comput. Syst. - CHI '11* 143–146. doi:10.1145/1978942.1978963
- Woodruff, S.D., Worley, S.J., Lubker, S.J., Ji, Z., Eric Freeman, J., Berry, D.I., Brohan, P., Kent, E.C., Reynolds, R.W., Smith, S.R., Wilkinson, C., 2011. ICOADS Release 2.5: Extensions and enhancements to the surface marine meteorological archive. *Int. J. Climatol.* 31, 951–967. doi:10.1002/joc.2103
- Xue, Y., Kumar, A., 2017. Evolution of the 2015/16 El Niño and historical perspective since 1979. *Sci. China Earth Sci.* 60, 1572–1588. doi:10.1007/s11430-016-0106-9
- Yang, C.-Y., Sierp, M.T., Abbott, C.A., Li, Y., Qin, J.G., 2016. Responses to thermal and salinity stress in wild and farmed Pacific oysters *Crassostrea gigas*. *Comp. Biochem. Physiol. Part A Mol. Integr. Physiol.* 201, 22–29. doi:10.1016/j.cbpa.2016.06.024
- Yang, C., Gao, Q., Liu, C., Wang, L., Zhou, Z., Gong, C., Zhang, A., Zhang, H., Qiu, L., Song, L., 2017. The transcriptional response of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* against acute heat stress. *Fish Shellfish Immunol.* 68, 132–143. doi:10.1016/j.fsi.2017.07.016
- Yasunaka, S., Hanawa, K., 2011. Intercomparison of historical sea surface temperature datasets. *Int. J. Climatol.* 31, 1056–1073. doi:10.1002/joc.2104
- Zaba, K.D., Rudnick, D.L., 2016. The 2014-2015 warming anomaly in the Southern California Current System observed by underwater gliders. *Geophys. Res. Lett.* 43, 1241–1248. doi:10.1002/2015GL067550
- Zhang, G., Fang, X., Guo, X., Li, L., Luo, R., Xu, F., Yang, P., Zhang, L., Wang, X., Qi, H., Xiong, Z., Que, H., Xie, Y., Holland, P.W.H., Paps, J., Zhu, Y., Wu, F., Chen, Y., Wang, J., Peng, C., Meng, J., Yang, L., Liu, J., Wen, B., Zhang, N., Huang, Z., Zhu, Q., Feng, Y., Mount, A., Hedgecock, D., Xu, Z., Liu, Y., Domazet-Lošo, T., Du, Y., Sun, X., Zhang, S., Liu, B., Cheng, P., Jiang, X., Li, J., Fan, D., Wang, W., Fu, W., Wang, T., Wang, B., Zhang, J., Peng, Z., Li, Y., Li, N., Wang, J., Chen, M., He, Y., Tan, F., Song, X., Zheng, Q., Huang, R., Yang, H., Du, X., Chen, L., Yang, M., Gaffney, P.M., Wang, S., Luo, L., She, Z., Ming, Y., Huang, W., Zhang, S., Huang, B., Zhang, Y., Qu, T., Ni, P., Miao, G., Wang, J., Wang, Q., Steinberg, C.E.W., Wang, H., Li, N., Qian, L., Zhang, G., Li, Y., Yang, H., Liu, X., Wang, J., Yin, Y., Wang, J., 2012. The oyster genome reveals stress adaptation and complexity of shell formation. *Nature* 490, 49–54. doi:10.1038/nature11413
- Zhang, G., Li, L., Meng, J., Qi, H., Qu, T., Xu, F., Zhang, L., 2016. Molecular Basis for Adaptation of Oysters to Stressful Marine Intertidal Environments. *Annu. Rev. Anim. Biosci.* 4, 357–381. doi:10.1146/annurev-animal-022114-110903
- Zhang, Y., Xu, Y.L., Dong, W.J., Cao, L.J., 2007. A preliminary analysis of distribution characteristics of maximum and minimum temperature and diurnal temperature range changes over China under SRES B2 scenario. *Chinese J. Geophys. Ed.* 50, 714–723.
- Zuur, A., Ieno, E., Walker, N., Saveliev, A., Smith, G., 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology with R.* Springer, NY.