



**UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y
OCEANOGRÁFICAS**



Evaluando el efecto de la temperatura sobre el desempeño y respuestas fisiológicas de estadios larvales de centolla de Magallanes (*Lithodes santolla*) ante escenarios de Calentamiento Global.

Clemente Simón Gonzalo Córdova

Seminario de Título presentado al
DEPARTAMENTO DE OCEANOGRAFIA
DE LA UNIVERSIDAD DE CONCEPCION

Para optar al Título de
BIOLOGO MARINO

Concepción - Chile

2025

UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN
DEPARTAMENTO DE OCEANOGRAFÍA

Este Seminario de Título ha sido realizado en el Departamento de Oceanografía de la Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas.

Profesor(a) Guía

Nombre y Grado (s) Académico (s)

Director de Tesis

Nombre y Grado (s) Académico (s)

Ha sido aprobada por la
Siguiete Comisión

Evaluadora

(Nombre y Grado (s) Académico (s))

(Nombre y Grado (s) Académico (s))

Jefe de Carrera

(Nombre y Grado (s) Académico (s))

Dedicatoria

Dedicada a mis padres, Alenouschka Romina Córdova Rivera y Félix Martin Gonzalo Toro, por todo el apoyo y el aguante que me han dado durante toda mi vida, y el sentimiento y las ganas de querer aprender más día tras día.

“Tengo el amor de mi gente, el coraje de mi madre, la magia desde siempre

La calma de mi padre, demuestro que soy fuerte”

Duki

Agradecimiento

Quiero agradecer a mis padres Alenouschka Romina Córdova Rivera y Félix Martin Gonzalo Toro por darme la oportunidad de estudiar y hacer las cosas que me encantan, sin todo el esfuerzo que hacen a diario, no sería quien soy actualmente.

También agradecer a unos de los pilares más importantes de mi estadía universitaria, que sin el apañé de ellos desde el día cero, hubiera sido más difícil, a mis amigos y hermanos que conocí, Nicolás, Vicente, Alexis y Maximiliano, y a dos chiquillas que han estado desde un inicio Paula y Barbara, estas personitas que me han acompañado todo este camino.

Además de agradecer al profesor Dr. Mauricio Urbina, por presentarme y abrirme las puertas a lo que es la fisiología, un área fantástica y por darme consejos para resolver mis dificultades. A Rocío por guiarme y darme ideas cuando andaba perdido

Al Dr. Kurt Paschke, por recibirme como practicante y como tesista en su laboratorio, sin conocerme de nada. A todos los chicos que han pasado por el laboratorio de LECOFIC por hacer mi estadía muy agradable y llevadera, y por todo el conocimiento brindado.

A todos los chiquillos de la generación 2020, que estuvieron presente en cada momento, en los que nos apoyamos y tiramos para arriba en los momentos difíciles y sobre todo en los mejores momentos.

Y por último agradecer al FONDECYT-1221623 por el financiamiento que hizo posible la realización del estudio.

ÍNDICE

ÍNDICE DE FIGURAS	i
ÍNDICE DE TABLAS	ii
1. RESUMEN	1
1.1 ABSTRACT	2
2. INTRODUCCIÓN	3
2.1 Hipótesis y pregunta científica	6
2.2 Objetivos	6
2.2.1 Objetivo general	6
2.2.2 Objetivos específicos	6
3. MATERIALES Y MÉTODOS	7
3.1 Individuos experimentales	7
3.2 Aclimatación de los individuos a distintas temperaturas	7
3.3 Crianza de larvas	7
3.4 Diseño experimental	8
3.5 Supervivencia de individuos	9
3.6 Determinación de peso seco	9
3.7 Evaluación de límites críticos térmicos	10
3.8 Tasa metabólica	11
3.8.1 Metabolismo rutinario	
11	
3.8.2 Ajuste al Modelo de Arrhenius	12

3.9 Análisis estadístico	13
4. RESULTADOS	15
4.1 Supervivencia individuos	15
4.2 Determinación del peso seco	16
4.3 Tolerancia térmica	17
4.3.1 Tolerancia térmica en <i>Zoea III</i>	17
4.3.2 Tolerancia térmica en <i>Megalopa</i>	19
4.4 Índices de tasa metabólica	21
4.4.1 Tasa de respiración por individuos (VO_2)	21
4.4.2 Tasa de respiración específica por peso (QO_2)	23
4.4.3 Ajuste al Modelo de Arrhenius	25
5. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	26
6. BIBLIOGRAFÍA	34

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura N°1: Estadios larvales de <i>Lithodes santolla</i>	8
Figura N°2: Esquema resumen de diseño experimental	9
Figura N°3: Sistema de medición de límites críticos térmicos	11
Figura N°4: Supervivencia de Larvas de centolla	16
Figura N°5: Temperaturas Críticas en larvas estadio <i>Zoea III</i>	18
Figura N°6: Temperaturas Críticas en larvas estadio <i>Megalopa</i>	20
Figura N°7: Tasa respiratoria por individuo (VO_2)	22
Figura N°8: Tasa respiratoria específica por peso (QO_2)	24
Figura N°9: Ajuste del modelo de Arrhenius	26

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla N°1: Peso seco promedio de larvas en gramo (gr.)	16
--	----

1. RESUMEN

El objetivo de este trabajo fue entender cómo afecta el aumento de la temperatura al metabolismo y tolerancia térmica en larvas de *Lithodes santolla*, un crustáceo subantártico clave para los ecosistemas marinos de Magallanes. Se planteó que la temperatura afecta diferencialmente el metabolismo según el estadio larval, con especial énfasis en las etapas *Zoea III* y *Megalopa*. Se realizaron experimentos en condiciones controladas, exponiendo larvas *Zoea III* y *Megalopa* a siete temperaturas entre 2 y 14 °C, evaluando la supervivencia, tolerancia térmica (CTMin y CTMax), metabolismo rutinario (VO₂ y QO₂), y sensibilidad térmica mediante el modelo de Arrhenius (Ea). Los resultados mostraron una clara relación positiva entre temperatura y tasa metabólica en ambos estadios, con VO₂ y QO₂ aumentando progresivamente con la temperatura. *Zoea III* presentó mayores valores de QO₂, mientras que *Megalopa* alcanzó una Ea más elevada (2.04 kJ/mol), indicando mayor sensibilidad térmica y posible vulnerabilidad fisiológica. A nivel de tolerancia térmica, ambos estadios respondieron a la aclimatación, pero *Megalopa* presentó un CTMax máximo a temperaturas intermedias (6 °C), sugiriendo un rango óptimo limitado. La supervivencia mostró un patrón en forma de domo: alta persistencia a 6–10 °C y caídas abruptas en temperaturas extremas. Los resultados reflejan que *L. santolla* presenta una sensibilidad térmica marcada durante su desarrollo larval, con un rendimiento óptimo a temperaturas intermedias (6-10 °C). Las diferencias ontogénicas destacan la necesidad de considerar las etapas de desarrollo en estudios sobre el impacto del calentamiento global en especies australes y sus ecosistemas.

1.1 ABSTRACT

The objective of this study was to understand how increasing temperature affects metabolism and thermal tolerance in larvae of *Lithodes santolla*, a subantarctic crustacean that plays a key ecological role in the marine ecosystems of the Magallanes region. We hypothesized that temperature differentially affects metabolic performance depending on larval stage, with special emphasis on *Zoea III* and *Megalopa* stages. Experiments were conducted under controlled conditions, exposing *Zoea III* and *Megalopa* larvae to seven temperatures between 2 and 14 °C, evaluating survival, thermal tolerance (CTMin and CTMax), routine metabolism (VO_2 and QO_2) and thermal sensitivity through the Arrhenius model (Ea). Results revealed a clear positive relationship between temperature and metabolic rate in both stages, with VO_2 and QO_2 progressively increasing with temperature. *Zoea III* exhibited higher QO_2 values, while *Megalopa* reached a higher Ea (2.04 kJ/mol), indicating greater thermal sensitivity and possible physiological vulnerability. In terms of thermal tolerance, both stages responded to acclimation, but *Megalopa* presented a CTMax maximum at intermediate temperatures (6 °C), suggesting a limited optimal range. Survival showed a dome-shaped pattern, with high persistence at 6-10 °C and abrupt drops at extreme temperatures. The results reflect that *L. santolla* shows a marked thermal sensitivity during larval development, with optimal performance at intermediate temperatures (6-10 °C). The ontogenetic differences highlight the importance of considering developmental stages in studies on the impact of global warming on austral species and their ecosystems.

2. INTRODUCCIÓN

El océano ha absorbido alrededor del 91% del exceso de calor generado por actividades humanas desde la década de 1970, actuando como amortiguador clave del sistema climático, pero a costa de experimentar calentamiento, acidificación y desoxigenación progresivos (IPCC, 2023). Esta acumulación de calor ha provocado un aumento medio de la temperatura de la superficie oceánica de aproximadamente 0.88 °C entre 1850-1900 y 2011-2020 (IPCC, 2023), intensificando fenómenos como las olas de calor marinas, que afectan directamente la estructura y resiliencia de ecosistemas marinos (Allen et al., 2018; Hoegh-Guldberg et al., 2018).

En las zonas australes y la Región de Magallanes, las masas de agua subantárticas presentan rangos de temperatura históricamente bajos, con registros de 5.5 °C a 8.5 °C (Valdenegro, 2002); sin embargo, estas áreas frías no están exentas de los impactos del calentamiento oceánico, que induce cambios en la estratificación de la columna de agua, modificaciones en la disponibilidad de nutrientes y desplazamientos latitudinales de especies, lo que afecta la productividad pesquera y los servicios ecosistémicos costeros (IPCC, 2022; Allen et al., 2018). Así, la Región de Magallanes, como parte de los fiordos y canales australes, constituye un sistema particularmente sensible al calentamiento oceánico, ya que combina bajas temperaturas de base, alta conectividad de corrientes y dependencia socioeconómica de recursos marinos (Valdenegro, 2002; IPCC, 2023).

La vulnerabilidad de las especies al cambio climático se define como la interacción entre su exposición, sensibilidad y su capacidad adaptativa, entendiendo esta última como la suma de la plasticidad fenotípica y el potencial de adaptación genética (Williams et al., 2008). Dentro de esta perspectiva, la fisiología térmica es clave para determinar la capacidad de persistencia de los organismos frente a las variaciones ambientales. Somero (2010) destaca que la plasticidad fenotípica, expresada como el potencial de aclimatación, permite a los organismos ajustar sus funciones fisiológicas dentro de un rango de temperaturas, mientras que la adaptación genética requiere escalas de tiempo evolutivas y depende de la diversidad genética y la conectividad poblacional. Complementariamente, la hipótesis Oxygen and Capacity Limited Thermal Tolerance (OCLTT) propone que la

ventana térmica funcional de los ectotermos está restringida por la capacidad de suministrar oxígeno en equilibrio con la demanda metabólica, lo que hace que la combinación de aumento de temperatura y desoxigenación reduzca su rendimiento y distribución (Pörtner, 2010).

Históricamente, la evaluación de estos rangos se ha basado en límites térmicos críticos, máximos (CT Max) y mínimos (CT Min), definidos como las temperaturas en las que ocurre la pérdida de las funciones locomotoras (Lutterschmidt & Hutchison, 1997). Sin embargo, estos límites extremos pueden sobreestimar la tolerancia real, ya que en ambientes naturales las especies suelen operar dentro de márgenes subcríticos, donde su desempeño fisiológico comienza a declinar antes del colapso (Braschler et al., 2021). Así, incorporar tanto límites críticos como subcríticos mejora las predicciones sobre desplazamientos de distribución y vulnerabilidad ecológica.

Este enfoque integral adquiere relevancia particular en especies de ambientes australes, como *Lithodes santolla*, en la que Paschke et al. (2013) demostraron que los juveniles exhiben termorregulación conductual, seleccionando microhábitats térmicos dentro de gradientes para optimizar su rendimiento, con preferencias que varían según la etapa ontogenética. Este comportamiento evidencia un mecanismo de plasticidad conductual que puede mitigar parcialmente los efectos del calentamiento, pero que también revela su dependencia de la disponibilidad de refugios térmicos adecuados, subrayando la importancia de evaluar rangos críticos, subcríticos y estrategias de aclimatación al momento de estimar su vulnerabilidad frente al cambio climático.

Lithodes santolla, conocida como centolla real del sur, es un crustáceo bentónico perteneciente a la familia Lithodidae, con amplia distribución en el Océano Pacífico suroriental, especialmente en los canales subantárticos (Pérez et al., 2013). Esta especie habita el fondo marino entre los 5 y 700 metros de profundidad, donde las temperaturas oscilan entre los 3 °C y 15 °C (Urbina et al., 2013; Anger et al., 2004). En el verano, existe una migración hacia aguas someras por parte de los adultos con fines reproductivos (Romero et al., 2007), reflejando una adaptación a los ciclos estacionales de su entorno.

Además, su capacidad para tolerar un rango térmico relativamente amplio sugiere una notable plasticidad fisiológica (Anger et al., 2004).

El desarrollo de *L. santolla* está marcado por una serie de adaptaciones claves para sobrevivir en las frías aguas subantárticas. Su ciclo de vida incluye tres estadios de *zoea* y una etapa de *megalopa*, descritos morfológicamente por Campodónico (1971) y McLaughlin et al. (2001). Las larvas presentan un desarrollo lecitotrófico, es decir, no requieren alimentación externa, sino que dependen exclusivamente de las reservas internas proporcionadas por el saco vitelino hasta alcanzar la etapa juvenil (Anger et al., 2004; Calcagno et al., 2003; Lovrich et al., 2003). Esta estrategia es una respuesta adaptativa a las bajas temperaturas y la escasa disponibilidad de alimento planctónico durante el invierno austral (Anger, 2001; Tapella & Lovrich, 2006). La duración del desarrollo larval varía significativamente con la temperatura: a 15 °C, las larvas completan su metamorfosis en 19 días, mientras que a 3 °C este proceso puede extenderse hasta 129 días (Anger et al., 2004).

En cuanto a su reproducción, *L. santolla* alcanza la madurez sexual alrededor de los 6 años (Lovrich, 1997), un tiempo relativamente prolongado en comparación con otros crustáceos. Las hembras producen entre 5,000 y 32,000 embriones por lote, con un ciclo reproductivo anual que contrasta con el ciclo bienal de especies afines como *Paralomis granulosa* (Lovrich, 1997). Uno de los aspectos más fascinantes de su biología es el proceso de eclosión de las larvas, un comportamiento altamente sincronizado que combina ritmos biológicos internos con factores ambientales como la temperatura del agua (Thatje et al., 2003). El proceso de eclosión ocurre principalmente entre septiembre y octubre, periodo durante el cual las hembras muestran cuidado parental, asegurando el suministro de oxígeno a los embriones en desarrollo (Thatje et al., 2003).

En un trabajo de Anger et al., 2004, se llevó a cabo el desarrollo larvario y juvenil temprano de *Lithodes santolla* (Molina, 1782) criados a diferentes temperaturas en el laboratorio, donde observa que a los rangos de temperatura probado en el estudio (1 a 18 °C), la *zoea I* duró en promedio 2 a 18 días. La *zoea II* duró de 3 a 23 días (1 a 15 °C), y la etapa de *zoea III* duró de 4 a 24 días (a 3 a 15 °C). La duración media de la megalopa

varió en el mismo rango de temperatura de 15 a 80 días. El desarrollo completo de la *zoea* desde la eclosión hasta la muda de la *zoea III* y la etapa de megalopa varió, a temperaturas de 3 a 15 °C, de aproximadamente 10 a 57 días, mientras que el desarrollo completo de las larvas desde la eclosión hasta la metamorfosis tomó de 19 días (a 15 °C) a 129 días (a 3 °C), es decir, de menos de 3 semanas a más de 4 meses (Anger et al., 2004). El aumento de la temperatura tuvo en general un efecto acelerador significativo en el desarrollo (Anger et al., 2004; Calcagno et., 2003).

Se ha hipotetizado que, debido al modo nutricional lecitotrófico de la larva de centolla, su desempeño y condición fisiológica estaría asociada a la relación entre la cantidad de vitelo disponible por individuo y su utilización durante el desarrollo.

2.1 HIPÓTESIS Y PREGUNTA CIENTÍFICA:

Hipótesis:

En el presente trabajo se propone como hipótesis que la temperatura afecta en el metabolismo dependiendo en el estadio de desarrollo larval *Lithodes santolla*.

Pregunta de investigación:

¿Cómo afecta el calentamiento global al desempeño y las respuestas fisiológicas de larvas de centolla?

2.2 Objetivos

2.2.1 Objetivo general:

Evaluar las respuestas fisiológicas y desempeño de larvas de centolla de Magallanes, bajo el efecto de la temperatura ante escenarios de Calentamiento Global.

2.2.2 Objetivos específicos:

- 1.- Estimar desempeño individual (supervivencia).
- 2.- Determinar respuestas fisiológicas (temperaturas críticas (CTMax y CTMin), tasa metabólica (VO₂ y QO₂) y Ajuste al Modelo de Arrhenius).

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Individuos experimentales

En la obtención de las larvas se trabajó con una hembra de *Lithodes satonlla* de Magallanes, mantenida en el Laboratorio de Ecofisiología de Crustáceos, LECOFIC de la Universidad Austral de Chile en Puerto Montt, laboratorio donde se realizó los experimentos. Cada mañana se utilizó un tamiz con una malla para recolectar del acuario las larvas recién eclosionadas, las cuales provinieron de la hembra ovígera mantenida en el acuario. Además, el tamiz se limpiaba todas las tardes para garantizar que las larvas obtenidas tuvieran la misma edad y no hubiera variación en la edad de los individuos.

3.2 Aclimatación de los individuos a distintas temperaturas

El sistema utilizado para la aclimatación consistió en un baño termorregulado, confeccionado con calefactores de 100W conectados a un termostato, ajustado a la temperatura correspondiente de cada tratamiento, y con bombas de agua, para mantener una columna de agua homogénea. Cada réplica se ubicó en una canasta sumergida en el agua del baño, pero sin rebalsar, para templar a la misma temperatura experimental. Por otro lado, para no evitar un shock térmico en las larvas, se realizó una rampa térmica con una tasa de cambio de 2 °C por día, lo que implica un periodo de ajuste de 2 y 1 día para alcanzar 2 y 4 °C, respectivamente; 1 y 2 días para 8 y 10 °C, y finalmente 3 y 4 días para 12 y 14 °C, respectivamente.

3.3 Crianza de larvas

Las larvas fueron seleccionadas aleatoriamente y dispuestas en recipientes con aproximadamente 480 ml de agua de mar filtrada a 0,45 µm y tratada con filtro UV, con el fin de evitar cualquier patógeno que pueda afectar a los individuos experimentales. Se mantuvieron en diferentes condiciones de aclimatación, pero la misma condición de salinidad y luz. El experimento de cultivo se llevó a cabo a temperaturas de 2, 4, 6, 8, 10,

12 y 14 °C, durante aproximadamente 3 meses, en cada tratamiento contó con 6 réplicas, excepto en 14 °C que tuvo 7 réplicas.

El número inicial de larvas por réplica comenzó con 40 larvas ($n = 40$). El agua de cultivo se renovó diariamente y, además, las larvas fueron revisadas para registrar mortalidad y mudas (exuvias), para cada uno de los tratamientos. Las larvas muertas y las exuvias fueron removidas de los recipientes utilizando una pipeta de vidrio.

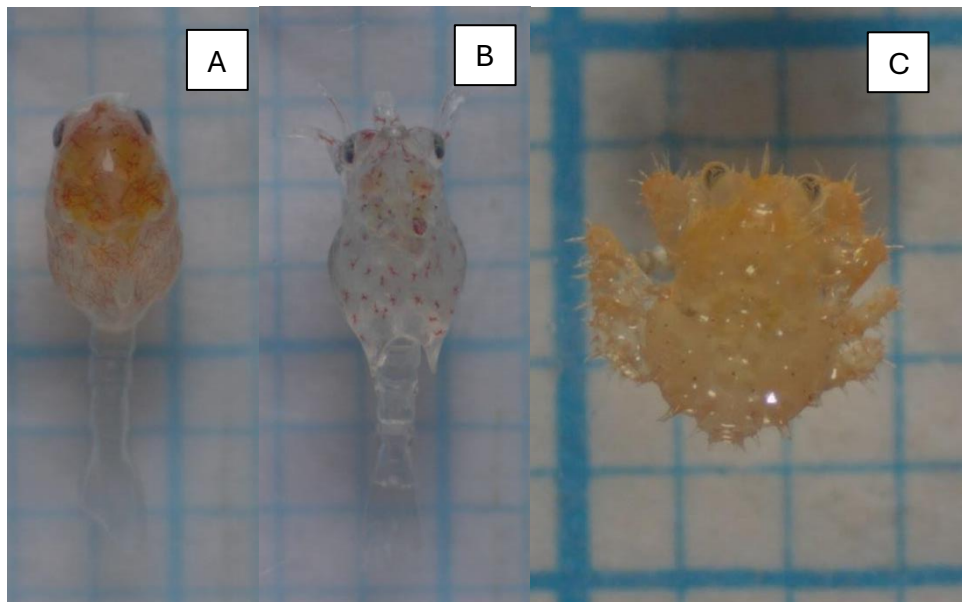


Figura 1. Estadios larvales de *Lithodes santolla*, A.- *Zoea I*, B.- *Zoea III*, C.- *Megalopa*.

3.4 Diseño experimental

Se planificó trabajar con siete temperaturas distintas, entre 2 a 14 °C, donde 6 °C se utilizó como temperatura control, debido a que la hembra ovígera se encontraba previamente aclimatada a esa temperatura. Para la temperatura control se efectuó un muestreo inicial con un número definido de larvas, mientras que los muestreos posteriores se realizaron con *Zoea III* y *Megalopa*, para cada una de las distintas temperaturas experimentales. En estos muestreos se determinaron los límites críticos térmicos (*critical thermal limits*), es

decir, temperatura crítica máxima (CTMax) y temperatura crítica mínima (CTMin), así como metabolismo estándar (VO_2 y QO_2).

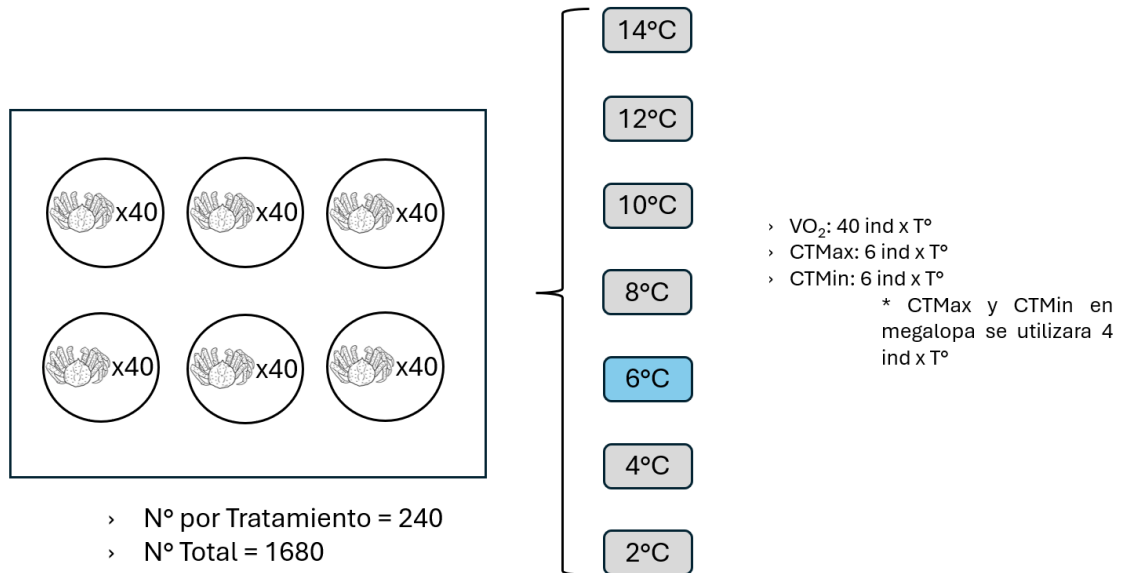


Figura 2. Esquema resumen de diseño experimental.

3.5 Supervivencia de individuos

A las larvas se les cambió el agua diariamente, lo que permitió realizar un seguimiento diario, en el cual se registró el número de larvas vivas y de muda, por recipiente. Todos estos datos fueron anotados en registros manuales con su respectiva fecha, para posteriormente ser digitalizados en hojas de cálculo de Excel, teniendo un registro del seguimiento de la supervivencia desde el inicio hasta el final del experimento.

3.6 Determinación de peso seco

Para la determinación del peso seco, se seleccionaron aleatoriamente cinco individuos por cada tratamiento. En el caso del estadio *Zoea I*, solo se tomaron individuos a 6 °C, ya que esta temperatura correspondió al control y la medición inicial. Por otro lado, se tomaron individuos en el resto de los estadios, *Zoea III* y *Megalopa* en todas las temperaturas,

exceptuando *Megalopa* a 2 °C debido a la baja disponibilidad de individuos. Cada larva fue liofilizada y pesada, obteniéndose su peso seco mediante la diferencia entre el peso del cartucho de aluminio (previamente liofilizado y con peso conocido) con la larva, y el peso del mismo cartucho vacío. Posteriormente, se calculó el promedio de los pesos secos de las larvas para cada tratamiento (Tabla 1).

3.7 Evaluación de límites críticos térmicos

Se utilizó el mismo sistema para medir tanto la temperatura crítica máxima (CTMax) como la temperatura crítica mínima (CTMin), manteniendo una razón de cambio de 1 °C por minuto, tanto para el aumento o disminución de la temperatura. Los individuos se dejaron en un frasco de forma cilíndrica de 1 mL que contenía agua de mar filtrada a la temperatura de aclimatación. En su interior, se dispuso una malla con el fin de limitar la capacidad natatoria de las larvas, para poder grabarlas y observarlas de manera clara. La tapa del frasco contaba con un sensor de temperatura conectado a un termómetro digital (modelo Checktemp® 1, marca HANNA) para monitorear la temperatura interna. El frasco se calentó y enfrió mediante una Celda Peltier conectada a una fuente de poder Proskit; mediante la regulación del voltaje y amperaje se alcanzó la temperatura deseada en un intervalo de 3 a 6 segundos (Figura 3).



Figura 3. Sistema de medición de límites críticos térmicos.

Para la determinación del límite crítico, se usó la actividad o movimiento, tanto de los pleópodos y de los maxilípedos en las larvas *Zoea I* y *Zoea III*, y en *Megalopa* el movimiento de pereiópodos. Para cada temperatura se efectuó 2 mediciones de 3 individuos por estadio larval, lo que corresponde a 6 larvas *Zoea I* para 6 °C, que es la medición inicial, seguido de 6 larvas *Zoea III* para cada tratamiento, 42 individuos en total, y para finalizar, 4 *Megalopas* por cada temperatura, siendo 28 individuos en total.

3.8 Tasa metabólica

3.8.1 Metabolismo rutinario

Para determinar la tasa metabólica rutinaria de las larvas de *Lithodes santolla*, se utilizaron jeringas de 1mL que actuaron como cámaras respirométricas, equipadas con un sensor óptico conectado al sistema Tx-3 (PreSens GmbH, Alemania). Para cada estadio larval (*Zoea III* y *Megalopa*) se realizaron diez mediciones experimentales y dos mediciones de

control, con el fin de corregir cualquier consumo de oxígeno asociado a bacterias u otros microorganismos presentes en el agua de mar filtrada.

Las jeringas que contenían los individuos fueron incubadas en un baño termostático a la temperatura correspondiente para cada tratamiento. El tiempo de incubación varió según la temperatura experimental, de tal manera que se genere a lo más un 20% de disminución de su saturación de oxígeno inicial. Transcurrido este periodo, se volvió a medir para obtener la saturación de oxígeno final, y poder tener el consumo de oxígeno de cada individuo.

La tasa de respiración rutinaria por individuo (VO_2) se expresó en $\mu g O_2 h^{-1} ind^{-1}$. Para normalizar estos valores, se utilizó el peso promedio de los individuos de cada tratamiento (Tabla 1) de forma que la tasa respiración específica por peso (QO_2) se calculó dividiendo VO_2 entre la masa seca (W , en gramos).

$$QO_2 = \frac{VO_2}{W} \quad [\mu g O_2 h^{-1} gr^{-1}] \quad (1.1)$$

Al finalizar cada medición, las larvas fueron colocadas en un tubo eppendorf seguido de una congelación en nitrógeno líquido para luego ser almacenadas a $-80\text{ }^\circ C$ en un ultrafreezer (Forma FDE Series de Thermo Scientific) (EE. UU.), hasta su posterior análisis bioquímicos y de estrés oxidativo.

3.8.2 Sensibilidad térmica del metabolismo

Para evaluar la sensibilidad térmica del metabolismo, se utilizó la ecuación de biofísica de Arrhenius para modelar la relación entre la respiración (VO_2) en función de la temperatura:

$$VO_2 = \alpha \cdot e^{-\mu/(RT)} \quad (3.1)$$

En esta ecuación, α y μ son parámetros ajustados (α corresponde al parámetro pre-exponencial y μ es equivalente a la energía de activación de un proceso, Ea), R es la

constante de los gases ($8.314 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$) y T es la temperatura absoluta (en Kelvin) (Eq. 3.1).

Para realizar el ajuste, la ecuación se linealizó mediante transformación logarítmica natural:

$$\ln(VO_2) = \ln \ln(\alpha) - \frac{\mu}{R} \cdot \frac{1}{T} \quad (3.2)$$

De esta forma, se generó un modelo lineal simple para cada estadio larval, teniendo en cuenta $\ln(VO_2)$ como variable dependiente y la inversa de la temperatura absoluta ($1/T$) como variable independiente. Para esto los valores de VO_2 fueron transformados a logaritmo natural, y se calcularon las temperaturas en Kelvin ($T_k = T \text{ } ^\circ\text{C} + 273.15$) para obtener $1/T$ en K^{-1} .

La pendiente de la regresión lineal corresponde a la relación $-\mu/R$, por lo que la energía de activación (μ) se obtiene multiplicando la pendiente por $(-R)$:

$$\mu = -(\text{pendiente}) \times R \quad (3.3)$$

Los resultados se expresaron en $\text{J} \cdot \text{mol}^{-1}$ y se reportaron también en $\text{kJ} \cdot \text{mol}^{-1}$. Los ajustes se realizaron por separado para *Zoea III* y *Megalopa*.

3.9 Análisis estadístico

Se evaluó el efecto de la temperatura de aclimatación sobre distintas variables fisiológicas mediante análisis de varianza de una vía (ANOVA) u otras pruebas equivalentes, según el cumplimiento de supuestos. El análisis se realizó utilizando software R, en el cual se analizaron por separado el consumo de oxígeno (VO_2) y por peso (QO_2), así como los valores críticos térmicos (CTMin y CTMax), tanto para *Zoea III* como para *Megalopa*. En todos los casos, la temperatura de aclimatación fue incluida como factor categórico.

Para los datos de VO_2 en *Zoea III*, se verificaron los supuestos de normalidad (Shapiro-Wilk) y homogeneidad de varianzas (Bartlett), los cuales se cumplieron, por lo que se aplicó ANOVA de una vía, seguido de la prueba de post-hoc de Tukey HSD. En *Megalopa*, si bien se cumplió la normalidad, la prueba de Bartlett indicó heterogeneidad de varianzas, en consecuencia, se utilizó un ANOVA de Welch, complementado con un post-hoc de Games_Howell.

Los análisis de QO_2 siguieron el mismo patrón: en *Zoea III* se cumplieron ambos supuestos y se aplicó ANOVA con Tukey HSD, mientras que en *Megalopa* se recurrió al ANOVA de Welch con post-hoc de Games-Howell, debido a la falta de homogeneidad de varianzas.

Para los límites críticos térmicos, en *Zoea III* el análisis de CTMin incluyó pruebas de normalidad por grupo (Shapiro-Wilk) y homogeneidad (Bartlett), las cuales se cumplieron, permitiendo el uso de ANOVA de una vía y prueba post-hoc de Tukey HSD. En cambio, para CTMax se observó incumplimiento del supuesto de homogeneidad, por lo que se aplicó ANOVA de Welch seguido de Games-Howell.

En *Megalopa*, el análisis de CTMin también cumplió con ambos supuestos, permitiendo el uso de ANOVA de una vía con Tukey HSD. Por otro lado, en CTMax se rechazaron ambos supuestos, por lo que se utilizó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis, seguida de un test post-hoc de Dunn con corrección de Bonferroni.

4. RESULTADOS

4.1 Supervivencia de individuos

Durante el transcurso del experimento, la supervivencia de las larvas mostró una tendencia dependiente de la temperatura de aclimatación.

Para las temperaturas bajas (2 y 4 °C), se registraron valores de supervivencia cercanos al 50% a 14 días de exposición, alcanzando 50.09% y 50% respectivamente. Posteriormente, una disminución por debajo del 25% se evidencio a los días 29 (23.35%) y 34 (24.56%) para 2 y 4 °C respectivamente (Fig. 4). Cabe destacar que a 2 °C se mantuvo vivo 1 individuo hasta el día 69, mientras que a 4 °C persistieron 4 individuos desde el día 44 hasta el día 88 (Figura 4).

En el rango de temperaturas medias (6, 8 y 10 °C), la supervivencia se aproximó al 50% a los días 18 (51.09%), 15 (50.27%) y 10 (49.32%), respectivamente (Fig. 4). La reducción bajo el 25% se observó a los días 28, 24 y 16 con valores de 18.50%, 24.82% y 24.18% para 6, 8 y 10 °C, respectivamente (Fig. 4). Además, a 6 °C se registraron 12 individuos vivos desde el día 53 hasta el día 89, los que fueron disminuyendo gradualmente hasta llegar a 2 individuos el último día. Por otro lado, a 8 °C, hasta los últimos días se mantuvo solo 1 individuo vivo desde el día 80 al 84, y a 10 °C hubo únicamente 2 individuos vivos desde el día 47 hasta el día 84, donde quedo solo uno desde el día 66 (Figura 4).

Finalmente, para las temperaturas altas (12 y 14 °C), se alcanzaron valores cercanos al 50% en el día 8, 50% y 50.57%, respectivamente (Fig. 4). La supervivencia descendió por debajo del 25% a los días 14 (21.71%) y 13 (18.32%) para 12 y 14 °C, respectivamente (Fig. 4). De forma drástica a 12 °C, descendía desde el día 14 (21.71%) al 25, pasando de 44 a 0 individuos vivos, de esta misma forma desde el día 13 (18.32%) bajo rápidamente el porcentaje de supervivencia a 3 días después a 3.91%, que al día 23 (0.57%) estuvo solo un individuo con vida hasta el día 36 (Figura 4).

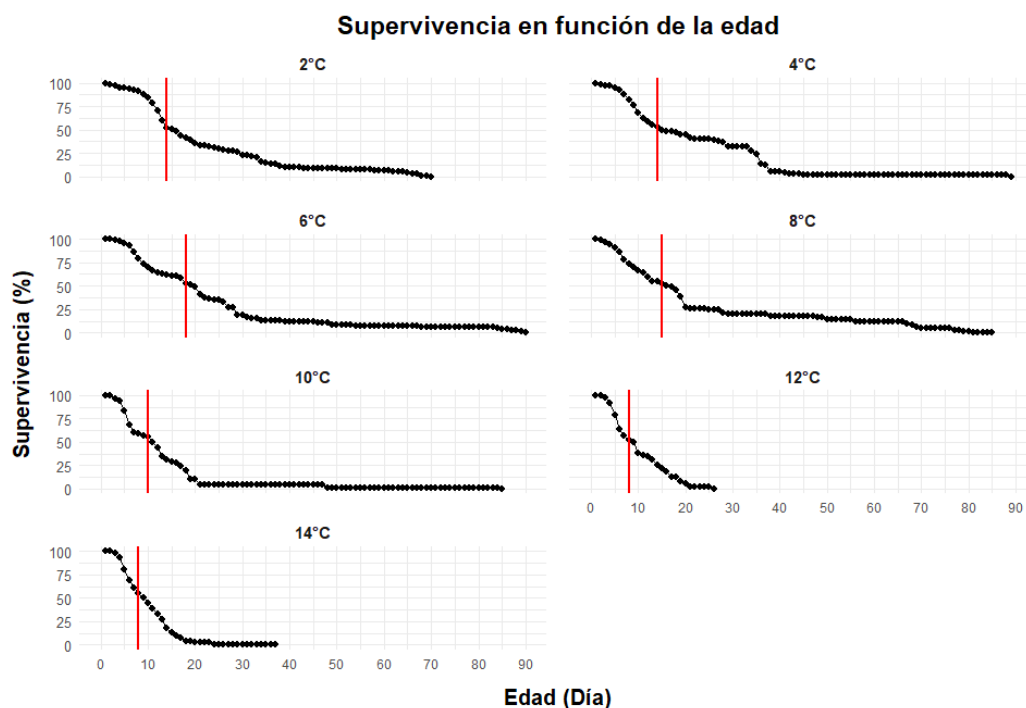


Figura 4. Supervivencia de Larvas de centolla (%) en función de la edad (día) en el transcurso del experimento. Línea roja indica el día donde se alcanza el 50% de supervivencia aproximada.

4.2 Determinación del peso seco

Tabla 1 | *Peso seco promedio de larvas en gramo (gr.)*

Aclimatación T °C	Estadio de Desarrollo		
	Zoea I	Zoea III	Megalopa
2	---	0.001047	---
4	---	0.000973	0.0009262
6	0.0011528	0.001271	0.0011372
8	----	0.001153	0.0010606
10	----	0.001239	0.0008754
12	----	0.001053	0.0012964
14	----	0.001029	0.0012804

Nota. No se pesó individuos en estadio de *Megalopa* para 2 °C.

4.3 Tolerancia térmica

4.3.1 Tolerancia térmica en *Zoea III*

En el caso de las larvas en estadio *Zoea III*, se obtuvieron resultados consistentes respecto a los límites térmicos críticos máximos (CTMax) y mínimos (CTMin), en función de la temperatura de aclimatación (Figura 5).

Para las temperaturas bajas (2 y 4 °C), la temperatura crítica máxima promedio, donde los individuos presentaron pérdida de la actividad locomotora o de la movilidad, fue de 17.84 °C (± 1.38) y 22.43 °C (± 0.13), respectivamente (Fig. 5). En el rango de temperaturas medias (6, 8 y 10 °C), los valores de CTMax alcanzaron temperaturas promedio de 24.37 °C (± 0.29), 24.38 °C (± 0.50) y 24.98 °C (± 0.53), respectivamente. Por su parte, en las temperaturas altas (12 y 14 °C), se obtuvieron valores de 24.48 °C (± 1.02) y 23.70 °C (± 0.35), respectivamente (Fig. 5). En términos generales, el CTMax más elevado correspondió al tratamiento de 10 °C, mientras que la diferencia entre los tratamientos extremos (2 y 14 °C) fue de aproximadamente de 6 °C, lo que evidencia una clara influencia de la aclimatación sobre la tolerancia térmica superior (Figura 5).

En relación con la determinación de los límites térmicos críticos mínimos (CTMin), los resultados indicaron un patrón inverso. Para las temperaturas bajas (2 y 4 °C), se registraron los valores más bajos con -8.24 °C (± 0.64) y -8.20 °C (± 0.56), respectivamente (Fig. 5). En el caso de las temperaturas medias los CTMin se incrementaron gradualmente, alcanzando -4.42 °C (± 1.0) para 6 °C, -3.92 °C (± 1.75) para 8 °C y -1.85 °C (± 0.58) para 10 °C, respectivamente (Fig. 5). En el caso de las temperaturas altas (12 y 14 °C) los valores de CTMin se ubicaron por encima de los 0 °C, con valores 2.73 °C (± 0.67) y 4.88 °C (± 0.8), respectivamente (Fig. 5). Este patrón refleja una disminución de la tolerancia a temperaturas mínimas extremas a medida que aumenta la temperatura de aclimatación, alcanzando una diferencia de aproximadamente 13.12 °C entre los valores más bajo (2 °C) y más alto (14 °C) (Figura 5).

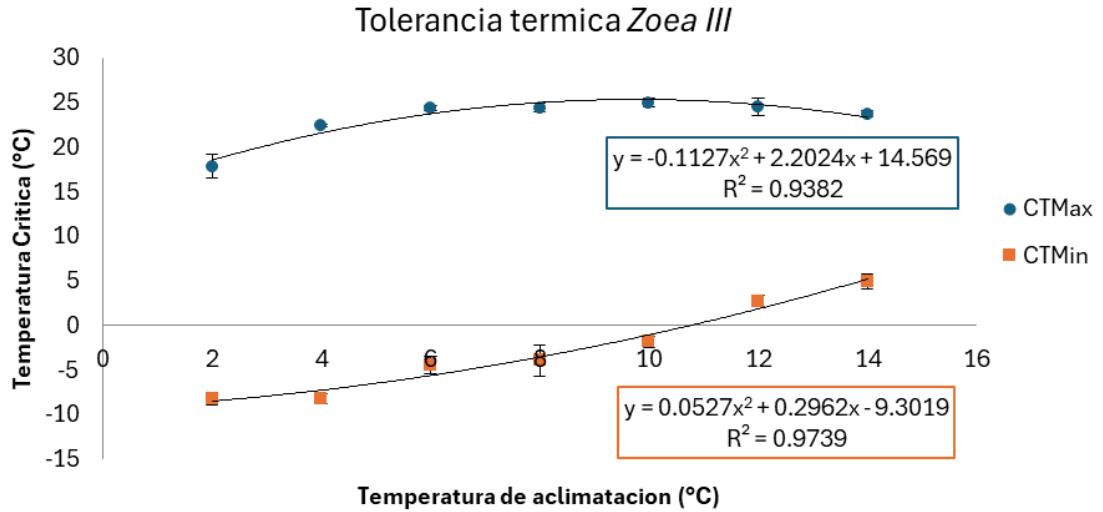


Figura 5. Temperaturas Críticas en larvas estadio *Zoea III*. Círculos azules (CTMax) con ajuste de ecuación polinómica. Cuadrados naranjas (CTMin) con ajuste de ecuación polinómica.

En *Zoea III*, los datos de CTMin cumplieron en general los supuestos de ANOVA. La normalidad de residuos se evaluó para cada temperatura por separado, encontrando que los grupos de 8 °C ($p = 0.0065$) y 12 °C ($p = 0.0077$) no cumplieron con el supuesto de normalidad; sin embargo, el ANOVA es robusto a leves desviaciones cuando las varianzas son homogéneas, la cual fue confirmado con la prueba de Bartlett ($p = 0.170$). Se realizó ANOVA de una vía, el cual mostró diferencias significativas entre temperaturas ($p < 0.0001$). El análisis post-hoc de Tukey HSD reveló diferencias significativas principalmente entre temperaturas más bajas (2-4 °C) y aquellas superiores a 6 °C, siendo más marcadas a partir de 10 °C ($p < 0.0001$). A partir de 10 °C, los valores de CTMin aumentaron progresivamente con la temperatura de aclimatación.

En el caso de CTMax, se encontró normalidad en la mayoría de los grupos excepto en 14 °C ($p = 0.035$). La homogeneidad de varianzas no se cumplió ($p = 0.00089$), por lo que se aplicó ANOVA de Welch ($p < 0.0001$). El análisis post-hoc de Games-Howell indicó diferencias significativas entre los grupos aclimatados a temperaturas bajas (2-4 °C) respecto a temperaturas superiores (6-14 °C), con aumentos significativos de CTMax

especialmente entre 4 °C y 6-10 °C ($p < 0.001$). No se observaron diferencias significativas entre los grupos aclimatados a las temperaturas más altas (6-12 °C), a excepción de una diferencia marginal entre 10 y 14 °C ($p = 0.011$).

4.3.2 Tolerancia térmica en *Megalopa*

En el caso de los individuos en estadio *Megalopa*, se observaron patrones diferenciados en los límites térmicos críticos máximos (CTMax) y mínimos (CTMin) en función de la temperatura de aclimatación (Figura 6). Cabe señalar que no se realizaron mediciones de CTMax para el tratamiento a 2 °C, y de igual forma, no se obtuvieron registros de CTMin para las temperaturas bajas, de 2 y 4 °C, por lo que el análisis se restringe a los tratamientos restantes (Figura 6).

En relación con el CTMax, se evidenció que la menor temperatura crítica máxima correspondió al tratamiento de 4 °C, con un valor promedio de 23.88 °C (± 0.94). Para el rango de temperaturas medias (6, 8 y 10 °C), los valores promedio de CTMax fueron de 27.05 °C (± 1.21), 24.60 °C (± 0.39) y 25.38 °C (± 0.77), respectivamente (Fig. 6). En el caso de las temperaturas más altas (12 y 14 °C), se registraron valores promedios de 25.40 °C (± 0.12) y 25.90 °C (± 0.23), respectivamente (Fig. 6). A diferencia de lo observado en el estadio *Zoea III*, en *Megalopa* se obtuvo la temperatura crítica máxima más elevada en los individuos aclimatados a 6 °C (27.05 °C), lo que evidencia una respuesta diferencial en la tolerancia térmica superior entre los estadios de desarrollo (Figura 6).

En cuanto al límite térmico crítico mínimo (CTMin), se identificó una tendencia decreciente a medida que disminuye la temperatura de aclimatación. Para los tratamientos de temperaturas altas, los individuos aclimatados a 14 °C presentaron un CTMin promedio de 0.28 °C (± 1.31), mientras que a 12 °C este valor fue de -2.43 °C (± 0.51) (Fig. 6). En las temperaturas medias, los valores de CTMin fueron de -1.85 °C (± 0.57) para 10 °C, -4.10 °C (± 0.20) para 8 °C y -6.28 °C (± 0.67) para 6 °C, siendo esta última la temperatura crítica mínima más baja registrada para este estadio larval (Figura 6).

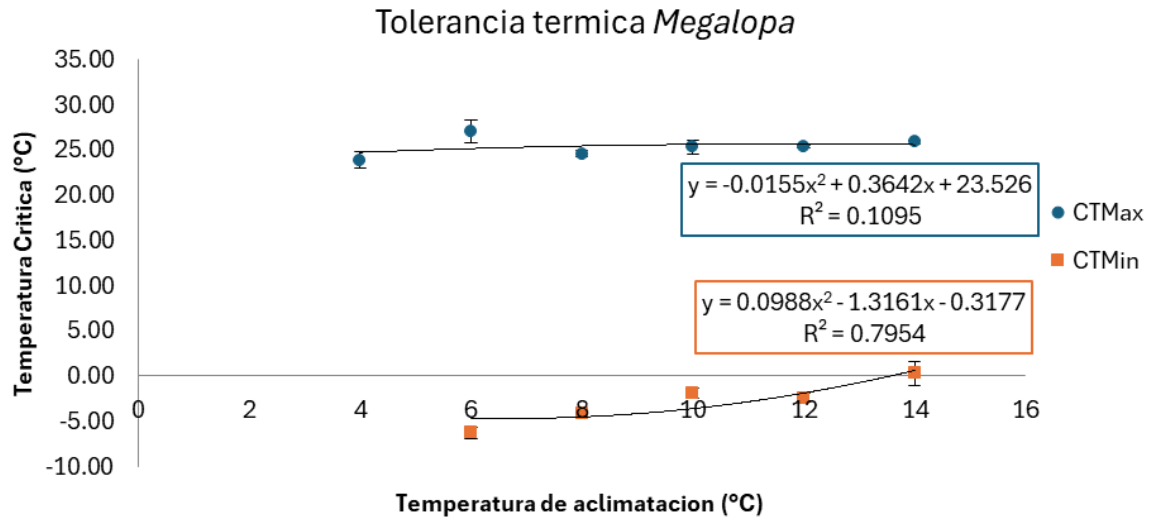


Figura 6. Temperaturas Críticas en larvas estadio *Megalopa*. Círculos azules (CTMax) con ajuste de ecuación logarítmica. Cuadrados naranjas (CTMin) con ajuste de ecuación polinómica.

En *Megalopa*, los datos de CTMin, cumplieron el supuesto de normalidad en todos los grupos excepto en 8 °C ($p = 0.00124$), mientras que la homogeneidad de varianzas fue de $p = 0.0877$. Se hizo un ANOVA de una vía que evidenció diferencias significativas entre temperaturas de aclimatación ($p < 0.0001$). El análisis post-hoc de Tukey HSD mostró diferencias significativas entre el grupo de 6 °C y los demás, siendo especialmente marcadas respecto a 10, 12 y 14 °C ($p < 0.0001$), lo que indica una disminución progresiva del frío tolerado a medida que aumenta la temperatura de aclimatación. También se observó diferencias entre 8 °C y los grupos de 10, 12 y 14 °C, pero en menor magnitud.

Para CTMax, los datos no cumplieron con los supuestos de normalidad (6, 12 y 14 °C con $p < 0.05$) ni de homogeneidad de varianzas ($p = 0.0116$). Por tanto, se aplicó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis, lo cual arrojó diferencias significativas entre los grupos ($p = 0.00418$). El análisis post-hoc de Dunn con correcciones de Bonferroni mostró diferencias significativas únicamente entre 4 y 6 °C ($p = 0.0108$) y entre 6 y 8 °C ($p = 0.0431$). Estas diferencias indican una tendencia general de aumento en CTMax con la

temperatura de aclimatación, aunque las diferencias entre grupos superiores a 8 °C no fueron estadísticamente significativas.

4.4 Índices de tasa metabólica

4.4.1 Tasa de respiración individual (VO₂)

En relación con la tasa respiratorio individual (VO₂), se observó un incremento progresivo a medida que aumentó la temperatura de aclimatación en ambos estadios de desarrollo (Figura 7).

Para el estadio de *Zoea III*, las temperaturas bajas (2 y 4 °C) mostraron valores promedio de VO₂ de 0.625 µg O₂ h⁻¹ ind⁻¹ (±0.170) y 1.206 (±0.176) µg O₂ h⁻¹ ind⁻¹, respectivamente, destacándose que la tasa a 4 °C prácticamente duplicó la registrada a 2 °C (Fig. 7). En el rango de temperaturas medias, los valores de VO₂ fueron a 1.088 µg O₂ h⁻¹ ind⁻¹ (±0.171) para 6 °C, 1.331 µg O₂ h⁻¹ ind⁻¹ (±0.305) para 8 °C, 1.563 µg O₂ h⁻¹ ind⁻¹ (±0.269) para 10 °C (Fig. 7). Por su parte, las temperaturas altas (12 y 14 °C) presentaron los valores de VO₂ más elevados para este estadio, con promedios de 1.630 µg O₂ h⁻¹ ind⁻¹ (±0.262) y 1.627 (±0.256) µg O₂ h⁻¹ ind⁻¹, respectivamente (Figura 7).

En *Megalopa*, se identificó una tendencia similar de aumento en la tasa metabólica con la temperatura de aclimatación, aunque con valores ligeramente inferiores en la mayoría de los tratamientos (Fig. 7). En las temperaturas bajas encontramos que los valores fueron de 0.421 µg O₂ h⁻¹ ind⁻¹ (±0.220) para 2 °C y 0.656 µg O₂ h⁻¹ ind⁻¹ (±0.214) para 4 °C. Para las temperaturas medias se registraron valores de 0.730 µg O₂ h⁻¹ ind⁻¹ (±0.136) para 6 °C, 1.176 µg O₂ h⁻¹ ind⁻¹ (±0.479) para 8 °C, y 1.451 µg O₂ h⁻¹ ind⁻¹ (±0.326) a 10 °C (Fig. 7). En el rango de temperaturas altas (12 y 14 °C), se obtuvieron tasas de 1.423 µg O₂ h⁻¹ ind⁻¹ (±0.304) y 1.684 µg O₂ h⁻¹ ind⁻¹ (±0.109), respectivamente (Fig. 7). Cabe señalar que a 14 °C, *Megalopa* presentó un consumo promedio ligeramente superior al de *Zoea III* (1.684 µg O₂ h⁻¹ ind⁻¹ frente a 1.627 µg O₂ h⁻¹ ind⁻¹), lo que corresponde a una diferencia de 0.057 µg O₂ h⁻¹ ind⁻¹ (Figura 7).

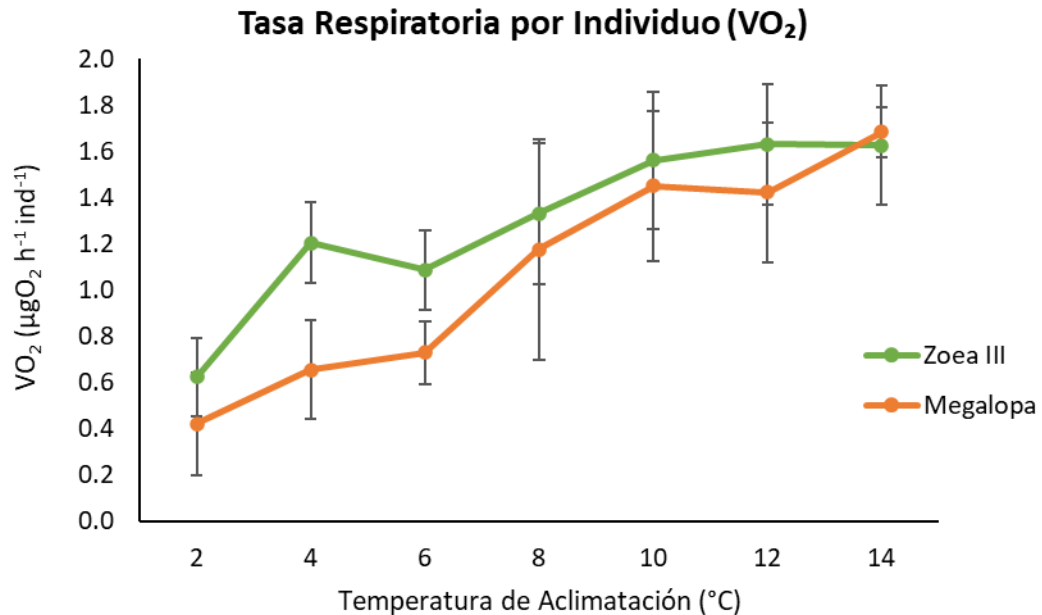


Figura 7. Tasa respiratoria por individuo (VO_2), para *Zoea III* (Verde) y *Megalopa* (Naranja). Líneas sobre los puntos corresponde a desviación estándar.

En *Zoea III*, los datos cumplieron con los supuestos de normalidad ($p = 0.8634$) y homogeneidad de varianzas ($p = 0.3303$). ANOVA de una vía arrojó diferencias significativas en VO_2 entre las temperaturas de aclimatación ($p < 0.0001$). El análisis post-hoc de Tukey HSD mostró que los individuos aclimatados a temperaturas iguales o superiores a $8\text{ }^\circ\text{C}$ presentaron valores significativamente mayores VO_2 respecto a $2\text{ }^\circ\text{C}$ ($p < 0.0001$), con diferencias mantenidas hasta $14\text{ }^\circ\text{C}$. También se detectaron diferencias significativas entre algunas combinaciones de temperaturas ($p < 0.05$), principalmente entre $6\text{--}10\text{ }^\circ\text{C}$, $6\text{--}12\text{ }^\circ\text{C}$ y $6\text{--}14\text{ }^\circ\text{C}$, mientras que entre las temperaturas altas ($10, 12$ y $14\text{ }^\circ\text{C}$) no se encontraron diferencias significativas.

Para *Megalopa*, los datos presentaron normalidad ($p = 0.4198$) pero no homogeneidad de varianza ($p = 0.0202$), por lo que se aplicó un ANOVA de Welch. Se detectaron diferencias significativas entre las temperaturas ($p < 0.05$). El análisis post-hoc de Games-Howell indicó que los organismos aclimatados a $10, 12$ y $14\text{ }^\circ\text{C}$ presentaron valores significativamente mayores de VO_2 que los aclimatados a temperaturas más bajas, en

particular respecto al grupo de 2 °C ($p < 0.0001$). No se detectaron diferencias significativas entre los grupos.

4.4.2 Tasa de respiración específica por peso (QO_2)

Para el estadio de *Zoea III*, se observó un incremento de la tasa respiratoria específica por peso (QO_2) asociado a la temperatura de aclimatación (Figura 8), utilizando la Eq. 1.1 y los pesos secos (Tabla 1). En el rango de temperaturas altas (14 y 12 °C), los valores promedio de QO_2 fueron de 1581.20 $\mu\text{g O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ gr}^{-1}$ (± 248.469) y 1547.716 $\mu\text{g O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ gr}^{-1}$ (± 249.109), respectivamente (Fig. 8). En las temperaturas medias (10, 8 y 6 °C), se registraron valores de 1260.655 $\mu\text{g O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ gr}^{-1}$ (± 239.261), 1154.160 $\mu\text{g O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ gr}^{-1}$ (± 264.850) y 856.020 $\mu\text{g O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ gr}^{-1}$ (± 134.835), respectivamente (Fig. 8). Para las temperaturas bajas, se obtuvo un QO_2 de 1239.285 $\mu\text{g O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ gr}^{-1}$ (± 181.259) para 4 °C y 596.631 $\mu\text{g O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ gr}^{-1}$ (± 162.071) a 2 °C (Figura 8).

En el caso del estadio *Megalopa*, no se pudo realizar la transformación de VO_2 en relación con el peso, ya que no se contó con los pesos para individuos aclimatados a 2 °C. A 4 °C, la tasa respiratoria específica por peso alcanzó un valor promedio de 707.949 $\mu\text{g O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ gr}^{-1}$ (± 231.196) (Fig. 8). En las temperaturas medias (6, 8 y 10 °C), los valores fueron de 642.026 $\mu\text{g O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ gr}^{-1}$ (± 119.332), 1108.685 $\mu\text{g O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ gr}^{-1}$ (± 451.469) y 1657.567 $\mu\text{g O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ gr}^{-1}$ (± 372.670), respectivamente (Fig. 8). Por último, en el rango de temperaturas altas (12 y 14 °C), se obtuvieron tasas de 1097.922 $\mu\text{g O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ gr}^{-1}$ (± 234.638) y 1315.358 $\mu\text{g O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ gr}^{-1}$ (± 297.294), respectivamente (Figura 8).

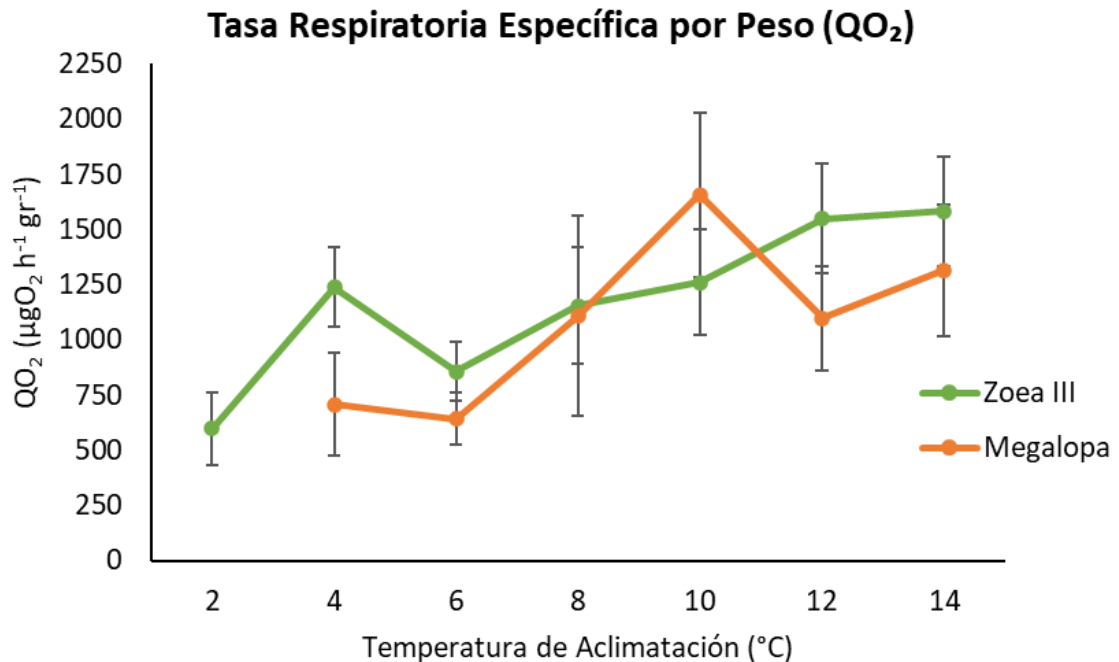


Figura 8. Tasa respiratoria específica por peso (QO₂), para *Zoea III* (Verde) y *Megalopa* (Naranja). Líneas sobre los puntos corresponden a desviación estándar.

En *Zoea III*, los datos cumplieron los supuestos de normalidad ($p = 0.8198$) y homogeneidad de varianzas ($p = 0.3896$). Se realizó ANOVA de una vía, detectando diferencias significativas en QO₂ entre las temperaturas de aclimatación ($p < 0.0001$). El análisis de post-hoc reveló que los grupos aclimatados a 10, 12 y 14 °C mostraron valores significativamente más altos de QO₂ que los aclimatados a 2 °C ($p < 0.0001$). También se identificó diferencias entre otras temperaturas, como los incrementos desde 6 °C hacia 12 y 14 °C ($p < 0.01$), mientras que entre las temperaturas más altas no se observaron diferencias significativas.

En *Megalopa*, los datos cumplieron con la normalidad ($p = 0.4533$), pero no con la homogeneidad de varianzas ($p = 0.0091$), por lo que se utilizó un ANOVA de Welch. Se encontraron diferencias altamente significativas en QO₂ entre las temperaturas de aclimatación ($p < 0.0001$). Cabe destacar que no se incluyó el grupo de 2 °C, debido a la ausencia de datos de peso necesarios para calcular QO₂. El análisis post-hoc mostró diferencias significativas entre los grupos aclimatados a 10 °C a 4, 6 y 12 °C ($p < 0.001$),

así como entre 12-14 °C. No se detectaron diferencias entre algunas combinaciones intermedias ni entre los grupos de mayores temperaturas.

4.4.3 Ajuste al Modelo de Arrhenius

La relación entre el consumo de oxígeno de individual (VO_2) y la temperatura se evaluó mediante la linealización del modelo de Arrhenius para los estadios *Zoea III* y *Megalopa*. Los valores de VO_2 se transformaron a logaritmo natural y se analizaron en función de la inversa de la temperatura absoluta ($1/T$) (Figura 9).

En *Zoea III*, a bajas temperaturas, $\ln(VO_2)$ disminuyó de 0.176 (± 0.156) en 4 °C a -0.505 (± 0.285) a 2 °C (Fig. 9). En las temperaturas medias (6, 8 y 10 °C), 0.073 (± 0.156), 0.263 (± 0.229) y 0.428 (± 0.209), respectivamente (Fig. 9). A temperaturas altas se mantuvieron valores estables 0.476 (± 0.169) en 12 °C, y 0.476 (± 0.149) para 14 °C (Figura 9).

En *Megalopa*, los valores promedio de $\ln(VO_2)$ a bajas temperaturas (2 y 4 °C), se registraron valores negativos -1.027 (± 0.709) y -0.479 (± 0.373), respectivamente (Fig. 9). En las temperaturas medias (6, 8 y 10 °C), $\ln(VO_2)$ -0.331 (± 0.190), 0.085 (± 0.425) y 0.347 (± 0.41), respectivamente (Fig. 9). A para temperaturas altas, alcanzó los mayores valores promedios 0.330 (± 0.228) en 12 °C y 0.499 (± 0.220) para 14 °C (Figura 9).

El ajuste del modelo de Arrhenius mostró que para *Zoea III* se obtuvo una pendiente de -0.1393 y un intercepto de 0.7553 (R^2 : 0.7516) (Fig. 9). La energía de activación (E_a) calculada a partir de esta pendiente fue de 1.158 $J \cdot mol^{-1}$, equivalente a 1.16 $kJ \cdot mol^{-1}$. Para *Megalopa*, la pendiente fue de -0.2456 y el intercepto de 0.9002 (R^2 : 0.9211), resultando en una E_a de 2.041 $J \cdot mol^{-1}$ (2.04 $kJ \cdot mol^{-1}$) (Figura 9).

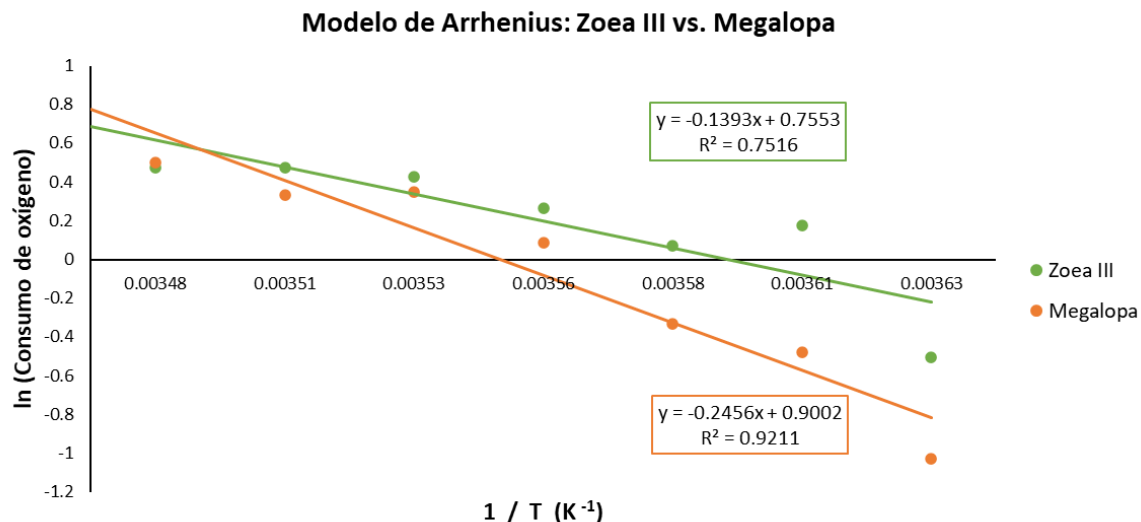


Figura 9. Ajuste del modelo de Arrhenius para *Zoea III* y *Megalopa* de *Lithodes santolla*. Se muestra relación entre $(1/T, K^{-1})$ y $\ln (VO_2)$. Los valores representan promedios. Las pendientes se utilizaron para estimar la energía de activación (E_a) en $\text{kJ}\cdot\text{mol}^{-1}$. Los coeficientes de determinación (R^2) indican el grado de ajuste del modelo.

5. DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN

Los resultados obtenidos muestran que la tasa de respiración en larvas de *Lithodes santolla* respondió de manera clara a la temperatura de aclimatación, aumentando progresivamente en ambos estadios conforme se incrementó la temperatura. Este patrón, observado tanto a nivel de consumo de oxígeno individual (VO_2) como en la tasa específica por peso (QO_2), da cuenta de un fuerte efecto de la temperatura sobre el metabolismo, tal como se ha reportado para diversos crustáceos decápodos (Anger, 2001; Lovrich, 1997; Baylon, 2010; Calcagno et al., 2005). En *Zoea III*, el VO_2 prácticamente se triplicó entre 2 y 12 °C, mientras que en *Megalopa* el consumo también se elevó significativamente hacia los 14 °C, superando incluso los valores de *Zoea III* en ese punto. Este cruce sugiere que, aunque *Megalopa* muestra una menor demanda metabólica a temperaturas intermedias, es capaz de sostener niveles elevados de respiración bajo condiciones térmicas más exigentes. Este tipo de inversión metabólica en estadios avanzados ha sido discutido en otros crustáceos

decápodos y podría estar relacionado con el inicio de funciones bentónicas (Anger et al., 2003).

La tasa específica de consumo de oxígeno por peso (QO_2) también exhibió un ascenso claro en ambos estadios, ajustándose a la tendencia ontogénica esperada: larvas más pequeñas, o sea, de menor masa, (*Zoea III*) presentaron valores superiores a igual temperatura, reflejando su mayor tasa metabólica por unidad de masa. Este fenómeno es reconocido ampliamente en el desarrollo larval de decápodos marinos (Anger, 2001; Gillooly et al., 2001; Pettersen et al., 2018). No obstante, las diferencias en QO_2 también pueden interpretarse en el contexto de las adaptaciones fisiológicas propias de cada estadio, especialmente considerando que en *Megalopa* representa la transición funcional hacia formas más bentónicas y menos dependientes de la movilidad activa en la columna de agua (McEdward, 2020).

El ajuste del modelo de Arrhenius permitió cuantificar la sensibilidad térmica del metabolismo. En ambos estadios se observó un patrón lineal del logaritmo natural de VO_2 en función inversa a la temperatura absoluta, evidenciando un claro efecto de la temperatura sobre la tasa respiratoria. La energía de activación (E_a), estimada en $1.16 \text{ kJ}\cdot\text{mol}^{-1}$ para *Zoea III* y $2.04 \text{ kJ}\cdot\text{mol}^{-1}$ para *Megalopa*, indica que esta última presenta una mayor sensibilidad al incremento térmico, sugiriendo que *Megalopa* ajusta más intensamente su metabolismo frente al cambio de temperatura. Esto podría estar vinculado con los mayores requerimientos energéticos asociados a la preparación para la metamorfosis y establecimiento bentónico (Gebauer et al., 2003; Marshall et al., 2020). Además, la mayor E_a observada en *Megalopa* sugiere una ventana térmica más acotada desde una perspectiva bioenergética (Pörtner et al., 2010; Sokolova, 2013).

Es relevante destacar que, pese al incremento general de VO_2 con la temperatura, se evidenció una estabilización en las temperaturas altas de *Zoea III*, lo que podría interpretarse como una saturación en la capacidad metabólica o a un posible inicio del estrés térmico subletal. Esto coincide con lo propuesto por Somero (2010), quien indica que la plasticidad fisiológica de los ectotermos tiene límites definidos más allá de los cuales se deteriora la eficiencia del metabolismo. Esta posible limitación en el ascenso

metabólico en altas temperaturas también ha sido discutida en otros estudios de crustáceos subantárticos (Lovrich, 1997; Hall & Thatje, 2011), y plantea interrogantes sobre el rango óptimo de funcionamiento fisiológico. En *Megalopa*, en cambio, el aumento se vio más lineal y sostenido, lo que podría reflejar una mayor tolerancia térmica o una mayor flexibilidad en la regulación metabólica (Paschke et al., 2018; Rezende & Bozinovic, 2019).

La combinación de las tasas específicas de consumo de oxígeno, con los resultados de peso seco confirma la importancia de considerar ambos niveles de análisis: la masa corporal afecta de forma importante la interpretación del metabolismo, pero también revela diferencias funcionales entre estadios. Mientras *Zoea III* muestra una estrategia de alta demanda relativa que podría estar asociada a la movilidad activa y a una mayor dependencia del oxígeno disuelto, *Megalopa* parece invertir en eficiencia, con un metabolismo menos intenso, pero más sensible al entorno térmico. Este patrón ha sido descrito como una función entre la demanda y eficiencia energética, una transición común en larvas de desarrollo indirecto (Pettersen et al., 2019; Pörtner & Peck, 2010).

En conjunto, los resultados sugieren que el metabolismo larval de *Lithodes santolla* está fuertemente modulado por la temperatura y que la sensibilidad térmica difiere entre estadios, probablemente por la influencia de cambios ontogénicos en la fisiología y ecología. La elevada E_a en *Megalopa* indica que este estadio es más vulnerable a temperaturas extremas desde una perspectiva energética, lo que podría condicionar su supervivencia bajo escenarios de calentamiento global, especialmente si estas condiciones se prolongan durante el desarrollo (Hoegh-Guldberg et al., 2018; Hughes, 2000; Williams et al., 2008). Este patrón metabólico se complementa con los resultados de tolerancia térmica, los cuales también mostraron una dependencia significativa del estadio y del ambiente térmico. Las respuestas fisiológicas observadas en *Zoea III* y *Megalopa* permiten delinear ventanas térmicas específicas, cuyas amplitudes y características se ven afectadas por la temperatura ambiental y el estadio de desarrollo.

La relación lineal entre el metabolismo y la temperatura predicha por el modelo de Arrhenius, se mantuvo sólo dentro de un rango térmico intermedio, mientras que a 2 °C

se observó un quiebre evidente en la tendencia, sugiriendo la presencia de un límite de tolerancia térmica inferior. Este patrón refleja un cambio fisiológico hacia un estado de metabolismo deprimido, común en organismos que enfrentan temperaturas cercanas a sus límites de desempeño (Somero, 2010; Lutterschmidt & Hutchison, 1997). En el caso de *Lithodes santolla*, este comportamiento coincide con su distribución subantártica y su adaptación a un rango frío pero estable (Paschke et al., 2013; Valdenegro, 2002), donde exposiciones cercanas al límite inferior pueden comprometer la homeostasis energética y alterar la eficiencia metabólica. La presencia de este *breakpoint* sugiere que, si bien *Zoea III* y *Megalopa* mantienen un metabolismo funcional en el rango de 4-14 °C, a temperaturas cercanas a 2 °C el sistema ya no respondería de acuerdo con la cinética enzimática esperada, posiblemente por restricciones enzimáticas o efectos en la membrana celular (Anger, 1996; Hall & Thatje, 2011).

En *Zoea III*, el CTMax aumentó con la temperatura de aclimatación hasta alcanzar un máximo en 10 °C (24.98 °C), seguido por una estabilización o una leve disminución en los tratamientos de mayor temperatura. Este patrón es consistente con lo descrito por Lutterschmidt y Hutchison (1997), quienes proponen que los CTMax reflejan tanto límites fisiológicos como capacidad de aclimatación. La diferencia de ~6 °C en el CTMax entre los tratamientos extremos (2 y 14 °C) confirma este ajuste hacia temperaturas más altas, en respuesta a la aclimatación. En contraste, el CTMin mostró una tendencia opuesta, disminuyendo progresivamente hasta alcanzar -8.24 °C para el tratamiento más bajo. Esta asimetría en la expansión de los márgenes térmicos es característica en organismos de ambientes fríos, donde la presión selectiva favorece una mayor tolerancia al frío (Braschler et al., 2020). En *Megalopa*, en cambio, se observó patrón distinto. El CTMax más alto se registró a 6 °C (27.05 °C), y no en los tratamientos de temperatura altas, lo que sugiere que a este estadio podría verse favorecido a temperaturas intermedias para aumentar su tolerancia térmica. A su vez, el CTMin mostró una caída progresiva hacia valores negativos solo en temperaturas ≤ 10 °C, alcanzando su mínimo -6.28 °C en 6 °C.

Estás diferencias entre estadios apoyan la idea de que las ventanas térmicas se modifican a lo largo del desarrollo ontogénico, reflejando transiciones en la fisiología y la sensibilidad ambiental, como también ha sido reportado en otros crustáceos (Anger, 1996; Anger et al., 2003; Calcagno et al., 2004).

La amplitud total de la ventana térmica en *Zoea III* se extendió aproximadamente desde -8.2 °C hasta ~25 °C, mientras que en *Megalopa* se acotó ligeramente, indicando un posible estrechamiento con el desarrollo, coherente con una especialización progresiva (Marshall et al., 2020).

La identificación de rangos óptimos de desempeño fisiológico es crítica en un escenario de calentamiento global. En *Zoea III*, los resultados combinados de CTMax y CTMin sugieren que el rendimiento fisiológico óptimo se encuentra restringido a un rango térmico intermedio, cercano a 12 °C. A temperaturas más frías o cálidas se observa una reducción en la tolerancia térmica y en la estabilidad metabólica, lo que indica una menor capacidad de respuesta frente a condiciones ambientales extremas. Este patrón concuerda con la idea de que los organismos ectotermos poseen ventanas térmicas de rendimiento relativamente estrechas, las cuales pueden verse comprometidas bajo escenarios de variabilidad térmica (Somero, 2010; Pörtner, 2010)

Estudios como los de Braschler et al., (2021) han planteado que los límites subcríticos — aquellos donde disminuye el desempeño fisiológico sin alcanzarse aún los CTMax o CTMin — pueden ser más predictivos del impacto del calentamiento que los límites críticos clásicos. En este sentido, la dependencia del desempeño con la temperatura observada en *L. santolla* sugiere que la especie podría operar cerca de sus límites funcionales en amplias condiciones de temperatura, especialmente fuera del rango intermedio. Esto se vuelve especialmente relevante considerando la baja resiliencia térmica observada en especies estenotermas de aguas frías, como lo discuten Hall y Thatje (2011) para Lithodidae en regiones polares

Todo esto refuerza la clasificación de *Lithodes santolla* como una especie estenotérmica, adaptada a ambientes fríos y estables (Pörtner, 2010), lo que podría limitar su capacidad para tolerar cambios térmicos abruptos (Lutterschmidt & Hutchison, 1997; Braschler et al., 2020). La estrechez del rango funcional observado — reflejado principalmente en CTMax y CTMin — sugiere una sensibilidad a desviaciones térmicas fuera de la zona óptima. No obstante, la existencia de cierto grado de plasticidad fisiológica, evidenciada en la capacidad de ajuste de CTMax, apunta a que en *Zoea III* podría existir un margen resiliente a la temperatura. Aun así, las diferencias observadas respecto a *Megalopa* subrayan la relevancia de considerar la variación ontogénica al momento de evaluar los impactos del calentamiento global sobre la fisiología y el desempeño ecológico de la especie.

La sensibilidad térmica también se reflejó en los patrones de supervivencia, que exhibieron una respuesta coherente con lo esperado para organismos ectotermos adaptados a ambientes fríos. En general, los valores más altos de supervivencia a mediano plazo se encontraron en el rango de temperaturas bajas y medias, mientras que las temperaturas extremas — tanto frías como cálidas — indujeron una mayor mortalidad temprana o una reducción progresiva más pronunciada.

A temperaturas bajas (2 y 4 °C), la supervivencia inicial se mantuvo cercana al 50% durante dos semanas, y aunque posteriormente disminuyó, algunos individuos sobrevivieron por largos periodos (hasta 69 y 88 días, respectivamente), lo que sugiere que, a pesar del alto costo basal asociado a la mantención bajo condiciones frías, ciertas larvas presentan una tolerancia prolongada, posiblemente ligada a un metabolismo deprimido y una desaceleración del desarrollo. Esta capacidad de persistencia prolongada en bajas temperaturas ha sido descrita en otras especies de crustáceos decápodos como una estrategia compensatoria frente a condiciones subóptimas (Anger et al., 2003; Baylon, 2010; Gebauer et al., 2003). Además, mecanismos de retraso en la metamorfosis han sido documentados como respuestas adaptativas en larvas expuestas a temperaturas subcríticas, lo que podría explicar la supervivencia extendida observada (Gebauer et al., 2003; Anger, 1996).

En el rango de temperaturas medias (6 a 10 °C), la supervivencia alcanzó el 50% en un tiempo más cortos (10 a 18 días), seguido de una disminución gradual hasta valores por debajo del 25%, aunque en 6 °C algunas larvas perduraron hasta el día 89. Este comportamiento sugiere que este rango térmico representa condiciones más cercanas al óptimo fisiológico para el estadio larval, como se argumentó previamente con base en el desempeño metabólico. Estudios previos han identificado que el rango de 6 a 10 °C permite un desarrollo larval más eficiente en *L. santolla* (Calcagno et al., 2004) y en especies afines como *Paralomis granulosa* (Anger et al., 2003), coincidiendo con la idea de que existe una ventana térmica funcional intermedia donde concurren una alta supervivencia, un menor costo basal y capacidad de crecimiento.

En contraste, las temperaturas altas (12 y 14 °C) indujeron una disminución acelerada de la supervivencia, que cayó por debajo del 25% en menos de dos semanas. Esta respuesta representa una clara intolerancia térmica en condiciones cálidas, posiblemente asociada a un exceso en el costo metabólico, con una menor eficiencia aeróbica y una aceleración del desarrollo que supera la capacidad de sostener ciertos procesos vitales (Pörtner, 2010; Somero, 2010). Patrones similares han sido reportados en crustáceos sometidos a temperaturas por sobre su rango térmico natural, evidenciando fallas en la homeostasis energética y disminución de la resiliencia frente a estrés ambiental (Paschke et al., 2013; Hall & Thatje, 2011).

La curva de supervivencia observada, con una mayor duración en el rango de 6-8 °C y reducciones más abruptas en temperaturas extremas, refuerza la idea de que *L. santolla* posee una ventana térmica estrecha en su fase larval, consistente con su carácter estenotermo. Además, la existencia de algunos sobrevivientes en todos los tratamientos indica cierto grado de plasticidad térmica climática (Marshall et al., 2020; Pettersen et al., 2018). Sin embargo, esta plasticidad parece limitada, y las diferencias en la persistencia y mortalidad entre temperaturas subóptimas refuerzan la noción de que las condiciones fuera del rango medio imponen costos que pueden comprometer la viabilidad poblacional a largo plazo (Williams et al., 2008; Pörtner & Knust, 2007).

En conjunto, la interacción entre metabolismo, tolerancia térmica y supervivencia confirma que las larvas de *Lithodes santolla* poseen un rango térmico funcional angosto, con un rendimiento fisiológico óptimo centrado en temperaturas intermedias (6 – 10 °C). Estas características son consistentes con una especie estenotérmica adaptada a ambientes fríos, con una plasticidad térmica limitada y alta sensibilidad a desviaciones térmicas. Las diferencias observadas entre Zoea III y Megalopa subrayan la importancia de considerar la variación ontogénica en estudios de ecología térmica, particularmente frente al cambio climático, donde pequeños desplazamientos en la temperatura ambiental podrían comprometer el desarrollo, la supervivencia y, por ende, el reclutamiento de esta especie.

6. BIBLIOGRAFÍA

- Allen, M., Dube, O. P., Solecki, W., Aragón-Durand, F., Cramer, W., Humphreys, S., & Kainuma, M. (2018). Special report: Global warming of 1.5 C. *Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC)*, 677, 393.
- Anger, K. (1996). Physiological and biochemical changes during lecithotrophic larval development and early juvenile growth in the northern stone crab, *Lithodes maja* (Decapoda: Anomura). *Marine Biology*, 126(2), 283-296.
- Anger, K. (2001). *The biology of decapod crustacean larvae* (Vol. 14, pp. 1-420). Lisse: AA Balkema Publishers.
- Anger, K., Lovrich, G. A., Thatje, S., & Calcagno, J. A. (2004). Larval and early juvenile development of *Lithodes santolla* (Molina, 1782)(Decapoda: Anomura: Lithodidae) reared at different temperatures in the laboratory. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 306(2), 217-230.
- Anger, K., Thatje, S., Lovrich, G., & Calcagno, J. (2003). Larval and early juvenile development of *Paralomis granulosa* reared at different temperatures: tolerance of cold and food limitation in a lithodid crab from high latitudes. *Marine Ecology Progress Series*, 253, 243-251.
- Baylon, J. C. (2010). Effects of salinity and temperature on survival and development of larvae and juveniles of the mud crab, *Scylla serrata* (Crustacea: Decapoda: Portunidae). *Journal of the World Aquaculture Society*, 41(6), 858-873.
- Braschler, B., Chown, S. L., & Duffy, G. A. (2021). Sub-critical limits are viable alternatives to critical thermal limits. *Journal of Thermal Biology*, 101, 103106.
- Braschler, B., Duffy, G. A., Nortje, E., Kritzinger-Klopper, S., du Plessis, D., Karenyi, N., ... & Chown, S. L. (2020). Realised rather than fundamental thermal niches predict site occupancy: Implications for climate change forecasting. *Journal of Animal Ecology*, 89(12), 2863-2875.

- Calcagno, J. A., Anger, K., Lovrich, G. A., Thatje, S., & Kaffenberger, A. (2004). Larval development of the subantarctic king crabs *Lithodes santolla* and *Paralomis granulosa* reared in the laboratory. *Helgoland Marine Research*, 58(1), 11-14.
- Calcagno, J. A., Lovrich, G. A., Thatje, S., Nettelmann, U., & Anger, K. (2005). First year growth in the lithodids *Lithodes santolla* and *Paralomis granulosa* reared at different temperatures. *Journal of Sea Research*, 54(3), 221-230.
- Calcagno, J. A., Thatje, S., Anger, K., Lovrich, G. A., & Kaffenberger, A. (2003). Changes in biomass and chemical composition during lecithotrophic larval development of the southern stone crab *Paralomis granulosa*. *Marine Ecology Progress Series*, 257, 189-196.
- Campodónico, G. (1971). Desarrollo larval de la centolla *Lithodes Antártica* Jacquinet en condiciones de laboratorio. (Crustácea Decapoda, Anomura: Lithododae).
- Gebauer, P., Paschke, K. U. R. T., & Anger, K. (2003). Delayed metamorphosis in decapod crustaceans: evidence and consequences. *Revista Chilena de Historia Natural*, 76, 169-175.
- Gillooly, J. F., Brown, J. H., West, G. B., Savage, V. M., & Charnov, E. L. (2001). Effects of size and temperature on metabolic rate. *science*, 293(5538), 2248-2251.
- Hall, S., & Thatje, S. (2011). Temperature-driven biogeography of the deep-sea family Lithodidae (Crustacea: Decapoda: Anomura) in the Southern Ocean. *Polar biology*, 34(3), 363-370.
- Hoegh-Guldberg, O., Jacob, D., Bindi, M., Brown, S., Camilloni, I., Diedhiou, A., ... & Zougmore, R. B. (2018). Impacts of 1.5 C global warming on natural and human systems. In *Global warming of 1.5 C.: An IPCC Special Report* (pp. 175-311). IPCC Secretariat.
- Hughes, L. (2000). Biological consequences of global warming: is the signal already apparent?. *Trends in ecology & evolution*, 15(2), 56-61.
- IPCC. (2022). *Summary for Policymakers*. En: *Climate Change 2022: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment*

Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (H.-O. Pörtner, D.C. Roberts, E.S. Poloczanska, K. Mintenbeck, M. Tignor, A. Alegría, M. Craig, S. Langsdorf, S. Lösschke, V. Möller, A. Okem, B. Rama, Eds.). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781009325844.001>

IPCC. (2023). *Climate Change 2023: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (H. Lee & J. Romero, Eds.). IPCC. <https://doi.org/10.59327/IPCC/AR6-9789291691647>

Lovrich, G. A. (1997). La pesquería mixta de las centollas *Lithodes santolla* y *Paralomis granulosa* (Anomura: Lithodidae) en Tierra del Fuego, Argentina. *Investigaciones marinas*, 25, 41-57.

Lovrich, G. A., Thatje, S., Calcagno, J. A., Anger, K., & Kaffenberger, A. (2003). Changes in biomass and chemical composition during lecithotrophic larval development of the southern king crab, *Lithodes santolla* (Molina). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 288(1), 65-79.

Lutterschmidt, W., & Hutchison, V. (1997). The critical thermal maximum: history and critique. *Canadian Journal of Zoology*, 75(10), 1561–1574

Marshall, D. J., Pettersen, A. K., Bode, M., & White, C. R. (2020). Developmental cost theory predicts thermal environment and vulnerability to global warming. *Nature Ecology & Evolution*, 4(3), 406-411.

McEdward, L. (2020). *Ecology of marine invertebrate larvae*. CRC press.

Paschke, K., Agüero, J., Gebauer, P., Díaz, F., Mascaró, M., López-Ripoll, E., ... & Rosas, C. (2018). Comparison of aerobic scope for metabolic activity in aquatic ectotherms with temperature related metabolic stimulation: a novel approach for aerobic power budget. *Frontiers in Physiology*, 9, 1438.

Paschke, K., Cumillaf, J. P., Chimal, M. E., Díaz, F., Gebauer, P., & Rosas, C. (2013). Relationship between age and thermoregulatory behaviour of *Lithodes santolla* (Molina,

1782) (Decapoda, Lithodidae) juveniles. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 448, 141-145.

Pettersen, A. K., Marshall, D. J., & White, C. R. (2018). Understanding variation in metabolic rate. *Journal of Experimental Biology*, 221(1), jeb166876.

Pettersen, A. K., White, C. R., Bryson-Richardson, R. J., & Marshall, D. J. (2019). Linking life-history theory and metabolic theory explains the offspring size-temperature relationship. *Ecology Letters*, 22(3), 518-526.

Pörtner, H. O. (2010). Oxygen-and capacity-limitation of thermal tolerance: a matrix for integrating climate-related stressor effects in marine ecosystems. *Journal of Experimental Biology*, 213(6), 881-893.

Pörtner, H. O., & Knust, R. (2007). Climate change affects marine fishes through the oxygen limitation of thermal tolerance. *science*, 315(5808), 95-97.

Pörtner, H. O., & Peck, M. A. (2010). Climate change effects on fishes and fisheries: towards a cause-and-effect understanding. *Journal of fish biology*, 77(8), 1745-1779.

Rezende, E. L., & Bozinovic, F. (2019). Thermal performance across levels of biological organization. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 374(1778), 20180549.

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(4), 597-608.

Sokolova, I. M., Frederich, M., Bagwe, R., Lannig, G., & Sukhotin, A. A. (2012). Energy homeostasis as an integrative tool for assessing limits of environmental stress tolerance in aquatic invertebrates. *Marine environmental research*, 79, 1-15.

Somero, G. N. (2010). 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.

Tapella, F., & Lovrich, G. A. (2006). Asentamiento de estadios tempranos de las centollas *Lithodes santolla* y *Paralomis granulosa* (Decapoda: Lithodidae) en colectores artificiales pasivos en el Canal Beagle, Argentina. *Investigaciones marinas*, 34(2), 47-55.

Thatje, S., Calcagno, J. A., Lovrich, G. A., Sartoris, F. J., & Anger, K. (2003). Extended hatching periods in the subantarctic lithodid crabs *Lithodes santolla* and *Paralomis granulosa* (Crustacea: Decapoda: Lithodidae). *Helgoland Marine Research*, 57(2), 110-113.

Urbina, M. A., Paschke, K., Gebauer, P., Cumillaf, J. P., & Rosas, C. (2013). Physiological responses of the southern king crab, *Lithodes santolla* (Decapoda: Lithodidae), to aerial exposure. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 166(4), 538-545.

Valdenegro Mancilla, A. A. (2002). *Caracterización oceanográfica física y química de la zona de canales y fiordos australes de Chile entre el Estrecho de Magallanes y Cabo de Hornos (Cimar 3 Fiordo)* [Tesis de pregrado, Universidad Católica de Valparaíso]. Biblioteca Escuela de Ciencias del Mar.

Williams, S. E., Shoo, L. P., Isaac, J. L., Hoffmann, A. A., & Langham, G. (2008). Towards an integrated framework for assessing the vulnerability of species to climate change. *PLoS biology*, 6(12), e325.