

Cambio climático: efectos sobre la fisiología y el comportamiento de los tiburones

Estudiante

Carlos Daniel Mosquera Medina

Director(es)

Ana Victoria Gómez Gonzáles

Codirector(es)

Lizette Irene Quan Young

Trabajo de Grado

En la modalidad de *Monografía*

Programa de Biología

Universidad CES

Medellín

Noviembre 2021

Cambio climático: efectos sobre la fisiología y el comportamiento de los tiburones

Carlos Daniel Mosquera Medina

Resumen

Introducción. Debido a las actividades humanas los océanos han absorbido el 30 o 40% del CO₂ y cerca del 93% del calor proveniente de la atmósfera, lo que conlleva a una reducción de 0.1 unidades en el pH oceánico y un aumento de 0,1°C en el agua, esto trae consecuencias en la fisiología y el comportamiento de los organismos marinos. Los tiburones son un grupo de peces cartilaginosos que cumplen diversas funciones en los ecosistemas, siendo una de ellas, regular las poblaciones de organismos dentro de la cadena trófica, por lo cual, el objetivo de esta revisión es describir cómo afecta el cambio climático la fisiología y el comportamiento de los tiburones.

Métodos. Se realizó una búsqueda en español e inglés a través de las bases de datos electrónicas: Scopus, ScienceDirect, Google Académico y Springer, usando las siguientes palabras clave: Acidification, Warming, Ocean, Behaviour, Developing, Climate change, Shark, Physiology, Level trophic. También se realizaron búsquedas secundarias en las listas de referencias bibliográficas de los artículos revisados.

Desarrollo (resultados y discusiones). Se obtuvieron un total de 60 artículos, los cuales incluyeron información relacionada con aspectos fisiológicos como, las tasas de supervivencia, crecimiento y tiempo de desarrollo embrionario, tasas metabólicas, alcance aeróbico, termorregulación, tasas respiratorias, estado ácido-base y neurotransmisión, así como información sobre la ecología y el comportamiento de los tiburones como, la búsqueda y depredación del alimento, la lateralización del comportamiento, la actividad natatoria y los patrones de distribución y movimiento.

Conclusiones. En esta revisión se demuestra la presión que ejerce el cambio climático en los tiburones, tanto a nivel fisiológico como comportamental, aunque estos efectos dependen del carácter fisiológico y comportamental que se esté evaluando. Si bien, muchas investigaciones evalúan los efectos que tiene la acidificación o los efectos que tiene el calentamiento, se ha encontrado que cuando se evalúan ambas condiciones al mismo tiempo, hay un efecto interactivo significativamente diferente a cuando se evalúan por separado.

Palabras clave: Acidificación, calentamiento del océano, condriictios, ecofisiología, pH, aumento de la temperatura.

Nota sobre formato del trabajo de grado

El siguiente trabajo se presenta como un artículo de revisión, formateado de acuerdo con las instrucciones para autores de la revista *Actualidades biológicas*, las cuales se pueden consultar vía web en: <https://revistas.udea.edu.co/index.php/actbio/about/submissions> (revisado el 19 de 11 de 2021).

Cambio climático: efectos sobre la fisiología y el comportamiento de los tiburones

Climate Change: Effects on Shark's Physiology & Behaviour

Carlos Daniel Mosquera-Medina^{1*}, Ana Victoria Gómez-González¹, Lizette Irene Quan-Young¹

*ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-2870-1293>

¹Grupo de Investigación Biología CES, Facultad de Ciencias y Biotecnología, Universidad CES, Medellín, Colombia

RESUMEN

Los tiburones son un grupo de peces caracterizados por tener un esqueleto formado por cartílago, estos organismos cumplen diversas funciones en los ecosistemas marinos. Sin embargo, debido a las actividades humanas, los océanos han absorbido el 30 o 40% del CO₂ y cerca del 93% del calor proveniente de la atmósfera, lo que conlleva a una reducción de 0.1 unidades en el pH oceánico y un aumento de 0,1°C en el agua. Muchos estudios se han realizado acerca de cómo el cambio climático afecta a organismos invertebrados y peces óseos, pero el esfuerzo en peces cartilaginosos es menor, por lo cual, el objetivo de esta revisión es describir como el cambio climático altera los procesos fisiológicos y el comportamiento de los tiburones. Se encontró que el cambio climático ejerce un efecto en la fisiología del animal, alterando el desarrollo embrionario, el crecimiento y la supervivencia. De igual manera se halló efectos en la tasa metabólica y la captación de oxígeno. Con respecto al estrés y el daño oxidativo, al igual que con los procesos de termorregulación se detectó que los tiburones cuentan con los mecanismos necesarios para resistir estos cambios. Asimismo, la acidificación generada por el aumento de la temperatura trae efectos negativos en los mecanismos de regulación ácido-base y en los procesos de neurotransmisión, lo que conlleva a cambios a nivel comportamental como dificultades para nadar, forrajear y cazar el alimento.

Finalmente, se observaron cambios en los patrones de distribución y en los desplazamientos hacia nuevos hábitats.

PALABRAS CLAVES: Acidificación, calentamiento del océano, condriictios, ecofisiología, pH, aumento de la temperatura.

ABSTRACT

Sharks are a group of fish characterized by a skeleton formed by cartilage; these organisms fulfill various functions depending on the marine ecosystem in which they are found. Nevertheless, due to human activities, the oceans have absorbed 30 to 40% of the CO₂ and about 93% of the heat coming from the atmosphere, which leads to a reduction of 0,1 units in ocean pH and an increase of 0.1°C in the water. Many studies have been conducted on how climate change affects invertebrate organisms and bony fishes, but few focus on cartilaginous fishes such as sharks, so the objective of this review is to describe how climate change alters the physiological processes and behavior of sharks. It was found that climate change exerts an effect on the physiology of the animal, altering embryonic development, growth and survival. Effects on metabolic rate and oxygen uptake were also seen. With respect to stress and oxidative damage, as with thermoregulation processes, it was detected that sharks have the necessary mechanisms to resist these changes. Similarly, acidification has negative effects on acid-base regulation mechanisms and neurotransmitter processes, leading to behavioral changes such as difficulties in swimming, foraging, and hunting for food. Changes in distribution patterns and movements to new habitats were also observed.

KEY WORDS: Acidification, Chondrichthyes, ecophysiology, pH, temperature, warming.

INTRODUCCIÓN

Los tiburones al igual que las rayas, son un grupo de peces caracterizados por tener un esqueleto formado por cartílago, estos organismos pertenecientes a la Clase Elasmobranchii (Bonaparte, 1838). Cumplen diversas funciones dependiendo del ecosistema que habiten. Algunas de las especies de tiburones, dependiendo de las etapas de madurez en las que se encuentren, pueden distribuirse en el ápice de las cadenas tróficas, como los grandes depredadores y clasificarse como especies clave, o en niveles medios de la cadena, identificados como mesodepredadores; en ambas escalas su función será la de regular las poblaciones de organismos dentro de la cadena alimenticia, contribuyendo a mantener y estabilizar la estructura y composición de los niveles tróficos inferiores (Navia *et al.*, 2017). La función de depredador tope suele darse en las altas latitudes, en donde hay una baja riqueza y diversidad de especies, por lo tanto, hay una baja redundancia funcional en los ecosistemas y las especies van a tender a tener un rol significativo en el ecosistema (Rosenfeld, 2002). A diferencia de estos, en los ecosistemas tropicales se presenta una alta riqueza y diversidad de especies, por lo cual, hay una alta redundancia funcional y existen muchas otras especies mesodepredadoras que pueden desempeñar la misma función dentro del ecosistema (Bascompte *et al.*, 2005; Grubbs *et al.*, 2016).

Debido a las actividades humanas, el contenido de dióxido de carbono suministrado a la atmósfera ha aumentado de 280 ppm a alrededor de 410 ppm, estos niveles de CO₂ son más altos que en cualquier otro momento en los últimos 800.000 años (Lüthi *et al.*, 2008; Lindsey, 2019); Este valor sería aún mayor de no ser por los océanos, los cuales son responsables de la absorción del 30 o 40% del CO₂ emitido (Gruber *et al.*, 2019). Tener una mayor cantidad de dióxido de carbono disuelto en el agua provoca una reducción de 0,1 unidades en el pH oceánico mundial, ya que el CO₂ disuelto reacciona con el agua de mar para formar ácido carbónico (H₂CO₃), que se disocia rápidamente en iones carbonato y H⁺, reduciendo el pH del agua de mar, es decir que este se

encontrará mucho más ácido (Solomon *et al.*, 2007; Lüthi *et al.*, 2008). Si las emisiones mundiales de CO₂ continúan con la trayectoria actual, se prevé que el CO₂ proveniente de la atmosfera para el año 2100 supere las 900 ppm (Meinshausen *et al.*, 2011) y el pH disminuirá entre 0,3 y 0,4 unidades (Collins *et al.*, 2013).

Adicionalmente, los océanos son los responsables de absorber una gran parte del calor proveniente de la atmosfera, se estima que más del 93% de todo el calor causado por actividades de origen humano, desde la década de 1950, ha sido absorbida por los océanos (Levitus *et al.*, 2012). Esto se traduce en un aumento de 0,1°C en el agua, este calentamiento se produce en toda la superficie y hasta una profundidad de alrededor de 700 metros (Gille, 2002). En 2019 se realizó un estudio tomando datos recopilados por el instituto de física atmosférica de china (IAP) y por la Administración Nacional Oceánica y Atmosférica de EUA (NOAA- por sus siglas en inglés), sobre la temperatura de los océanos a una profundidad de hasta 2.000 metros, en dicho estudio se encontró que los océanos en ese año fueron los más cálidos en toda la historia registrada, con 0,075°C por encima de la media del período 1981-2010. Por lo anterior, los investigadores concluyen que la temperatura del océano no solo está aumentando, sino que también se está acelerando (Cheng *et al.*, 2020); y de ser así, se prevé que la temperatura media de la superficie del mar aumentará entre 1°y 4°C para el año 2100, si se mantienen los escenarios de altas emisiones actuales (Field *et al.*, 2014; Bindoff *et al.*, 2019).

Estos aumentos en la temperatura y en la acidez del océano traen grandes consecuencias en la vida marina, por ejemplo, los animales que viven fuera de su rango térmico óptimo gastan más energía en respirar disminuyendo otras funciones, lo que los debilita y los deja vulnerables frente a otros organismos mejor adaptados (Clarke *et al.*, 2007). De la misma manera, los organismos marinos que construyen conchas de carbonato de calcio les resulta más difícil cuando se reduce el pH del

agua. (Fuentes *et al.*, 2016). Hasta la fecha se han realizado muchas investigaciones que evalúan el efecto que ejerce el cambio climático en invertebrados marinos y en peces óseos (Dixson *et al.*, 2010; Briffa *et al.*, 2012; Nilsson *et al.*, 2012); En comparación con otros grupos taxonómicos son pocos los estudios sobre el tema con tiburones, y solo, se evaluaba a través de “Ecological Risk Assessments” (ERA), que evalúa la vulnerabilidad de los hábitats, las estructuras de las comunidades marinas y la disponibilidad de las presas (Chin *et al.*, 2010; Rosa *et al.*, 2017). Esto se debe al hecho de que los tiburones actuales evolucionaron en el periodo Devónico, cuando los niveles atmosféricos de CO₂ y de temperatura eran superiores a los actuales, por lo tanto, se esperaba que por su historia evolutiva fueran tolerantes a estas condiciones (Rummer & Munday, 2017). Sin embargo, se ha reportado que los tiburones y sus parientes se ven afectados por el cambio climático, especialmente durante sus primeras etapas de vida (Rosa *et al.*, 2017). Debido a las características de su ciclo de vida, edad tardía en la madurez, baja fecundidad y periodos de gestación extensos; generan que las poblaciones se recuperen más lento y sean mucho más susceptibles a los efectos del cambio climático, además la respuesta adaptativa será más lenta dado que en cortos periodos de tiempo las condiciones ambientales cambian, este efecto se evidencia más fuertemente en las regiones tropicales. Sin embargo, a pesar de que los tiburones sea vean muy afectados, son animales altamente móviles por lo que pueden irse a otros lugares (expansión del homerange) (Field *et al.*, 2009; Chin *et al.*, 2010; Dulvy *et al.*, 2014). Por lo mencionado anteriormente, el objetivo de esta revisión es describir los efectos que trae la acidificación, el calentamiento del océano y sus efectos sinérgicos en los procesos fisiológicos y comportamentales de los tiburones.

MATERIALES Y MÉTODOS

Búsqueda de información.

Se realizó una búsqueda en español e inglés a través de las bases de datos electrónicas: Scopus, ScienceDirect, Google Académico y Springer, usando las siguientes palabras clave: Acidification, Warming, Ocean, Behaviour, Developing, Climate change, Shark, Physiology, Level trophic. También se realizaron búsquedas secundarias en las listas de referencias bibliográficas de los artículos revisados.

Criterios para la inclusión y la exclusión de artículos.

Se incluyeron artículos tanto de investigación como de revisión de tema publicados desde el año 2010 en adelante, que cumplieran con las palabras clave o sinónimos de estas. Se excluyeron los artículos cuya información no se relacionó con el objetivo de la revisión.

RESULTADOS

Se obtuvieron un total de 60 artículos, los cuales incluyeron información relacionada con aspectos fisiológicos como, las tasas supervivencia, crecimiento y tiempo desarrollo embrionario, tasas metabólicas, alcance aeróbico, termorregulación, tasas respiratorias, estado ácido-base y neurotransmisión, así como información sobre la ecología y el comportamiento de los tiburones, la búsqueda y depredación del alimento, la lateralización del comportamiento, la actividad natatoria y los patrones de distribución y movimiento.

Cambio climático y fisiología de tiburones.

Supervivencia y desarrollo embrionario. En todos los organismos ectotermos, los embriones suelen ser menos tolerantes térmicamente que los juveniles y los adultos no reproductores (Pörtner & Peck, 2010), por eso, las fases del desarrollo embrionario, en organismos como tiburones, representa un cuello de botella térmico cuando se trata de la vulnerabilidad al cambio climático (Dahlke *et al.*, 2020). Sumado a esto, cuando los organismos se encuentran sometidos bajo

condiciones normales de acidez, la cantidad de CO₂ que se encuentra en el torrente sanguíneo será normal (normocapnia), pero cuando se acidifica el océano, también se produce un aumento en las concentraciones de CO₂ en el torrente sanguíneo (hipercapnia), lo que con lleva a un desequilibrio ácido-base (Heuer & Grosell, 2014).

Investigaciones realizadas con huevos de diferentes especies de tiburón, evaluaron las tasas de supervivencia, crecimiento y condición de Fulton. Tanto los huevos como los neonatos fueron sometidos a las condiciones de acidificación y temperatura previstas para fin de siglo XXI (Solomon *et al.*, 2007).

En estudios realizados con la Familia Hemiscyllidae se determinó las tasas de supervivencia en embriones y juveniles después de la eclosión en tres especies de tiburones (Rosa *et al.*, 2014; Wheeler *et al.*, 2021). Para la especie *Hemiscyllium ocellatum* se criaron 27 embriones bajo las condiciones actuales de temperatura (27°C) y bajo las temperaturas previstas para mediados y finales del siglo XXI con el cambio climático (29 - 31 °C), y se encontró, que la supervivencia tanto de los embriones como de los neonatos fue del 100% y no fue afectada bajo estas condiciones (Wheeler *et al.*, 2021). Por otro lado, para individuos de la especie *Chiloscyllium punctatum*, 60 embriones fueron recolectados y sometidos a diferentes condiciones de pH y temperatura, se encontró que la supervivencia si se vio afectada solo al aumentar la temperatura 4°C (26 - 30°C), y que además, en conjunto con la variación del pH, se muestra un efecto interactivo no significativo, es decir, la supervivencia de los embriones fue mayor (89%) en condiciones hipercapnicas (30°C y pH 7,5) que en condiciones normocapnicas (30°C y pH 8,0, 80% de supervivencia) (Rosa *et al.*, 2014.). Después de 30 días de la eclosión, los tiburones que fueron sometidos a las condiciones de calentamiento actual (26°C), mostraron una disminución de la supervivencia del 100% bajo normocapnia al 61% estando en hipercapnia, mientras que en condiciones de calentamiento futuro

(30°C) la supervivencia disminuyó del 71% en normocapnia al 44% en hipercapnia (pH 7,5) (Rosa *et al.*, 2014).

Los embriones de *H. ocellatum* que fueron criados a temperaturas elevadas (29 y 31°C) tienen un crecimiento embrionario más rápido que los criados en condiciones normales (27°C) (Wheeler *et al.*, 2021). Mientras que en *C. punctatum*, el cambio en el pH no provocó ningún cambio significativo, el escenario de calentamiento (30°C) también aumentó significativamente el crecimiento embrionario en comparación con el escenario térmico actual (Rosa *et al.*, 2014).

El tiempo de eclosión también se vio significativamente afectado por la temperatura, tanto en *H. ocellatum* como *C. punctatum*, la duración del periodo embrionario disminuyó para ambos cuando fueron sometidos a 31 y 30°C, respectivamente. El tiempo de incubación para *H. ocellatum* disminuyó de alrededor de 125 días post deposición (dpd) a 110 dpd y 101 dpd en los tiburones criados a 27, 29 y 31°C, respectivamente, y al eclosionar, los tiburones criados a 31°C lo hicieron con una masa más ligera que sus homólogos sometidos a las temperaturas de 27 y 29°C, entre estas últimas, no hubo diferencias de la masa corporal (Wheeler *et al.*, 2021). En cuanto a *C. punctatum*, la duración de la embriogénesis, bajo las condiciones actuales de temperatura y pH (26°C y 8,0), duró alrededor de 98 días; el calentamiento hasta 30°C en condiciones de normocapnia (pH 8,0), hizo que los embriones eclosionaran después de 79 días; mientras que bajo hipercapnia (pH 7,5), la embriogénesis a 26°C duró 102 días; y bajo el escenario de calentamiento futuro e hipercapnia (30°C y pH 7,5) hizo que se completara cerca de 81 días. El aumento del tiempo de desarrollo a un pH más bajo (7,5) bajo ambos tratamientos térmicos no fue significativo (Rosa *et al.*, 2014.)

La condición de Fulton (K) es un índice que describe las estrategias de crecimiento y el estado de nutrición de los peces, a través de su longitud y condición corporal (Cifuentes *et al.*, 2012). En *H.*

ocellatum no se detectaron diferencias en el factor de condición de Fulton entre las tres temperaturas de tratamiento (Wheeler *et al.*, 2021). De la misma manera, tampoco se reportaron diferencias en la condición de Fulton en dos especies del Género *Chiloscyllium*, (*C. punctatum* y *C. plagiosum*), cuando estas fueron sometidos a los rangos de temperaturas actuales e hipercapnia (pH 7,5 y 7,7, respectivamente) (Rosa *et al.*, 2014; Pegado *et al.*, 2018). Sin embargo, para *C. punctatum* si se reportaron diferencias en K cuando fueron sometidos bajo las condiciones de calentamiento futuro (30°C) y la hipercapnia (pH 7,5) (Rosa *et al.*, 2014). Y para *C. plagiosum* la tasa de crecimiento somático (% de longitud corporal por día) se redujo significativamente bajo una alta exposición al CO₂ (Pegado *et al.*, 2018). De la misma manera, para *Scyliorhinus canicula*, tampoco se reportan diferencias significativas entre la condición de Fulton y el crecimiento entre los grupos de control y de tratamiento (pH 7,75) (Rosa *et al.*, 2014).

Captación de oxígeno y tasas metabólicas. Actualmente y debido al aumento de la temperatura y al descenso del pH en los océanos, se han reportado cambios en los patrones de migración, distribución, ciclos reproductivos y abundancia de los peces (Bouyoucos, Watson, *et al.*, 2020). Además, las temperaturas superiores a las óptimas conducen a una reducción de la energía disponible para el crecimiento y la reproducción debido al aumento de las tasas metabólicas basales, así como a una mayor demanda respiratoria que conduce a una reducción del alcance aeróbico para otras actividades como la alimentación, la digestión, así como la evasión de depredadores (Portner & Knust, 2007). Para el entendimiento de estos cambios en la ecología de las especies, es importante establecer una relación entre las condiciones ambientales y el rendimiento fisiológico de cada uno de ellos (Bouyoucos *et al.*, 2018). Este rendimiento se evalúa a menudo a través de las tasas de captación de oxígeno (MO₂, medido en mg O₂ kg⁻¹ h⁻¹) y estas pueden cuantificarse como aproximaciones a las tasas metabólicas aeróbicas de todo el organismo

(Nelson, 2016). Se han realizado investigaciones en tres especies de tiburones pertenecientes a la familia Hemiscylliidae (*H. ocellatum*, *C. punctatum* y *C. plagiosum*) y en dos especies de la familia Carcharhinidae (*Carcharhinus melanopterus* y *Carcharhinus plumbeus*), Con el fin de evaluar como los cambios de temperatura y pH afectan las respiraciones por minuto y las tasas metabólicas. (Rosa *et al.*, 2014; Pegado *et al.*, 2018; Crear *et al.*, 2019; Rummer *et al.*, 2020; Crear *et al.*, 2019; Wheeler *et al.*, 2021). En la tabla 1 se resumen los diferentes efectos que tiene tanto el calentamiento como la acidificación, y su efecto interactivo en estos procesos.

Se encontró que para la especie *H. ocellatum*, después de eclosionar los neonatos criados a 31 °C mostraron una reducción del alcance aeróbico y metabólico, lo que indica un deterioro térmico durante esta etapa de vulnerabilidad (Wheeler *et al.*, 2021). Del mismo modo, las tasas de consumo de oxígeno y las tasas metabólicas en estado de reposo (SMR) se vieron significativamente afectadas por la temperatura y el pH en los tiburones juveniles de la especie *C. punctatum*, ya que la temperatura provocó un aumento significativo en la SMR tanto en condiciones normocápnicas como hipercápnicas. Aunque, el pH no provocó ningún cambio relevante a 26°C, la RMR disminuyó significativamente en el escenario de calentamiento futuro y las tasas de ventilación mostraron una tendencia similar, con el número de respiraciones por minuto aumentando significativamente con el calentamiento y la normocapnia. Sin embargo, este patrón de aumento con el calentamiento no se produjo bajo hipercapnia. Además, el impacto de la acidificación de los océanos en las tasas de ventilación fue significativo, sólo bajo el escenario térmico más alto (Rosa *et al.*, 2014). Mientras que, para *C. plagiosum* las tasas de ventilación en ambas pruebas, no mostraron diferencias entre los tratamientos, tampoco se reportan los efectos sobre las tasas metabólicas, aunque se argumenta que la especie presenta compensaciones energéticas, ya que las demandas energéticas para los procesos vitales se priorizan en condiciones no óptimas y así pueden

evitar la depresión metabólica (Pegado *et al.*, 2018). Las respiraciones por minuto de *C. plumbeus*, aumentaron considerablemente de 24°C a 28°C (26%) y de 24°C a 32°C (39%), al igual que las respiraciones por minuto, las tasas metabólicas máximas (RMM) aumentaron en un 21% y 42% de 24°C a 28°C y 32°C, respectivamente, mientras que las tasas metabólicas en estado de reposo (SMR) aumentaron un 18% de 24°C a 28°C y un 45% de 24°C a 32°C (Crear *et al.*, 2019). Finalmente, para la especie *C. melanopterus*, la exposición a los niveles elevados de CO₂ no afectó las estimaciones de las tasas metabólicas, pero las mediciones basadas en la sangre revelaron otras respuestas a los elevados niveles de CO₂. Los tiburones recién nacidos mostraron un volumen de los eritrocitos (Hct) significativamente mayor, pero las concentraciones de hemoglobina ([Hb]) y la concentración media de hemoglobina corpuscular (MCHC), se mantuvieron similares para sus homólogos de control (Rummer *et al.*, 2020). Aunque otras investigaciones han reportado que *C. melanopterus* muestra una alta sensibilidad térmica de la unión de la sangre al oxígeno in vitro, donde la afinidad Hb-O₂ disminuyó con el aumento de la temperatura de 25 a 35°C, y la [Hb] mostró ser más sensible al pH a 30°C, pero esta sensibilidad al pH no se observó a 25 y 35°C (Bouyoucos, Morrison, *et al.*, 2020). Además, estos cambios en la Hct puede ser un mecanismo compensatorio para mantener la SMR o la MMR (Hannan & Rummer, 2018). Alternativamente, el elevado Hct podría reflejar un ajuste respiratorio a la presión parcial de CO₂ elevada y a la respiración en estado de reposo (Rummer *et al.*, 2020). Otro estudio reveló que para esta misma especie no se reportan efectos significativos en las tasas de captación de oxígeno ni sobre el alcance aeróbico, cuando fueron sometidos a altas temperaturas y niveles de CO₂ (31°C y 1050 μ atm) (Bouyoucos, Watson, *et al.*, 2020).

Termorreguladores conductuales o tolerantes térmicos. La tolerancia a los factores ambientales como la temperatura, las precipitaciones y la hidrodinámica influyen en la abundancia de una

especie dentro de su hábitat (Brown, 1984; Tewksbury *et al.*, 2008). Los cambios de temperatura representan un reto especialmente para los ectotermos, ya que sus tasas de procesos bioquímicos y fisiológicos están estrechamente vinculados a las temperaturas ambientales (Pörtner & Peck, 2010).

Para ocupar entornos térmicamente variables, los ectotermos deben tolerar una amplia gama de temperaturas, alterar la actividad y, por tanto, las demandas de energía a temperaturas extremas (Johansen *et al.*, 2013), y utilizar el movimiento para influir en su temperatura corporal interna (termorregulación conductual) (Crawshaw & Podrabsky, 2011). Al ocupar condiciones térmicas más favorables, se pueden optimizar procesos fisiológicos específicos y/o el rendimiento del individuo en su conjunto (van de Ven *et al.*, 2019). A partir de lo anterior, se realizaron investigaciones en diferentes especies para determinar si los tiburones utilizan la termorregulación conductual o la tolerancia térmica estando sometidos a escenarios de calentamiento. Se encontró que *H. ocellatum*, en condiciones controladas, la temperatura óptima es de $\approx 20,7^{\circ}\text{C}$ siendo las temperaturas umbral superior e inferior $27,9^{\circ}\text{C}$ y $17,7^{\circ}\text{C}$, respectivamente. Sin embargo, cuando las temperaturas de su hábitat superaron el umbral, *H. ocellatum*, no se desplazó fuera de la planicie del arrecife a entornos térmicos más favorables, como la zona de la costa, por lo cual, se cree que es una especie capaz de soportar una amplia gama de temperaturas ambientales ($15,9-33,8^{\circ}\text{C}$) (Nay *et al.*, 2021). De la misma manera, se determinó que *C. plumbeus*, puede soportar temperaturas de 28°C durante el cautiverio, pero cuando se les da la opción en vida silvestre, parece que prefieren desplazarse a temperaturas más bajas (Crear *et al.*, 2020). Mientras que los neonatos de *C. melanopterus*, resultan ser generalistas térmicos con capacidad para evitar las temperaturas desfavorables. Además, en los resultados se evidencia que los individuos con mayor tolerancia térmica tienen una mayor tolerancia a la hipoxia, lo que sugiere la posibilidad de un mecanismo

dependiente del oxígeno que subyace a la tolerancia térmica en esta especie (Bouyoucos, Morrison, *et al.*, 2020).

Estrés oxidativo y enzimas antioxidantes. El estrés oxidativo es un desequilibrio entre la producción de especies reactivas de oxígeno (ROS) y la capacidad del sistema biológico de reducirlas rápidamente o reparar el daño resultante (Lesser, 2011). Los peces expuestos a la acidificación del océano pueden compensar la alteración ácido-base, ajustando los niveles de HCO_3^- y H^+ en el plasma sanguíneo (Heuer & Grosell, 2014). Sin embargo, este desequilibrio iónico facilita las reacciones redox que pueden formar ROS, las cuales, se producen a través de la reducción continua de O_2 , como O_2^- , H_2O_2 y HO^\cdot , y son altamente reactivas con otras moléculas, la sobre producción y la acumulación de ROS desencadena la oxidación de biomoléculas importantes, como los lípidos, las proteínas y el ADN, alterando la morfología y las funciones normales de las membranas fosfolipídicas mediante la peroxidación lipídica (LPO), y los productos de esta degradación incluyen la formación de malondialdehído (MDA), que es altamente citotóxico (Lesser, 2011). También puede producirse daño en el ADN, incluyendo la formación de 8-hidroxi-2'-deoxiguanosina (8-OHdG), que es el biomarcador más utilizado para el daño en el ADN asociado a los cambios en la expresión de las proteínas (Birben *et al.*, 2012). Para evitar el estrés oxidativo, las enzimas antioxidantes actúan como un mecanismo de defensa, en el que la enzima superóxido dismutasa (SOD) convierte el O_2 en H_2O_2 , mientras que, tanto la catalasa (CAT) como el glutatión peroxidasa (GPx) eliminan el H_2O_2 , evitando su acumulación en células y tejidos (Lesser, 2011; Ighodaro & Akinloye, 2018). Además, un mecanismo complementario de defensa antioxidante lo proporciona la difusión de eliminadores de ROS de bajo peso molecular (por ejemplo, ácidos ascórbico y úrico, carotenoides, glutatión reducido y aminoácidos) (Bartosz, 2003). Estudios anteriores han demostrado que estos compuestos son particularmente predominantes en

los tiburones, lo que sugiere que los eliminadores de bajo peso molecular son la principal defensa antioxidante en oposición a la maquinaria enzimática en los teleósteos (Rudneva, 1997). En respuesta a estresores físicos y químicos, los organismos marinos también producen proteínas de choque térmico (HSP) para reparar y volver a plegar las proteínas desnaturalizadas (Tomanek, 2010) y en última instancia, cuando las HSP no consiguen mantener la conformación funcional de las proteínas, la ubiquitina se dirige a las proteínas dañadas de forma irreversible para que puedan ser eliminadas definitivamente (Hanna *et al.*, 2007). Estos mecanismos de defensa antioxidante primaria, de reparación y de eliminación de proteínas han sido evaluadas en dos especies de tiburones neonatos y juveniles (*C. plagiosum* y *S. canicula*) (Lopes, 2018; Pegado *et al.*, 2020). Los tiburones fueron sometidos a altas concentraciones de CO₂ (900 y 915 µatm, respectivamente) y los mecanismos de defensa antioxidante primaria (SOD, CAT y GPx) fueron evaluadas a través de tres muestras de tejidos diferentes (hígado, musculo y branquias), en la tabla 2 se puede observar los niveles de actividad de las enzimas antioxidantes en los grupos de control y de tratamiento.

En cuanto a los mecanismos de reparación y eliminación de proteínas (HSP y Ub), para *S. canicula* no se reportan diferencias significativas entre los tratamientos de CO₂ en todos los tejidos (Pegado *et al.*, 2020), y para *C. plagiosum*, no se reportan efectos significativos de alto CO₂ en el musculo, tabla 3 (Lopes, 2018).

Por último, el daño oxidativo que muestra *S. canicula*, con respecto a los niveles de MDA por LPO sólo fueron significativamente mayores en las branquias en comparación con el hígado, sin diferencias entre otros tejidos o entre los tratamientos de CO₂, tampoco se reportan diferencias significativas entre tejidos, ni entre los tratamientos de CO₂ para el daño en el ADN por la formación de 8-OHdG (Pegado *et al.*, 2020). Mientras que para *C. plagiosum*, el hígado mostró niveles de 8-OHdG significativamente menores que los otros dos tejidos, pero este aumentó sus

niveles en el hígado con alta exposición de CO₂, en los demás tejidos no se reportan diferencias significativas. Tampoco se reporta un daño oxidativo a través de la LPO, manteniéndose similares en ambos tratamientos, tabla 4 (Lopes, 2018).

Igualmente se evaluó en la especie *C. punctatum*, la actividad de la maquinaria enzimática antioxidante, a través de CAT, SOD y GST (glutatión S-transferasa); y el daño peroxidativo (MDA), pero esta vez solo en dos tejidos (músculo y cerebro) (Rosa, Ricardo, *et al.*, 2016). Se encontró que, CAT no cambió en el músculo, pero reveló niveles significativamente más altos a 30 °C y pH 7,5 en el cerebro, de la misma manera, los niveles de SOD en el músculo no mostraron ninguna tendencia clara con la temperatura elevada o la disminución del pH, pero aumentaron significativamente tanto con el calentamiento como con la acidificación en el cerebro, mientras que los niveles de GST en el músculo fueron más bajos con los tratamientos de calentamiento, siendo el valor más bajo el alcanzado bajo el efecto combinado de calentamiento (30°C) y pH normal (pH 8,0), y los niveles de MDA indicadores de daño peroxidativo, fueron más elevados con el calentamiento y la acidificación en ambos tejidos (tabla 5) (Rosa, Ricardo, *et al.*, 2016).

En resumen, tanto *C. plagiosum* como *S. canicula*, parecen ser especies resistentes al estrés oxidativo inducido por la acidificación del océano, de la misma manera, estos escenarios tampoco parecen provocar un daño oxidativo significativo. Mientras que en *C. punctatum*, se puede evidenciar los efectos interactivos que ejerce la acidificación y el calentamiento del océano en la actividad de la maquinaria enzimática antioxidante, la cual logra utilizar de forma concertada para desintoxicar las ROS bajo estas condiciones, pero este aumento significativo no fue capaz de minimizar el drástico aumento del daño peroxidativo del cerebro.

Maquinaria enzimática respiratoria y digestiva. Los cambios en el rendimiento metabólico pueden deberse a las modificaciones de la maquinaria metabólica y estas modificaciones pueden conducir progresivamente a un cambio en el modo de producción de energía (Strobel *et al.*, 2013). Las actividades de estas enzimas metabólicas (CS y LDH, indicadores del potencial aeróbico y anaeróbico, respectivamente) son marcadores bioquímicos que pueden reflejar estos cambios específicos inducidos por la acidificación y el calentamiento del océano, por lo cual, se ha evaluado en la especie *C. punctatum*, la actividad de la maquinaria enzimática respiratoria, del citrato sintasa (CS) y del lactato deshidrogenasa (LDH) en dos tejidos (músculo y cerebro) (Rosa, Ricardo, *et al.*, 2016). En dicho estudio, los tiburones en estadio juvenil sometidos a condiciones de calentamiento (26 y 30°C) y de acidez (pH de 8,0 y 7,5), revelaron un potencial aeróbico muscular menor, es decir, en la actividad de CS, bajo un pH de 7,5 a 26 °C (caída del 47 %) y 30 °C (caída del 49 %). Se observó una tendencia opuesta para el potencial anaeróbico muscular: la actividad de LDH, bajo la acidificación, los niveles de LDH fueron un 150 % más altos en el escenario de temperatura actual (26 °C) y un 83 % en el escenario de calentamiento futuro (30 °C). A nivel del cerebro, la actividad del CS fue más alta en las condiciones de temperatura actual (26 °C) y pH (8,0), y más baja en las condiciones futuras combinadas (30 °C, pH 7,5). De igual forma, se observó una tendencia opuesta para el potencial anaeróbico cerebral, siendo los niveles de LDH en el cerebro los más bajos en las condiciones actuales y los más altos a 30 °C y pH 7,5 (Rosa, Ricardo, *et al.*, 2016).

Por otra parte, la digestión en los tiburones se caracteriza por ser un proceso lento y, en algunas especies los alimentos permanecen en el tracto digestivo durante períodos largos, estos períodos tan prolongados son necesarios para que sus intestinos con válvulas en espiral realicen una digestión y absorción de nutrientes eficiente (Wetherbee *et al.*, 1987; Wetherbee & Gruber, 1990).

Una investigación reveló los efectos combinados del calentamiento (26 y 30°C) y la acidificación del océano (pH= 8,0 y 7,5) en las actividades enzimáticas digestivas del páncreas (tripsina, ayuda a digerir proteínas) e intestinales (fosfatasa alcalina, degradación de lípidos y protección del intestino). Se observó en condiciones de calentamiento (30°) un aumento en los niveles de tripsina en el páncreas, mientras que en condiciones de acidificación hay una disminución en dichos niveles, (es decir, una caída del 42% a 26°C y del 44% a 30°C). El valor más bajo se alcanzó bajo la temperatura actual (26°C) y en el escenario hipercápnico (pH 7,5), la actividad de la fosfatasa alcalina mostró una tendencia similar bajo un escenario de hipercapnia (es decir, una caída del 50% a 26°C y del 49% a 30°C). Este estudio se realizó en individuos juveniles *C. punctatum*, (Rosa, Pimentel, *et al.*, 2016). Lo que sugiere que una vez más la acidificación y el calentamiento parecen actuar de forma antagónica en los niveles enzimáticos digestivos, lo que puede conducir a una alteración en los procesos de procesamiento dietéticos que, en última instancia, llevan a limitaciones energéticas para alimentar los procesos esenciales del organismo y a una disminución del metabolismo y el estado físico general (Viña, 2002).

Estado ácido-base. El aumento de la disolución del CO₂ atmosférico en el agua de mar provoca un aumento neto de la concentración de iones H₃O⁺ y una disminución de los iones CO₃²⁻, lo que lleva a un descenso del pH, un proceso conocido como acidificación de los océanos (Caldeira & Wickett, 2003). Los cambios actuales en la química de los carbonatos de los océanos afectan a una serie de organismos y sus respuestas varían en torno al comportamiento, distribución, fisiología y morfología de los organismos marinos (Fabry *et al.*, 2008). Los efectos fisiológicos documentados incluyen la acidosis respiratoria (por ejemplo, a través de la reducción del pH extracelular) y la alteración de la homeostasis ácido-base (por ejemplo, a través de la acumulación de bicarbonato) (Heuer & Grosell, 2014).

En tiburones se ha estudiado los efectos a nivel fisiológico sobre como el un ambiente ácido cambia el pH en la sangre, por lo cual, muchas investigaciones se han centrado en cómo se da el equilibrio ácido-base de la misma, Dziergwa *et al.*, 2019; Green & Jutfelt, 2014; Bouyoucos *et al.*, 2018; Bouyoucos *et al.*, 2020; Rummer *et al.*, 2020, hicieron estudios con diferentes especies de tiburones. Inicialmente capturaron 80 individuos de *Haploblepharus edwardsii*, los cuales fueron sometidos a condiciones de normocapnia (pH = 8,0) e hipercapnia (pH = 7,3). Además, se dividieron en dos grupos de tratamiento, hipercapnia aguda (32 horas) e hipercapnia crónica (9 semanas). Los experimentos de exposición revelaron que *H. edwardsii* se ajusta bien fisiológicamente a la hipercapnia aguda y ésta puede mantenerse durante la exposición crónica, aunque es probable que sea energéticamente costosa (Dziergwa *et al.*, 2019). Esto se debe a que su hábitat se caracteriza por tener períodos de hipercapnia ambiental aguda, lo que provoca que esta especie en particular tenga mecanismos de compensación en forma de elevación de los niveles de bicarbonato [HCO₃⁻] para devolver los niveles de pH a valores cercanos a los originales y, si no se compensa, es muy probable que afecte al intercambio gaseoso de la hemoglobina y a los tejidos (Fabry *et al.*, 2008). Sin embargo, aunque pueden mantener su equilibrio ácido-base, la exposición prolongada a la hipercapnia tiene efectos químicos perjudiciales que no se pueden compensar, como, la disolución de la superficie de sus dentículos dérmicos y la corrosión dentaria, las cuales, compromete la hidrodinámica y la protección de la piel, y puede traer consecuencias a la hora de buscar y cazar el alimento (Dziergwa *et al.*, 2019).

Organismos de la especie *Scyliorhinus canicula* también fueron expuestos a altas condiciones de CO₂, se capturaron 30 individuos los cuales fueron divididos en dos grupos (control y alto CO₂) durante cuatro semanas, con el objetivo de encontrar alteraciones fisiológicas (niveles de plasma en sangre), y de comportamiento (natación y lateralización), los cuales serán explorados más

adelante. Para esta primera parte se encontró que los niveles plasmáticos de HCO_3^- fueron dramáticamente elevados en los tiburones, mientras que los niveles de Cl^- no se vieron significativamente afectados, lo que sugiere que el HCO_3^- es responsable de la mayor parte del cambio de comportamiento (Green & Jutfelt, 2014). También, se trató de identificar si la acidificación causaba algún daño sobre los dentículos dérmicos, se encontró que los dentículos carecían de diferencias significativas en longitud y anchura entre los animales de control y los expuestos al CO_2 (Green & Jutfelt, 2014). Investigaciones similares se han realizado en otro grupo de la Familia Carcharhinidae (*Carcharhinus melanopterus* y *Negaprion acutidens*), ambos fueron sometidos a altas concentraciones de CO_2 y se cuantificaron las métricas ácido-base a partir de muestras de sangre extraídas tras la exposición de los tiburones a las condiciones de tratamiento, como resultado no se detectaron efectos del tratamiento sobre el pH de la sangre (Bouyoucos *et al.*, 2018; Bouyoucos *et al.*, 2020; Rummer *et al.*, 2020). Sin embargo, si se detectó un efecto de la pCO_2 sobre la concentración de lactato en sangre total y un efecto significativo de la temperatura sobre el hematocrito (la relación entre el volumen de eritrocitos y el volumen de sangre total) (Bouyoucos *et al.*, 2018).

Neurotransmisión. La acidificación del océano trae efectos significativos en la localización de presas por el olfato (Dixson *et al.*, 2015), la caza (Pistevos *et al.*, 2015) y la capacidad de nadar (Green & Jutfelt, 2014) en varias especies de tiburones. La mayoría de estos efectos son relacionados con la interferencia del CO_2 en los procesos neurológicos (Nilsson *et al.*, 2012). Aquí se resalta cómo las altas concentraciones de CO_2 alteran los procesos de neurotransmisión a través de la acetilcolinesterasa (AChE), una enzima que cataliza la hidrólisis de la acetilcolina, el neurotransmisor de la sinapsis neuromuscular, de la memoria y de muchas otras sinapsis interneuronales. Se realizaron dos investigaciones para medir la actividad de AChE, mientras que

en un experimento se extrajeron muestras de cerebro de la especie *C. punctatum* (Rosa, Ricardo, *et al.*, 2016), en el otro se dividió el cerebro de *C. plagiosum* en siete áreas: telencéfalo, cerebelo, lóbulos ópticos, bulbos olfatorios, diencéfalo, tronco cerebral y médula espinal (Pegado *et al.*, 2018). Los individuos fueron sometidos a altas condiciones de temperatura y a un pH ácido (30°C y 7,5, 25°C y 7,7, respectivamente). Como resultados se encontró que para *C. punctatum*, la actividad de AchE en el cerebro alcanzó el valor más alto en condiciones de calentamiento y acidificación, y el más bajo en condiciones de control, lo que podría ser una respuesta para reducir el exceso de neurotransmisores en las hendiduras sinápticas y reducir las respuestas neuronales (Rosa, Ricardo, *et al.*, 2016). A diferencia de este, el experimento realizado en *C. plagiosum* mostró que la actividad de la AChE sólo disminuye significativamente en dos macroáreas cerebrales, el telencéfalo y los lóbulos ópticos, bajo niveles elevados de CO₂, la disminución de AChE en el telencéfalo, cuya actividad se ha relacionado con la motivación podría explicar su comportamiento en la natación (Pegado *et al.*, 2018). Además, la AChE es la principal responsable de regular la concentración del neurotransmisor acetilcolina en las sinapsis y su actividad también se ha relacionado con la potenciación de la liberación de dopamina, un componente clave de la motivación y la recompensa (Soreq & Seidman, 2001).

Los cambios en el comportamiento de los tiburones han sido asociados a una disfunción del receptor del neurotransmisor GABA-A en el cerebro (Nilsson *et al.*, 2012). El receptor GABA-A está presente en todos los vertebrados, es el principal receptor de neurotransmisores inhibitorios en el cerebro y tiene una alta conductividad para el Cl⁻ y en menor medida para el HCO₃⁻, en condiciones normales los gradientes de iones sobre la membrana neuronal son tales que una apertura del receptor GABA-A provoca una entrada de Cl⁻, lo que lleva a la hiperpolarización e inhibición de la neurona, pero cuando se invierten estos gradientes debido a una acumulación de

Cl⁻ o HCO₃⁻ intracelularmente, el resultado será la activación del receptor GABA-A que conduce a la despolarización y excitación de la neurona (Lambert & Grover, 1995; Kim *et al.*, 2009). Los tiburones al estar sometidos a altos niveles de CO₂ en el agua, podrían presentar una menor inhibición de las regiones motoras del sistema nervioso central, ya que los niveles plasmáticos de HCO₃ se elevan drásticamente, mientras que los niveles de Cl₂ no se ven significativamente afectados, lo que causa un deterioro sensorial y conductual (Green & Jutfelt, 2014).

Cambio climático y el comportamiento de los tiburones.

Búsqueda y depredación de presas. Se considera que los peces elasmobranquios poseen una sensibilidad olfativa superior a la de los peces óseos (Schluessel *et al.*, 2008), esto se debe a que sus estructuras olfativas son particularmente grandes, incluyendo la superficie de los epitelios olfatorios y el volumen del bulbo olfatorio (Lisney *et al.*, 2007). El olfato desempeña un papel importante en la búsqueda de alimento, el apareamiento, la detección de depredadores, la búsqueda de hábitat y la navegación (Wheeler *et al.*, 2021). Dado que el olfato es un mecanismo esencial, cualquier alteración de este mecanismo debido al aumento del CO₂ podría dejarlos vulnerables a la desnutrición y la depredación y, en última instancia, a una reducción del crecimiento y la supervivencia (Pistevos *et al.*, 2015).

Múltiples investigaciones se han realizado con el objetivo de verificar que tanto afecta el cambio climático a la capacidad que tienen los tiburones para recibir señales químicas por medio del olfato, se hicieron experimentos en *Mustelus canis*, un pequeño tiburón bentónico, se comparó la capacidad de rastreo por olores y el comportamiento alimenticio durante cinco días. Para realizar las pruebas, los tanques de agua donde se encontraban los tiburones fueron sometidos a un tratamiento de control de CO₂ (pH 8,08), CO₂ moderado (pH 7,84) y CO₂ alto (pH 7,71); los

tiburones podían elegir libremente entre dos lados del canal: un lado contenía una corriente de agua con olor a comida, y el otro lado contenía una corriente de agua solamente. Se encontró que los tiburones sometidos a altas condiciones de acidez evitan los canales con olor a comida, en cambio pasaron más tiempo en el lado que solo contenía agua de mar. Además, tanto el grupo de control como el grupo moderado pasaron más del 75% de su tiempo en el lado no preferido del canal cuando el olor se presentó a este lado, mientras que el grupo de nivel alto pasó más tiempo en su lado no preferido cuando se cambió la pluma de olor a su lado preferido de natación. En cuanto a los niveles de ataques, se reveló que los tiburones con el tratamiento de CO₂ elevado muestran más comportamientos de ataque cuando el olor estaba en su lado no preferido, en comparación con los tiburones del tratamiento de control y CO₂ moderado, que tendían a mostrar más ataques de alimentación cuando el olor estaba en su lado preferido. (Dixson *et al.*, 2015).

En otras especies, como *H. portusjacksoni*, se ha documentado que los tiburones sometidos a un tratamiento de CO₂ elevado y de CO₂ + temperatura elevados tienen un 50% de fallo en la localización con éxito de sus presas, mientras que en el tratamiento de CO₂ y temperatura no elevados hubo un 27% de fallos, lo cual se reflejó en su crecimiento, ya que los tiburones criados triplicaron sus tasas de consumo de alimentos bajo temperaturas elevadas en comparación con los tratamientos de control, independientemente de que el CO₂ fuera normal o elevado, los tiburones criados bajo CO₂ elevado tardaban casi 4 veces más que los del grupo control en localizar a sus presas. Sin embargo, en combinación con una temperatura elevada, el tiempo que tardó en localizar a la presa se redujo en un tercio, lo que seguía siendo significativamente mayor que el de los grupos de tratamiento de control y de temperatura elevada únicamente (Pistevos *et al.*, 2015), lo que sugiere que hay un efecto interactivo positivo entre la acidificación y el calentamiento del océano.

Otra investigación en esta misma especie, arrojó que en ausencia de CO₂ elevado, la temperatura elevada aumentó significativamente el tiempo (55%) en que los tiburones pasaron cerca de las señales químicas de las presas, pero esta atracción se neutralizó cuando se combinó con el CO₂ elevado (29%), lo que condujo a una baja receptividad a las señales de las presas similar a la observada en los tratamientos de CO₂ elevado solo (42%) y de control (29%) (Pistevos *et al.*, 2017).

Se han realizado observaciones *in situ* de cómo los cambios de temperatura del hábitat afectan las preferencias térmicas de los tiburones. Desde la ola de calor marina en 2014-2016, se ha documentado un cambio de hábitat por parte *Carcharodon carcharias*, debido a sus preferencias térmicas en el Pacífico nororiental, esto trae como consecuencias una expansión en el hábitat hacia el norte lo que puede alterar la relación depredador-presa establecida a lo largo de los demás entornos marinos (Tanaka *et al.*, 2021). Sin embargo, una investigación (realizada en la Isla de focas en False Bay, Sudáfrica), reveló que los cambios en los patrones de depredación de focas, en términos de intentos de depredación exitosa y no exitosa, por las poblaciones de *C. carcharias*, se debe más a otros factores ambientales y no por el cambio de la temperatura del agua (Skubel *et al.*, 2018).

Comportamiento de lateralización. El comportamiento de lateralización, es la tendencia a favorecer el lado izquierdo o el derecho en un contexto determinado, es el resultado de una asimetría funcional entre los dos hemisferios del cerebro (Siniscalchi, 2014). Los peces teleósteos generalmente prefieren utilizar el ojo izquierdo y el hemisferio derecho para procesar estímulos relevantes, como los depredadores o las parejas, y respuestas emocionales, como el miedo y la agresión, mientras que el ojo derecho y el hemisferio izquierdo suelen estar vinculados a la categorización de estímulos y la manipulación de objetos (Bisazza & Brown, 2011). Sin embargo, esto varía entre especies, poblaciones o individuos. En algunos tiburones bentónicos se ha

observado un sesgo individual de lateralidad en la natación rotacional y la preferencia de giro en el laberinto T, es decir que presentan una tendencia para girar hacia la derecha o izquierda (Byrnes *et al.*, 2016). De igual manera, se ha documentado los efectos que ejerce los altos niveles de CO₂ y de temperatura en el comportamiento de lateralización de los tiburones, mientras que para *S. canicula* y *H. portusjacksoni* la lateralización fue mayor entre los grupos de tratamiento de CO₂ y de control, expresando un menor número de eventos de natación por hora (Green & Jutfelt, 2014), y mostraron un sesgo significativo hacia la derecha cuando fueron sometidos a altas temperaturas (Vila Pouca *et al.*, 2018). Para *C. melanopterus*, no se detectaron efectos del tratamiento de CO₂ y temperatura elevada sobre la lateralización absoluta y la actividad voluntaria. (Bouyoucos, Watson, et al., 2020).

Comportamiento durante la natación. Se ha identificado que el comportamiento en la natación de los tiburones está influenciado por los costos energéticos que traen los efectos tanto de la acidificación como del calentamiento del océano (Bouyoucos *et al.*, 2018). Sin embargo, en los pocos estudios que tienen como parámetros ambos efectos, no se ha encontrado una interacción significativa entre el aumento de las temperaturas y del CO₂ (Pistevos *et al.*, 2017). En *H. portusjacksoni*, la temperatura elevada (19.5°C) provocó un aumento de la actividad de natación durante la búsqueda de alimento, pero el CO₂ elevado (1000 µatm) no tuvo ningún efecto en esta especie, ni en *M. canis* (1067 µatm) mostrando comportamientos de natación normales, caracterizados por movimientos lentos y constantes (Dixson *et al.*, 2015; Pistevos *et al.*, 2017), mientras que en otras especies como *S. canicula* y *C. plagiosum*, se evidencia que a altos niveles de CO₂ (900µatm), los tiburones presentan un comportamiento de natación continuo, que en condiciones normales se caracteriza por ser de muchos arranques y paradas (Green & Jutfelt, 2014). Además, mostraron un porcentaje dedicado a nadar significativamente menor, bajo estas

condiciones, pero la velocidad máxima y el número de impulsos para aumentar la velocidad del nado, no fueron significativamente diferentes entre los tratamientos (Pegado *et al.*, 2018). También se reporta que para individuos juveniles de la especie *C. plumbeus*, sometidos a altas temperaturas (32°C) y bajo concentraciones de oxígeno normales (normoxia), presentan períodos de tiempo en que los tiburones dejan de nadar ininterrumpidamente, desde unos pocos segundos hasta más de una hora; y cuando estos fueron sometidos a condiciones de hipoxia (poca concentración de oxígeno), muestran un comportamiento en el que nadan a lo largo del borde del tanque con su parte ventral hacia al lado y además, durante dos de los ensayos a 24°C, tres a 28°C y cuatro a 32°C, se observaron períodos tiempo en los que los tiburones dejaban de nadar completamente o dejaban de nadar intermitentemente (Crear *et al.*, 2019).

Investigaciones *in situ* han revelado que el tiburón tigre (*Galeocerdo cuvier*), presenta una mayor actividad en la natación a 22°C y su rendimiento disminuye a temperaturas superiores a 26°C (Payne *et al.*, 2018). Sin embargo, los impactos negativos en las capacidades físicas al habitar temperaturas fuera de su rango óptimo pueden ser compensados por otros factores. Por ejemplo, los tiburones tigre que residen anualmente en la isla de Raine, en el norte de Australia, durante el verano se encuentran con temperaturas casi de 30 °C, pero se ven recompensados por tener acceso a la colonia de tortugas verdes *Chelonia mydas* de mayor densidad del mundo durante este período y pueden gastar una mínima energía de forrajeo allí mediante la búsqueda de comida (Hammerschlag *et al.*, 2016). La temperatura elevada hace que los tiburones aumenten su actividad natatoria, aumentando la búsqueda activa de alimento para compensar el aumento de las necesidades energéticas (Nilsson *et al.*, 2009). Mientras que a altos niveles de CO₂, los tiburones podrían alterar su comportamiento para buscar una mejor calidad de agua (Green & Jutfelt, 2014).

Cambios en los patrones de distribución y desplazamientos. Una de las respuestas de los tiburones al cambio climático es el desplazamiento de lugares cálidos y ácidos a lugares más fríos y menos ácidos, para así poder mantener los mecanismos reguladores de la homeostasis (Pörtner & Peck, 2010). Los cambios en los hábitats adecuados a lo largo del fondo y a lo largo de la columna de agua tendrán un impacto sobre los comportamientos de los tiburones, especies como *S. canicula* y *H. edwardsii*, son comunes en zonas con fuertes afloramientos costeros y grandes fluctuaciones en las condiciones del agua de mar, incluyendo la temperatura y el pH, y por lo tanto es probable que se adapten a los cambios (Green & Jutfelt, 2014; Dziergwa *et al.*, 2019). En cambio, otras especies de tiburones podrían verse obligadas a permanecer en un hábitat no preferido, ascender en la columna de agua o desplazarse a nuevos hábitats. Un estudio reveló la preferencia térmica de los tiburones blancos (*C. carcharias*), de la Isla de focas en False Bay, Sudáfrica, este se basó en el número de avistamientos por día desde 1999 hasta 2013, donde el mayor número de registros (180) se relacionan con temperaturas de 14 y 15°C (Skubel *et al.*, 2018).

Sin embargo, desde el año 2014 hasta el 2019, se han reportado apariciones de otra población de tiburones blancos juveniles en la bahía de Monterey, california; este hábitat ha sido considerado históricamente como más allá del límite norte del área de distribución de los tiburones blancos (Tanaka *et al.*, 2021), pero en la actualidad se ha incrementado los avistamientos de este grupo, debido a que los ecosistemas del noreste del pacífico experimentaron condiciones extremas durante la última década, destacando condiciones anormalmente cálidas de 2013 a 2016, con una temperatura media superficial de 18°C, esta masa cálida de agua superficial se desplazó hacia el sur de california en el otoño de 2014 y perduró hasta los eventos de El Niño de 2015-2016 y 2018-2019 (Gentemann *et al.*, 2017). La creciente presencia de este grupo en esta región puede representar un importante cambio geográfico que conlleva importantes consecuencias para los

ecosistemas. Otras investigaciones, mostraron que especies como *Galeocerdo cuvier*, prefieren las temperaturas en aguas costeras cercanas a 22°C, independiente de la latitud, ya que son más activos a esta temperatura, siendo más probable encontrarlos en zonas costeras en invierno en los trópicos, pero en verano hacia latitudes templadas, lo que indica que la temperatura es el principal determinante de la presencia costera de la especie (Payne *et al.*, 2018). De igual manera, para la especie *C. plumbeus* se utilizaron datos de encuestas independientes de pesquerías para desarrollar un modelo de hábitat para predecir las distribuciones contemporáneas y futuras de los tiburones juveniles en la Bahía de Chesapeake bajo regímenes ambientales cambiantes, se encontró que los tiburones juveniles parecen ser sensibles a los aumentos de temperatura, con una preferencia térmica de 22 a 26°C, la cual coincide con las temperaturas más frecuentes de la Bahía; sin embargo, a medida que las temperaturas proyectadas se calientan, las temperaturas más frecuentes se desplazan rápidamente fuera del rango de preferencia de temperatura de los tiburones juveniles, en particular para los años medios y secos, lo que contribuye a una disminución de al menos el 30% del hábitat adecuado con un aumento de 5°C (Crear *et al.*, 2020). También se han hecho ensayos en especies cautivas, sometidas bajos niveles de pH (7,7), *H. ocellatum* mostró un comportamiento de búsqueda de refugio completamente normal cuando fue sometido a un tratamiento de CO₂ elevado (915 µatm); no se vio afectado el tiempo para volver a entrar al refugio ni la actividad antes de llegar a uno nuevo (Heinrich *et al.*, 2016). Aunque pocos son los estudios que involucran los cambios de pH en los procesos de distribución y desplazamiento, se puede evidenciar que la temperatura cumple un papel determinante en estos procesos y estos cambios pueden alterar las dinámicas en los ecosistemas.

Consideraciones finales

En esta revisión se demuestra la presión que ejerce el cambio climático en los tiburones, tanto a nivel fisiológico como comportamental, aunque estos efectos dependen del carácter fisiológico y comportamental que se esté evaluando, ya que en algunos casos se logra evidenciar que no hay efectos directos en la fisiología, pero si en el comportamiento. Incluso, se presentan individuos que siendo sometidos a altas temperaturas y concentraciones de CO₂ alcanzan a soportarlas y siguen con sus actividades vitales.

Si bien, muchas investigaciones evalúan los efectos que tiene la acidificación o los efectos que tiene el calentamiento, se ha encontrado que cuando se evalúan ambas condiciones al mismo tiempo, hay un efecto interactivo significativamente diferente a cuando se evalúan por separado (Rosa *et al.*, 2014; Pistevos *et al.*, 2015; Rosa, Ricardo, *et al.*, 2016; Pistevos *et al.*, 2017). Adicional a esto, los estudios futuros deberían elegir especies con diferentes estilos de vida, de diferentes zonas climáticas, hábitats y diferentes preferencias de nicho, y deberían ser evaluadas a lo largo de distintas fases de la ontogenia (Rosa *et al.*, 2017).

A partir de los artículos revisados se pudo identificar que la mayoría de las investigaciones están enfocadas a miembros del orden Carcharhiniformes, pero son pocas las investigaciones realizadas en tiburones pertenecientes a los demás ordenes (Orectolobiformes, Lamniformes y Heterodontiformes). Además, son pocas las especies que han sido estudiadas, limitándose a especies marino-costeras y bentónicas; y muchos de estos experimentos fueron replicados en las mismas especies (Bouyoucos, Morrison, *et al.*, 2020; Rummer *et al.*, 2020), por lo cual, hace falta investigar más sobre otras especies, como los tiburones de gran tamaño, aunque esto conlleva a un reto, debido al riesgo y a las limitaciones metodológicas para estudiar su fisiología, pero cabe destacar que si se conoce un poco más en sus efectos comportamentales, migratorios y distribuciones frente a escenarios de cambio climático. Lo anterior es importante, ya que muchas

especies de tiburones ya están catalogadas como casi amenazadas en la Lista Roja de la UICN e incluso los efectos observados tienen el potencial de reducir el rendimiento individual con consecuencias sobre la dinámica de la población. Por último, la eliminación de los principales depredadores, como los tiburones, puede agravar el estrés en la red alimentaria con efectos en cascada, perturbando el equilibrio de las poblaciones de presas lo que trae consecuencias a niveles ecosistémicos y en los recursos pesqueros.

CONFLICTO DE INTERESES

Los autores declaran no tener conflictos de intereses.

ANEXOS

Tabla 1. Diferentes efectos del calentamiento y la acidificación del océano en el número de respiraciones por minuto y las tasas metabólicas en reposo (SMR) y máximas (MMR) de los tiburones.

Especie	Temperatura °C			pH			Respiraciones por min			Tasa metabólica					
										SMR			MMR		
<i>Hemiscyllium ocellatum</i>	27	29	31	8,1			S	S	B	S	A	S	N _s	A	B
<i>Chiloscyllium punctatum</i>	26	30	30	8	7,5	8	A ⁺	N _s	B	N _s	A	A ⁺	N/A		
<i>Chiloscyllium plagiosum</i>	26			8	7,73		N _s	N _s		N/A			N/A		
<i>Carcharhinus melanopterus</i>	28,7			8.03	7,83		N	N		N	N		N	N	
<i>Carcharhinus plumbeus</i>	24	28	32	N/A			N _s	A	A ⁺	N _s	A	A ⁺	N _s	A	A ⁺

S = similar, B = Bajo, A= Alto, N_s = No significativo, N= No hay efecto, N/A = sin datos y ⁺ = un mayor efecto en el tratamiento.

Tabla 2. niveles de actividad de las enzimas antioxidantes en los grupos de control y en los grupos sometidos a altos niveles de CO₂.

Grupo control				Alto CO ₂			
<i>Scyliorhinus canicula</i> (915 µatm)							
Enzimas antioxidantes	Hígado	Músculo	Branquias	Enzimas antioxidantes	Hígado	Músculo	Branquias
SOD	Alta	Baja	Alta	SOD	Normales	Normales	Normales
CAT	Alta	Baja	Medio	CAT	Normales	Aumenta	Normales
GPx	Alta	Baja	Medio	GPx	Normales	Normales	Normales
<i>Chiloscyllium plagiosum</i> (900 µatm)							
	Hígado	Músculo	Branquias		Hígado	Músculo	Branquias
SOD	Alta	Baja	Alta	SOD	Disminuye	Aumenta	Normales
CAT	Alta	Alta	Baja	CAT	Disminuye	Normales	Normales
GPx	Alta	Baja	Alta	GPx	Disminuye	Aumenta	Disminuye

Tabla 3. Niveles de actividad enzimática en los mecanismos de reparación y eliminación de proteínas.

	Grupo control			Alto CO ₂ (900- 915 µatm)		
	<i>Scyliorhinus canicula</i>					
Enzimas	Hígado	Músculo	Branquias	Hígado	Músculo	Branquias
HSP	Medio	Alta	Baja	Medio	Alta	Baja
UB	Medio	Alta	Baja	Medio	Alta	Baja
	<i>Chiloscyllium plagiosum</i>					
	Hígado	Músculo	Branquias	Hígado	Músculo	Branquias
HSP	Baja	Medio	Alta	Normales	Normales	Disminuye
UB	Medio	Alto	Baja	Disminuye	Normales	Aumenta

Tabla 4. Niveles de actividad de las enzimas involucradas en los mecanismos de reparación inducidos por el daño oxidativo.

	Grupo control			Alto CO ₂ (900- 915 µatm)		
<i>Scyliorhinus canicula</i>						
Enzimas	Hígado	Músculo	Branquias	Hígado	Músculo	Branquias
MDA	Bajo	Baja	Alta	Normales	Normales	Normales
8-OHdG	Bajo	Alta	Medio	Normales	Normales	Normales
<i>Chiloscyllium plagiosum</i>						
	Hígado	Músculo	Branquias	Hígado	Músculo	Branquias
LPO	Bajo	Medio	Medio	Normales	Normales	Normales
8-OHdG	Bajo	Alto	Alto	Aumenta	Normales	Normales

Tabla 5. Niveles de la actividad enzimática involucradas en los mecanismos de reparación inducidos por el estrés oxidativo y el daño peroxidativo.

<i>Chiloscyllium punctatum</i>								
	Músculo				Cerebro			
Enzimas	26°C y pH 8,0	26°C y pH 7,5	30°C y pH 8,0	30°C y pH 7,0	26°C y pH 8,0	26°C y pH 7,5	30°C y pH 8,0	30°C y pH 7,0
SOD	Sin cambios significativos				Bajo	Alto	Alto	Más Alto
CAT	Sin cambios significativos				Más bajo	Bajo	Alto	Más Alto
GST	Alto	Más alto	Más bajo	Bajo	Bajo	Bajo	Alto	Alto
MDA	Bajo	Alto	Alto	Más alto	Más bajo	Bajo	Alto	Más Alto

REFERENCIAS

Bartosz, G. (s. f.). *TOTAL ANTIOXIDANT CAPACITY*. 74.

Bascompte, J., Melian, C. J., & Sala, E. (2005). Interaction strength combinations and the overfishing of a marine food web. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(15), 5443-5447. <https://doi.org/10.1073/pnas.0501562102>

Bindoff, N. L., Cheung, W. W. L., Kairo, J. G., Arístegui, J., Guinder, V. A., Hallberg, R., Hilmi, N., Jiao, N., O'Donoghue, S., Suga, T., Acar, S., Alava, J. J., Allison, E., Arbic, B., Bambridge, T., Boyd, P. W., Bruggeman, J., Butenschön, M., Chávez, F. P., ... Whalen, C. (s. f.). Changing Ocean, Marine Ecosystems, and Dependent Communities. *Marine Ecosystems*, 142.

- Birben, E., Sahiner, U. M., Sackesen, C., Erzurum, S., & Kalayci, O. (2012). Oxidative Stress and Antioxidant Defense. *World Allergy Organization Journal*, 5(1), 9-19.
<https://doi.org/10.1097/WOX.0b013e3182439613>
- Bisazza, A., & Brown, C. (2011). Lateralization of Cognitive Functions in Fish. En C. Brown, K. Laland, & J. Krause (Eds.), *Fish Cognition and Behavior* (pp. 298-324). Wiley-Blackwell.
<https://doi.org/10.1002/9781444342536.ch14>
- Bouyoucos, I. A., Morrison, P. R., Weideli, O. C., Jacquesson, E., Planes, S., Simpfendorfer, C. A., Brauner, C. J., & Rummer, J. L. (2020). Thermal tolerance and hypoxia tolerance are associated in blacktip reef shark (*Carcharhinus melanopterus*) neonates. *Journal of Experimental Biology*, 223(14), jeb221937. <https://doi.org/10.1242/jeb.221937>
- Bouyoucos, I. A., Watson, S.-A., Planes, S., Simpfendorfer, C. A., Schwieterman, G. D., Whitney, N. M., & Rummer, J. L. (2020). The power struggle: Assessing interacting global change stressors via experimental studies on sharks. *Scientific Reports*, 10(1), 19887.
<https://doi.org/10.1038/s41598-020-76966-7>
- Bouyoucos, I. A., Weideli, O. C., Planes, S., Simpfendorfer, C. A., & Rummer, J. L. (2018). Dead tired: Evaluating the physiological status and survival of neonatal reef sharks under stress. *Conservation Physiology*, 6(1). <https://doi.org/10.1093/conphys/coy053>
- Briffa, M., de la Haye, K., & Munday, P. L. (2012). High CO2 and marine animal behaviour: Potential mechanisms and ecological consequences. *Marine Pollution Bulletin*, 64(8), 1519-1528. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2012.05.032>
- Brown, J. H. (1984). On the Relationship between Abundance and Distribution of Species. *The American Naturalist*, 124(2), 255-279. <https://doi.org/10.1086/284267>

- Byrnes, E. E., Vila Pouca, C., & Brown, C. (2016). Laterality strength is linked to stress reactivity in Port Jackson sharks (*Heterodontus portusjacksoni*). *Behavioural Brain Research*, 305, 239-246. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2016.02.033>
- Caldeira, K., & Wickett, M. E. (2003). Anthropogenic carbon and ocean pH. *Nature*, 425(6956), 365-365. <https://doi.org/10.1038/425365a>
- Cheng, L., Abraham, J., Zhu, J., Trenberth, K. E., Fasullo, J., Boyer, T., Locarnini, R., Zhang, B., Yu, F., Wan, L., Chen, X., Song, X., Liu, Y., & Mann, M. E. (2020). Record-Setting Ocean Warmth Continued in 2019. *Advances in Atmospheric Sciences*, 37(2), 137-142. <https://doi.org/10.1007/s00376-020-9283-7>
- Chin, A., Kyne, P. M., Walker, T. I., & McAULEY, R. B. (2010). An integrated risk assessment for climate change: Analysing the vulnerability of sharks and rays on Australia's Great Barrier Reef: INTEGRATED RISK ASSESSMENT FOR CLIMATE CHANGE. *Global Change Biology*, 16(7), 1936-1953. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.02128.x>
- Cifuentes, R., González, J., Montoya, G., Jara, A., Ortíz, N., Piedra, P., & Habit, E. (2012). Relación longitud-peso y factor de condición de los peces nativos del río San Pedro (cuenca del río Valdivia, Chile). *Gayana (Concepción)*, 76, 86-100. <https://doi.org/10.4067/S0717-65382012000100009>
- Clarke, A., Murphy, E. J., Meredith, M. P., King, J. C., Peck, L. S., Barnes, D. K. A., & Smith, R. C. (2007). Climate change and the marine ecosystem of the western Antarctic Peninsula. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362(1477), 149-166. <https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1958>
- Collins, M., Knutti, R., Arblaster, J., Dufresne, J.-L., Fichet, T., Gao, X., Jr, W. J. G., Johns, T., Krinner, G., Shongwe, M., Weaver, A. J., Wehner, M., Allen, M. R., Andrews, T., Beyerle,

- U., Bitz, C. M., Bony, S., Booth, B. B. B., Brooks, H. E., ... Tett, S. (s. f.). *Long-term Climate Change: Projections, Commitments and Irreversibility*. 108.
- Crawshaw, L. I., & Podrabsky, J. E. (2011). BEHAVIORAL RESPONSES TO THE ENVIRONMENT | Temperature Preference: Behavioral Responses to Temperature in Fishes. En *Encyclopedia of Fish Physiology* (pp. 758-764). Elsevier.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-374553-8.00256-2>
- Crear, D., Latour, R., Friedrichs, M., St-Laurent, P., & Weng, K. (2020). Sensitivity of a shark nursery habitat to a changing climate. *Marine Ecology Progress Series*, 652, 123-136.
<https://doi.org/10.3354/meps13483>
- Crear, D. P., Brill, R. W., Bushnell, P. G., Latour, R. J., Schwieterman, G. D., Steffen, R. M., & Weng, K. C. (2019). The impacts of warming and hypoxia on the performance of an obligate ram ventilator. *Conservation Physiology*, 7(1), coz026.
<https://doi.org/10.1093/conphys/coz026>
- Dahlke, F. T., Wohlrab, S., Butzin, M., & Pörtner, H.-O. (2020). Thermal bottlenecks in the life cycle define climate vulnerability of fish. *Science*, 369(6499), 65-70.
<https://doi.org/10.1126/science.aaz3658>
- Dixon, D. L., Jennings, A. R., Atema, J., & Munday, P. L. (2015). Odor tracking in sharks is reduced under future ocean acidification conditions. *Global Change Biology*, 21(4), 1454-1462. <https://doi.org/10.1111/gcb.12678>
- Dixon, D. L., Munday, P. L., & Jones, G. P. (2010). Ocean acidification disrupts the innate ability of fish to detect predator olfactory cues. *Ecology Letters*, 13(1), 68-75.
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01400.x>
- Dulvy, N. K., Fowler, S. L., Musick, J. A., Cavanagh, R. D., Kyne, P. M., Harrison, L. R., Carlson, J. K., Davidson, L. N., Fordham, S. V., Francis, M. P., Pollock, C. M., Simpfendorfer, C. A.,

- Burgess, G. H., Carpenter, K. E., Compagno, L. J., Ebert, D. A., Gibson, C., Heupel, M. R., Livingstone, S. R., ... White, W. T. (2014). Extinction risk and conservation of the world's sharks and rays. *ELife*, 3, e00590. <https://doi.org/10.7554/eLife.00590>
- Dziergwa, J., Singh, S., Bridges, C. R., Kerwath, S. E., Enax, J., & Auerswald, L. (2019). Acid-base adjustments and first evidence of denticle corrosion caused by ocean acidification conditions in a demersal shark species. *Scientific Reports*, 9(1), 18668. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-54795-7>
- Fabry, V. J., Seibel, B. A., Feely, R. A., & Orr, J. C. (2008). Impacts of ocean acidification on marine fauna and ecosystem processes. *ICES Journal of Marine Science*, 65(3), 414-432. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsn048>
- Field, C. B., Barros, V. R., & Intergovernmental Panel on Climate Change (Eds.). (2014). *Climate change 2014: Impacts, adaptation, and vulnerability: Working Group II contribution to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press.
- Field, I. C., Meekan, M. G., Buckworth, R. C., & Bradshaw, C. J. A. (2009). Chapter 4 Susceptibility of Sharks, Rays and Chimaeras to Global Extinction. En *Advances in Marine Biology* (Vol. 56, pp. 275-363). Elsevier. [https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(09\)56004-X](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(09)56004-X)
- Fuentes, M. M. P. B., Chambers, L., Chin, A., Dann, P., Dobbs, K., Marsh, H., Poloczanska, E. S., Maison, K., Turner, M., & Pressey, R. L. (2016). Adaptive management of marine mega-fauna in a changing climate. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*, 21(2), 209-224. <https://doi.org/10.1007/s11027-014-9590-3>
- Gentemann, C. L., Fewings, M. R., & García-Reyes, M. (2017). Satellite sea surface temperatures along the West Coast of the United States during the 2014–2016 northeast Pacific marine

- heat wave. *Geophysical Research Letters*, *44*(1), 312-319.
<https://doi.org/10.1002/2016GL071039>
- Gille, S. T. (2002). Warming of the Southern Ocean Since the 1950s. *Science*, *295*(5558), 1275-1277. <https://doi.org/10.1126/science.1065863>
- Green, L., & Jutfelt, F. (2014). Elevated carbon dioxide alters the plasma composition and behaviour of a shark. *Biology Letters*, *10*(9), 20140538.
<https://doi.org/10.1098/rsbl.2014.0538>
- Grubbs, R. D., Carlson, J. K., Romine, J. G., Curtis, T. H., McElroy, W. D., McCandless, C. T., Cotton, C. F., & Musick, J. A. (2016). Critical assessment and ramifications of a purported marine trophic cascade. *Scientific Reports*, *6*(1), 20970. <https://doi.org/10.1038/srep20970>
- Gruber, N., Clement, D., Carter, B. R., Feely, R. A., van Heuven, S., Hoppema, M., Ishii, M., Key, R. M., Kozyr, A., Lauvset, S. K., Lo Monaco, C., Mathis, J. T., Murata, A., Olsen, A., Perez, F. F., Sabine, C. L., Tanhua, T., & Wanninkhof, R. (2019). The oceanic sink for anthropogenic CO₂ from 1994 to 2007. *Science*, *363*(6432), 1193-1199.
<https://doi.org/10.1126/science.aau5153>
- Hammerschlag, N., Bell, I., Fitzpatrick, R., Gallagher, A. J., Hawkes, L. A., Meekan, M. G., Stevens, J. D., Thums, M., Witt, M. J., & Barnett, A. (2016). Behavioral evidence suggests facultative scavenging by a marine apex predator during a food pulse. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *70*(10), 1777-1788. <https://doi.org/10.1007/s00265-016-2183-2>
- Hanna, J., Meides, A., Zhang, D. P., & Finley, D. (2007). A Ubiquitin Stress Response Induces Altered Proteasome Composition. *Cell*, *129*(4), 747-759.
<https://doi.org/10.1016/j.cell.2007.03.042>
- Hannan, K. D., & Rummer, J. L. (2018). Aquatic acidification: A mechanism underpinning maintained oxygen transport and performance in fish experiencing elevated carbon dioxide

conditions. *Journal of Experimental Biology*, 221(5), jeb154559.

<https://doi.org/10.1242/jeb.154559>

- Heinrich, D. D. U., Watson, S.-A., Rummer, J. L., Brandl, S. J., Simpfendorfer, C. A., Heupel, M. R., & Munday, P. L. (2016). Foraging behaviour of the epaulette shark *Hemiscyllium ocellatum* is not affected by elevated CO₂. *ICES Journal of Marine Science*, 73(3), 633-640. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsv085>
- Heuer, R. M., & Grosell, M. (2014). Physiological impacts of elevated carbon dioxide and ocean acidification on fish. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 307(9), R1061-R1084. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.00064.2014>
- Ighodaro, O. M., & Akinloye, O. A. (2018). First line defence antioxidants-superoxide dismutase (SOD), catalase (CAT) and glutathione peroxidase (GPX): Their fundamental role in the entire antioxidant defence grid. *Alexandria Journal of Medicine*, 54(4), 287-293. <https://doi.org/10.1016/j.ajme.2017.09.001>
- Kim, D.-Y., Fenoglio, K. A., Kerrigan, J. F., & Rho, J. M. (2009). Bicarbonate contributes to GABAA receptor-mediated neuronal excitation in surgically resected human hypothalamic hamartomas. *Epilepsy Research*, 83(1), 89-93. <https://doi.org/10.1016/j.eplepsyres.2008.09.008>
- Lambert, N., & Grover, L. (1995). The Mechanism of Biphasic GABA Responses. *Science, New Series*, 269(5226), 928-929.
- Lesser, M. P. (2011). Oxidative Stress in Tropical Marine Ecosystems. En D. Abele, J. P. Vázquez-Medina, & T. Zenteno-Savín (Eds.), *Oxidative Stress in Aquatic Ecosystems* (pp. 7-19). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1002/9781444345988.ch1>
- Levitus, S., Antonov, J. I., Boyer, T. P., Baranova, O. K., Garcia, H. E., Locarnini, R. A., Mishonov, A. V., Reagan, J. R., Seidov, D., Yarosh, E. S., & Zweng, M. M. (2012). World ocean heat

content and thermoclinic sea level change (0-2000 m), 1955-2010: WORLD OCEAN HEAT CONTENT. *Geophysical Research Letters*, 39(10), n/a-n/a.

<https://doi.org/10.1029/2012GL051106>

Lindsey, Rebecca. (2019). *Climate Change Atmospheric Carbon Dioxide*.

<https://www.climate.gov/print/8431>

Lisney, T. J., Bennett, M. B., & Collin, S. P. (2007). *VOLUMETRIC ANALYSIS OF SENSORY BRAIN AREAS INDICATES ONTOGENETIC SHIFTS IN THE RELATIVE IMPORTANCE OF SENSORY SYSTEMS IN ELASMOBRANCHS*. 10.

Lopes, A. R. (s. f.). *Absence of cellular damage in tropical newly hatched sharks (*Chiloscyllium plagiosum*) under ocean acidification conditions*. 10.

Lüthi, D., Le Floch, M., Bereiter, B., Blunier, T., Barnola, J.-M., Siegenthaler, U., Raynaud, D., Jouzel, J., Fischer, H., Kawamura, K., & Stocker, T. F. (2008). High-resolution carbon dioxide concentration record 650,000–800,000 years before present. *Nature*, 453(7193), 379-382. <https://doi.org/10.1038/nature06949>

Meinshausen, M., Smith, S. J., Calvin, K., Daniel, J. S., Kainuma, M. L. T., Lamarque, J.-F., Matsumoto, K., Montzka, S. A., Raper, S. C. B., Riahi, K., Thomson, A., Velders, G. J. M., & van Vuuren, D. P. P. (2011). The RCP greenhouse gas concentrations and their extensions from 1765 to 2300. *Climatic Change*, 109(1-2), 213-241. <https://doi.org/10.1007/s10584-011-0156-z>

Navia, A. F., Mejía-Falla, P. A., López-García, J., Giraldo, A., & Cruz-Escalona, V. H. (2017). How many trophic roles can elasmobranchs play in a marine tropical network? *Marine and Freshwater Research*, 68(7), 1342. <https://doi.org/10.1071/MF16161>

Nay, T. J., Longbottom, R. J., Gervais, C. R., Johansen, J. L., Steffensen, J. F., Rummer, J. L., & Hoey, A. S. (2021). Regulate or tolerate: Thermal strategy of a coral reef flat resident, the

epaulette shark, *HEMISCYLLIUM OCELLATUM*. *Journal of Fish Biology*, 98(3), 723-732.

<https://doi.org/10.1111/jfb.14616>

Nelson, J. A. (2016). Oxygen consumption rate v. rate of energy utilization of fishes: A comparison and brief history of the two measurements: oxygen consumption and metabolic rate. *Journal of Fish Biology*, 88(1), 10-25. <https://doi.org/10.1111/jfb.12824>

Nilsson, G. E., Crawley, N., Lunde, I. G., & Munday, P. L. (2009). Elevated temperature reduces the respiratory scope of coral reef fishes. *Global Change Biology*, 15(6), 1405-1412.

<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01767.x>

Nilsson, G. E., Dixson, D. L., Domenici, P., McCormick, M. I., Sørensen, C., Watson, S.-A., & Munday, P. L. (2012a). Near-future carbon dioxide levels alter fish behaviour by interfering with neurotransmitter function. *Nature Climate Change*, 2(3), 201-204.

<https://doi.org/10.1038/nclimate1352>

Nilsson, G. E., Dixson, D. L., Domenici, P., McCormick, M. I., Sørensen, C., Watson, S.-A., & Munday, P. L. (2012b). Near-future carbon dioxide levels alter fish behaviour by interfering with neurotransmitter function. *Nature Climate Change*, 2(3), 201-204.

<https://doi.org/10.1038/nclimate1352>

Payne, N. L., Meyer, C. G., Smith, J. A., Houghton, J. D. R., Barnett, A., Holmes, B. J., Nakamura, I., Papastamatiou, Y. P., Royer, M. A., Coffey, D. M., Anderson, J. M., Hutchinson, M. R., Sato, K., & Halsey, L. G. (2018). Combining abundance and performance data reveals how temperature regulates coastal occurrences and activity of a roaming apex predator. *Global Change Biology*, 24(5), 1884-1893. <https://doi.org/10.1111/gcb.14088>

Pegado, M. R., Santos, C., Couto, A., Pinto, E., Lopes, A. R., Diniz, M., & Rosa, R. (2018).

Reduced impact of ocean acidification on growth and swimming performance of newly

- hatched tropical sharks (*Chiloscyllium plagiosum*). *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 51(6), 347-357. <https://doi.org/10.1080/10236244.2019.1590120>
- Pegado, M. R., Santos, C. P., Pimentel, M., Cyrne, R., Sampaio, E., Temporão, A., Röckner, J., Diniz, M., & Rosa, R. (2020). Lack of oxidative damage on temperate juvenile catsharks after a long-term ocean acidification exposure. *Marine Biology*, 167(11), 165. <https://doi.org/10.1007/s00227-020-03770-2>
- Pistevos, J. C. A., Nagelkerken, I., Rossi, T., & Connell, S. D. (2017). Antagonistic effects of ocean acidification and warming on hunting sharks. *Oikos*, 126(2). <https://doi.org/10.1111/oik.03182>
- Pistevos, J. C. A., Nagelkerken, I., Rossi, T., Olmos, M., & Connell, S. D. (2015). Ocean acidification and global warming impair shark hunting behaviour and growth. *Scientific Reports*, 5(1), 16293. <https://doi.org/10.1038/srep16293>
- Portner, H. O., & Knust, R. (2007). Climate Change Affects Marine Fishes Through the Oxygen Limitation of Thermal Tolerance. *Science*, 315(5808), 95-97. <https://doi.org/10.1126/science.1135471>
- 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. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02783.x>
- Rosa, R., Baptista, M., Lopes, V. M., Pegado, M. R., Paula, J. R., Trubenbach, K., Leal, M. C., Calado, R., & Repolho, T. (s. f.). *Early-life exposure to climate change impairs tropical shark survival*. 7.
- Rosa, R., Pimentel, M., Galan, J. G., Baptista, M., Lopes, V. M., Couto, A., Guerreiro, M., Sampaio, E., Castro, J., Santos, C., Calado, R., & Repolho, T. (2016). Deficit in digestive capabilities

of bamboo shark early stages under climate change. *Marine Biology*, 163(3), 60.

<https://doi.org/10.1007/s00227-016-2840-z>

- Rosa, R., Ricardo Paula, J., Sampaio, E., Pimentel, M., Lopes, A. R., Baptista, M., Guerreiro, M., Santos, C., Campos, D., Almeida-Val, V. M. F., Calado, R., Diniz, M., & Repolho, T. (2016). Neuro-oxidative damage and aerobic potential loss of sharks under elevated CO₂ and warming. *Marine Biology*, 163(5), 119. <https://doi.org/10.1007/s00227-016-2898-7>
- Rosa, R., Rummer, J. L., & Munday, P. L. (2017). Biological responses of sharks to ocean acidification. *Biology Letters*, 13(3), 20160796. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2016.0796>
- Rosenfeld, J. S. (2002). Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos*, 98(1), 156-162. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.980116.x>
- Rudneva, I. I. (1997). Blood antioxidant system of Black Sea elasmobranch and teleosts. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Pharmacology, Toxicology and Endocrinology*, 118(2), 255-260. [https://doi.org/10.1016/S0742-8413\(97\)00111-4](https://doi.org/10.1016/S0742-8413(97)00111-4)
- Rummer, J. L., Bouyoucos, I. A., Mourier, J., Nakamura, N., & Planes, S. (2020). Responses of a coral reef shark acutely exposed to ocean acidification conditions. *Coral Reefs*, 39(5), 1215-1220. <https://doi.org/10.1007/s00338-020-01972-0>
- Rummer, J. L., & Munday, P. L. (2017). Climate change and the evolution of reef fishes: Past and future. *Fish and Fisheries*, 18(1), 22-39. <https://doi.org/10.1111/faf.12164>
- Schluessel, V., Bennett, M. B., Bleckmann, H., Blomberg, S., & Collin, S. P. (2008). Morphometric and ultrastructural comparison of the olfactory system in elasmobranchs: The significance of structure-function relationships based on phylogeny and ecology. *Journal of Morphology*, 269(11), 1365-1386. <https://doi.org/10.1002/jmor.10661>

- Siniscalchi, M. (2014). Divided brains. The biology and behaviour of brain asymmetries. *Laterality: Asymmetries of Body, Brain and Cognition*, 19(2), 253-255.
<https://doi.org/10.1080/1357650X.2013.833214>
- Skubel, R., Kirtman, B., Fallows, C., & Hammerschlag, N. (2018). Patterns of long-term climate variability and predation rates by a marine apex predator, the white shark *Carcharodon carcharias*. *Marine Ecology Progress Series*, 587, 129-139.
<https://doi.org/10.3354/meps12424>
- Solomon, S., Intergovernmental Panel on Climate Change, & Intergovernmental Panel on Climate Change (Eds.). (2007). *Climate change 2007: The physical science basis: contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press.
- Soreq, H., & Seidman, S. (2001). Acetylcholinesterase—New roles for an old actor. *Nature Reviews Neuroscience*, 2(4), 294-302. <https://doi.org/10.1038/35067589>
- Strobel, A., Leo, E., Pörtner, H. O., & Mark, F. C. (2013). Elevated temperature and PCO₂ shift metabolic pathways in differentially oxidative tissues of *Notothenia rossii*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 166(1), 48-57.
<https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2013.06.006>
- Tanaka, K. R., Van Houtan, K. S., Mailander, E., Dias, B. S., Galginitis, C., O'Sullivan, J., Lowe, C. G., & Jorgensen, S. J. (2021). North Pacific warming shifts the juvenile range of a marine apex predator. *Scientific Reports*, 11(1), 3373. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-82424-9>
- Tewksbury, J. J., Huey, R. B., & Deutsch, C. A. (2008). ECOLOGY: Putting the Heat on Tropical Animals. *Science*, 320(5881), 1296-1297. <https://doi.org/10.1126/science.1159328>
- Tomanek, L. (2010). Variation in the heat shock response and its implication for predicting the effect of global climate change on species' biogeographical distribution ranges and

metabolic costs. *Journal of Experimental Biology*, 213(6), 971-979.

<https://doi.org/10.1242/jeb.038034>

van de Ven, T. M. F. N., McKechnie, A. E., & Cunningham, S. J. (2019). The costs of keeping cool:

Behavioural trade-offs between foraging and thermoregulation are associated with significant mass losses in an arid-zone bird. *Oecologia*, 191(1), 205-215.

<https://doi.org/10.1007/s00442-019-04486-x>

Vila Pouca, C., Gervais, C., Reed, J., & Brown, C. (2018). Incubation under Climate Warming Affects Behavioral Lateralisation in Port Jackson Sharks. *Symmetry*, 10(6), 184.

<https://doi.org/10.3390/sym10060184>

Viña, J. (2002). Biochemical adaptation: Mechanism and process in physiological evolution.

Biochemistry and Molecular Biology Education, 30(3), 215-216.

<https://doi.org/10.1002/bmb.2002.494030030071>

Wetherbee, B. M., & Gruber, S. H. (1990). The effects of ration level on food retention time in

juvenile lemon sharks, *Negaprion brevirostris*. *Environmental Biology of Fishes*, 29(1), 59-

65. <https://doi.org/10.1007/BF00000569>

Wetherbee, B. M., Gruber, S. H., & Ramsey, A. L. (1987). X-Radiographic Observations of Food

Passage through Digestive Tracts of Lemon Sharks. *Transactions of the American Fisheries*

Society, 116(5), 763-767. [https://doi.org/10.1577/1548-](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1987)116<763:XOOFPT>2.0.CO;2)

[8659\(1987\)116<763:XOOFPT>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1987)116<763:XOOFPT>2.0.CO;2)

Wheeler, C. R., Rummer, J. L., Bailey, B., Lockwood, J., Vance, S., & Mandelman, J. W. (2021).

Future thermal regimes for epaulette sharks (*Hemiscyllium ocellatum*): Growth and metabolic performance cease to be optimal. *Scientific Reports*, 11(1), 454.

<https://doi.org/10.1038/s41598-020-79953-0>

