



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS
DEL NOROESTE, S.C.

Programa de Estudios de Posgrado

RESPUESTAS FISIOLÓGICAS DE DOS POBLACIONES DE
ALMEJA MANO DE LEÓN (*Nodipecten subnodosus*) A
DIFERENTES REGÍMENES DE VARIABILIDAD.

T E S I S

Que para obtener el grado de

Maestra en Ciencias

Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales
(Orientación en Biología Marina)

P r e s e n t a

Natalia Guadalupe Joachin Mejia

La Paz, Baja California Sur, agosto de 2025.

ACTA DE LIBERACIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 7:30 horas del día 2 del Mes de Agosto del 2025, se procedió por los abajo firmantes, miembros de la Comisión Revisora de Tesis avalada por la Dirección de Estudios de Posgrado y Formación de Recursos Humanos del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., a liberar la Tesis de Grado titulada:

"Respuestas fisiológicas de dos poblaciones de almeja mano de león (*Nodipecten subnodosus*) a diferentes regímenes de variabilidad"

Presentada por la alumna:

Natalia Guadalupe Joachin Mejia

Aspirante al Grado de MAESTRA EN CIENCIAS EN EL USO, MANEJO Y PRESERVACIÓN DE LOS RECURSOS NATURALES CON ORIENTACIÓN EN **Biología Marina**

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron su **APROBACIÓN DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.



Dr. Salvador Emilio Lluch Cota
Director de Tesis

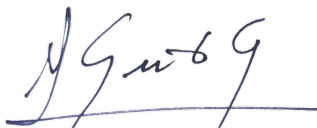
LA COMISIÓN REVISORA



Dra. Diana Patricia Carreño León
Co-Tutora de Tesis



Dr. Sergio Alan Ulaje Fernández
Co-Tutor de Tesis



Dra. Alejandra Nieto Garibay,
Directora de Estudios de Posgrado y
Formación de Recursos Humanos.



La Paz, Baja California Sur, a 11 de agosto de 2025.

Los miembros del comité de tesis del (la) estudiante Natalia Guadalupe Joachin Mejia del Programa de Maestría en Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales, revisamos el contenido de la tesis y otorgamos el Vo.Bo. dado que la tesis no representa un plagio de otro documento como lo muestra el reporte de similitud realizado:

- Herramienta antiplagio:
iThenticate
- Filtros utilizados:
Excluir bibliografías
Excluir texto citado
Materiales y métodos
Coincidencias pequeñas (15 palabras)
- Porcentajes de similitud:
Máximo 20% para tesis
Posgrado
Se muestra captura de pantalla

✓ iThenticate | Página 2 of 70 - Descripción general de integridad | Identificador de la entrega: tmmid-3117-481476702

9% Similitud general

El total combinado de todas las coincidencias, incluidas las fuentes superpuestas, para ca...

Filtrado desde el informe

- Bibliografía
- Texto mencionado
- Coincidencias menores (menos de 15 palabras)
- Methods and Materials

Exclusiones

- N.º de coincidencia excluida

Fuentes principales

9% Fuentes de Internet
1% Publicaciones
0% Trabajos entregados (trabajos del estudiante)

Marcas de integridad

N.º de alertas de Integridad para revisión

No se han detectado manipulaciones de texto sospechosas.

Los algoritmos de nuestro sistema analizan un documento en profundidad para buscar inconsistencias que permitirían distinguirlo de una entrega normal. Si advertimos algo extraño, lo marcamos como una alerta para que pueda revisarlo.

Una marca de alerta no es necesariamente un indicador de problemas. Sin embargo, recomendamos que preste atención y la revise.

Director-Co/Directores

Salvador Emilio Lluch Cota

Estudiante

Natalia Guadalupe Joachin Mejia

Personal técnico de asesoría en el análisis

Ana María Talamantes Cota

Conformación de Comités

Comité Tutorial

Dr. Salvador Emilio Lluch Cota
Centro de Investigaciones Biológicas de Noroeste, S.C.
Director de Tesis

Dra. Diana Patricia Carreño León
Centro de Investigaciones Biológicas de Noroeste, S.C.
Co-Tutora de Tesis

Dr. Sergio Alan Ulaje Fernández
Universidad Autónoma de Baja California Sur
Co-Tutor de Tesis

Comité Revisor de Tesis

Dr. Salvador Emilio Lluch Cota
Dra. Diana Patricia Carreño León
Dr. Sergio Alan Ulaje Fernández

Jurado de Examen

Dr. Salvador Emilio Lluch Cota
Dra. Diana Patricia Carreño León
Dr. Sergio Alan Ulaje Fernández

Suplente

Dr. Sergio Scarry González Peláez

Resumen

En las últimas décadas, el cambio climático ha generado importantes impactos en el medio marino, como un calentamiento acelerado del océano, su acidificación y la disminución del oxígeno disuelto. Estos cambios han causado la exposición de numerosos organismos a condiciones fisiológicas subóptimas o extremas. La temperatura es uno de los principales factores que limita la distribución y abundancia de los organismos ectotermos, ya que regula procesos fundamentales a lo largo del ciclo de vida. Aunque se han realizado numerosos estudios que han evaluado la respuesta de diversas especies frente a distintas temperaturas, aún es necesario entender cómo responden los organismos a distintos modos de variabilidad térmica.

En este estudio se tomó como modelo a *Nodipecten subnodosus*, conocida como almeja mano de león, una especie de interés comercial. El objetivo del trabajo fue evaluar el desempeño de juveniles de dos poblaciones provenientes de sitios con distintos patrones de variabilidad térmica, pero crecidos en las mismas condiciones, a fin de aislar las respuestas adaptativas y de plasticidad fenotípica. Los organismos fueron expuestos a tres regímenes térmicos (oscilación regular, oscilación estocástica y temperatura constante) y posteriormente a un reto térmico agudo. Se evaluaron tasas metabólicas, reservas energéticas e indicadores de estrés oxidativo. Los resultados mostraron que no hubo diferencias significativas entre poblaciones para la mayoría de los indicadores, lo que sugiere que la plasticidad fenotípica tiene un papel predominante sobre la divergencia evolutiva en la respuesta térmica. Sin embargo, el régimen de temperatura sí influyó en los indicadores metabólicos, bioquímicos y de estrés oxidativo, lo que indica que esta especie en condiciones variables logró compensar a través de un mejor balance energético y absorción de alimentos, a pesar de mostrar mayor estrés oxidativo en comparación con la condición constante. Tras el reto térmico, se observó un incremento en la demanda energética y una transición a un estado fisiológico orientado a la supervivencia.

Palabras clave: Plasticidad fenotípica; evolución adaptativa; aclimatación; hipertermia.

ORCID: 0009-0000-2588-8446



Dr. Salvador Emilio Lluch Cota
Vo. Bo. Director de Tesis

Summary

In recent decades, climate change has caused significant impacts on the marine environment, including accelerated ocean warming, acidification, and reduced dissolved oxygen. These changes have exposed numerous organisms to suboptimal or extreme physiological conditions. Temperature is one of the main factors limiting the distribution and abundance of ectothermic organisms, as it regulates fundamental life-cycle processes. Although many studies have evaluated species' responses to different temperatures, it is still necessary to understand how organisms respond to different modes of thermal variability.

This study focused on *Nodipecten subnodosus*, commonly known as the lion's paw scallop, a commercially important species. The aim was to assess the performance of juveniles from two populations originating from areas with distinct thermal variability patterns but reared under the same conditions, in order to isolate adaptive and phenotypic plasticity responses. Organisms were exposed to three thermal regimes (regular oscillation, stochastic oscillation, and constant temperature), followed by an acute thermal challenge. Metabolic rates, energy reserves, and oxidative stress indicators were evaluated. The results showed no significant differences between populations for most indicators, suggesting that phenotypic plasticity plays a predominant role over evolutionary divergence in thermal responses. However, the temperature regime did affect metabolic, biochemical, and oxidative stress indicators. This indicates that under variable conditions, the species was able to compensate through improved energy balance and food absorption, despite showing greater oxidative stress compared to the constant condition. After the thermal challenge, an increase in energy demand and a shift toward a survival-oriented physiological state were observed.

Keywords: Phenotypic plasticity; adaptive evolution; acclimation; hyperthermia.

ORCID: 0009-0000-2588-8446



Dr. Salvador Emilio Lluch Cota
Vo. Bo. Director de Tesis

Dedicatoria

A mi mamá y a mi papá, por su amor y apoyo incondicional. Gracias por todos los sacrificios que hicieron para que yo pudiera llegar hasta aquí. Gracias por acompañarme en este y en todos los caminos que he recorrido a lo largo de mi vida, gracias por creer tanto en mí, por darme alas y dejarme volar. Gracias por estar en los momentos difíciles y por siempre celebrar mis logros por más chiquitos que sean. No existen palabras suficientes para agradecerles todo lo que han hecho por y para mí.

A mis hermanos Alejandro y Daniela, por ser mis compañeros de vida. Gracias por celebrar mis éxitos como si fueran los suyos y por estar conmigo a pesar de la distancia, por escucharme, animarme y recordarme siempre quién soy.

Agradecimientos

Este trabajo es un producto del proyecto Ciencia de Frontera 78911: “Impactos biológicos de la variabilidad térmica y clima extremo en ectotermos marinos bentónicos: aptitud biológica, potencial de adaptación y plasticidad fenotípica”.

Agradezco a la Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación (SECIHTI) por la beca de manutención (CVU 1246344).

Al Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. (CIBNOR) por brindarme las instalaciones y el equipo necesario para llevar a cabo este proyecto. A la Dirección de Estudios de Posgrado y Formación de Recursos Humanos, por todo su apoyo.

A los miembros de mi comité: al Dr. Salvador Emilio Lluch Cota, a la Dra. Diana Patricia Carreño León y al Dr. Sergio Alan Ulaje Fernández, por guiarme, compartir su conocimiento y, sobre todo, por estar siempre dispuestos a resolver mis dudas. Gracias por toda su paciencia, tiempo y dedicación hacia mi proyecto.

A los técnicos del Laboratorio de Ecofisiología de Organismos Acuáticos: Dra. Diana Patricia Carreño León, Dr. Armando Monge Quevedo y en especial a la M.C. Rosa Isela Vázquez Sánchez, por el invaluable apoyo en la realización de los bioensayos, materiales y consejos. Gracias, Isela, por todo tu apoyo en el laboratorio, paciencia y, sobre todo, por tu empatía y compañía en los momentos de crisis.

Al técnico M. en C. Roberto Hernández Herrera del Laboratorio de Bioquímica Fisiológica, por su apoyo en el análisis bioquímico y estrés oxidativo. Gracias por brindarme espacio, materiales y por su paciencia para explicarme todos los procedimientos.

A la técnica Dra. Rosa L. Salgado García y al Dr. Ilie Racotta Dimitrov del Laboratorio de Metabolismo Energético, por el apoyo en las actividades necesarias para este trabajo.

A mis compañeros y amigos del laboratorio, Isela, Gilberto y Tania, por hacer más ligero el trabajo del laboratorio, por sus consejos, por las risas y los desayunitos con chisme. Gracias por siempre brindarme una sonrisa aún en los días difíciles.

A Jair Rojas Castillo por todo tu amor y apoyo incondicional. Gracias, nene, por estar a mi lado incluso en los días de estrés y caos, por acompañarme en este camino, por tu paciencia y por todo lo que compartimos.

A mi familia, en especial a mis padres Rosa María Mejía Aupart y Miguel Ángel Joachin Márquez, y a mis hermanos Daniela y Alejandro Joachin, por ser mi fortaleza más grande. Gracias por todo su cariño, por su apoyo y por creer en mí.

A mis padrinos Angélica y Martín, y a mis primos Mariano y Martín por todo su cariño y apoyo incondicional. A mis tíos Berny y Blanquis, y a mi prima Carola, gracias por ser una extensión de mi familia estando lejos de casa, por todas las risas y noches de juegos.

A los amigos y amigas que se cruzaron en el camino: Dante, Pau, Eloy, Levi, Andy, María, Cindy y Lau. Y en especial a Josh, gracias por su compañía, las risas, el chanequeo y el cariño. La maestría no hubiera sido la misma sin ustedes.

A los roomies, Regis, Sandra y Jair por todo el amor y la complicidad: gracias por todas las risas, aventuras vividas, noches de juegos y días de simplemente compartir la vida, gracias infinitas chiquitos.

A mis amigas Dianita, Blanquita, Vane, Muciño, Tona, Diann y Ariela por quedarse conmigo en una etapa más, gracias por su apoyo incondicional y por estar, incluso a la distancia. Gracias por escucharme y sostenerme cuando lo necesité.

A la familia Lluch- Sicard por abrirme las puertas de su casa y adoptarme como una hija más, por todo su cariño y confianza.

A la familia Lluch-Cota, en especial a la Sra. Olga, gracias por abrirme las puertas de su casa y recibirme siempre con una cálida sonrisa y un abrazo reconfortante.

A todos y cada uno de ustedes los llevo siempre en el corazón, sin ustedes nada de esto hubiera sido posible. Porque ningún sueño se alcanza en soledad, y este, más que mío, es también de quienes me amaron, creyeron y acompañaron.

Contenido

Resumen	i
Summary	ii
Dedicatoria	iii
Agradecimientos	iv
Contenido	vi
Lista de figuras	viii
Lista de tablas	ix
Abreviaturas	x
1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	3
1.1 Indicadores fisiológicos	3
1.1.1 Balance energético y potencial de crecimiento	3
1.1.2 Reservas energéticas	4
1.1.3 Indicadores de estrés oxidativo	5
2.2 <i>Nodipecten subnodosus</i>	6
3. JUSTIFICACIÓN	10
4. HIPÓTESIS	11
5. OBJETIVOS	12
5.1 Objetivo general	12
5.2 Objetivos particulares	12
6. MATERIAL Y MÉTODOS	13
6.1 Sitios de estudio	13
6.2 Organismos experimentales	14
6.3 Diseño experimental	15
6.4 Tasas fisiológicas	18
6.4.1 Tasa respiratoria	20
6.4.2 Tasa de ingestión	20
6.4.3 Eficiencia de absorción	21
6.4.4 Tasa de Absorción	22
6.4.5 Tasa de excreción	22
6.4.6 Potencial de crecimiento	23
6.5 Análisis de tejidos	23
6.5.1 Contenido bioquímico de tejidos	24
6.5.1.1 Determinación de carbohidratos totales	25
6.5.1.2 Determinación de glucógeno	26
6.5.1.3 Determinación de proteínas totales	27
6.5.1.4 Determinación de lípidos totales	28
6.5.2 Indicadores de estrés oxidativo	29
6.5.2.1 Superóxido dismutasa (SOD) (Suzuki,2000)	30
6.5.2.2 Catalasa (Aebi, 1984)	30
6.5.2.3 Peroxidación de lípidos (Persky <i>et al.</i> ,2000)	30
6.5.2.4 Glutatión peroxidasa (GPx) (EC 1.11.1.9)	31
6.6 Análisis de datos	31

7. RESULTADOS	33
8. DISCUSIÓN	41
9. CONCLUSIONES	47
10. LITERATURA CITADA	48
11. ANEXOS	56
ANEXO A. Promedios de los datos crudos de tasas fisiológicas, los promedios están expresados en unidades energéticas (J/g/h) de todas las condiciones y de ambas poblaciones (BA y LOL).	56
ANEXO B. Promedios de los datos crudos del contenido bioquímico de tejidos de músculo (M) y manto (T), los promedios están expresados en mg/g, de todas las condiciones y de ambas poblaciones (BA y LOL).	56
ANEXO C. Promedios de los datos crudos de la actividad antioxidante y peroxidación lipídica (TBARS) de tejidos de músculo (M) y manto (T), los promedios están expresados en U mg proteína ⁻¹ , de todas las condiciones y de ambas poblaciones (BA y LOL)	57
ANEXO D. Diferencia entre medias por grupo expresado en porcentaje	57
ANEXO E. Datos crudos (antes de aplicar transformación). Valores promedio de todos los grupos y variables.	58

Lista de figuras

Figura 1. Mapa de la península de Baja California en donde se indican las localidades de Bahía de los Ángeles (BA) y Laguna Ojo de Liebre (LOL). Las gráficas muestran el ciclo estacional de ambos sitios; en rojo podemos observar los meses más cálidos y en azul los meses más fríos.....	14
Figura 2. Diagrama del tipo de régimen térmico al que fueron sometidos los organismos de <i>N. subnodosus</i> durante 15 días. Posteriormente, los organismos fueron sometidos a un reto térmico agudo de 28 °C (de 21 °C a 28 °C). Los puntos rojos representan el muestreo (tasas fisiológicas y de tejidos) de los organismos iniciales, los puntos azules representan los puntos de muestreo al final de cada régimen térmico a 21 °C y los puntos naranjas representan los puntos de muestreo después del reto térmico de 28 °C.	17
Figura 3. Esquema del diseño experimental con 3 regímenes de variabilidad térmica por triplicado y el reto térmico agudo. A) Diagrama de flujo de la realización de bioensayos y muestreo. B) Tinas y réplicas. C) Número de organismos por muestreo.	18
Figura 4. Sistema cerrado de flujo continuo y cámara de respirometría con juvenil de almeja mano de león.....	19
Figura 5. Toma de datos biométricos de juveniles de <i>N. subnodosus</i>	24
Figura 6. Diferencias proporcionales de medias entre grupos por pares: Oscilación regular - temperatura constante (naranja), régimen de oscilación estocástica- temperatura constante (azul claro), oscilación regular - oscilación estocástica (azul oscuro), y exposición post - pre reto térmico (gris). El cambio se expresa como % de cambio en relación.	39
Figura 7. Diferencias proporcionales de medias entre grupos por pares (no paramétricos): Oscilación regular - temperaturas constantes (naranja), régimen de oscilación estocástica - temperatura constante (azul claro), oscilación regular - oscilación eestocástica (azul oscuro), y exposición post - pre reto térmico (gris). El cambio se expresa como % de cambio en relación..	40

Lista de tablas

Tabla 1. Pruebas de normalidad (valor $p > 0.05$) para las variables crudas y transformadas.....	33
Tabla 2. Resultados del ANOVA (variables paramétricas). Las respuestas significativas ($p < 0.05$) se indican en negrita y cursiva.....	34
Tabla 3. Resultado de la prueba de Kruskal-Wallis (variables no paramétricas). Las respuestas significativas ($p < 0,05$) se indican en negrita y cursiva.	35
Tabla 4. Análisis post hoc para grupos con efectos significativos. Las diferencias significativas ($p < 0.05$) en las medias para la prueba de Tukey HSD (variables paramétricas) se marcan en negrita cursiva.	36
Tabla 5. Resultados de la prueba de Dunn (variables no paramétricas) se marcan en negrita cursiva.	37

Abreviaturas

BCA: Ácido bicinconínico

BE: Balance energético

CAT: Catalasa

Cél: Células

Cb: Concentración de las células en la Cámara blanco

Ci: Concentración de células en la cámara de incubación

EDTA: Ácido etilendiaminotetraacético

EO: Estrés oxidativo

F: Flujo

g: Gramo

GPx: Glutación peroxidasa

h: Hora

L: Litros

LOOH: Hidroperóxidos lipídicos

MDA: Aldehído malondialdehído

mg: miligramo

MHWs: Marine heat waves

mL: Mililitro

Mo: Materia orgánica

NBT: Nitroazul de tetrazolio

NH₄: Ion amonio

nm: Nanómetro

PC: Potencial de crecimiento

Ps: Peso seco

PUFAS: Ácidos grasos poliinsaturados

rpm: Revoluciones por minuto

SOD: Superóxido dismutasa

t: Tiempo

TA: Tasa de absorción

TBA: Ácido tiobarbitúrico

TI: Tasa de ingestión

TH: Tasa de excreción de heces

TR: Tasa respiratoria

TU: Tasa de excreción nitrogenada

TBARS: Sustancias reactivas al ácido tiobarbitúrico

U mg proteína⁻¹: Unidad de actividad específica enzimática por miligramo de proteína

pg/cél: picogramos por célula

1. INTRODUCCIÓN

El cambio climático es un fenómeno global relacionado con el incremento de las concentraciones de gases de efecto invernadero producto de actividades antropogénicas. Se estima que a nivel global la temperatura promedio de la superficie del mar (TSM) ha aumentado cerca de 0.88°C en los últimos 50 años, y se proyecta que aumente aún más hacia finales de siglo (entre 1 y 4°C , dependiendo de las futuras emisiones de carbono; Fox-Kepner *et al.*, 2021; Jutfelt *et al.*, 2024). Las manifestaciones regionales del cambio climático afectan directamente la supervivencia, el crecimiento y la reproducción de los organismos (Bellard *et al.*, 2012) y han causado daños cada vez más severos a la estructura y funcionamiento de ecosistemas costeros y marinos.

En el ambiente oceánico, estas manifestaciones regionales incluyen el aumento (o disminución) de temperatura de forma sostenida a largo plazo, alteraciones en los patrones de circulación, estratificación y enriquecimiento, cambios en variables fisicoquímicas, como contenido de oxígeno disuelto y pH, así como modificaciones en los patrones de estacionalidad (IPCC, 2022) y en la frecuencia e intensidad de eventos climáticos extremos (Smith *et al.*, 2023).

Una de las manifestaciones más preocupantes del clima extremo para el ambiente marino es el aumento en la frecuencia, duración e intensidad de olas marinas de calor (MHWs, por sus siglas en inglés), que consisten en eventos discretos de condiciones anómalamente cálidas de la temperatura del mar, acotados regionalmente y en una escala temporal que va de días a meses (Hobday *et al.*, 2016; Frölicher *et al.*, 2018; Cheng *et al.*, 2022). Estos eventos pueden tener efectos devastadores en los ecosistemas marinos, como alteraciones en la estructura poblacional, cambios en la distribución geográfica de las especies, un incremento en la prevalencia de patógenos y enfermedades, así como eventos de mortalidades masivas (Pörtner *et al.*, 2014; Oliver *et al.*, 2019).

El estrés se puede definir como un conjunto de respuestas fisiológicas de un organismo como reacción a una perturbación ambiental o metabólica que afecta la homeostasis (Selye, 1973). A estas escalas, los organismos pueden enfrentar los diversos cambios ambientales de múltiples formas, que van desde respuestas bioquímicas y cambios en el comportamiento hasta mecanismos fisiológicos y adaptación genética. La relevancia de cada una de estas estrategias

depende tanto de la magnitud como de la duración del estrés ambiental (Peck *et al.*, 2011). Se ha propuesto que, ante fenómenos asociados al cambio climático, la plasticidad fenotípica (especialmente mediante la aclimatación fisiológica a nuevas condiciones) y la adaptación genética, ya sea por mutaciones o por transferencia genética entre individuos o poblaciones, son las respuestas más significativas (Somero, 2013; Sultan, 2021). En el caso de las especies sésiles o de movilidad limitada, la capacidad para desplazarse y evitar condiciones adversas es limitada, por lo que la supervivencia frente a temperaturas elevadas requiere ajustes fisiológicos eficientes (Peck *et al.*, 2014; Sasaki *et al.*, 2021).

Uno de los mayores desafíos es determinar hasta qué punto la plasticidad fenotípica y la adaptación genética permiten a las especies hacer frente a condiciones ambientales estresantes. Para ello, se han realizado experimentos para estimar el grado de adaptación local en diferentes rasgos fenotípicos de interés de una población en condiciones idénticas, con el fin de minimizar la variación ambiental y poder reconocer el componente genético (Stanford y Kelly, 2011). Estos experimentos pueden dividirse en dos clases: los trasplantes recíprocos y de *common garden*. Los trasplantes recíprocos consisten en trasladar de forma cruzada a grupos de individuos de poblaciones y ambientes distintos, llevando en cada caso organismos de un ambiente al ambiente de la población contraria y otros, mantenerlos en el sitio de origen. Por su parte, en los experimentos *de common garden* se trasladan organismos de dos poblaciones distintas a un ambiente común. El *common garden* resulta especialmente útil para evaluar la importancia de la plasticidad fenotípica en cuanto a las variaciones de poblaciones de una misma especie (De Villemereuil *et al.*, 2022).

2. ANTECEDENTES

La temperatura juega un papel importante en el desarrollo de los organismos y frecuentemente se considera la principal limitante de la distribución y abundancia de organismos ectotermos (Lodeiros *et al.*, 2011). Juega un papel fundamental en la conformación de la capacidad aeróbica y la homeostasis fisiológica de los ectotermos marinos (Sokolova, 2021; Hemraj *et al.*, 2021) y en la regulación de múltiples procesos biológicos, como el desarrollo, crecimiento, movimiento, actividad, reproducción y la velocidad en la que ocurren las reacciones bioquímicas (Angilletta, 2009; Jutfelt *et al.*, 2024), por lo que sus cambios pueden afectar severamente el estado de salud de los organismos.

Diversos estudios han demostrado que la tolerancia térmica a corto plazo en ectotermos marinos, y en especial en bivalvos, es dependiente de su distribución, ya que los organismos que se localizan en la zona intermareal suelen tener mayor tolerancia al aumento de la temperatura que aquellos que habitan a mayores profundidades (Stillman *et al.*, 2000; Vajedsamiei *et al.*, 2021). No obstante, se ha documentado que la exposición prolongada a temperaturas elevadas puede generar efectos negativos, que incluyen el deterioro de las vías celulares y moleculares (función mitocondrial, estrés oxidativo y vías de señalización), compensaciones energéticas y alteraciones de los procesos fisiológicos como la eficiencia del sistema inmunológico, desarrollo embrionario y fertilización (Nardi *et al.*, 2022).

1.1 Indicadores fisiológicos

1.1.1 Balance energético y potencial de crecimiento

La respuesta fisiológica que tienen los animales al estrés térmico se puede evaluar mediante el balance energético (BE) a nivel de organismo. Para esto es necesario estimar la energía libre con la que cuentan para funciones como crecimiento, movimiento y reproducción, una vez atendidas las necesidades de mantenimiento basal (Warren y Davis, 1967). Este modelo evalúa a los organismos desde un punto de vista termodinámico, como un sistema abierto que intercambia energía con su ambiente en tres formas: calor, trabajo y energía almacenada en compuestos bioquímicos. El ingreso de energía al sistema proviene de la alimentación, evaluada a través de la tasa de ingestión (TI), mientras que la respiración (tasa respiratoria; TR), la excreción de heces

(TH) y de compuestos nitrogenados (TU) representan egresos de la energía. Todas estas tasas pueden ser expresadas en unidades energéticas. Posterior a la estimación de los diferentes destinos energéticos, se puede calcular el potencial de crecimiento (PC), que representa la energía libre para crecimiento y producción de gametos una vez atendidas las necesidades energéticas de mantenimiento. El PC presentará valores positivos cuando el consumo de energía supera el gasto en mantenimiento, o bien puede ser negativo cuando la energía utilizada en respiración y excreción es mayor que la energía absorbida, utilizando en este caso sus reservas corporales para llevar a cabo procesos vitales (Roldán-Carrillo, 2007).

En moluscos bivalvos, la tasa de ingestión se define como el número de partículas retenidas en cierto volumen de agua por unidad de tiempo (Bayne, 1976). La tasa respiratoria (TR) es una medida indirecta de la tasa metabólica de los organismos, que indica el total de transformaciones energéticas que se llevan a cabo. La determinación de la tasa respiratoria se realiza cuantificando el consumo de oxígeno del organismo con relación al tiempo, ya sea por métodos químicos o por medio de electrodos. Por otro lado, la tasa de excreción representa la energía perdida por medio de los desechos nitrogenados. El catabolismo de proteínas lleva a la formación de amonio que corresponde entre el 60% y el 90% del total del material excretado (Navarro, 2001). La determinación de este compuesto normalmente se realiza por métodos químicos (Solórzano, 1969). La energía desechada corresponde a la parte del alimento que no fue absorbida por el organismo. Existen distintos métodos para estudiar esta pérdida, por ejemplo, recolectando todas las heces y estimando por calorimetría el contenido energético, o bien, de forma indirecta, cuantificando el contenido de carbono por diferencia de peso seco menos las cenizas (Conover, 1996).

1.1.2 Reservas energéticas

La composición bioquímica de los tejidos se relaciona con la dinámica del metabolismo energético; es decir, con la movilización y consumo de energía para procesos como el mantenimiento, reproducción y crecimiento (Gaboort, 1983; Acosta *et al.*, 2010). La energía obtenida de los alimentos, además de ser utilizada para el mantenimiento y otros procesos, se

puede almacenar en órganos y/o tejidos de reserva, principalmente en el músculo aductor, el manto y la glándula digestiva.

Los carbohidratos son biomoléculas que juegan un papel importante en el almacenamiento de energía, ya que tienen la ventaja de ser movilizados rápidamente; además, representan combustible utilizado anaeróbicamente para ciertos tejidos que pueden funcionar bajo condiciones de baja disponibilidad de oxígeno. Dentro de los carbohidratos, el glucógeno es un polisacárido ramificado de los animales que proporciona un reservorio de glucosa fácil de utilizar para demandas energéticas inmediatas (Lehninger et al., 2009). Las proteínas son biopolímeros compuestos por una o más cadenas de polipéptidos y son diversas en función y estructura. Las proteínas son fundamentales para el crecimiento, reparación y mantenimiento de tejidos. Aunque pueden ser utilizadas como fuente de energía, su principal función es estructural y funcional. En condiciones de estrés, los organismos pueden catabolizar proteínas para obtener energía, aunque esto ocurre en menor medida comparado con carbohidratos y lípidos. Los lípidos son sustancias de origen biológico, insolubles en agua. Los lípidos constituyen una forma eficiente de almacenar energía metabólica, debido a que están menos oxidados que los carbohidratos y proteínas. Se almacenan en las células principalmente en forma de triglicéridos; esta es la clase de lípidos más abundante y proporcionan alrededor de seis veces más energía metabólica que los carbohidratos y las proteínas (Lehninger *et al.*, 2009).

1.1.3 Indicadores de estrés oxidativo

El estrés oxidativo ocurre cuando hay un desequilibrio en la producción de especies reactivas y antioxidantes a favor de las especies reactivas, llevando a un daño oxidativo (Sies, 1991). Las especies reactivas de oxígeno (ROS, por sus siglas en inglés) se producen durante la respiración aeróbica. Las ROS son moléculas reactivas y radicales libres derivadas del oxígeno molecular, como pueden ser el radical superóxido ($O_2^{\bullet-}$), peróxido de hidrógeno (H_2O_2) y los radicales hidroxilos ($OH^{\bullet}$) (Preiser, 2012). Como mecanismo de respuesta, el organismo produce moléculas enzimáticas como la catalasa (CAT), glutatión peroxidasa (GPx) y superóxido dismutasa (SOD), que junto con moléculas no enzimáticas de bajo peso molecular actúan como defensa antioxidante, disminuyendo las ROS a compuestos no nocivos y seguros como el oxígeno y el agua (Barber *et*

al., 2006). El estrés oxidativo puede dañar biomoléculas esenciales como lípidos de la membrana celular, proteínas e incluso el ADN.

Los lípidos son esenciales para el mantenimiento de la estructura y función celular y son los principales targets de ataque de las ROS. El proceso en el que los oxidantes atacan a los lípidos, especialmente los ácidos grasos poliinsaturados (PUFAs), se denomina peroxidación lipídica (Ayala et al., 2014). Este proceso da lugar a una amplia variedad de productos de oxidación, siendo los principales productos primarios los hidroperóxidos lipídicos (LOOH), y dos productos secundarios ampliamente estudiados los aldehídos malondialdehído (MDA) y 4-hidroxinonenal (4-HNE). El malondialdehído y las sustancias reactivas al ácido tiobarbitúrico (TBARS) se han utilizado como biomarcadores estándar de la peroxidación lipídica debido a su reacción con el ácido tiobarbitúrico (TBA) y a su simplicidad y bajo coste (Ayala et al., 2014; Niki, 2014). La prueba TBARS implica la reacción de MDA con TBA en condiciones ácidas y calentamiento, lo que conduce a la formación de productos de color rosa y fluorescentes que pueden medirse por métodos colorimétricos y fluorométricos (Espín *et al.*, 2017).

2.2 *Nodipecten subnodosus*

La familia Pectinidae agrupa a más de 350 especies actuales (González-Antivia, 2001), de las cuales 15 son de importancia económica dentro de los géneros *Aequipecten*, *Argopecten*, *Chalamys*, *Euvola*, *Pecten* y *Nodipecten* (Holguín-Quiñones y García-Domínguez, 2011). Su distribución geográfica es amplia, desde regiones tropicales hasta regiones frías, tanto en el océano Atlántico como en el Pacífico. Presentan características que los diferencian del resto de los bivalvos, entre ellas la presencia de un solo músculo aductor grande que les confiere la capacidad de natación y escape.

La almeja mano de león *Nodipecten subnodosus* es uno de los pectínidos más grandes de América tropical (Peña *et al.*, 2001). Se distribuye desde Laguna Ojo de Liebre, en Baja California Sur, México, hasta las costas de Perú (Keen, 1971), observándose algunas poblaciones en el litoral del Golfo de California, desde la Isla Ángel de la guarda, hasta la Isla Espíritu Santo (Massó-Rojas,

2000). Esta especie habita en profundidades entre 8 y 20 m, asociada a corrientes bien marcadas, fondos arenosos y áreas coralinas (Rupp *et al.*, 2011).

La almeja mano de león se caracteriza por tener la concha más larga que alta; ambas valvas presentan de 8 a 11 costillas radiales gruesas superpuestas, finas costillas imbricadas y espacios intercostales. En las valvas también se pueden observar nódulos irregulares en las costillas que suelen ser más prominentes en la valva izquierda. El color exterior de la concha varía entre amarillo, rojo, púrpura y naranja, a veces con manchas naranja, magenta o blanco. El interior es blanco con bandas del color exterior, especialmente en el margen (Ruiz-Verdugo *et al.*, 2016). El músculo, también llamado callo, en organismos adultos tiene un peso aproximado de 120 g y realiza funciones aductoras. Está compuesto por dos tipos de tejido muscular, el estriado y el liso; juntos tienen una forma cilíndrica, normalmente de color blanco o crema (Dore, 1991). Las fibras estriadas le permiten al individuo realizar contracciones rápidas que facilitan la eliminación de partículas de su interior y le confieren capacidad de locomoción, y las segundas permiten realizar contracciones lentas y mantener las valvas cerradas por largos periodos y con poco gasto energético (Rupp *et al.*, 2011). El manto es un tejido fino, de color naranja casi transparente, y es el órgano responsable de la secreción de la concha y delimita el volumen de la cavidad paleal, contribuye en el transporte de partículas en la superficie para su posterior expulsión como pseudoheces y participa en el intercambio gaseoso del organismo.

La almeja mano de león representa un recurso importante en el Pacífico mexicano. Las cualidades gastronómicas y nutricionales del callo, además de su rápido crecimiento, la convierten en un valioso recurso con alta demanda nacional e internacional. En la costa occidental de la península de Baja California se capturó almeja mano de león entre 1979 y 1990, con una producción baja y difícilmente estimable, ya que su registro se encuentra mezclado con otras especies, como la almeja catarina (*Argopecten ventricosus*) (Ponce Díaz *et al.*, 2011). A partir de 1995 se incrementa la atención al recurso como pesquería, desarrollada con la intención de subsanar la producción de almeja Catarina, e inicia el registro de su producción comercial en laguna Ojo de Liebre. Las capturas aumentaron de 5 ton en 1995 a un promedio anual de 260 ton anuales en la segunda mitad de los 2000s. En 2009 se alcanzó un máximo histórico de 320 ton; sin embargo, para el año

2010 las capturas disminuyeron a 280 ton y posteriormente declinaron abruptamente, coincidiendo con mortalidades masivas no asociadas a la pesca. En 2011 la captura fue de únicamente 56 ton y para el año 2012 se detuvo la extracción dado el deterioro poblacional (Ponce-Díaz *et al.*, 2011), declarando su veda hasta el día de hoy.

En cuanto a su cultivo, a pesar de que se tiene relativamente dominado a escala técnico-piloto, las experiencias comerciales han sido en general negativas, al menos en parte por el riesgo de pérdidas de organismos por enfermedades y mortalidades masivas potencialmente acentuadas por eventos climáticos. Se han explorado diferentes técnicas, desde el repoblamiento de bancos hasta el cultivo intensivo con manejo controlado a altas densidades. Se han probado artes de cultivo en suspensión, como las canastas perleras, las linternas japonesas y las canastas ostrícolas de plástico, con eficiencia en términos de crecimiento altamente dependiente del sitio y las condiciones ambientales asociadas. En este sentido, la selección de sitio representa un reto mayor para la actividad. Los principales retos que enfrenta el cultivo comercial son el abastecimiento de semilla y el manejo sanitario. La captación de semilla del medio es extremadamente variable e impredecible y la alternativa, la producción de semilla en laboratorio, se ha logrado solo de manera parcial (Arellano-Martínez *et al.*, 2011). Por su parte, el mantenimiento de los organismos en el mar, tanto en suspensión como en fondo, requiere condiciones de alta calidad del agua, sin contaminación microbiológica y química, para reducir el riesgo de enfermedades como las causadas por organismos perforadores (poliquetos y esponjas) (González-Ortiz, 2016). Como resultado, hoy día existe interés en pocos empresarios acuícolas, lo que demanda mayor investigación para reducir la incertidumbre y recuperar dicho interés.

El rango de tolerancia térmica de la especie va de los 8 a los 28 °C, con una temperatura óptima, de acuerdo con el potencial de crecimiento como indicador de desempeño, de 22 °C (González-Estrada, 2003). La exposición frecuente a temperaturas cercanas al límite térmico (28-31°C) compromete la homeostasis energética de los organismos (Salgado-García *et al.*, 2020; Bressolier *et al.*, 2025); sin embargo, existen evidencias de que para esta especie los individuos presentan una mejor condición fisiológica en condiciones oscilantes en comparación con temperaturas constantes (Sicard, 2006).

Experimentos de trasplantes recíprocos han mostrado diferencias de desempeño fisiológico, crecimiento y supervivencia al trasladar organismos del Pacífico al Golfo de California y viceversa. La población del Golfo mostró una mayor tasa de supervivencia y de crecimiento tanto en su sitio de origen como en el Pacífico; en cambio, la población del Pacífico presentó un mayor gasto energético, expresado por la tasa respiratoria y por tanto un menor crecimiento (Koch *et al.*, 2015 Purce *et al.*, 2020). Si bien estos estudios han documentado las diferencias de desempeño que presentan los organismos silvestres sometidos a trasplantes recíprocos, no permiten diferenciar el componente genético y el de plasticidad fenotípica por no incluir un diseño de *common garden*. Más aún, no ofrecen evidencia de la respuesta comparada ante el mismo reto, sea de aumento de temperatura o de régimen de variabilidad.

3. JUSTIFICACIÓN

Frente al actual escenario de cambio climático, los organismos marinos están expuestos a eventos extremos de variaciones térmicas cada vez más frecuentes e intensos. En el caso particular de la almeja mano de león (*Nodipecten subnodosus*), una especie de importancia ecológica y económica, los cambios de biomasa en el tiempo han provocado fuerte incertidumbre en la actividad pesquera y acuícola, por lo que resulta relevante generar información básica sobre su capacidad de respuesta ante la variabilidad térmica actual y futura. Los resultados de este trabajo permitirán, por un lado, comprender uno de los factores clave que pudieran causar mortalidades masivas que afectan tanto a poblaciones naturales como cultivadas y por otro lado se aportarán elementos clave para el desarrollo de estrategias de manejo y cultivo.

4. HIPÓTESIS

La capacidad de respuesta de los organismos ante condiciones de estrés térmico depende de la información genética. Se espera que organismos descendientes de poblaciones que habitan en condiciones de amplia variabilidad tengan una mayor capacidad de respuesta al estrés térmico que aquellos provenientes de sitios donde la variabilidad térmica es menor.

5. OBJETIVOS

5.1 Objetivo general

Evaluar y comparar el desempeño fisiológico de juveniles de almeja mano de león (*Nodipecten subnodosus*) provenientes de dos poblaciones geográfica, climática y genéticamente diferentes, expuestos a diferentes regímenes de variabilidad térmica y a un aumento agudo de temperatura.

5.2 Objetivos particulares

1. Comparar la respuesta de los organismos provenientes de poblaciones de dos localidades contrastantes en el noroeste de México expuestos a diferentes regímenes de variabilidad térmica y a un reto agudo, a través de indicadores fisiológicos: de composición bioquímica de tejidos, de estrés oxidativo y de balance energético para evaluar el papel relativo de la carga genética en la capacidad de respuesta.
2. Evaluar el efecto de diferentes regímenes térmicos (temperatura constante, oscilaciones regulares y variabilidad estocástica o caótica) en el desempeño de los organismos, a través de indicadores fisiológicos: de composición bioquímica de tejidos, de estrés oxidativo, balance energético y capacidad de respuesta ante un reto agudo.

6. MATERIAL Y MÉTODOS

6.1 Sitios de estudio

En las costas mexicanas existe una gran diversidad de especies comerciales; la región noroeste del país incluye a las costas del Pacífico de la península de Baja California y el Golfo de California. Esta zona se caracteriza por tener altos niveles de producción biológica, fuertes variaciones ambientales y presencia de recursos masivos (Lluch-Belda *et al.*, 2009).

Para este estudio se seleccionaron dos sitios ambientalmente contrastantes (Jochin-Mejia, 2022) con presencia de poblaciones silvestres de almeja mano de león, con diferencias genéticas detectadas mediante el uso de microsatélites (Ibarra *et al.*, 2005; Petersen *et al.*, 2010): Laguna Ojo de Liebre y Bahía de Los Ángeles (Fig. 1).

Laguna Ojo de Liebre (LOL) se encuentra dentro de la “Reserva de la Biosfera El Vizcaíno” en la costa del Océano Pacífico, se ubica entre 27°55'N - 27°35' latitud N, 114°20' y 113°50' longitud W. Cuenta con una superficie de 366 km² y se caracteriza por ser un sistema complejo de canales ramificados con profundidades mayores a 3 m, la mayoría del sedimento es fino, con arena media en los canales, limos y arcilla se presentan en el interior de la laguna, además este complejo lagunar posee una productividad primaria de (1.2 µg clorofila a/L), relativamente bajo comparado con otros sitios de la costa del Pacífico como Bahía Magdalena (Arellano-Martínez, 2005; Gómez-Gutiérrez *et al.*, 2001). El cuerpo de agua se comunica al mar a través de una boca estrecha, aunque de umbral profundo lo que permite un flujo permanente de agua rica en nutrientes y oxígeno. La laguna presenta un medio hipersalino por el poco aporte de agua dulce (Acevedo-Cervantes, 1997). La temperatura mínima histórica (serie de tiempo de 38 años) es de 13°C, una temperatura promedio de 19 °C y temperatura máxima de 27°C (Jochin-Mejia, 2022).

Bahía de los Ángeles (BA) se localiza en el Golfo de California entre 28° 55' latitud N y 113° 30' longitud W, en la costa oriental de la península de Baja California. Ubicada dentro de la Reserva de la Biosfera Bahía de los Ángeles-Canal de Ballenas y Salsipuedes, es una bahía somera de aproximadamente 40 m con características influenciadas principalmente por el Canal de Ballenas (Álvarez-Borrego, 2007). La temperatura mínima histórica registrada para este sitio es de 12.8 °C,

mientras que la temperatura promedio corresponde a 22 °C; sin embargo, las temperaturas máximas superan los 30°C en verano (Joachin-Mejia, 2022). Otra característica importante de esta bahía es su alta productividad primaria (2-3 µg clorofila a/L) debido al constante intercambio de agua y nutrientes con el canal de Ballenas, además de las interacciones con mareas y su topografía (López *et al.*, 2006).

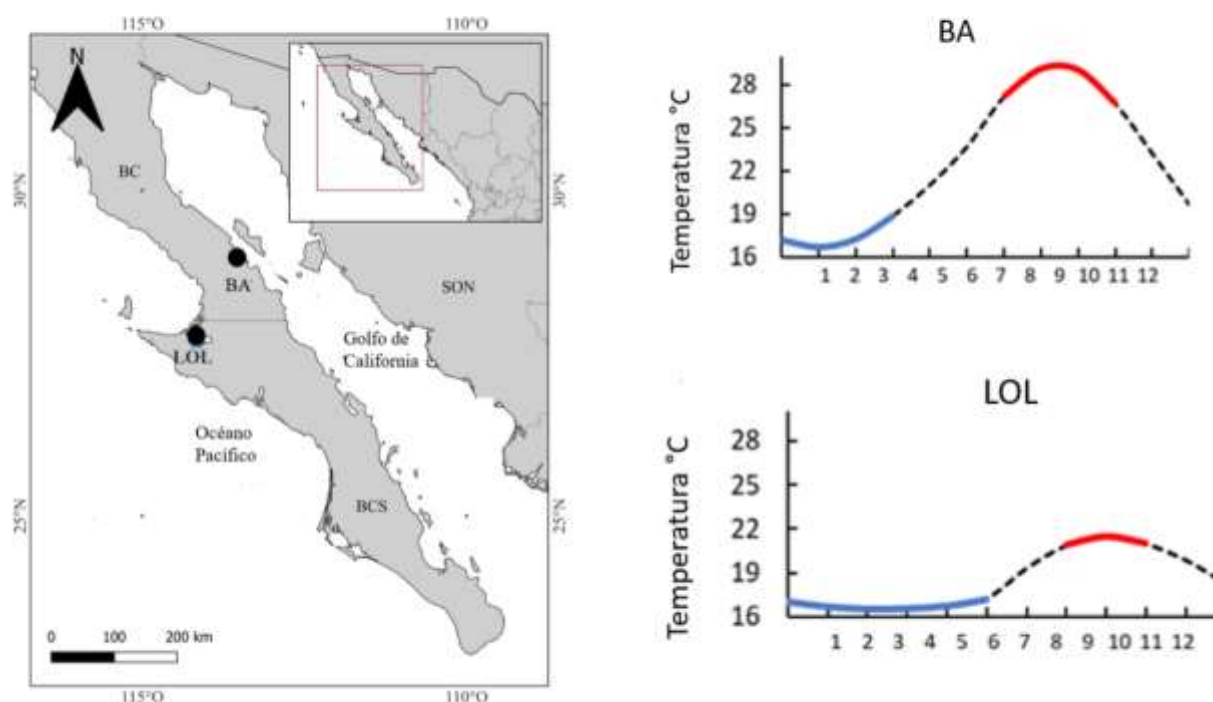


Figura 1. Mapa de la península de Baja California en donde se indican las localidades de Bahía de los Ángeles (BA) y Laguna Ojo de Liebre (LOL). Las gráficas muestran el ciclo estacional de ambos sitios; en rojo podemos observar los meses más cálidos y en azul los meses más fríos.

6.2 Organismos experimentales

Para este estudio se utilizaron juveniles de almeja mano de león (*Nodipecten subnodosus*) de 41.87 ± 0.49 mm de altura de la concha, los cuales fueron producidos a partir de reproductores provenientes de las poblaciones de Bahía de los Ángeles (BA) y de Laguna Ojo de Liebre (LOL).

Los organismos reproductores de ≈ 14 cm de altura de la concha fueron trasladados a las instalaciones del CIBNOR usando hieleras de plástico con aireación continua y hielo para mantener la temperatura a 18 °C. Posteriormente, los organismos se mantuvieron en

acondicionamiento gonádico durante 3 semanas en tinas de 200 L a una temperatura inicial de 18 °C y se aumentó 1 °C cada tres días hasta alcanzar los 22 °C, salinidad de 37 ups, pH de 8.3, fotoperiodo de 12:12 h luz-oscuridad y alimentados con las microalgas *Chaetoceros calcitrans* e *Isochrysis galbana* a una concentración de 30,000,000 cél/mL/día.

Una vez alcanzada su maduración sexual, los organismos fueron inducidos a desovar por medio de choque térmico, aumentando la temperatura de 17 °C a 24 °C cada 25 minutos.

Los huevos fueron mantenidos hasta la etapa larval durante 15 días a una temperatura de 25 °C, salinidad de 37 ups y una concentración de alimento de 30,000 cél/mL. Se realizó recambio de agua cada tercer día. Una vez en etapa larval, se mantuvieron otros 15 días en las mismas condiciones, pero con un aumento en la concentración de alimento a 40,000 cél/mL, hasta la talla de semilla correspondiente a los 3-7 mm.

Una vez en esta etapa, los organismos fueron transportados a Laguna Ojo de Liebre, donde se mantuvieron en un sistema de pre engorda en bastidores con malla mosquitero y, después de 2 semanas, se colocaron en jaulas en el fondo hasta la colecta (octubre 2022). Posteriormente, 140 juveniles fueron transportados al Laboratorio de Ecofisiología de Organismos Acuáticos del CIBNOR.

El transporte se realizó en hieleras de plástico con aireación continua a una temperatura de 21 °C. A su llegada, los juveniles se colocaron durante 10 días en una cámara de laboratorio a temperatura controlada a 21 °C, salinidad de 37 ups y fotoperiodo de 12:12 h de luz-obscuridad y se alimentaron con la microalga *Chaetoceros calcitrans* e *Isocrhysis galbana* a una concentración de 150,000 cél/mL. El recambio de agua se realizó diariamente para retirar las heces del fondo de la tina con un sifón.

6.3 Diseño experimental

El diseño experimental consistió en exponer a los organismos juveniles de almeja mano de león (*Nodipecten subnodosus*) provenientes de Laguna Ojo de Liebre (LOL) y Bahía de los Ángeles (BA)

a tres diferentes regímenes de variabilidad térmica: el primer grupo se expuso a una oscilación regular (OR) simulando una fluctuación térmica circadiana entre 17 y 25 °C, con una temperatura promedio de 21 °C. El segundo grupo fue expuesto a una oscilación estocástica (ST), dentro del mismo rango y promedio de temperatura ya mencionado para el primer grupo. Por último, el tercer grupo se mantuvo a temperatura constante a 21°C, que corresponde a la temperatura promedio del agua de Laguna Ojo de Liebre en el momento en que se recolectaron los organismos. Se llevó a cabo el reto térmico, posterior a los 15 días en los que los organismos estuvieron sometidos a las diferentes condiciones térmicas. Para ello fueron sometidos a un reto térmico agudo, que consistió en aumentar la temperatura de 21 °C a 28 °C en un periodo de 4 horas (1.75 °C/h) y se mantuvieron durante 17 horas a esta temperatura (Fig. 2).

Se evaluó el desempeño fisiológico por medio de balance energético, contenido bioquímico de tejidos y actividad de enzimas antioxidantes, tanto al final de la fase de 15 días de exposición a regímenes térmicos como del reto térmico agudo posterior (Fig. 3).

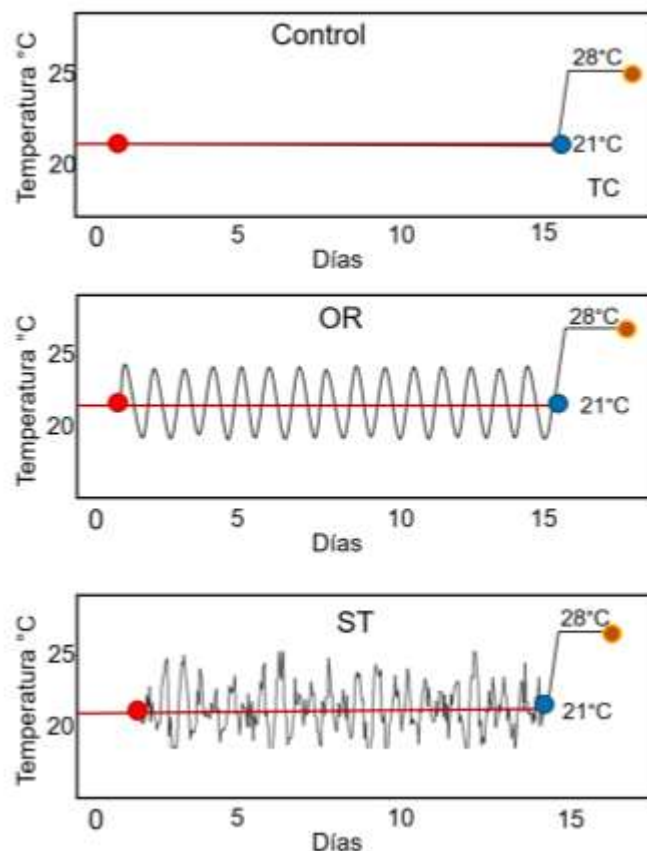


Figura 2. Diagrama del tipo de régimen térmico al que fueron sometidos los organismos de *N. subnodosus* durante 15 días. Posteriormente, los organismos fueron sometidos a un reto térmico agudo de 28 °C (de 21 °C a 28 °C). Los puntos rojos representan el muestreo (tasas fisiológicas y de tejidos) de los organismos iniciales, los puntos azules representan los puntos de muestreo al final de cada régimen térmico a 21 °C y los puntos naranjas representan los puntos de muestreo después del reto térmico de 28 °C.

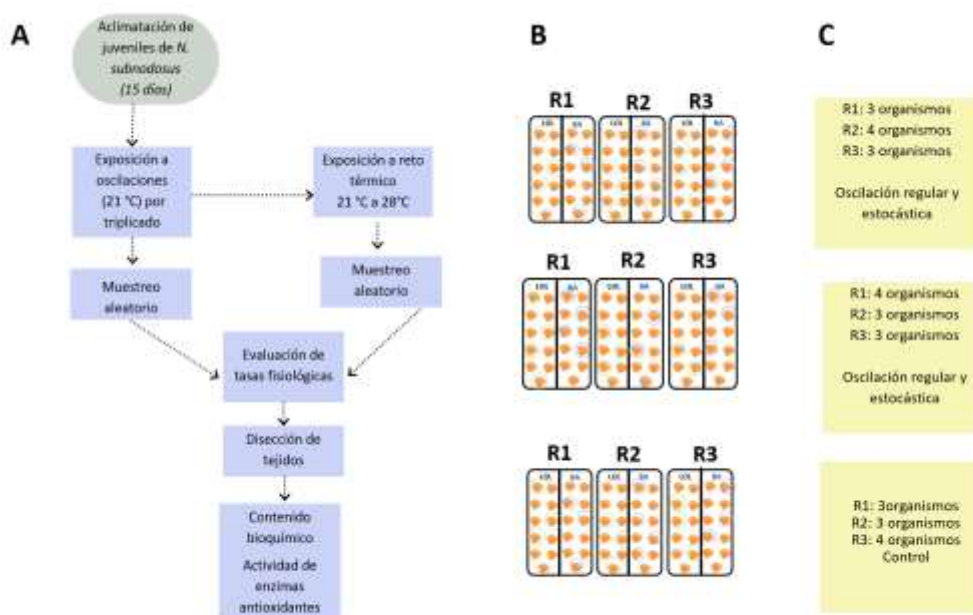


Figura 3. Esquema del diseño experimental con 3 regímenes de variabilidad térmica por triplicado y el reto térmico agudo. A) Diagrama de flujo de la realización de bioensayos y muestreo. B) Tinas y réplicas. C) Número de organismos por muestreo.

El control de la temperatura se logró por medio de un simulador térmico marino (SITMA) que mantiene las condiciones de temperatura en tinas de 74 x 74 cm con un volumen de 109 L de forma automatizada. Este sistema replica cualquier modelo de oscilación tomada del medio natural o conceptual para realizar exposiciones con organismos (Sicard, 2006).

6.4 Tasas fisiológicas

La estimación de tasas fisiológicas que constituyen la ecuación de potencial de crecimiento (PC) se llevó a cabo al finalizar los bioensayos de variabilidad (21 °C) y reto térmico (28 °C). Para ello, 10 organismos de cada población (BA y LOL) fueron incubados en el sistema de cámaras anteriormente descrito.

El sistema de este bioensayo consistió en un sistema cerrado, de flujo continuo en cámaras de vidrio de 300 mL, conectadas a un sistema con distribuidor con válvulas para la entrada y salida de agua. Este sistema de cámaras fue colocado dentro de tinas experimentales para cada tratamiento, esto funciona como baño María. Para la alimentación durante el bioensayo se

administró un total de 120 L de agua de mar filtrada con 300,000 cél/mL de *Chaetoceros calcitrans* almacenados en un tanque de plástico con aireación continua. El agua fue bombeada hacia un tanque elevado y de ahí se alimentaron las cámaras por gravedad pasando primero por dos serpentines de acero inoxidable para igualar la temperatura del baño María. El agua proveniente de los serpentines se conectó con manguera de silicón de 0.52 mm de diámetro a un distribuidor de plástico con válvulas para alimentar a través de mangueras de silicón del mismo diámetro, a cada una de las cámaras. Las mangueras se insertaron a través de un orificio perforado en las tapas, procurando que la manguera penetrara hasta el fondo de estas.

Las tapas se cerraron de forma hermética gracias a un empaque de hule que se posicionaba sobre la boca de la cámara y a un sistema de cerrado rápido hecho con alambre. Posteriormente, para poder eliminar las burbujas dentro de la cámara, la cara interior de las tapas se maquinó de forma cónica para insertar en su vértice la manguera de salida a través de una perforación por desplazamiento de volumen. Se colocaron los organismos dentro del sistema de respirometría, colocando un juvenil por respirómetro, además de un respirómetro blanco (sin organismo) por cada 10 respirómetros, teniendo un total de 22 respirómetros para su evaluación simultánea: 10 para LOL, 10 para BA y 2 blancos (Fig. 4).

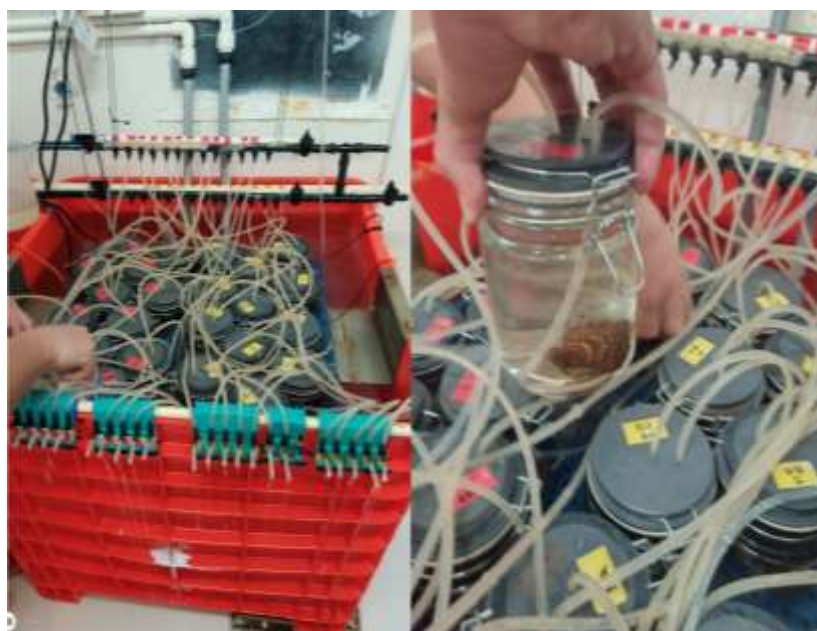


Figura 4. Sistema cerrado de flujo continuo y cámara de respirometría con juvenil de almeja mano de león.

6.4.1 Tasa respiratoria

La tasa respiratoria se calculó midiendo el consumo de oxígeno por el flujo de la cámara de incubación entre el peso de tejido seco de cada organismo. El consumo de oxígeno fue estimado con la diferencia promedio del oxígeno disuelto de la cámara de incubación testigo o blanco sin organismo menos el oxígeno disuelto de cada cámara con organismo. La medición de oxígeno disuelto se realizó por medio de un oxímetro Micro TX con un sensor de fibra óptica; los resultados fueron convertidos a unidades energéticas utilizando el equivalente de 20.2 Joules/mL O₂ (Eliot y Davison, 1975). La tasa respiratoria (TR) en mgO₂/g/h se calculó mediante la siguiente ecuación:

$$TR = \frac{(O_{2b} - O_{2o})}{P_s} \times Fj \quad (1)$$

Dónde:

TR = Tasa Respiratoria

O_{2b} = Concentración de oxígeno en cámara sin organismo

O_{2o} = Concentración de oxígeno en cámara con organismo

FJ = Flujo de agua a través de la cámara

P_s = Peso seco (g)

Los resultados de TR fueron convertidos a unidades energéticas utilizando el equivalente energético de 14.3 J/mg O₂ consumido (Lucas, 1993).

6.4.2 Tasa de ingestión

La tasa de ingestión (TI) se obtuvo cuantificando el consumo de alimento por unidad de tiempo en el sistema de cámaras de flujo continuo. Después de dos horas en incubación, se tomaron muestras de 20 mL de agua de los drenes de cada cámara para determinar la concentración de partículas en un contador de partículas Beckman Coulter Multisizer 3.

La tasa de ingestión (TI) se calculó mediante la fórmula:

$$Ti = \frac{[(Cb - Cc) * Fj]}{Ps} \quad (2)$$

Dónde:

TI = Tasa de Ingestión

Cb = Concentración de células blanco (cél/mL)

Co = Concentración de células en las cámaras experimentales (cél/mL)

Fj = Flujo de agua a través de la cámara (mL/h)

Ps = Peso seco (g)

Los resultados de la Tasa de Ingestión se expresaron en número de cél/g/h y fueron convertidos a unidades energéticas utilizando el equivalente energético de materia particulada (POM) 23500 J/g, tomando como referencia el peso de *C. calcitrans* de 39 pg/cél (Lora-Vilchis, 2004).

6.4.3 Eficiencia de absorción

La eficiencia de absorción (%) fue estimada por el método de Conover (1966) que consiste en relacionar el contenido de materia orgánica e inorgánica en heces. Para ello dos horas después de la incubación se colectaron las heces de cada organismo, se concentraron en filtros de fibra de vidrio de 0.75µm (llevados a peso constante) y se filtró por medio de una bomba de vacío. Los filtros con heces se lavaron con una solución de formiato de amonio al 3% para eliminar las sales presentes y fueron secados a 65 °C, posteriormente se llevaron a peso constante para obtener el contenido de materia orgánica e inorgánica de las heces. Una vez que se obtuvieron pesos constantes los filtros fueron incinerados a 450 °C por 12 h y se llevaron nuevamente a peso constante para obtener el peso seco libre de cenizas (Sorokin, 1973).

La EA se calculó mediante la fórmula:

$$EA = (F - E) / (1 - E)F \quad (3)$$

Dónde:

F = Contenido de material orgánico del alimento / peso total del alimento

E= Contenido de material orgánico de las heces / peso total de las heces

6.4.4 Tasa de Absorción

La tasa de absorción (TA) se asume que sólo la fracción orgánica del alimento es absorbida por la pared del tubo digestivo. Mientras que la materia inorgánica es eliminada en las heces.

La tasa de absorción se estimó por medio de la siguiente ecuación:

$$TA = TI \times EA \quad (4)$$

Dónde:

TI=Tasa de Ingestión (cél/g/h)

EA= Eficiencia de Absorción

El resultado se expresó en unidades energéticas (Joules/g/h).

6.4.5 Tasa de excreción

La tasa de excreción de amonio (TE) de los organismos se obtuvo por diferencia entre el contenido de amonio de la cámara control (sin organismo), menos la concentración de los drenes de las cámaras con organismo. Tres muestras de cada cámara fueron tomadas en tubos Eppendorf de 2 mL y fueron congelados a 20°C hasta su análisis. Posteriormente, la concentración de amonio se determinó utilizando el método de Solórzano (1967) adaptado a microplaca por Hernández-López y Vargas-Albores (2003). La tasa de excreción de amonio (TE) en mgNH₄/mL se calculó mediante la ecuación:

$$TE = [(Ec - Eb) * Fj] / PS \quad (5)$$

Dónde:

TE = Tasa de Excreción

Ec = Concentración de amonio en la cámara con organismos (µg NH₄/mL)

Eb = Concentración de amonio en la cámara control (µg NH₄/mL)

Fj = Flujo de agua a través de la cámara (mL/h)

Ps = Peso seco (g)

Los resultados fueron convertidos a unidades energéticas utilizando el equivalente energético de 20.5 J/mgNH₄ excretado (Lucas, 1993).

6.4.6 Potencial de crecimiento

Una vez que se estimaron las diferentes tasas fisiológicas y la eficiencia de absorción, los valores obtenidos se expresaron en unidades de energía (Joules/g/h) para integrarlos a la ecuación de balance energético propuesta por Warren y Davis (1967) para calcular el potencial de crecimiento (PC) en J/g/h:

$$PC = TA - (TR + TE) \quad (6)$$

Dónde:

PC = Potencial de crecimiento

TA= Tasa de absorción

TR= Tasa respiratoria

TE= Tasa de excreción

6.5 Análisis de tejidos

Posterior a la evaluación de las tasas fisiológicas (a 21 °C y al reto térmico de 28 °C) se obtuvieron los datos biométricos para los organismos de ambas poblaciones (BA y LOL). Para la talla, se registraron las medidas de ancho (mm), longitud (mm) y grosor (mm) de la concha (Fig. 5), y para el peso se registró el peso total (con concha), el peso de los tejidos (sin concha) y el peso de la concha (sin masa) en una balanza Precisa Modelo XT 220 A. Posteriormente se realizó la disección de los tejidos (manto y músculo) que fueron colocados en nitrógeno líquido para una congelación inmediata, y almacenados a -80 °C en un ultracongelador (So-Low Fisher U85-25), para preservar la integridad física y bioquímica de las muestras, hasta su análisis.

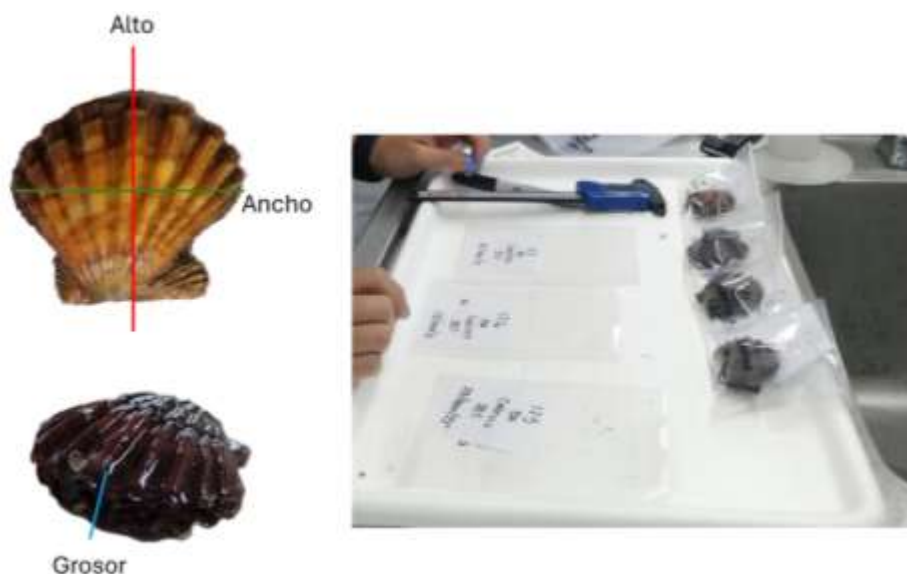


Figura 5. Toma de datos biométricos de juveniles de *N. subnodosus*.

Las muestras ultracongeladas de cada tejido ($n = 10$ por tratamiento) fueron pulverizadas con un molino mezclador (MM400, Retsch, Alemania) pre enfriado con nitrógeno líquido. El polvo fino obtenido fue almacenado en ultracongelación hasta su análisis de reservas energéticas e indicadores de estrés oxidativo.

6.5.1 Contenido bioquímico de tejidos

La determinación de reservas bioquímicas se realizó en músculo y manto. De las muestras pulverizadas (tejido fresco congelado), se pesaron aproximadamente 0.1 g y fueron colocados en tubos Eppendorf de 2 mL, posteriormente fueron liofilizados en un equipo Virtis 249193 de 5 L de capacidad durante 24 horas y posteriormente se obtuvo el peso seco de los tejidos. El tejido seco liofilizado se pulverizó con ayuda de una varilla de vidrio hasta obtener un polvo fino. Las muestras pulverizadas fueron rehidratadas en agua destilada (0.1g/1 mL) y homogenizadas con ayuda de un disruptor celular, durante 1 minuto a una velocidad de 3,000 rpm, y colocando perlas de borosilicato dentro del tubo con muestra, para lograr la desintegración total de los tejidos obteniendo el extracto crudo o muestras de trabajo, que se mantuvieron en ultracongelación a -80°C hasta su análisis.

6.5.1.1 Determinación de carbohidratos totales

Para la determinación de carbohidratos totales se utilizó el método de Van Handel (1965), el cual se basa en una hidrólisis de los enlaces glucosídicos presentes en los carbohidratos, para convertirlos en monosacáridos, los cuales reaccionan con el reactivo de Antrona dando una coloración verde, cuya intensidad es directamente proporcional a la concentración de carbohidratos totales presentes en la muestra.

Para realizar la determinación es necesario eliminar las proteínas presentes en las muestras para evitar interferencia con el método. Para ello se colocaron 50 μL de cada muestra de tejido en tubos Eppendorf y se agregaron 50 μL de ácido tricloroacético (TCA) al 20%. Los tubos fueron homogenizados con ayuda de un vortex (VWR vortexer ini,120 v) y posteriormente fueron centrifugados a 3,600 rpm durante 10 minutos a una temperatura de 5°C. Se recuperó el sobrenadante en tubos Eppendorf nuevos y se mantuvo en refrigeración hasta su análisis. Esta muestra desproteinizada se utilizó tanto para la determinación de carbohidratos totales (CHO), como de glucógeno (GCG). Para el análisis de carbohidratos totales (CHO). Se colocaron 25 μL de las muestras desproteinizadas y curva de calibración de concentraciones conocidas en microtubos de 1 mL, se agregaron 250 μL del reactivo de Antrona (H_2SO_4 al 76%). Las muestras fueron incubadas en baño María a 80 °C por 5 -10 minutos, cuidando que las muestras más concentradas y curva de calibración no llegaran a saturación, mediante la observación de la coloración de los tubos, hasta que se tornaron a un tono verde sin llegar a un tono verde azulado. La reacción se detuvo mediante enfriamiento en baño de hielo. Posteriormente se colocaron 200 μL de cada muestra y curva de calibración en una microplaca de fondo plano, utilizando un pozo por cada microtubo, para finalmente realizar la lectura de su absorbancia a 620 nm en un espectrofotómetro de microplacas (Thermo Scientific Multiskan GO).

La curva de calibración se realizó de la siguiente manera, la solución estándar de carbohidratos fue de dextrosa en una concentración de 5mg/mL, de la cual se realizaron diluciones en proporción 1:2, en 500 μL de TCA, quedando concentraciones de 5, 2.5, 1.25, 0.625, 0.3125, 0.15625, 0.078125 mg/mL de carbohidratos. Se utilizó agua destilada como blanco.

Se calculó la pendiente (m) para la curva de calibración mediante una regresión lineal y con este valor se realizó el cálculo de la concentración de carbohidratos totales (CHO) para cada muestra utilizando la siguiente ecuación:

$$CHO \left(\frac{mg}{g} \right) = \left(\frac{ABS \times FD}{m \times P} \right) \quad (7)$$

Dónde:

ABS = Valor de absorbancia

FD = Factor de dilución

m = Pendiente de la curva de calibración

P = Peso del tejido en gramos

6.5.1.2 Determinación de glucógeno

Para la determinación de glucógeno se utilizó la misma técnica de Antrona (Van Handel, 1965) descrita para carbohidratos totales (CHO), partiendo de la misma muestra desproteinizada. Se realizó una extracción del glucógeno de cada una de las muestras y curva de calibración de concentraciones conocidas, colocando 0.1 mL de la muestra desproteinizada y se agregaron 2 mL de etanol frío para precipitar el glucógeno. Las muestras se centrifugaron a 3600 rpm por 10 min a 5°C y posteriormente se eliminó todo el etanol con ayuda de una pipeta de transferencia o pipeta Pasteur. Para eliminar por completo el etanol se dejó evaporar a temperatura ambiente por aproximadamente 12 horas. Una vez evaporado el etanol se resuspendió el glucógeno con 0.1 mL de agua destilada, tanto a los tubos con muestras, como a tubos de curva de calibración. Se agitaron vigorosamente con ayuda de un vórtex y se agregó 1 mL de reactivo de Antrona (H_2SO_4 al 76%). Las muestras fueron incubadas a 80°C en baño María, junto con sus muestras pares de carbohidratos totales, bajo las condiciones descritas y se enfriaron en baño de hielo.

La curva de calibración se realizó de la siguiente manera, la solución estándar de glucógeno fue de glucógeno de ostión (sigma 9005-79-21) en una concentración de 5mg/mL, de la cual se hicieron diluciones en proporción 1:2, en 500 μ L de agua destilada, quedando concentraciones

de 5, 2.5, 1.25, 0.625, 0.3125, 0.15625, 0.078125 mg/mL de glucógeno. Se utilizó agua destilada como blanco.

Por último, se colocaron 200 µL de cada muestra y curva de calibración en una placa Elisa de 96 pozos de fondo plano, en la cual se leyó su absorbancia en un espectrofotómetro de microplacas (Thermo Scientific Multiskan GO) a 620 nm. Se calculó la pendiente (m) para la curva de calibración mediante una regresión lineal y con este valor se realizó el cálculo de la concentración de glucógeno (GCG). El cálculo para la concentración de glucógeno se realizó de la siguiente manera:

$$GCG \left(\frac{mg}{g} \right) = \left(\frac{ABS \times FD}{m \times P} \right) \quad (8)$$

Dónde:

ABS = Valor de absorbancia

FD: Factor de dilución

m= Pendiente de la curva de calibración

P= Peso del tejido en gramos

6.5.1.3 Determinación de proteínas totales

Para determinar la concentración de proteínas totales se utilizó el método de cuantificación colorimétrica BCA o Acido bicinonínico. Este método combina la reducción del Cu^{+2} a Cu^{+1} en medio alcalino (reacción de Biuret) con la detección selectiva del catión Cu^{+1} utilizando en la reducción del Cu^{+2} . El producto de la reacción tiene un color púrpura formado por el complejo de BCA con un ion Cu^{+1} . El complejo hidrosoluble absorbe a 562 nm de manera lineal con el incremento de proteína en un rango de 20-2000 µg/ml. Para la determinación primeramente se realizó una digestión alcalina para cada uno de los extractos de los tejidos. Para ello se tomaron 10µL de cada muestra en tubos Eppendorf y se agregaron 100 µL de NaOH 0.1N, permitiendo la digestión por dos horas. Posteriormente, de esta muestra digerida, se colocaron 10 µL de cada muestra con una micropipeta, en una microplaca Elisa de fondo plano, utilizando un pozo por muestra o curva de calibración.

Para la curva de calibración se utilizó una solución estándar de albumina bovina con una concentración de 1 mg/mL, la cual se diluyó en proporción 1:1 en agua destilada, obteniendo concentraciones de 2, 1, 0.5, 0.25, 0.125, 0.0625 y 0.03125 mg/mL de proteínas. Se utilizó agua destilada como blanco.

Posteriormente se agregaron 200 µL del reactivo de BCA a cada uno de los pozos con muestra, blanco o estándar, se incubó en estufa a 60 °C por 15 minutos y se obtuvo su absorbancia a 562 nm en un espectrofotómetro de microplacas Thermo Scientific Multiskan GO. Se realizó el cálculo de la pendiente (m) para la curva de calibración, mediante una regresión lineal. Con este valor se calculó la concentración de proteínas totales (PT) en cada muestra utilizando la siguiente fórmula:

$$PT \left(\frac{mg}{g} \right) = \left(\frac{ABS \times FD}{m \times P} \right) \quad (9)$$

Dónde:

ABS = Valor de absorbancia

FD = Factor de dilución

m = Pendiente de la curva de calibración

P= Peso del tejido en gramos

6.5.1.4 Determinación de lípidos totales

La concentración de lípidos totales se determinó mediante el método de la sulfo fosfovainillina (Barnes y Blackstock, 1973). Se colocaron 25 µL de cada muestra, blanco y curva de calibración en mini tubos de 1.1 ml para posteriormente agregar 250 µL de ácido sulfúrico y se mezcló agitando ligeramente con ayuda de un vortex a baja velocidad. Posteriormente los tubos fueron incubados en baño maría a 90°C por 10 minutos y al finalizar fueron colocados en baño de hielo para detener la reacción. De esta reacción se tomaron 20 µL de cada muestra, curva de calibración o blanco, y se colocaron en una microplaca de fondo plano utilizando un pozo por cada tubo. A cada pozo se agregaron 200 µL del reactivo de fosfovainillina (vainillina al 0.2 % en ácido fosfórico al 80%). y se incubó por 40 minutos a temperatura ambiente. Se obtuvo la lectura de la absorbancia a 540 nm en un espectrofotómetro de microplacas (Thermo Scientific Multiskan GO). Para la cuantificación se realizó el cálculo de la pendiente (m) para la curva de calibración, mediante una regresión

lineal. La curva de calibración de concentraciones conocidas fue elaborada por dilución 1:1 con agua destilada, partiendo de una concentración de 10 mg/mL de lípidos. Con este valor se realizó el cálculo de la concentración de lípidos totales (LT) para cada muestra, utilizando la siguiente ecuación:

$$LT (mg/g) = \left(\frac{ABS \times FD}{m \times P} \right) \quad (10)$$

Dónde:

ABS = Valor de absorbancia

FD = Factor de dilución

m = Pendiente de la curva de calibración

P = Peso del tejido en gramos

6.5.2 Indicadores de estrés oxidativo

Los indicadores de estrés oxidativo se evaluaron en tejidos de músculo y manto. De las muestras pulverizadas (tejido fresco congelado), se pesaron aproximadamente 0.1 g de tejido y fueron colocados en tubos Eppendorf de 1.5 mL, se agregaron 0.6 mL de solución amortiguadora de fosfato (50 mM: pH: 7.5; EDTA (50 mM) y PMSF (1 mM), se colocaron dos perlas de acero inoxidable dentro del tubo y fueron homogenizados con ayuda de un disruptor celular (Scientific Industries Disruptor, Genie SI D236), durante 10 segundos en dos tiempos a una velocidad de 3,000 rpm, para lograr la desintegración total de los tejidos. Las muestras homogenizadas fueron centrifugadas a 3600 rpm durante 10 minutos a 4°C en una centrífuga refrigerada (Eppendorf, 5810R). Se obtuvo el sobrenadante de las muestras y fue colocado en tubos Eppendorf nuevos de 1.6 mL, de donde se tomaron alícuotas para cada una de las determinaciones enzimáticas, y fueron preservadas en ultracongelación a -80°C para su análisis posterior. Durante todo el proceso de preparación de muestras, fueron mantenidas en hielo para evitar la degradación enzimática. Se analizó la actividad de 3 enzimas antioxidantes (SOD, catalasa y GPx), así como la estimación del daño oxidativo a lípidos a través de la determinación de sustancias reactivas al ácido tiobarbitúrico (TBARS), para obtener la peroxidación de lípidos, esta parte de la investigación se realizó en el Laboratorio de Bioquímica Fisiológica de CIBNOR.

6.5.2.1 Superóxido dismutasa (SOD) (Suzuki,2000)

El sistema xantina/ xantina oxidasa es utilizado como fuente constante de radical superóxido ($O_2^{\bullet}$), que en contacto con el nitroazul de tetrazolio (NBT), lo reduce y forma un producto llamado formazán, que se puede leer en el espectrofotómetro a 560 nm. La SOD inhibe la reducción del NBT. Una unidad de actividad (U) de SOD es la cantidad de enzima necesaria para inhibir el 50% de la reacción de $O_2^{\bullet}$ con el NBT. Los resultados son expresados en U mg proteína⁻¹.

6.5.2.2 Catalasa (Aebi, 1984)

La actividad de la enzima CAT en las muestras se cuantificó cada segundo durante 3 minutos por el consumo de peróxido de hidrógeno (H_2O_2) (10mM) a 240 nm en fosfato de potasio (50mM) y ácido etilendiaminetetraacético (EDTA) (0.5 mM, pH 7.0) (Hermes-Lima y Storey, 1993). Una unidad de actividad CAT se definió como la cantidad de enzima que catalasa la descomposición de 1 μ M de H_2O_2 por minuto. Los resultados son expresados en U mg proteína⁻¹.

6.5.2.3 Peroxidación de lípidos (Persky *et al.*,2000)

Los productos de la peroxidación de lípidos como los son los hidroperóxidos y aldehídos lipídicos reaccionan con el ácido tiobarbitúrico (TBA) que puede formar malondialdehído (MDA) que, por su coloración rosa cristalino, se detecta espectrofotométricamente a 532-535 nm. La cantidad de peroxidación de lípidos se determinó como el contenido de sustancias reactivas al ácido tiobarbitúrico (TBARS) (Buege y Aust, 1978). La concentración de TBARS presente en la muestra se estimó con base en una curva estándar preparada con una solución de 1,1,3,3-tetraetoxipropano (TEP, 10 μ moles mL⁻¹). La muestra y los estándares fueron incubados durante 15 minutos a 37°C. antes de agregar ácido tricloroacético al 15% (TCA), ácido tiobarbitúrico 0.375% (TBA) y ácido hidrociorhídrico 0.25 N (HCl). Posteriormente la muestra y los estándares se calentaron por 30 minutos en un baño de agua a 90 °C. Se enfriaron gradualmente a temperatura ambiente y el precipitado se removió por centrifugación. La absorbancia fue medida a 535 nm. La concentración de TBARS de las muestras se calculó usando la regresión lineal de la curva estándar (absorbancia vs concentración). Los resultados se expresaron en nM de TBARS por mg de proteína (nM de TBARS mg proteína⁻¹).

6.5.2.4 Glutación peroxidasa (GPx) (EC 1.11.1.9)

La actividad de GPx se determinó de acuerdo con la metodología propuesta de Folh  y G nzler (1984) adaptada a microplaca. Esta t cnica mide la oxidaci n de NADPH a NADP⁺ al usar H₂O₂ como sustrato, la cual es acompa ada por un decremento en la absorbancia a 340 nm que es directamente proporcional a la actividad de GPx en la muestra. Se registr  el cambio de absorbancia cada 60 segundos durante 5 minutos en un lector de microplacas (Thermo Scientific Multiskan GO) a 349 nm. Los resultados se expresan en U por mg de prote nas. Una U de GPx es definida como la cantidad de enzima que puede oxidar q nmol de NADPH a NADP⁺ por minuto a 25 C.

6.6 An lisis de datos

Previo al an lisis se verific  que las variables de respuesta siguieran una distribuci n normal, para lo cual se realiz  una prueba de Anderson-Darling ($p > 0.05$). En los casos en donde no se encontr  normalidad, se probaron diferentes m todos de transformaci n (logar tmica, ra z cuadrada, Box-Cox) para normalizar los datos.

Las variables que no demostraron normalidad posterior a las transformaciones fueron excluidas de los an lisis param tricos posteriores. La suposici n de homogeneidad de varianza se prob  por medio de la prueba de Levene, se cumpli  despu s de la transformaci n de los datos.

Se realiz  un ANOVA de tres v as, considerando como factores: poblaci n (BA y LOL), r gimen de variabilidad t rmica (OR, CAO, CONST, INICIAL/CONTROL) y las mediciones antes y despu s del reto agudo de aumento de temperatura. Posteriormente se realiz  un an lisis post-hoc de Tukey HSD por pares para evaluar la significancia de las diferencias entre las medias de los grupos ($p < 0.05$). Debido a que se transformaron los datos para normalidad, con fines de comparaci n en el an lisis estad stico, la diferencia entre grupos tambi n se expres  como una proporci n del valor medio de la variable transformada.

Para las variables que no cumplieron con los supuestos para realizar ANOVA, se realizó un análisis individual de Kruskal- Wallis dentro de cada factor.

Todos los análisis se realizaron en el software Rstudio (R Core Team, 2023).

Por último y con fines comparativos, todas las diferencias significativas de medias entre grupos se expresaron en proporciones:

$$\% \text{ de cambio} = (G_1 - G_2) / G_2 * 100 \quad (11)$$

Dónde:

G_1 = valor medio del primer grupo comparado

G_2 = valor medio del segundo grupo comparado

7. RESULTADOS

Sólo dos de las 18 variables presentaron una distribución normal. Tras realizarse la transformación de los datos, 12 variables presentaron una distribución normal (Tabla 1) y una varianza homogénea.

Tabla 1. Pruebas de normalidad (valor $p > 0.05$) para las variables crudas y transformadas.

Variable	p value (crudo)	Transformación	p value (transformado)
Tasa respiratoria	0.000	Log	0.907
Tasa de ingestión	0.035	Raíz cuadrada	0.107
Tasa de absorción	0.036	Raíz cuadrada	0.266
Potencial de crecimiento	0.005	Raíz cuadrada	0.158
Carbohidratos en músculo	0.054	Ninguna	0.054
Proteínas Totales en músculo	0.247	Ninguna	0.247
Lípidos Totales en músculo	0.000	Log	0.060
Carbohidratos en manto	0.000	Ninguna	0.000
Proteínas Totales en manto	0.000	Log	0.148
Lípidos Totales en manto	0.000	Log	0.534
SOD en músculo	0.003	Log	0.170
CAT en músculo	0.000	Log	0.309
GPx en músculo	0.000	Ninguna	0.000
TBARS en músculo	0.000	Ninguna	0.000
SOD en manto	0.006	Raíz cuadrada	0.358
CAT en manto	0.000	Ninguna	0.000
GPx en manto	0.000	Ninguna	0.000
TBARS en manto	0.000	Ninguna	0.000

Posteriormente se realizó un ANOVA para estas 12 variables, esta prueba arrojó que el origen de las poblaciones no tuvo un efecto significativo en ninguna de las variables de respuesta, no obstante el régimen térmico (OR, EST, CONST) si tuvieron un efecto significativo sobre ocho variables: el potencial de crecimiento (PC), en los niveles de carbohidratos totales (CHO) presentes en músculo, en los niveles de lípidos totales (LT) en músculo y en la actividad de enzimas antioxidantes: superóxido dismutasa (SOD) y catalasa (CAT) también en el músculo (Tabla 2).

En cuanto a las interacciones significativas se puede observar interacción entre la población y el régimen de variabilidad para la SOD en músculo, así como una interacción también significativa

entre el régimen de variabilidad térmica y el reto térmico para los carbohidratos totales (CHO) y la actividad de la CAT en músculo.

Tabla 2. Resultados del ANOVA (variables paramétricas). Las respuestas significativas ($p < 0.05$) se indican en negrita y cursiva.

ANOVA	Población	Régimen	Reto	Población	Población	Régimen	Población-
			térmico	- Régimen	- Reto	- Reto	Régimen -
					térmico	térmico	Reto
							térmico
Tasa Respiratoria	0.383	<i>0.018</i>	<i>0.000</i>	0.470	0.614	0.633	0.572
Tasa de ingestión	0.420	<i>0.000</i>	0.266	0.089	0.326	0.443	0.124
Tasa de absorción	0.345	<i>0.000</i>	0.214	0.119	0.630	0.859	0.050
Potencial de Crecimiento	0.272	<i>0.000</i>	<i>0.040</i>	0.143	0.538	0.830	0.070
Carbohidratos en músculo	0.541	<i>0.000</i>	<i>0.000</i>	0.826	0.634	<i>0.004</i>	0.164
Proteínas Totales en músculo	0.664	0.329	0.417	0.454	0.911	0.898	0.864
Lípidos totales en músculo	0.402	<i>0.000</i>	<i>0.008</i>	0.537	0.905	0.058	0.571
Proteínas Totales en manto	0.920	0.347	0.253	0.678	0.830	0.995	0.330
Lípidos Totales en manto	0.072	0.341	0.311	0.326	0.326	0.990	0.161
SOD en músculo	0.567	<i>0.000</i>	0.161	<i>0.038</i>	0.739	0.372	0.958
CAT en músculo	0.918	<i>0.009</i>	<i>0.003</i>	0.400	0.884	<i>0.000</i>	0.768
SOD en manto	0.425	0.103	0.068	0.698	0.452	0.162	0.299

En cuanto a las variables que no cumplieron los supuestos del ANOVA, el análisis de Kruskal-Wallis mostró un efecto significativo de la población únicamente para los carbohidratos en el manto. En cuanto al régimen de variabilidad térmica, este tuvo un efecto significativo para los carbohidratos

en el manto, la actividad de GPx en el músculo y el manto y los niveles de TBARS en el músculo. Por su parte, el reto térmico mostró un efecto significativo en los niveles de TBARS en el músculo y la actividad de CAT en el manto (Tabla 3).

Tabla 3. Resultado de la prueba de Kruskal-Wallis (variables no paramétricas). Las respuestas significativas ($p < 0,05$) se indican en negrita y cursiva.

Kruskal-Wallis	Población	Régimen	Reto térmico
Carbohidratos en manto	<i>0.003</i>	<i>0.003</i>	0.854
GPx en músculo	0.832	<i>0.000</i>	0.967
TBARS en músculo	0.657	<i>0.000</i>	<i>0.003</i>
CAT en manto	0.613	0.784	<i>0.025</i>
GPX en manto	0.935	<i>0.000</i>	0.607
TBARS en manto	0.852	0.684	0.556

En la Tabla 4 se muestran los resultados obtenidos de la comparación post hoc de Tukey HSD para las variables paramétricas. Estos resultados indican diferencias significativas entre las oscilaciones Regular (OR) y estocástica (EST) con respecto a la temperatura control (CONST) para las tasas fisiológicas de ingestión (TI) y de asimilación, así como en el potencial de crecimiento. La tasa respiratoria fue significativamente diferente entre las oscilaciones, teniendo valores más altos en EST (Anexo).

Las diferencias encontradas en el contenido bioquímico se observaron únicamente en músculo para carbohidratos y lípidos totales. La actividad antioxidante de SOD, CAT y GPx en músculo también presentaron diferencias significativas entre los regímenes variables (OR y EST) y la temperatura constante (CONS). Como se mencionó anteriormente se detectó una interacción significativa entre régimen térmico y población para la SOD, esta interacción se detectó únicamente para la población de BA. En el caso del manto se encontraron diferencias significativas únicamente en la concentración de CHO y GPx.

Tabla 4. Análisis post hoc para grupos con efectos significativos. Las diferencias significativas ($p < 0.05$) en las medias para la prueba de Tukey HSD (variables paramétricas) se marcan en negrita cursiva.

Test de Tukey HSD	OR - CONST	EST - CONST	OR - EST	Reto Térmico - Régimen
Tasa respiratoria		0.109	0.020	0.000
Tasa de ingestión		0.005	0.437	0.270
Tasa de absorción		0.004	0.373	0.217
Potencial de crecimiento		0.007	0.286	0.042
Carbohidratos en músculo	0.000	0.000	0.001	0.000
Lípidos Totales en músculo	0.000	0.000	0.168	0.008
SOD en músculo	0.000	0.000	0.310	0.352
CAT en músculo	0.019	0.045	0.881	0.004

Los resultados de la prueba post hoc de Dunn para las variables no paramétricas indicaron que se encontraron diferencias significativas entre los regímenes variables (OR y EST) y la temperatura control (CONS) para el contenido de carbohidratos totales en el manto. Tanto en la actividad antioxidante de la CAT, como en la cuantificación de daño oxidativo (TBARS) se observaron diferencias significativas tanto en músculo como en manto. Cabe destacar que se encontró diferencia entre los regímenes de variabilidad regular y caótica únicamente en la concentración de carbohidratos en manto y la actividad de glutatión peroxidasa (GPx) en este mismo tejido.

Tabla 5. Resultados de la prueba de Dunn (variables no paramétricas) se marcan en **negrita cursiva**.

Prueba de Dunn	OR - CONST	EST- CONST	OR - EST	Reto Térmico - Régimen
Carbohidratos en manto	0.004	1.000	0.004	0.427
GPx en músculo	0.000	0.003	0.363	0.483
TBARS en músculo	0.000	0.000	0.488	0.002
CAT en manto	0.975	0.736	1.000	0.013
GPx en manto	0.000	0.501	0.004	0.304
TBARS en manto	0.750	1.000	0.617	0.278

Los resultados del reto térmico agudo (Tabla 4, Tabla 5) mostraron diferencias significativas en las tasa respiratoria (TR), en el potencial de crecimiento (PC), así como en el contenido de carbohidratos totales y lípidos totales en músculo. Para los indicadores de estrés oxidativo se observaron diferencias significativas en la CAT en manto y músculo, daños oxidativo en lípidos (TBARS) en músculo.

Como parte de los resultados, las Figuras 5 y 6 muestran la magnitud de las diferencias estadísticamente significativas en las medias de los grupos (regímenes de variabilidad y temperatura constante), en porcentaje. En la figura 5 se muestran las variables analizadas mediante ANOVA y su prueba post hoc de Tukey HSD y en la Figura 6 las variables analizadas mediante Kruskal-Wallis y su respectiva prueba post hoc de Dunn.

Para el caso de las variables paramétricas, las mayores diferencias se observan entre la oscilación regular y la temperatura constante (OR vs CONS), siendo estas diferencias positivas, es decir, mayor en la oscilación regular que en la constante: tasa de ingestión (24%), tasa de asimilación (26%), potencial de crecimiento (27%), carbohidratos en músculo (49%), SOD (25%) y CAT (24%) en músculo, excepto para los lípidos totales, donde esta diferencia es negativa (-31%). La comparación de la oscilación caótica y la temperatura constante (EST vs CONST) sigue el mismo

patrón descrito anteriormente pero en una magnitud ligeramente menor: tasa de ingestión (19%), tasa de asimilación(20%), potencial de crecimiento(21%), carbohidratos en músculo (36%), SOD (20%) y CAT (20%) en músculo, lípidos totales con diferencia es negativa (-23%).

Para los grupos no paramétricos (Fig. 6), las mayores diferencias también se observaron entre regímenes de variabilidad y la temperatura constante (OR vs CONS y EST vs CONS), en este caso se observan altos valores positivos en TBARS (203 y 205 % respectivamente) y GPx en músculo (100 y 96 % respectivamente), mientras que para el caso de carbohidratos en manto se observan valores negativos (-22% para OR vs EST) y para el caso de la GPx la diferencia negativa se observa únicamente al comparar OR vs CONS (-18%).

Por último al comparar el reto térmico agudo con los regímenes de variabilidad se observaron valores positivos pequeños en la Tasa respiratoria (11%), lípidos totales (7%) y CAT en músculo (17%), el Potencial de crecimiento y la concentración de carbohidratos en músculo presentaron valores negativos (-12 y 22 % respectivamente). Para el caso de las variables no paramétricas se observaron valores positivos para el daño oxidativo TBARS (55%) y valores negativos para CAT en manto (-15%).

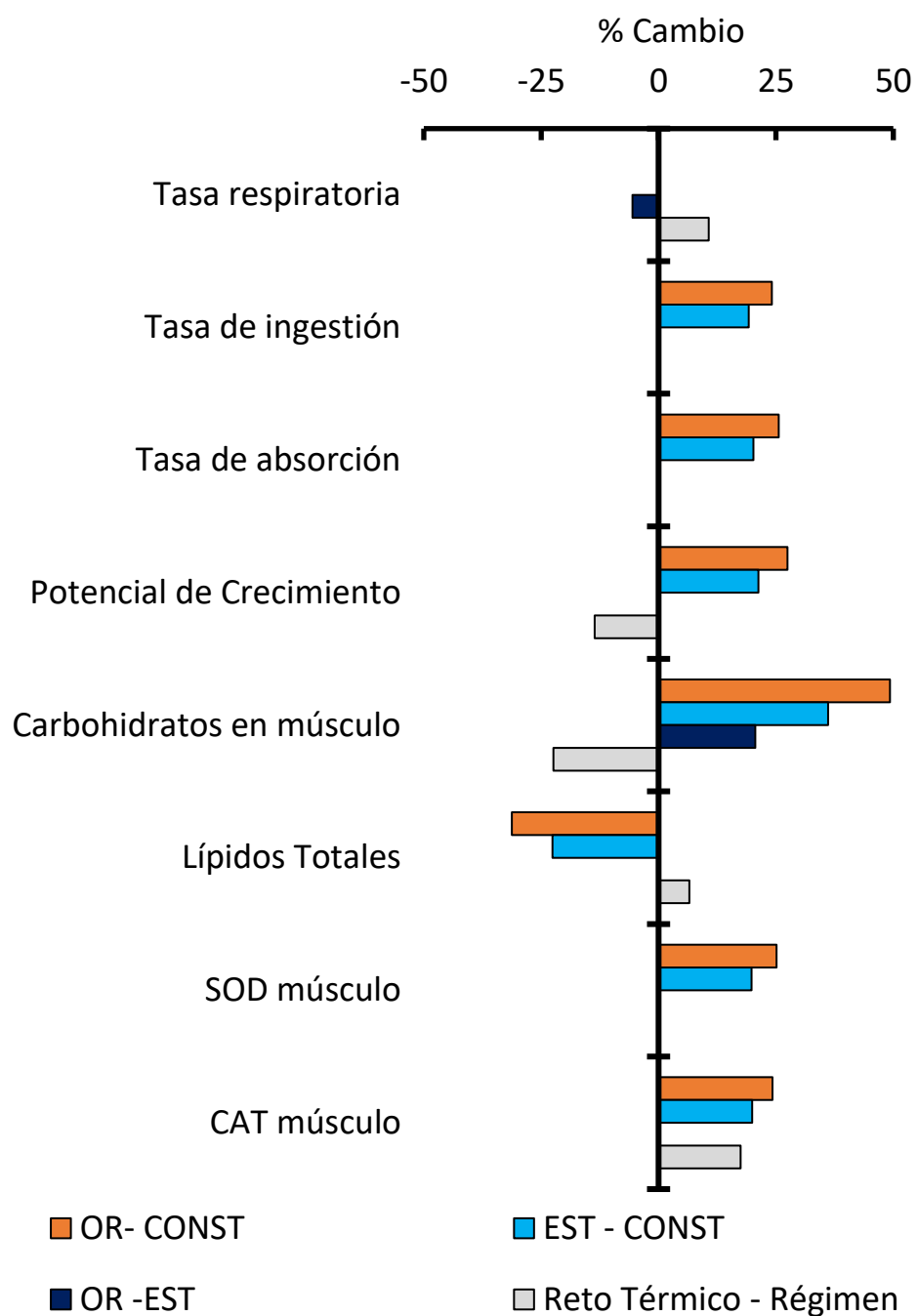


Figura 6. Diferencias proporcionales de medias entre grupos por pares: Oscilación regular - temperatura constante (naranja), régimen de oscilación estocástica- temperatura constante (azul claro), oscilación regular - oscilación estocástica (azul oscuro), y exposición post - pre reto térmico (gris). El cambio se expresa como % de cambio en relación.

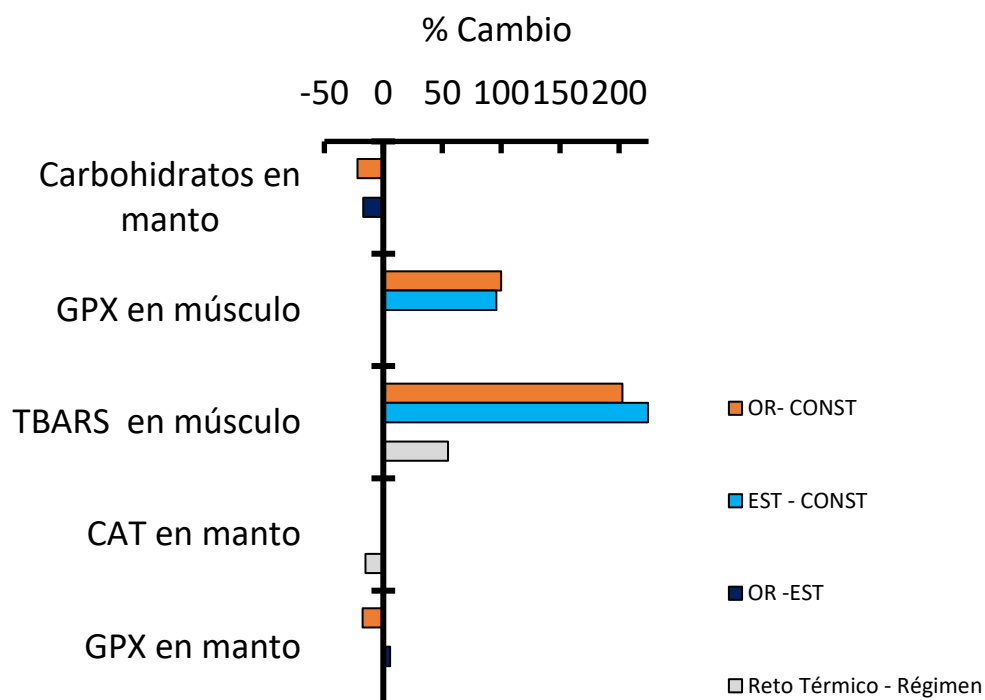


Figura 7. Diferencias proporcionales de medias entre grupos por pares (no paramétricos): Oscilación regular - temperaturas constantes (naranja), régimen de oscilación estocástica - temperatura constante (azul claro), oscilación regular - oscilación estocástica (azul oscuro), y exposición post - pre reto térmico (gris). El cambio se expresa como % de cambio en relación.

8. DISCUSIÓN

La hipótesis que se planteó para ser contrastada a través de esta investigación proponía que la capacidad de respuesta de los organismos ante retos térmicos dependería de su información genética; es decir, que la variabilidad térmica actuaría como un factor de selección natural y de diferenciación entre las dos poblaciones estudiadas. Este planteamiento derivó de estudios previos que, basados en el análisis de ADN mitocondrial, nos indican que existen diferencias genéticas entre las poblaciones de Laguna Ojo de Liebre y Bahía de los Ángeles (Petersen *et al.*, 2010) y que los sitios son significativamente diferentes en términos de variabilidad térmica (Joachin Mejia, 2022). Así mismo, que las temperaturas óptimas y críticas que han sido determinadas en laboratorio en estudios previos (p.e. González-Estrada, 2006) sugieren que las diferencias en el crecimiento de las poblaciones de almeja mano de león del Pacífico y del Golfo de California podrían estar influenciadas por sus ambientes, especialmente porque el Golfo es más cálido y tiene una mayor amplitud estacional (Racotta *et al.*, sometido). Además, estudios de acuicultura *in situ* en los que se compararon ambas poblaciones y sus trasplantes recíprocos indicaron un mayor rendimiento de la población del Golfo de California en términos de crecimiento y supervivencia (Koch *et al.*, 2015) y eficiencia de crecimiento neto (Purce *et al.* 2020).

Es por ello por lo que se planteó el diseño experimental de *common garden*, donde el resultado esperado de este trabajo sería, por lo tanto, encontrar diferencias significativas en la respuesta entre los descendientes de cada una de las poblaciones. Sin embargo, no encontramos evidencia estadísticamente significativa que apoyara nuestra hipótesis y, en contraste, comprobamos que la mayoría de los rasgos no se vieron afectados por el origen geográfico de los organismos reproductores a partir de los cuales se produjeron los organismos juveniles experimentales. Los resultados experimentales mostraron que no hay diferencia significativa entre las poblaciones en 17 de 18 variables evaluadas, lo que indica que no hay cambios evolutivos en el rendimiento fisiológico.

Esta aparente discrepancia entre observaciones previas y los resultados de este trabajo puede ser explicada por el hecho de que, como reconocen los autores de los estudios de campo que reportaron que la población del Golfo tiene una superioridad relativa sobre la del Pacífico en

términos de crecimiento (Koch *et al.*, 2015), o conservación de la energía (Purce *et al.*, 2020), la disponibilidad de alimento podría estar desempeñando un papel importante en la configuración de las diferencias de rendimiento. Resultados similares se han reportado para las poblaciones de almeja catarina (*Argopecten ventricosus*), donde las diferencias del Golfo de California y la costa del Pacífico (Cruz *et al.*, 1998; Cruz *et al.*, 1999). De hecho, las principales diferencias en varios indicadores como el crecimiento, la supervivencia, el potencial de crecimiento y el rendimiento reproductivo entre las poblaciones del Pacífico y del Golfo de California de *N. subnodosus* (Koch *et al.*, 2015, Purce *et al.*, 2020) y *A. ventricosus* (Cruz *et al.*, 1998; Cruz *et al.*, 1999) se observaron cuando se cultivaron en sitios del Golfo de California, donde las condiciones térmicas desfavorables se combinaron con una disponibilidad de alimento limitada. En el caso del trabajo de laboratorio que se implementó para este estudio, el alimento se suministró *ad libitum* y nunca condicionó el rendimiento, lo que permitió detectar mejor la ausencia de diferencias evolutivas en función de la temperatura.

El segundo objetivo específico que se planteó fue evaluar el efecto del modo de variabilidad térmica en el desempeño de los individuos. En contraste con las diferencias poblacionales, se observaron diferencias significativas entre condiciones de variabilidad térmica y temperatura constante, independientemente del patrón de variabilidad (regular o caótico). Sólo cuatro indicadores mostraron diferencias significativas entre los retos de variabilidad regular y caótica, incluyendo una tasa respiratoria 5% mayor en la oscilación caótica en comparación con la oscilación regular, así como ligeras diferencias en la concentración de carbohidratos totales en el músculo y manto y la actividad de la glutatión peroxidasa (GPx) en el manto.

En este sentido, otros autores han reportado que los organismos ectotermos que son expuestos a regímenes térmicos variables pueden crecer, sobrevivir (Colinet *et al.*, 2015) y adquirir una plasticidad fisiológica más amplia (Bozinovic, 2011) que aquellos mantenidos en condiciones estables constantes. En este estudio se pudo observar que, de acuerdo con el potencial de crecimiento, la variabilidad térmica es una condición más favorable que la temperatura constante, lo cual es congruente con lo encontrado por Sicard (2006), quien reportó un PC entre un 15 y un 20% mayor en organismos sometidos a un régimen de temperatura oscilatoria en

comparación con organismos que fueron sometidos a condiciones constantes. Sin embargo, mientras que en el trabajo de Sicard (2006) se encontró que el mayor PC estuvo asociado a una tasa respiratoria también mayor, en un 10%, en este trabajo no se encontraron diferencias significativas en la tasa respiratoria. En contraste, los valores de PC de este trabajo se relacionan con una mayor eficiencia alimentaria y de absorción, debido a que como se mencionó en este trabajo el alimento no fue una limitante, por lo que los organismos pudieron haber tenido la energía suficiente para no aumentar su tasa respiratoria y al tener el alimento suficiente hubo ese mayor aprovechamiento de nutrientes a través de la absorción.

Además del balance energético, los resultados también mostraron niveles de reservas diferenciales en el músculo, encontrando mayores niveles de carbohidratos y menores niveles de lípidos en este tejido de los organismos expuestos a ambos regímenes de variabilidad térmica. El aumento del contenido de carbohidratos se debió probablemente a una mayor asimilación de los alimentos (o almacenamiento de carbohidratos), relacionados con una mayor tasa de ingestión (19 % OR y 24% EST) y una mayor tasa de asimilación (26 % OR y 20% EST) en comparación con los organismos que estuvieron a temperatura constante, el músculo es uno de los órganos que acumulan reservas energéticas. Del lado contrario, la disminución de los lípidos musculares, que están principalmente representados por fosfolípidos estructurales y en una menor medida por triglicéridos de reserva energética (Palacios *et al.*, 2005; Palacios *et al.*, 2007) podría estar relacionado con los mecanismos compensatorios homeoviscosos de la membrana, que implican una reorganización estructural de las clases de fosfolípidos y ácidos grasos (Pernet *et al.*, 2007; Artigaud *et al.*, 2015; Laudicella *et al.*, 2020). Sin embargo, es necesario que se lleven a cabo otras investigaciones que evalúen el recambio de los lípidos intra e inter-tejidos.

Una de las observaciones que son aparentemente contradictorias para este estudio es el aumento en la actividad de las enzimas antioxidantes (SOD, CAT y GPx) y de los niveles de daños oxidativo en lípidos (TBARS) en el músculo para los organismos expuestos a los regímenes oscilatorios (OR y EST), en comparación con aquellos mantenidos a temperatura constante (CONS). Específicamente, el TBARS indica que la producción de especies reactivas de oxígeno (ROS) bajo los regímenes de variabilidad térmica no logró ser neutralizada por la capacidad antioxidante

endógena, ya que se observó daño lipídico al final de los 15 días de exposición a los regímenes térmicos. Diversos estudios en bivalvos han demostrado que los cambios graduales o bruscos en la temperatura del agua inducen respuestas de estrés oxidativo y actividad enzimática antioxidantes o daño en la expresión de ARN (Abele *et al.*, 2002; Dong *et al.*, 2022; Song *et al.*, 2025).

Basándose en las tasas de supervivencia y en los indicadores de estrés oxidativo en hemocitos, Rhaman y colaboradores (2019) observaron que organismos bivalvos menos expuestos a cambios térmicos, como el mejillón submareal (*Mytilus galloprovincialis*) y la coquia de arena (*Katelaysia rhytiphora*), mostraron una mayor tolerancia térmica, con una mayor actividad enzimática antioxidante en umbrales de estrés más elevados que el ostión japonés (*Crassostrea gigas*). Dado el nicho ecológico de *Nodipecten subnodosus* en aguas relativamente profundas (Koch *et al.*, 2015), es coherente que la alta variabilidad de la temperatura afectara a los organismos experimentales. Una limitante es que los estudios que exploran los efectos de las temperaturas variables en moluscos marinos se han centrado en especies intermareales (Giraud- Billoud *et al.*, 2024) y que estos no son fácilmente comparables con nuestro modelo de estudio.

A pesar de que en este estudio no se observaron diferencias significativas en la tasa respiratoria de los organismos entre los regímenes térmicos variables y la temperatura constante al final del ensayo de 15 días, parece viable que la exposición frecuente a condiciones térmicas estresantes que se produjo diariamente tanto en los regímenes de oscilación regular como en la oscilación caótica haya provocado un aumento del consumo de oxígeno a nivel tisular, especialmente en tejidos metabólicamente activos como el músculo, dando lugar a picos de producción de especies reactivas de oxígeno. En estudios anteriores se han descrito respuestas específicas de tejidos similares a los observados en este estudio (sólo en músculo) (Dong *et al.*, 2022) que se producen tras el aumento y la disminución de la temperatura (Song *et al.*, 2025), ambos replicados en los regímenes de temperatura variable de este estudio.

Con base en los indicadores de equilibrio metabólico y la composición tisular, se observó que, en general, el rendimiento de la almeja mano de león es mejor en condiciones de temperatura

variable que en condiciones térmicas constantes a pesar de que se produjo cierto nivel de estrés oxidativo. Durante los 15 días de exposición, la temperatura alcanzó periódicamente valores entre 17 y 25 °C, probablemente más próximos a los niveles *pejus* que al óptimo fisiológico (Bonesteve *et al.*, 2025).

De acuerdo con los resultados obtenidos en este trabajo, creemos que es necesario que se realicen más estudios en los que se evalúe el estrés oxidativo en un rango de variabilidad más estrecho y menos extremo, así como durante periodos más largo, para demostrar en última instancia que las condiciones variables son mejores para la especie, que las temperaturas constantes cerca de su óptimo fisiológico.

Tras el reto térmico agudo posterior a la exposición de diferentes regímenes térmicos, se observaron diferencias en siete de los indicadores, pero sólo en dos de esas variables hubo un efecto interactivo del reto y el régimen térmico, lo que sugiere que las condiciones de aclimatación no afectaron sustancialmente la capacidad de respuesta al aumento de la temperatura. Se observó un aumento en la TR tras la exposición al reto térmico, tal y como se había documentado previamente tras un experimento de rampa de aumento térmico para la misma especie (Salgado-García *et al.*, 2023) y para otros ectotermos marinos (Götze *et al.*, 2020).

Este cambio en la tasa respiratoria causó una disminución conjunta en el PC lo que encaja con la suposición general de que la energía se reasigna de la conservación a la compensación (crecimiento frente a mantenimiento), cuando los organismos se enfrentan a una condición estresante, como la temperatura *pejus* (Sokolova *et al.*, 2013). Aunque es difícil extrapolar el potencial de crecimiento al crecimiento real en un periodo corto (17 horas), 28 °C se considera claramente dentro del intervalo *pejus* del rango de temperatura para las especies (Racotta *et al.*, sometido).

El aumento observado en el metabolismo podría indicar mayor actividad de las vías catabólicas para producir energía, lo que coincide con el uso observado de las reservas de carbohidratos. Sin embargo, esto compensa sólo parcialmente la disminución de ATP, carga energética y arginina

fosfato que se produce bajo condiciones de hipertermia (Salgado-García *et al.*, 2023; Bressolier *et al.*, 2025).

Además, se observó un aumento de los niveles totales de lípidos en el músculo tras la exposición al reto térmico agudo. Se ha demostrado que los invertebrados marinos sintetizan lípidos *de novo* (liponeogénesis) a partir de los carbohidratos, ajustando los perfiles de ácidos grasos en respuesta a los cambios de temperatura ambiental (Pernet *et al.*, 2007; Laudicella *et al.*, 2020; Yoon *et al.*, 2022). Este proceso favorece la formación de lípidos de membrana y de almacenamiento, además de considerarse un rasgo adaptativo de las especies ectotérmicas debido a su sensibilidad térmica. Los resultados de este trabajo con juveniles de *N. subnodosus* en condiciones de hipertermia lo corroboran, revelando un aumento significativo de los lípidos musculares totales. Otra posible explicación implica la movilización de lípidos desde la glándula digestiva, como tejido de reserva lipídica (Röszer, 2014) hacia el músculo, para satisfacer la demanda metabólica. Sin embargo, en este trabajo no se midieron las clases de lípidos y ácidos grasos presentes en los diferentes tejidos.

9. CONCLUSIONES

- A pesar de que las poblaciones de almeja mano de león *Nodipecten subnodosus* de Laguna Ojo de Liebre y Bahía de los Ángeles, son genéticamente independientes, presentan respuestas fisiológicas similares gracias a su plasticidad fenotípica frente a retos térmicos.
- Los organismos muestran un mejor rendimiento fisiológico bajo condiciones de variabilidad térmica en comparación con temperaturas constantes.
- Las tasas respiratorias observadas entre regímenes térmicos fueron similares, lo que sugiere que la compensación fisiológica se logró mediante una optimización del uso del oxígeno, así como una mejor capacidad de absorción del alimento.
- Frente a un aumento agudo de la temperatura, la demanda energética se incrementó, comprometiendo la capacidad de compensación.
- Indicadores como el estrés oxidativo, el aumento de la tasa respiratoria, el agotamiento de carbohidratos en el músculo y la reducción del PC evidencian una condición de mantenimiento fisiológico orientada a la supervivencia bajo estrés térmico.

10. LITERATURA CITADA

- Abele, D., Heise, K., Portner, H. O., y Puntarulo, S. (2002). Temperature-dependence of mitochondrial function and production of reactive oxygen species in the intertidal mud clam *Mya arenaria*. *Journal of Experimental Biology*, 205(13): 1831-1841. <https://doi.org/10.1242/jeb.205.13.1831>
- Acevedo Cervantes, A. (1997). *Caracterización Ecológica de la Comunidad Íctica de la Laguna Ojo de Liebre, B.C.S. México*. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional, La Paz, Baja California Sur.
- Acosta, V., Natera, Y., Lodeiros, C., Freitas, L. y Vásquez, A. (2010). Componentes bioquímicos de los tejidos de *Perna perna* y *P. viridis* (Lineo, 1758) (Bivalvia: Mytilidae), en relación al crecimiento en condiciones de cultivo suspendido. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 38(1): 37-46. <https://doi.org/10.3856/vol38-issue1-fulltext-4>
- Aebi, H. (1984). Catalase in vitro. En: Packer, L. (ed.) *Methods in enzymology; oxygen radicals in biological systems*. Elsevier, New York, pp.121-126. [https://doi.org/10.1016/S0076-6879\(84\)05016-3](https://doi.org/10.1016/S0076-6879(84)05016-3)
- Álvarez-Borrego, S. (2007). Oceanografía de la región de las grandes islas. En: Danemann G.D. y Ezcurra E. (eds.) *Bahía de Los Ángeles: Recursos naturales y comunidad*. 1ª ed. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología; Pronatura Noroeste A.C.; San Diego Natural History Museum, México, D.F, pp. 45-65.
- Angilletta, M.J., Condon, C. y Youngblood, J.P. (2019). Thermal acclimation of flies from three populations of *Drosophila melanogaster* fails to support the seasonality hypothesis. *Journal of Thermal Biology*, 81: 25-32. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2019.02.009>
- Arellano-Martínez, M. (2005). Características ecofisiológicas de la reproducción de *Nodipecten subnodosus* (Sowerby, 1885) (*Pectinidae*) en la Laguna Ojo de Liebre, B. C. S., México. Tesis Doctoral. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional, La Paz, Baja California Sur.
- Arellano-Martínez, M., Ceballos-Vázquez, B.P., Lodeiros-Seijo, C., Freitas-Valbuena, L.F., Palacios, E., Racotta, I., Valdéz-Ramírez, M. E., García, N. y García- Domínguez, F. A. (2011). Reproducción. En: Maeda-Martínez, A.N. y Lodeiros-Seijo, C. (eds.), *Biología y cultivo de los moluscos pectínidos del género Nodipecten*. Limusa, México, pp. 100-125.
- Artigaud, S., Richard, J., Thorne, M.A., Lavaud, R., Flye-Sainte-Marie, J., Jean, F. y Pichereau, V. (2015). Deciphering the molecular adaptation of the king scallop (*Pecten maximus*) to heat stress using transcriptomics and proteomics. *BMC Genomics*, 16:1-14. <https://doi.org/10.1186/s12864-015-2132-x>
- Ayala, A., Muñoz, M.F. y Argüelles, S. (2014). Lipid peroxidation: production, metabolism, and signaling mechanisms of malondialdehyde and 4-Hydroxy-2-nonenal. *Oxidative Medicine and Cellular Longevity*, 2014: 1-31. <https://doi.org/10.1155/2014/360438>
- Barber, S.C., Mead, R.J. y Shaw, P.J. (2006). Oxidative stress in ALS: A mechanism of neurodegeneration and a therapeutic target. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Molecular Basis of Disease*, 1762(11-12): 1051-1067. <https://doi.org/10.1016/j.bbadis.2006.03.008>.
- Barnes, H. y Blackstock, J. (1973). Estimation of lipids in marine animals and tissues: Detailed investigation of the sulphophosphovanilun method for 'total' lipids. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 12: 103-118. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(73\)90040-3](https://doi.org/10.1016/0022-0981(73)90040-3)

- Bayne, B.L. (1976). Aspects of reproduction in bivalve molluscs. En: Wiley, M. (ed.) *Estuarine processes*. New York: Academic Press, pp. 432–448. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-751801-5.50043-5>
- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W. y Courchamp, F. (2012). Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters*, 15:365–377. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01736.x>
- Bonesteve, A., Lluch-Cota, S.E., Sicard, M.T., Racotta, I.S., Tripp-Valdez, M.A. y Rojo-Arreola, L. (2025). HSP mRNA sequences and their expression under different thermal oscillation patterns and heat stress in two populations of *Nodipecten subnodosus*. *Cell Stress and Chaperones*, 30: 33–47. <https://doi.org/10.1016/j.cstres.2024.12.002>
- Bozinovic, F., Bastías, D.A., Boher, F., Clavijo-Baquet, S., Estay, S.A. y Angilletta, M.J. (2011). The mean and variance of environmental temperature interact to determine physiological tolerance and fitness. *Physiological and Biochemical Zoology*, 84: 543–552. <https://doi.org/10.1086/662551>
- Bressolier, L., Salgado-García, R. L., Racotta, I. S., Kraffe, E., Sicard, M. T., Lluch-Cota, S. E. y Tripp-Valdez, M. A. (2025). Contrasting cellular energy responses to regular and stochastic daily thermal oscillations in two populations of *Nodipecten subnodosus* scallops. *Journal of Thermal Biology*, 104184. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2025.104184>
- Buege, J.A. y Aust, S.D. (1978). Microsomal lipid peroxidation. En: Fleischer, S. y Packer, L. (eds.). *Methods in enzymology*, Vol. 52. Academic Press, New York: pp.302–310. [https://doi.org/10.1016/S0076-6879\(78\)52032-6](https://doi.org/10.1016/S0076-6879(78)52032-6)
- Cheng, Y., Zhang, M., Song, Z., Wang, G., Zhao, C., Shu, Q., Zhang, Y. y Qiao, F. (2023). A quantitative analysis of marine heatwaves in response to rising sea surface temperature. *Science of the Total Environment*, 881: 163396. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.163396>
- Colinet, H., Sinclair, B.J., Vernon, P. y Renault, D. (2015). Insects in fluctuating thermal environments. *Annual Review of Entomology*, 60: 123-140. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-010814-021017>
- Conover, R.J. (1966). Assimilation of organic matter by zooplankton. *Limnology and Oceanography*, 11: 338–345. <https://doi.org/10.4319/lo.1966.11.3.0338>
- Cruz, P., Ramírez, J.L., García, G.A. y Ibarra, A.M. (1998). Genetic differences between two populations of Catarina scallop (*Argopecten ventricosus*) for adaptations for growth and survival in a stressful environment. *Aquaculture*, 166: 321–335. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(98\)00285-3](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(98)00285-3)
- Cruz, P., Ibarra, A.M. y Rodríguez-Jaramillo, M. del C. (1999). Environment and population origin effects on first sexual maturity of Catarina scallop, *Argopecten ventricosus* (Sowerby II, 1842). *Journal of Shellfish Research*, 19: 89–93.
- De Villemereuil, P., Gaggiotti, O.E. y Goudet, J. (2022). Common garden experiments to study local adaptation need to account for population structure. *Journal of Ecology*, 110: 1005–1009. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13528>
- Dong, X., Yang, Z., Liu, Z., Wang, X., Yu, H., Peng, C., Hou, X., Lu, W., Xing, Q., Hu, J., Huang, X. y Bao, Z. (2022). Metabonomic analysis provides new insights into the response of Zhikong scallop (*Chlamys farreri*) to heat stress by improving energy metabolism and antioxidant capacity. *Antioxidants*, 11: 1084. <https://doi.org/10.3390/antiox11061084>
- Dore, I. (1991). *Shellfish*. Van Nostrand Reinhold, New York. p. 239.
- Elliott, J.M. y Davison, W. (1975). Energy equivalents of oxygen consumption in animal energetics. *Oecologia*, 19: 195–201.

- Espín, S., Sánchez-Virosta, P., García-Fernández, A.J. y Eeva, T. (2017). A microplate adaptation of the thiobarbituric acid reactive substances assay to determine lipid peroxidation fluorometrically in small sample volumes. *Revista de Toxicología*, 34(2): 94-98 <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=91954641003>
- Flohé, L., Günzler, W.A. (1984). Assays of glutathione peroxidase. *Methods Enzymology*, 105:114-120. [https://doi.org/10.1016/S0076-6879\(84\)05015-1](https://doi.org/10.1016/S0076-6879(84)05015-1)
- Fox-Kemper, B., et al., (2021). Ocean, cryosphere and sea level change. En: Masson-Delmotte V., Zhai P., Pirani A., Connors S.L., Péan C., Berger S., Caud N., Chen Y., Goldfarb L., Gomis M.I., Huang M., Leitzell K., Lonnoy E., Matthews J.B.R., Maycock T.K., Waterfield T., Yelekçi O., Yu R. y Zhou B., (eds.) *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Frölicher, T.L. Fischer, E.M. y Gruber, N. (2018). Marine heatwaves under global warming. *Nature*, 560(7718): 360–364. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0383-9>
- Gabbott, P.A. (1983). Developmental and seasonal metabolic activities in marine molluscs. En: Saleuddin, A.S.M. y Wilbur, K.M (eds). *The Mollusca*, Vol.2. Academic Press, New York: pp. 165–217. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-751402-4.50012-1>
- Giraud-Billoud, M., Moreira, D.C., Minari, M., Andreyeva, A., Campos, É.G., Carvajalino-Fernández, J.M., Istomina, A., Michaelidis, B., Niu, C., Niu, Y., Ondeí, L., Prokić, M., Rivera-Ingraham, G.A., Sahoo, D., Staikou, A., Storey, J.M., Storey, K.B., Vega, I.A. y Hermes-Lima, M. (2024). Review: Evidence supporting the ‘preparation for oxidative stress’ (POS) strategy in animals in their natural environment. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular and Integrative Physiology*, 293: 111626. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2024.111626>
- Gómez-Gutiérrez, J., Palomares-García, R., Hernández-Trujillo, S., y Carballido-Carranza, A. (2001). Community structure of zooplankton in the main entrance of Bahía Magdalena, México during 1996. *Revista de Biología Tropical*, 49(2):454-558. https://tropicalstudies.org/rbt/attachments/volumes/vol492/13G%C3%B3mez_Community.pdf
- González -Estrada, F. (2003). *Temperaturas letales y temperatura óptima para crecimiento en una población de almeja mano de león (Nodipecten subnodosus Sowerby, 1835)*. Tesis de Maestría. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. La Paz, Baja California Sur.
- González- Antivia, C. R. (2001). Mercados y comercialización de pectínidos. En: Maeda-Martínez A. N. (ed.). *Los Moluscos y Pectínidos de Iberoamérica: Ciencia y Acuicultura*. Limusa, México, pp. 461-468.
- González-Ortiz, L. (2016). *Poliquetos (Annelida: Polychaeta) y esponjas (Porifera: Demospongiae) perforadores de la almeja mano de león (Nodipecten subnodosus) en la Laguna Ojo de Liebre, Guerrero Negro, B. C. S., México*. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Nuevo León. Monterrey.
- Götze, S., Bock, C., Eymann, C., Lannig, G., Steffen, J.B.M. y Pörtner, H.O. (2020). Single and combined effects of the “Deadly trio” hypoxia, hypercapnia and warming on the cellular metabolism of the great scallop *Pecten maximus*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 243–244: 110438. <https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2020.110438>
- Hemraj, D.A., Gaitán-Espitia, J.D. y Russell, B.D. (2021). Species distribution and evolutionary history influence the responses of marine copepods to climate change: A global meta-analysis. En: Hawkins, S.J., Evans, A.J., Dale, A.C, Boyd, T.A y Bishop, J.A (eds.) *Oceanography and Marine Biology*. CRC Press, Boca Raton, pp. 559–584. <https://doi.org/10.1201/9781003138846-8>

- Hermes-Lima, M. y Storey, K.B. (1993). In vitro oxidative inactivation of glutathione S-transferase from a freeze tolerant reptile. *Molecular and Cellular Biochemistry*, 124(2): pp.149–158.
- Hernández-López, L. y Vargas-Albores, F. (2003). A microplate technique to quantify nutrients (NO_2^- , NO_3^- , NH_4^+ and PO_4^{3-}) in seawater. *Aquaculture Research*, 34: 1201-1204.
- Hobday, A.J., Alexander, L.V., Perkins, S.E., Smale, D.A., Straub, S.C., Oliver, E.C.J., Benthuyssen, J.A., Burrows, M.T., Donat, M.G., Feng, M., Holbrook, N.J., Moore, P.J., Scannell, H.A., Sen Gupta, A. y Wernberg, T. (2016). A hierarchical approach to defining marine heatwaves. *Progress in Oceanography*, 141: 227–238. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2015.12.014>
- Holguín-Quiñones, O. y García-Domínguez, F. (2011). Sistemática y características biogeográficas de *Nodipecten subnodosus* (Sowerby, 1835) Y *N. nodosus* (Linnaeus, 1758) (Mollusca: Bivalvia: Pectinidae) En: Maeda-Martínez y Lodeiros-Seijo, C. (eds.) *Biología y cultivo de los moluscos pectínidos del género Nodipecten*. Limusa, México, pp.1-9
- Ibarra, A.M., Petersen, J.L., Famula, T.R. y May, B. (2006). Characterization of 35 microsatellite loci in the Pacific lion-paw scallop (*Nodipecten subnodosus*) and their cross-species amplification in four other scallops of the Pectinidae family. *Molecular Ecology Notes*, 6(1): 153–156. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2005.01173.x>
- Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) (2023). *Climate Change 2022 – Impacts, Adaptation and Vulnerability: Working Group II Contribution to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. 1ª ed. Cambridge University Press, Cambridge. <https://doi.org/10.1017/9781009325844>
- Joachin Mejia, N.G. (2022). *Caracterización del hábitat térmico de la almeja mano de león, (Nodipecten subnodosus) en el noroeste mexicano*. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México.
- Jutfelt, F., Ern, R., Leeuwis, R.H.J. y Clark, T.D. (2024). Effects of climate warming. En: *Encyclopedia of Fish Physiology*. Elsevier, pp. 14–31. <https://doi.org/10.1016/B978-0-323-90801-6.00183-X>
- Keen, M.A. (1971). *Sea shells of tropical west America: marine mollusks from Baja California to Peru*. 2ª ed. Stanford University Press, Stanford. 1064 p. ISBN 0-8047-0736-7.
- Koch, V., Rengstorf, A., Taylor, M., Mazón-Suástegui, J.M., Sinsal, F. y Wolff, M. (2015). Comparative growth and mortality of cultured Lion's Paw scallops (*Nodipecten subnodosus*) from Gulf of California and Pacific populations and their reciprocal transplants. *Aquaculture Research*, 46: 185–201. <https://doi.org/10.1111/are.12175>
- Laudicella, V.A., Whitfield, P.D., Carboni, S., Doherty, M.K. y Hughes, A.D. (2020). Application of lipidomics in bivalve aquaculture: A review. *Reviews in Aquaculture*, 12: 678–702. <https://doi.org/10.1111/raq.12346>
- Lehninger, A.L., Nelson, D.L. y Cox, M.M. (2009). Principios de bioquímica. Omega, Barcelona.
- Lluch-Belda, D., del Monte Luna, P. y Lluch-Cota, S.E. (2009). 20th century variability in Gulf of California SST. *CalCOFI Reports*, 50: 162–173. <http://cibnor.repositorioinstitucional.mx/jspui/handle/1001/2433>
- Lodeiros, C., Freitas, L., Graziani, C. y Alió, J. (2011). Cultivation of bivalve molluscs in Venezuela: diversity, potential and infrastructure for seed production. En: Lovatelli, A. y Sarkis, S. (eds.) *A regional shellfish hatchery for the Wider Caribbean: Assessing its feasibility and sustainability*. FAO Regional Technical Workshop, 18–21 October 2010, Kingston, Jamaica.

- López, M., Candela, J. y Argote, M.L. (2006). Why does the Ballenas Channel have the coldest SST in the Gulf of California? *Geophysical Research Letters*, 33: 2006GL025908. <https://doi.org/10.1029/2006GL025908>
- Lora-Vilchis, M.C., Robles-Mungaray, M., Doktor, N. y Voltolina, D. (2004). Food value of four microalgae for juveniles of the lion's paw scallop *Lyropecten subnodosus* (Sowerby, 1833). *Journal of the World Aquaculture Society*, 35(2):97–303.
- Lucas, A. (1993). Bioenergética des animaux aquatiques. Masson, Paris, pp.1–176
- Massó-Rojas, A., Morales-Bojórquez, E. y Talavera-Mayer, J. (2000). La pesquería de almeja mano de león, Baja California. En: *Sustentabilidad y pesca responsable en México, evaluación y manejo*. Instituto Nacional de Pesca, México, pp. 349–366
- Nardi, A., Mezzelani, M., Costa, S., d'Errico, G., Benedetti, M., Gorbi, S., Freitas, R. y Regoli, F. (2022). Marine heatwaves hamper neuro-immune and oxidative tolerance toward carbamazepine in *Mytilus galloprovincialis*. *Environmental Pollution*, 300: 118970. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2022.118970>
- Navarro J.M. (2001). Fisiología energética de pectínidos iberoamericanos. En: Maeda-Martinez AN. (eds). *Los moluscos pectínidos de Iberoamerica: Ciencia y acuicultura*. Limusa, México, pp 61–76pp.
- Niki, E. (2014). Biomarkers of lipid peroxidation in clinical material. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - General Subjects*, 1840: 809–817. <https://doi.org/10.1016/j.bbagen.2013.03.020>
- Oliver, E.C.J., Burrows, M.T., Donat, M.G., Sen Gupta, A., Alexander, L.V., Perkins-Kirkpatrick, S.E., Benthuyssen, J.A., Hobday, A.J., Holbrook, N.J., Moore, P.J., Thomsen, M.S., Wernberg, T. y Smale, D.A. (2019). Projected marine heatwaves in the 21st century and the potential for ecological impact. *Frontiers in Marine Science*, 6: 734. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00734>
- Palacios, E., Racotta, I.S., Kraffe, E., Marty, Y., Moal, J. y Samain, J.F. (2005). Lipid composition of the giant lion's-paw scallop (*Nodipecten subnodosus*) in relation to gametogenesis. *Aquaculture*, 250: 270–282. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2005.04.070>
- Palacios, E., Racotta, I.S., Arjona, O., Marty, Y., Coz, J.R.L., Moal, J. y Samain, J.F. (2007). Lipid composition of the pacific lion-paw scallop, *Nodipecten subnodosus*, in relation to gametogenesis: 2. Lipid classes and sterols. *Aquaculture*, 266: 266–273. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2007.02.030>
- Peck, L.S., (2011). Organisms and responses to environmental change. *Marine Genomics*, 4: 237–243. <https://doi.org/10.1016/j.margen.2011.07.001>
- Peck, L.S., Morley, S.A., Richard, J. y Clark, M.S. (2014). Acclimation and thermal tolerance in Antarctic marine ectotherms. *Journal of Experimental Biology*, 217: 16–22. <https://doi.org/10.1242/jeb.089946>
- Peña, J.B., 2011. Taxonomía, morfología, distribución y hábitat de los pectínidos iberoamericanos. En: Maeda-Martínez A.N. (ed.), *Los moluscos pectínidos de Iberoamérica: Ciencia y acuicultura*. Limusa, México, pp. 1–25.
- Pernet, F., Tremblay, R., Comeau, L. y Guderley, H. (2007). Temperature adaptation in two bivalve species from different thermal habitats: energetics and remodelling of membrane lipids. *Journal of Experimental Biology*, 210: 2999–3014. <https://doi.org/10.1242/jeb.006007>
- Persky, A.M., Green, P.S., Stublely, L., Howell, C.O., Zaulyanov, L., Brzaeau, G.A. y Simpkins J.W., (2000). Protective effect of estrogens against oxidative damage to heart and skeletal muscle In vivo and In vitro. *Proceedings of the Society for Experimental Biology and Medicine*, 223: 59–66. <https://doi.org/10.1177/153537020022300108>

- Petersen, J.L., Ibarra, A.M. y May, B., (2010). Nuclear and mtDNA lineage diversity in wild and cultured Pacific lion-paw scallop, *Nodipecten subnodosus* (Baja California Peninsula, Mexico). *Marine Biology*, 157: 2751–2767. <https://doi.org/10.1007/s00227-010-1534-1>
- Ponce-Díaz, G., Massó-Rojas, A., Félix-Pico, E.F., Morales-Zárate, M.V., García, N., Lodeiros-Seijo, C. y Lluch-Cota, S.E., 2011. *Nodipecten* spp. como recurso pesquero. En: Maeda-Martínez A.N. y Lodeiros-Seijo C. (eds.), *Biología y cultivo de los moluscos pectínidos del género Nodipecten*. Limusa, México, pp. 11–26.
- Pörtner, H.-O., Karl, D.M., Boyd, P.W., Cheung, W.W.L., Lluch-Cota, S.E., Nojiri, Y., Schmidt, D.N. y Zavialov, P.O., 2014. Ocean systems. En: Field, C.B., Barros, V.R., Dokken, D.J., Mach, K.J., Mastrandrea, M.D., Bilir, T. E, Chatterjee, M., Ebi, K.L., Estrada, Y.O., Genova, R.C., Girma, B., Kissel, E.S., Levy, A.N., MacCracken, S., Mastrandrea, P.R. y White, L.L. (eds.) *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 411–484
- Preiser, J. (2012). Oxidative Stress. *Journal of Parenteral and Enteral Nutrition*, 36: 147–154. <https://doi.org/10.1177/0148607111434963>
- Purce, D.N.S., Donovan, D.A., Maeda-Martínez, A.N. y Koch, V. (2020). Scope for growth of cultivated Pacific and Gulf of California populations of lion's paw scallop *Nodipecten subnodosus*, and their reciprocal transplants. *Latin American journal of Aquatic Research*, 4884: 538-551. <http://dx.doi.org/10.3856/vol48-issue4-fulltext-2468>
- R Core Team. (2023). *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. Disponible en: <https://www.R-project.org/>
- Racotta, Ilie S., Joachin-Mejia, N.G., Sicard, M.T. y Lluch-Cota, S.E. (preprint). Aquaculture site selection for the lion's paw scallop *Nodipecten Subnodosus*, based on environmental temperature variability and organisms' growth and ecophysiological performance. <http://dx.doi.org/10.2139/ssrn.4999867>
- Rahman, M.A., Henderson, S., Miller-Ezzy, P., Li, X.X. y Qin, J.G. (2019). Immune response to temperature stress in three bivalve species: Pacific oyster *Crassostrea gigas*, Mediterranean mussel *Mytilus galloprovincialis* and mud cockle *Katylsia rhytiphora*. *Fish & Shellfish Immunology*, 86: 868–874. <https://doi.org/10.1016/j.fsi.2018.12.017>
- Roldán-Carrillo, L. M. (2007). Efecto de la salinidad sobre la fisiología de la almeja mano de león (*Nodipecten subnodosus* Sowerby, 1835). Tesis Doctoral. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. La Paz, Baja California Sur.
- Röszer, T. (2014). The invertebrate midintestinal gland (“hepatopancreas”) is an evolutionary forerunner in the integration of immunity and metabolism. *Cell and Tissue Research*, 358: 685–695. <https://doi.org/10.1007/s00441-014-1985-7>
- Ruiz-Verdugo, C. A., Koch, V., Félix-Pico, E., Beltrán-Lugo, A. I., Cáceres-Martínez, C., Mazón-Suastegui, J. M., Robles-Mugaray, M. y Cáceres-Martínez, J. (2016). Scallop fisheries and aquaculture in Mexico. *Developments in Aquaculture and Fisheries Science*, 40: 1111-1125. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-62710-0.00029-8>
- Rupp, G.S., Valdéz-Ramírez, M.E. y Lameda-Fonseca, M. (2011). Ecología y biología. En: Maeda-Martínez, A.N. y Lodeiros-Seijo, C. (eds.) *Biología y cultivo de los moluscos pectínidos del género Nodipecten*. Limusa, México, pp.25–58.

- Salgado-García, R.L. (2020). Respuestas metabólicas de *Nodipecten subnodosus* (Pectinidae) expuesta a hipertermia en sinergia con hipoxia y el estado reproductivo. Tesis Doctoral. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional, La Paz, Baja California Sur.
- Sasaki, M. y Dam, H.G. (2021). Global patterns in copepod thermal tolerance. *Journal of Plankton Research*, 43: 598–609. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbab044>
- Selye, H. (1973). The evolution of the stress concept: the originator of the concept. *American Scientist*, 61(6): 692–699. <http://www.istor.org/stable/27844072>
- 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. Monterrey.
- Sies, H. (1991). Role of reactive oxygen species in biological processes. *Journal of Molecular Medicine*, 69(21–23): 965–968. <https://doi.org/10.1007/BF01645140>
- Smith, K.E., Burrows, M.T., Hobday, A.J., King, N.G., Moore, P.J., Sen Gupta, A., Thomsen, M.S., Wernberg, T. y Smale, D.A. (2023). Biological impacts of marine heatwaves. *Annual Review of Marine Science*, 15: 119–145. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-032122-121437>
- Sokolova, I.M. (2013). Energy-limited tolerance to stress as a conceptual framework to integrate the effects of multiple stressors. *Integrative and Comparative Biology*, 53: 597–608. <https://doi.org/10.1093/icb/ict028>
- Sokolova, I. (2021). Bioenergetics in environmental adaptation and stress tolerance of aquatic ectotherms: linking physiology and ecology in a multi-stressor landscape. *Journal of Experimental Biology*, 224: jeb236802. <https://doi.org/10.1242/jeb.236802>
- Solórzano, L. (1969). Determination of ammonia in natural waters by the phenol-hypochlorite method. *Limnology and Oceanography*, 14(5): 799–801. <https://doi.org/10.4319/lo.1969.14.5.0799>
- Somero, G.N. (2013). The physiology of climate change: how potentials for acclimatization and genetic adaptation will determine “winners” and “losers”. *Journal of Experimental Biology*, 213(6): 912–920.
- Song, J.A., Lee, E., Choi, Y.-U., Park, J.J.C. y Han, J. (2025). Influence of temperature changes on oxidative stress and antioxidant defense system in the bay scallop, *Argopecten irradians*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 299: 111775. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2024.111775>
- Sorokin, C. (1973). Dry weight, packed cell volume and optical density. En: Stein, J. (ed), *Handbook of phycological methods. Culture methods and growth measurement*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 321–343.
- Sanford, E. y Kelly, M.W. (2011). Local adaptation in marine invertebrates. *Annual Review of Marine Science*, 3: 509–535. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-120709-142756>
- Stillman, J.H. y Somero, G.N. (2000). A comparative analysis of the upper thermal tolerance limits of Eastern Pacific porcelain crabs, genus *Petrolisthes*: Influences of latitude, vertical zonation, acclimation, and phylogeny. *Physiological and Biochemical Zoology*, 73: 200–208. <https://doi.org/10.1086/316738>
- Sultan, S.E. (2021). Phenotypic plasticity as an intrinsic property of organisms. En: Pfennig, D.W. (ed.), *Phenotypic plasticity & evolution: causes, consequences, controversies*. CRC Press, Boca Ratón, pp. 3–17.

- Suzuki, K. (2000). Measurement of Mn-SOD and Cu, Zn-SOD. En: Taniguchi, N. y Gutteridge, J. (eds.). *Experimental protocols for reactive oxygen and nitrogen species*. Oxford University Press, Oxford, pp. 91-95.
- Vajedsamiei, J., Melzner, F., Raatz, M., Morón Lugo, S.C., Pansch, C. (2021). Cyclic thermal fluctuations can be burden or relief for an ectotherm depending on fluctuation's average and amplitude. *Functional Ecology*, 35: 2483–2496. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13889>
- Van Handel E. (1965). Estimation of glycogen in small amounts of tissue. *Analytical Biochemistry*, 11: 256-265
- Warren, C.E. y Davis, G.E. (1967). Laboratory studies on the feeding, bioenergetics, and growth of fish. En: Gerking, S.D. (ed.). *The biological basis for freshwater fish production*. Blackwell, Oxford, pp. 175–214.
- Yoon, D.S., Byeon, E., Kim, D.H., Lee, M.C., Shin, K.H., Hagiwara, A., Park, H.G. Y Lee, J.S. (2022). Effects of temperature and combinational exposures on lipid metabolism in aquatic invertebrates. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Toxicology & Pharmacology* ,262: 109449. <https://doi.org/10.1016/j.cbpc.2022.109449>

11.ANEXOS

ANEXO A. Promedios de los datos crudos de tasas fisiológicas, los promedios están expresados en unidades energéticas (J/g/h) de todas las condiciones y de ambas poblaciones (BA y LOL).

Población	Régimen	Temp	TR	TI	EA	TA	PC
BA	OR	21	27.743	301.757	84.582	255.281	227.538
BA	CAO	21	33.409	267.089	77.924	206.581	173.172
BA	CONS	21	27.432	220.708	85.147	188.704	161.271
LOL	OR	21	30.274	292.309	86.600	253.593	223.319
LOL	CAO	21	34.753	318.689	84.643	269.825	235.071
LOL	CONS	21	28.649	165.399	85.553	142.257	113.608
BA	OR	28	38.124	223.060	83.564	185.847	147.724
BA	CAO	28	57.215	248.446	88.985	222.137	164.922
BA	CONS	28	44.695	161.559	75.644	122.862	78.167
LOL	OR	28	42.658	372.257	81.862	306.470	263.811
LOL	CAO	28	47.612	216.578	81.115	179.203	131.591
LOL	CONS	28	44.781	173.575	74.130	128.435	83.654

ANEXO B. Promedios de los datos crudos del contenido bioquímico de tejidos de músculo (M) y manto (T), los promedios están expresados en mg/g, de todas las condiciones y de ambas poblaciones (BA y LOL).

Población	Régimen	Temp	CHO (M)	GCG (M)	PT (M)	LT (M)	CHO (T)	GCG (T)	PT (T)	LT (T)
BA	OR	21	20.171	15.241	347.635	5.206	9.187	22.321	248.991	18.396
BA	CAO	21	16.868	16.835	325.287	6.023	10.395	32.175	272.933	18.268
BA	CONS	21	8.904	15.362	353.804	9.941	12.543	22.551	289.783	12.842
LOL	OR	21	18.189	14.200	349.218	6.205	25.054	30.434	285.170	15.102
LOL	CAO	21	17.773	15.868	346.286	6.376	19.244	25.751	244.615	14.392
LOL	CONS	21	9.479	14.398	366.152	8.882	13.188	27.772	302.861	14.743
BA	OR	28	16.589	17.072	340.741	5.745	12.502	31.042	353.631	18.953
BA	CAO	28	11.650	13.847	337.807	6.688	8.330	21.865	274.968	13.820
BA	CONS	28	10.391	15.570	369.021	14.936	15.156	29.283	260.517	15.004
LOL	OR	28	17.665	16.008	335.448	5.786	10.198	27.654	258.367	13.307
LOL	CAO	28	11.499	15.443	365.155	7.488	12.381	31.066	271.618	16.039
LOL	CONS	28	9.587	18.659	373.687	13.414	10.292	30.332	306.004	11.441

ANEXO C. Promedios de los datos crudos de la actividad antioxidante y peroxidación lipídica (TBARS) de tejidos de músculo (M) y manto (T), los promedios están expresados en U mg proteína⁻¹, de todas las condiciones y de ambas poblaciones (BA y LOL)

Población	Régimen	Temp	SOD (M)	CAT (M)	GPX (M)	TBARS (M)	SOD (T)	CAT (T)	GPX (T)	TBARS (T)
BA	OR	21	4.999	3.595	0.863	5.788	6.424	2.902	0.496	4.497
BA	CAO	21	4.702	4.796	0.872	9.056	8.333	4.098	0.739	3.034
BA	CONS	21	3.036	1.551	0.411	1.369	9.635	2.730	1.814	5.246
LOL	OR	21	4.010	2.697	0.530	7.208	5.874	3.382	0.590	6.446
LOL	CAO	21	4.090	3.759	0.920	6.223	5.700	2.984	1.006	4.619
LOL	CONS	21	3.036	1.551	0.651	1.369	7.351	3.076	1.070	5.540
BA	OR	28	4.794	4.852	0.547	6.413	7.166	2.977	0.507	5.783
BA	CAO	28	3.825	3.176	0.489	7.516	4.942	2.783	1.251	8.462
BA	CONS	28	1.789	3.539	0.421	3.712	5.924	2.115	1.554	4.306
LOL	OR	28	4.037	3.916	0.681	10.044	5.617	2.379	2.510	5.406
LOL	CAO	28	2.974	3.095	0.474	14.310	6.047	3.384	1.273	4.184
LOL	CONS	28	2.733	5.272	0.281	2.646	5.711	2.704	0.980	1.409

ANEXO D. Diferencia entre medias por grupo expresado en porcentaje

	OR- CONST	EST - CONST	OR -EST	Reto Térmico - Régimen
Tasa respiratoria			-6	11
Tasa de ingestión	24	19		
Tasa de absorción	26	20		
Potencial de Crecimiento	27	21		-14
Carbohidratos en músculo	49	36	21	-22
Lípidos Totales	-31	-23		7
SOD músculo	25	20		
CAT músculo	24	20		17
Carbohidratos en manto	-22		-17	
GPx en músculo	100	96		
TBARS en músculo	203	225		55
CAT en manto				-15
GPx en manto	-18		6	

ANEXO E. Datos crudos (antes de aplicar transformación). Valores promedio de todos los grupos y variables y variables

