



**Effets des vagues de chaleur marines sur la survie et les taux
métaboliques d'une anémone indigène et d'une anémone non-indigène et
envahissante : les cas d'étude de l'anémone rouge *Bunodactis octoradiata*
et de l'anémone plumeuse *Metridium senile*, dans le Détroit de Magellan
au Chili**

Mémoire présenté
dans le cadre du programme de maîtrise en biologie (3440)
en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences

PAR
© DAPHNÉE DELISLE

Mai 2026

Composition du jury :

Christian Nozais, président du jury, Université du Québec à Rimouski

Piero Calosi, directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski

Ladd Johnson, codirecteur de recherche, Université Laval

**David Deslauriers, examinateur interne, Institut des sciences de la mer de Rimouski
(UQAR)**

Dépôt initial le 19 décembre 2025

Dépôt final le 07 mai 2026

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire.

« Elle a touché de nombreuses personnes grâce à l'amour qu'elle portait pour la vie ! » - À la mémoire d'Alycia Delisle (2002-2025), la plus incroyable des petites sœurs 

REMERCIEMENTS

Je tiens tout d’abord à souligner que, sans le travail, les efforts, l’aide et le soutien de nombreuses personnes, je n’aurais pu parvenir à terminer ce mémoire. À toutes et tous, je vous adresse ma profonde gratitude.

Je souhaite, remercier sincèrement mon directeur de maîtrise, **Piero Calosi**, ainsi que mon codirecteur, **Ladd Erik Johnson**, de m’avoir guidée à travers cette aventure que sont les études supérieures. Merci de m’avoir fait confiance en me proposant de travailler sur un projet aussi passionnant, qui m’a permis de découvrir des aspects de la science qui m’ont captivée au cours des deux dernières années et demie. Votre encadrement m’a permis de me développer scientifiquement, de me dépasser et de gagner en autonomie, tout en apprenant de vos expertises complémentaires. Je vous en suis très reconnaissante. Merci **Piero**, pour tes précieux conseils et commentaires constructifs qui ont façonné cette recherche et ont grandement contribué à mon développement en tant que chercheuse. Si j’ai entamé ma maîtrise avec une boîte à outils modeste, je la termine aujourd’hui avec une boîte si pleine qu’elle ne ferme plus ! Merci pour ta confiance, mais surtout pour ta présence tout au long de ce parcours. Ton écoute, ta patience et ton soutien ont fait toute la différence. Merci également pour les incroyables opportunités que tu m’as offertes, qui m’ont permis de grandir scientifiquement. Merci **Ladd**, pour tes questions et commentaires pertinents, ainsi que tes remarques avisées, qui m’ont permis d’élever ma réflexion à un niveau supérieur.

Un immense merci à mes collaborateurs, **Miguel Pardo** et **Ignacio Garrido**, pour leurs précieux conseils et leur soutien constant, qui m’ont permis de progresser et de m’améliorer. Je suis profondément reconnaissante d’avoir eu l’opportunité de mener mon projet à Punta Arenas, au Chili. Miguel, merci pour ton temps, ta patience lors de nos nombreux appels et ta capacité à toujours trouver des solutions pour me fournir le matériel nécessaire. Ignacio, un grand merci pour ton accueil chaleureux, ton soutien indéfectible et ton intégration bienveillante au sein de ton équipe de terrain, qui m’a fait me sentir chez moi.

Je tiens également à remercier **Christian Nozais, Emmanuelle Chrétien et David Deslauriers** d'avoir accepté d'être présidentes et membres du jury pour l'évaluation de mon mémoire. Merci pour votre patience face aux délais de dépôt, que j'avais sans aucun doute sous-estimés ! Un immense merci également à **Christian Nozais** et à **Kimberly Howland**, pour leurs commentaires constructifs comme membres de mon jury lors de la présentation de mon devis de recherche.

Merci à **Alain Caron, Nelly Tremblay et Fanny Vermandele** pour leur aide et leurs précieux conseils lors des différentes analyses statistiques.

Je tiens à remercier l'**Université du Québec à Rimouski** et son département de biologie pour les ressources mises à disposition et l'environnement académique inspirant. Merci au bureau des relations internationales de l'UQAR, qui m'a permis de financer mon séjour au Chili.

Merci aux laboratoires qui ont soutenu ce projet, merci pour le financement, l'accès aux installations et le soutien sans lequel cette expérience n'aurait pas été possible : Le laboratoire de Physiologie Écologique et Évolutive Marine du professeur Piero Calosi ; le laboratoire d'Écologie Benthique du professeur Ladd Johnson ; le laboratoire du professeur Miguel Pardo à l'Universidad Austral de Chile ; le Laboratorio Costero de Recursos Acuáticos de Calfuco dirigé par le professeur Ignacio Garrido ; Le Centro FONDAP de Investigación en Dinámica de Ecosistemas Marinos de Altas Latitudes (IDEAL), Punta Arenas, Chili

Merci à tous mes collègues et ami(e)s du laboratoire pour leur aide précieuse, leur disponibilité, leur soutien et leur patience lors de mes nombreux appels Zoom. Un merci particulier à **André, Giuseppe, Valentine, Lauric, Élodie, Johanna, Fanny et Ella** pour leurs conseils et leurs retours sur mes présentations, qui m'ont permis d'améliorer mes compétences scientifiques et orales.

Un immense merci à toutes les personnes qui ont rendu mon séjour au Chili inoubliable : **Jaime, Hans, Dany, Seba, Galo, Angelica, Arlie, Zambra, Cote Bruning et Melanie**.

Malgré les défis rencontrés, le temps passé ensemble m'a offert certains des plus beaux souvenirs de ce projet de maîtrise, en particulier lors de mon temps au laboratoire de l'IDEAL. Une mention spéciale à **Daniela Soto**, dont l'écoute et le soutien ont été précieux, et avec qui une belle amitié est née.

Un immense et éternel merci à **Maria José Cid** ! Sans toi, je n'aurais jamais pu mener à bien mon expérience. Tu as été mon soutien moral et émotionnel, tu m'as patiemment appris l'espagnol, m'as aidée à résoudre d'innombrables problèmes et as travaillé à mes côtés durant de longues heures. Je te suis infiniment reconnaissante. Notre temps ensemble fut court, mais intense, et il a débouché sur une forte amitié. Merci pour nos mini pauses café et biscuits sur le balcon ! J'ai bien hâte de te revoir !!

Merci à mes proches ami(e)s, **Antony, Aglaee et Noémie**, pour leur soutien inébranlable dans mes moments de doute et de découragement. Un merci spécial à ma sœur, **Annabelle**, pour son écoute et son réconfort inestimables. Merci **Aglaee**, d'être une amie si spéciale et d'avoir fait toute la différence dans cette dernière ligne droite de ma maîtrise ! **Noémie**, merci d'être toujours là pour moi. Tu me fais sentir comme chez moi !

Merci aussi à mes compagnons à quatre pattes, **Enzo et Abricot**, pour leur soutien inconditionnel en zoothérapie et leurs nombreuses sorties bienfaitrices !

Merci à ma famille et à celle d'**Antony** pour leurs encouragements constants et leur support durant cette aventure. Merci de m'inspirer chaque jour et de me donner de bons conseils ! Un dernier mot pour Antony. Merci d'avoir vécu cette aventure à mes côtés. Ton soutien et ta patience incroyables ont fait toute la différence. Simplement, merci pour tout.

Un merci spécial à mon copain **Louis**, qui m'a motivée et encouragée lors des moments les plus difficiles de la rédaction finale de mon mémoire !

À toutes et à tous, merci infiniment pour votre aide précieuse et votre soutien indéfectible tout au long de ce parcours.

RÉSUMÉ

Les espèces non-indigènes prolifèrent dans de nouveaux environnements de par la hausse des températures océaniques. Les barrières thermiques, qui limitaient historiquement leur propagation, s'estompent en raison des changements climatiques, offrant aux espèces non-indigènes des occasions de s'établir et de représenter des menaces pour les écosystèmes indigènes. Les changements climatiques augmentent non seulement les températures moyennes des océans, mais augmente également la fréquence et l'intensité des vagues de chaleur marines (VCM). La hausse des températures peut affecter le métabolisme de l'organisme et, ultimement, sa survie, selon sa capacité à faire face aux changements environnementaux. Cette étude vise à évaluer si l'anémone rouge *Bunodactis octoradiata* (Carlgren, 1899) indigène du détroit de Magellan, au Chili, et l'anémone plumeuse non-indigène *Metridium senile* (Linnaeus, 1761) présentent des capacités comparables à faire face aux événements de VCM en termes de survie et de métabolisme, et à évaluer comment différentes intensités de VCM influencent ces traits. Pour ce faire, les deux espèces d'anémones ont été exposées, pour une période de cinq jours consécutifs, à des conditions simulées de VCM dans un environnement contrôlé (10,2 °C : catégorie II et 12,2 °C : catégorie IV) par rapport à un contrôle de 8,2 °C. À la fin des cinq jours d'expositions, nous avons déterminé l'absorption d'oxygène (MO_2), comme mesure proxy du taux métabolique de routine (RMR), de deux espèces d'anémones. Nous avons émis l'hypothèse que l'anémone non-indigènes présenteraient des taux de survie plus élevés et des taux métaboliques plus faibles, reflétant donc une meilleure régulation métabolique, comparativement à l'anémone indigènes dans des conditions de VCM. Contrairement à nos attentes, tous les spécimens ont survécu à l'expérience, et seule une différence significative en termes de RMR moyen entre le contrôle et les VCM a été observée. Aucune différence significative a été observée entre les deux espèces d'anémone. Ces réponses suggèrent une plasticité phénotypique du RMR pour s'ajuster et s'acclimater aux nouvelles conditions de températures. L'absence de réponses métaboliques significatives entre les deux températures de VCM testées suggère qu'elle possède des capacités de régulation et homéostatiques développées. Cependant, les données de Q_{10} , un indicateur de la sensibilité thermique du RMR, suggèrent que les anémones investiguées présentent une sensibilité thermique réduite face aux VCM. Enfin, il est intéressant de noter que les anémones présentent une variation intraspécifique réduite face aux VCM, ce qui pourrait limiter leurs capacités à faire face au réchauffement océanique. Considérant que des événements consécutifs de VCM sont attendus dans le futur autant en été qu'en hiver, les recherches futures devraient étudier la survie et la performance métabolique en fonction des saisons. Les changements saisonniers pourraient modifier les limites de tolérance thermique, offrant de nouvelles perspectives sur leurs capacités d'acclimatation et d'homéostasie.

Mots-clés : Homéostasie, Q_{10} , coefficient de variation, sensibilité thermique, Cnidaria, réchauffement climatique, température

ABSTRACT

Nonindigenous species are proliferating in new environments due to rising ocean temperatures. The thermal barriers that historically limited their spread are lifted by climate change, providing opportunities for these species to establish themselves and threaten indigenous ecosystems. Climate change not only raises average ocean temperatures but also increases the frequency and intensity of marine heatwaves (MHWs). Temperature acts as both a limiting and enabling factor for species, influencing their distribution through their thermal tolerance. Rising temperatures can affect an ectotherm's metabolism and ultimately its survival, depending on its ability to cope with this environmental change. This study aims to evaluate whether the indigenous red anemone *Bunodactis octoradiata* (Carlgren, 1899), indigenous to the Straits of Magellan, Chile and the nonindigenous plumose anemone *Metridium senile* (Linnaeus, 1761) exhibit comparable abilities to face MHWs in terms of survival and metabolism and to assess how different MHW intensities impact these traits. In a controlled laboratory experiment, we simulated an MHW of 10.2 and 12.2 °C (categories II and IV) and compared it to a control of 8.2 °C, over a 5-d period. The oxygen uptake was then measured as a proxy for the routine metabolic rate (RMR) of the two anemones species. We hypothesized that the nonindigenous species would exhibit higher survival rates and lower metabolic rates compared to the indigenous species, reflecting superior metabolic regulation. Contrary to our expectations, all specimens survived the experiment, and only a significant difference in RMR between control and MHW conditions was observed, but with no significant differences in RMR between species. These responses suggested that RMR exhibited phenotypic plasticity, and this trait could acclimate to new temperature conditions. The absence of significant metabolic responses between the two MHW temperatures suggested well-developed regulatory and homeostatic abilities. However, Q_{10} , an indicator of the thermal sensitivity of RMR, suggested that the investigated anemones show reduced thermal sensitivity to rising temperatures. Finally, it was interesting to note a lower intraspecific variation at higher temperatures, potentially limiting their capacity to cope with further warming. Considering that consecutive MHWs are expected as much during summer as winter, future research should investigate survival and metabolic performance across different seasons. Seasonal changes could shift thermal tolerance limits, providing new insights into their acclimatization and homeostatic capacities.

Keywords: Homeostasis, Q_{10} , thermal sensitivity, coefficient of variation, Cnidaria, temperature, global warming

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	ix
RÉSUMÉ.....	xiii
ABSTRACT	xv
TABLE DES MATIÈRES.....	xvii
LISTE DES TABLEAUX	xix
LISTE DES FIGURES	xx
Introduction générale.....	23
Espèces non-indigènes	23
Envahissement	23
Réchauffement climatique	25
Effets biologiques des VCM.....	27
Un cas d'étude : le Déroit de Magellan	29
Un exemple d'espèce non-indigène : l'anémone <i>Métridium senile</i>	32
L'exemple d'une espèce indigène menacée : l'anémone <i>Bunodactis</i> <i>octoradiata</i>	34
Température et physiologie.....	35
Sensibilité thermique et taux métabolique	37
Objectif principal	40
Hypothèses et prédictions	40
CHAPITRE 1	42
Abstract	44
1. Introduction	45
2. Materials and methods.....	51
2.1 Specimen collection, transport, and maintenance.....	51
2.2 Experimental design, system, and protocol	54
2.3 Survival	58
2.4 Determination of morphometric traits	59
2.5 Estimation of routine metabolic rate (RMR)	59
2.6 Dissection and anemone tissues samples	61
2.7 Determination of dry mass.....	62
2.8 Determination of the Q ₁₀ and the coefficient of variation	62

2.9 Statistical analysis	63
3. Results	64
3.1 Survival	64
3.2 Routine metabolic rate (RMR).....	64
3.3 Thermal sensitivity (Q_{10})	66
3.4 Coefficient of variation (CV)	68
4. Discussion	69
Survival	70
Routine metabolic rates.....	70
Thermal sensitivity.....	73
Inter-individual variation	74
Conclusion	75
CONCLUSION GÉNÉRALE	77
ANNEXES	83
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	98

LISTE DES TABLEAUX

Table 1: Summary of mean ($\pm$ SE) abiotic seawater conditions for each treatment and separately for the anemone species investigated (<i>Bunodactis octoradiata</i> and <i>Metridium senile</i>) during the 5-d marine heatwave (MHW) simulation in the laboratory.	58
Table 2: Summary of the statistical results of the LM test used to investigate the effect of fixed factors “ <i>Treatment</i> ”, “ <i>Species</i> ” and “ <i>Dry mass</i> ”; interaction of “ <i>Treatment</i> ” and “ <i>Species</i> ” on the mean routine metabolic rate (RMR) ($\mu\text{mol O}_2 \text{ h}^{-1}$) of <i>Bunodactis octoradiata</i> and <i>Metridium senile</i> and result of the Tukey test of the differences between treatments.	65

LISTE DES FIGURES

- Figure 1 :** Représentation schématique du processus d’envahissement adapté de Blackburn et al. (2011), incluant les réponses biologiques associées et la contribution anthropogénique qui peut faciliter l’envahissement (Glon et al., 2020).....24
- Figure 2 :** Schéma des mesures et des catégories utilisées pour définir une vague de chaleur marine (VCM) selon la moyenne climatologique (ligne bleue) : (A) Un pic de température dépassant le point de bascule (90^e centile, ligne verte) pour une durée inférieure à cinq jours n’est pas une VCM. Un événement de température supérieure au point de bascule pour un minimum de cinq jours consécutifs ou plus caractérise une VCM (Hobday et al., 2016). (B) Schéma de la catégorisation des VCM selon l’observation des températures dans le temps (ligne pointillée), la moyenne climatologique régionale à long terme (ligne en gras) et le 90^e centile climatologique (ligne mince). Catégorie I (modérée), II (forte), III (sévère) et IV (extrême) : lorsque la différence entre le 90^e centile des températures mesurées durant les 30 dernières années et la moyenne climatique de l’eau (c.-à-d., la température moyenne sur 30 ans) pour la période considérée est de 1x, 2x, 3x, 4 fois ou plus (Hobday et al., 2016, 2018).....26
- Figure 3:** Délimitations du Détroit de Magellan divisé en trois bassins distincts en fonction de leur bathymétrie et de leurs caractéristiques physiographiques : l’entrée ouest (jaune), le passage central (bleu) et l’entrée est (mauve).30
- Figure 4 :** Cartographie des vagues de chaleur marine (VCM), entre 1982 et 2020, allant des catégories II (modérée - A), III (sévère - B), et IV (extrême - C). Chaque numéro en gras indiqué dans l’encadré représente le nombre d’événements de VCM par écosystème marin (ouest, centrale, est) dans le Détroit de Magellan au Chili. Image modifiée de (Mora-Soto et al., 2022).31
- Figure 5:** Carte de la répartition de *Metridium senile* dans son aire de répartition d’origine (en bleu) et dans les régions où l’espèce a été introduite et s’est établie (étoiles rouges). Image modifiée de (Glon et al., 2020).34
- Figure 6:** Map showing the collection site of the anemone species investigated (*Bunodactis octoradiata* and *Metridium senile*), as well as the location of the laboratory IDEAL in the central section of the Strait of Magellan in southern Chile. The two bold black lines represent the separation of the three distinct regions in the Straits of Magellan. Photo credit: Ignacio Garrido, Chile.....54

- Figure 7:** Experimental system representing the marine heatwave (MHW) category temperature treatment by colour (blue, 8.2 °C; orange, 10.2 °C; burgundy, 12.2 °C). Green represents *aquaria* with three specimens of *Metridium senile* and yellow for *aquaria* with three specimens of *Bunodactis octoradiata*.56
- Figure 8:** Effect of 5-d exposure to MHW temperatures: control (average seasonal temperature; 8.2 °C), MHW II (MHW Category II; 10.2 °C), MHW IV (MHW Category IV; 12.2 °C) on the mean routine metabolic rates (RMR) ($\mu\text{mol O}_2 \text{ h}^{-1}$) of the anemone, *B. octoradiata* and the anemone, *Metridium senile*. The box plots represent the interquartile range; the solid lines represent the median and dashed lines represent the mean. Vertical lines represent the 95% confidence interval. The letters on the box plots represent the significant differences between treatments.66
- Figure 9:** Effect of the change of temperature between marine heat wave (MHW) scenarios: control (average environmental conditions; 8.2 °C); MHW-II (10.2 °C); MHW-IV (12.2 °C) on thermal sensitivity (Q_{10}) of the metabolic rate expressed in Q_{10} metric of both anemone species (*B. octoradiata* and *M. senile*) following a 5-d exposure. The arrows connecting the dots indicated the differences between the Q_{10} values.67
- Figure 10:** Effect of 5-d exposure to (MHW) temperatures (control [average environmental conditions; 8.2 °C], MHWII [10.2 °C], MHWIV [12.2 °C]) on the coefficient of variation (CV) of the routine metabolic rates (RMR) ($\mu\text{mol O}_2 \text{ h}^{-1}$) of both anemones species (*B. octoradiata* and *M. senile*).68

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Espèces non-indigènes

L'introduction d'espèces marines non-indigènes, c.-à-d., des espèces introduites à l'extérieur de leur aire de répartition géographique originelle (Maggs et al., 2010), est reconnue comme une menace majeure pour les fonctions écosystémiques et la biodiversité (Lodge, 1993; Pimentel et al., 2000; Mack et al., 2000). Les introductions accidentelles, c.-à-d., *via* les eaux de ballast, l'encrassement biologique des navires et des débris flottants (Cope et al., 2015; Li et al., 2025; Drake & Lodge, 2007), ainsi que les introductions délibérées pour la production aquacole sont deux activités anthropiques qui modifient significativement la redistribution globale des espèces marines (Minchin, 2007). L'expansion du commerce international, qui engendre un stress supplémentaire, ainsi que la modification des habitats par les changements climatiques favorisent l'émergence constante d'espèces non-indigènes à l'échelle planétaire (Coles et al., 1999). En d'autres termes, cela pourrait entraîner une altération de l'intégrité du biote, conduisant vers une uniformisation biotique globale des écosystèmes (Junk et al., 2025; Giacobelli et al., 2025)

Envahissement

Une espèce, qu'elle soit indigène, c.-à-d., une espèce originaire de son habitat environnant, ou non-indigène, peut devenir envahissante lorsqu'elle échappe aux mécanismes de régulation qui limitent la variation de sa population dans le temps (Branquart

& Fried, 2016). Cela peut entraîner des effets délétères sur la biodiversité indigène, les écosystèmes et l'économie (Katsanevakis et al., 2014). Pour qu'une espèce non-indigène devienne envahissante, elle doit survivre à différentes étapes de transitions lors de son déplacement vers un nouvel environnement ainsi qu'à son arrivée : 1. Le transport ; 2. l'introduction ; 3. l'établissement ; 4. la propagation (Fig. 1, Blackburn et al., 2011).

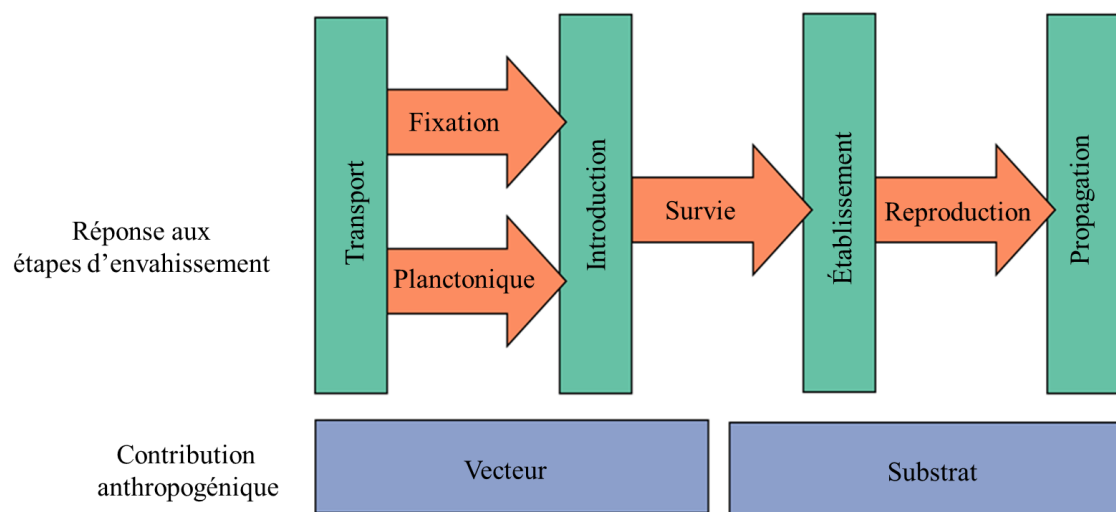


Figure 1 : Représentation schématique du processus d'invasion biologique adapté de Blackburn et al. (2011), incluant les réponses biologiques associées et la contribution anthropogénique qui peut faciliter l'invasion (Glon et al., 2020).

Toutes les espèces, peu importe leur taxon, ont le potentiel de devenir envahissantes, néanmoins, la majorité n'y parviennent jamais (Blackburn et al., 2011). En effet, pour devenir envahissantes, les espèces doivent posséder plusieurs caractéristiques physiologiques et mettre en place diverses stratégies pour survivre aux changements environnementaux lors du transport et de l'introduction dans le nouvel habitat (Lodge, 1993). Les barrières limitant leur

établissement peuvent être dues à leur taux de reproduction, à leur spécialisation et à la présence de prédateurs ou de compétiteurs (Blackburn et al., 2011).

Réchauffement climatique

Les changements climatiques entraînent le déplacement de nombreuses espèces vers les pôles (Jurgens et al., 2018). En effet, avec l'augmentation de la température des océans et des activités humaines, il est probable qu'il y ait, comme conséquence indirecte, une hausse de l'abondance, des capacités de dispersion et de survie des espèces non-indigènes (Cooke et al., 2013 ; Willis et al., 2010). L'élévation de la température des océans due aux changements climatiques entraîne une tendance des moyennes de températures plus élevées à long terme, mais aussi une plus grande variabilité de l'occurrence et de l'intensité des épisodes de réchauffement climatique extrêmes (Hobday et al., 2016 ; IPCC, 2023).

Ainsi, les vagues de chaleur marines (VCM) ont augmenté en termes de fréquence, d'intensité et de durée au cours du siècle dernier (Oliver et al., 2018) et continueront à s'amplifier au cours du 21^e siècle (IPCC, 2022 ; Oliver et al., 2019). Les VCM sont définies comme des épisodes durant lesquels les températures quotidiennes de la mer en surface (TMS) dépassent un seuil saisonnier local (c.-à-d., le 90^e centile des observations climatologiques de TMS au cours des 30 dernières années) pendant au moins cinq jours consécutifs (Fig. 2A; *sensu* Hobday et al., 2016). Les VCM sont divisées en quatre groupes : I (modérée), II (forte), III (sévère), et IV (extrême). Ces catégories correspondent à la différence entre le 90^e centile des températures enregistrées au cours des 30 dernières années

et la moyenne climatologique des TMS à la période de l'année choisie (ici entendue comme la température moyenne des 30 dernières années) multipliée par 1, 2, 3, 4 ou plus (Fig. 2B; Hobday et al., 2016, 2018).

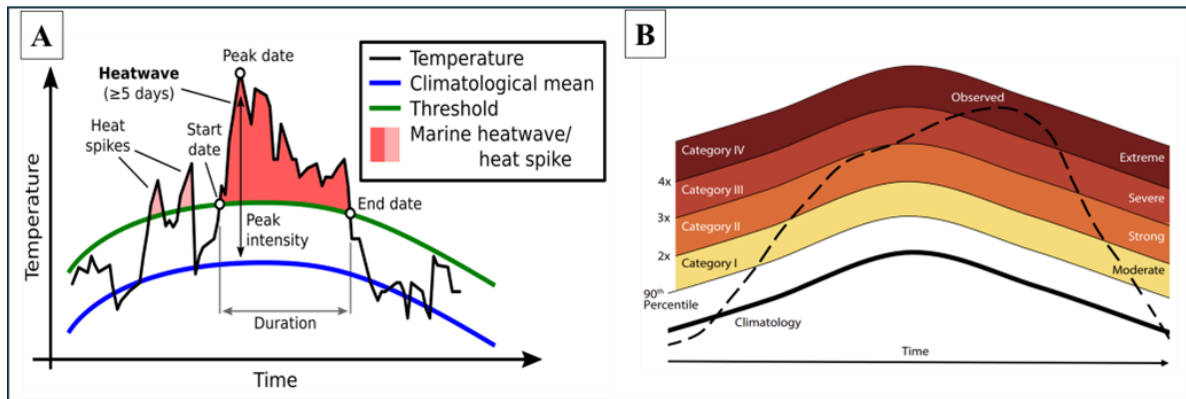


Figure 2 : Schéma des mesures et des catégories utilisées pour définir une vague de chaleur marine (VCM) selon la moyenne climatologique (ligne bleue) : (A) Un pic de température dépassant le point de bascule (90^e centile, ligne verte) pour une durée inférieure à cinq jours n'est pas une VCM. Un évènement de température supérieure au point de bascule pour un minimum de cinq jours consécutifs ou plus caractérise une VCM (Hobday et al., 2016). (B) Schéma de la catégorisation des VCM selon l'observation des températures dans le temps (ligne pointillée), la moyenne climatologique régionale à long terme (ligne en gras) et le 90^e centile climatologique (ligne mince). Catégorie I (modérée), II (forte), III (sévère) et IV (extrême) : lorsque la différence entre le 90^e centile des températures mesurées durant les 30 dernières années et la moyenne climatique de l'eau (c.-à-d., la température moyenne sur

30 ans) pour la période considérée est de 1x, 2x, 3x, 4 fois ou plus (Hobday et al., 2016, 2018).

Lorsqu'un évènement de VCM est enregistré, son intensité est classifiée selon l'intervalle de temps passé dans une catégorie. Par exemple, au cours des saisons hivernale et printanière de l'année 2012, un épisode de VCM étendu sur 132 jours a été observé dans la région nord-ouest de l'Atlantique. Cet évènement a été classifié comme sévère pour 2 % de la durée et comme fort pour 23 % (Hobday et al., 2018). Les évènements de VCM peuvent avoir de multiples origines, comme le changement des vents et des courants, les radiations solaires dans l'océan et les oscillations océaniques, comme les phénomènes d'El Niño (Holbrook et al., 2020). La force des phénomènes El Niño est directement associée à l'augmentation de la température globale et multiplie les VCM durant son occurrence (Hobday et al., 2023). Les VCM peuvent aussi se produire à différentes échelles spatio-temporelles (Chiswell, 2022).

Effets biologiques des VCM

Les VCM peuvent avoir des effets importants sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes. Les évènements de VCM ont entraîné des extinctions locales et la perte d'habitats critiques (Smale et al., 2019), ainsi que des conséquences dramatiques sur l'abondance des espèces et la composition des communautés (Cavanaugh et al., 2019). Par exemple, en 2003, une VCM a frappé le nord de la mer méditerranéenne et a causé une grande mortalité des invertébrés benthiques (Garrabou et al., 2009). De plus, en 2012, une VCM a

entraîné un changement soudain dans la répartition géographique et le phénotype de plusieurs espèces marines dans l'Atlantique nord-ouest (Mills et al., 2013).

Les VCM offrent des fenêtres propices pour les espèces non-indigènes d'étendre leur aire de répartition dans un nouvel environnement ou pour se propager dans un habitat préalablement établi (King et al., 2021). Les espèces non-indigènes sont souvent caractérisées par des plus grandes fenêtres de tolérance thermique que les espèces indigènes, c.-à-d., leurs seuils de tolérance thermique, et les VCM peuvent ainsi faciliter leur établissement (Papacostas et al., 2017). Par exemple, l'huître du Pacifique (*Crassostrea gigas* ; Thunberg, 1793) a été introduite en Europe comme espèce d'aquaculture en raison de la température locale, considérée comme adéquate pour sa croissance. Cependant, elle se reproduit difficilement en raison de la température trop faible. Néanmoins, à la suite d'évènements de VCM durant la saison estivale, des températures favorables lui a donné l'opportunité de se reproduire et ainsi faciliter son établissement en milieu naturel (Ruesink et al., 2005). Cet exemple démontre comment la hausse des températures peut influencer l'établissement et l'expansion d'une espèce non-indigène (Herbert et al., 2016). Comme la hausse de la température des océans favorise les VCM, cela pourrait favoriser l'établissement des espèces non-indigènes dotées d'une forte tolérance thermique (King et al., 2021 ; Hobday et al., 2016). En résumé, les VCM perturbent, menacent et endommagent les écosystèmes (Hobday et al., 2023).

Un cas d'étude : le Détroit de Magellan

Le Détroit de Magellan (DM) au Chili est situé en zone tempérée subantarctique ce qui en fait une région propice pour l'étude des espèces non-indigènes envahissantes. Le DM est divisé en trois bassins bien distincts en fonction de leur bathymétrie et de leurs caractéristiques physiographiques : l'entrée ouest, le passage central et l'entrée est (Fig. 3 ; Antezana, 1999; Capello et al., 2011). Les caractéristiques environnementales du passage central sont affectées par l'arrivée d'eau des deux côtés du détroit (Atlantique, Pacifique), le ruissellement glaciaire et continental et les précipitations (Antezana, 1999; Capello et al., 2011). Le bassin central est le seul secteur du DM où des VCM de catégories sévères (III) et extrêmes (IV) se sont produites au cours des 30 dernières années (Mora-Soto et al., 2022). En effet, les oscillations océaniques, telles que les événements d'oscillation australe El Niño (ENSO), ont causé des événements de VCM dans le sud du Chili partant du golfe de Penas, allant jusqu'à affecter le Détroit de Magellan dans les années 1998 et 2016 (Mora-Soto et al., 2022). Le phénomène ENSO a l'impact le plus important sur la température à la surface des océans à l'échelle mondiale (Hobday et al., 2023) et est reconnu pour moduler la fréquence, l'intensité et la durée des VCM (Holbrook et al., 2019; Oliver et al., 2018). Au sud du Chili, dans le DM (Garese et al., 2014), au cours de la période allant de 1982 à 2020, 45 événements de VCM sont survenus, allant des catégories II à IV (Fig. 4 ; Mora-Soto et al., 2022).

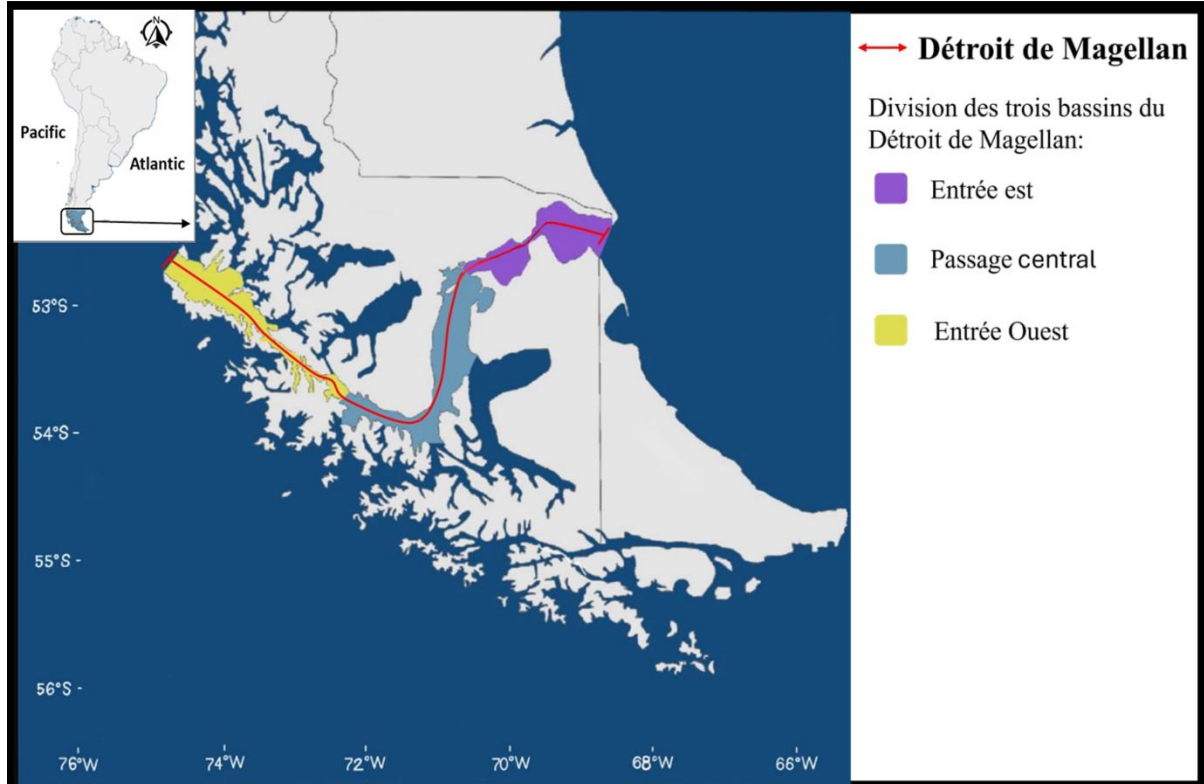


Figure 3: Délimitations du Détroit de Magellan divisé en trois bassins distincts en fonction de leur bathymétrie et de leurs caractéristiques physiographiques : l'entrée ouest (jaune), le passage central (bleu) et l'entrée est (mauve).

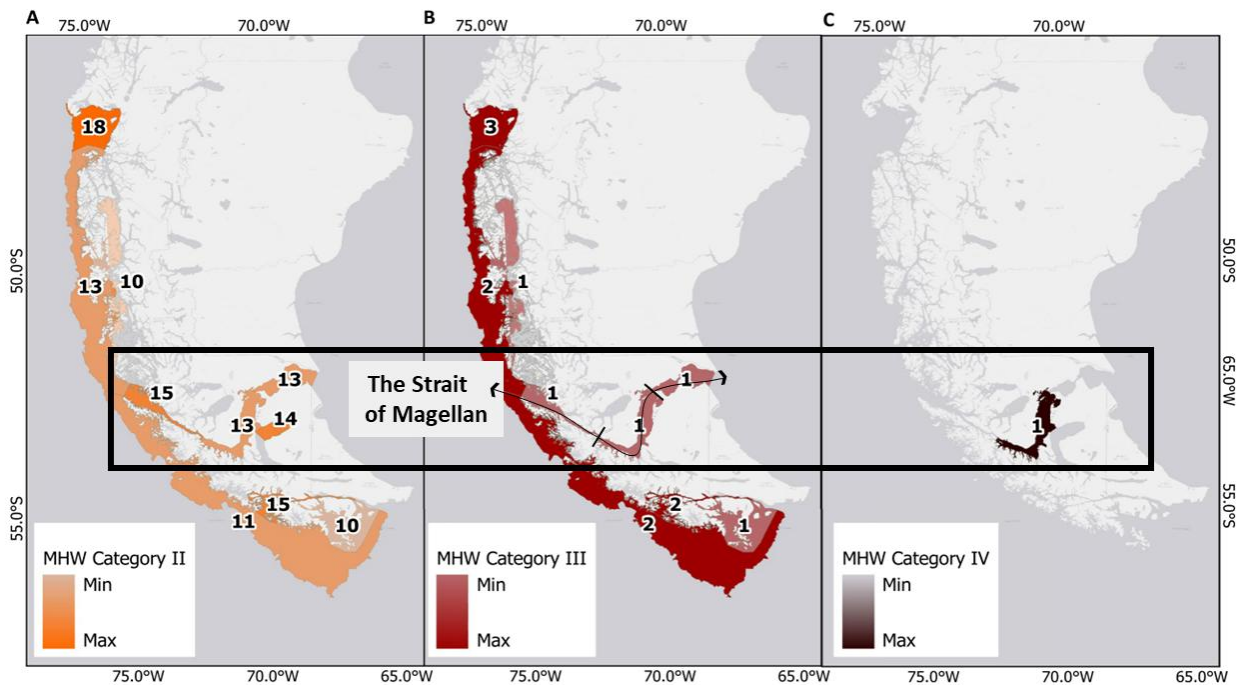


Figure 4 : Cartographie des vagues de chaleur marine (VCM), entre 1982 et 2020, allant des catégories II (modérée - A), III (sévère - B), et IV (extrême - C). Chaque numéro en gras indiqué dans l’encadré représente le nombre d’évènements de VCM par écosystème marin (ouest, centrale, est) dans le Détroit de Magellan au Chili. Image modifiée de (Mora-Soto et al., 2022).

La température du DM est affectée par les courants marins et les couloirs de vents venant aussi bien du côté du Pacifique que de l’Atlantique. L’introduction d’une espèce non-indigène dans le DM par les océans peut être limitée par des barrières physiques, tels que le plateau peu profond à l’entrée de l’Atlantique et le seuil peu profond et étroit à l’entrée du Pacifique (Zagami et al., 2011). Le DM représente le seul passage naturel entre l’Océan Atlantique et l’Océan Pacifique et était fréquemment emprunté par le transport maritime

avant l'ouverture du canal de Panama en 1914. Le DM a été libre d'envahisseurs biologiques durant de longues années, selon l'hypothèse que les températures seraient trop froides pour l'établissement des espèces non-indigènes qui possèdent, majoritairement une fenêtre optimale de température supérieure aux conditions environnementales locale (Turon et al., 2016).

Un exemple d'espèce non-indigène : l'anémone *Métridium senile*

Avec les changements globaux, certaines espèces non-indigènes sont devenues envahissantes dans les dernières décennies, posant des menaces écosystémiques sur les systèmes du DM. Parmi elles, l'anémone *Metridium senile* (Linnæus, 1761) (Anthozoa: Actiniaria) une espèce circumboréale (Fig. 5), a réussi à s'introduire, s'établir et se reproduire dans le DM (Fautin, 2016; Glon et al., 2020). Häussermann et al. (2022) ont émis l'hypothèse que l'introduction de *M. senile* dans le DM est due à des spécimens adultes attachés à de jeunes moules sur des palangres qui sont transportées vers les sites où elles sont élevées jusqu'à la taille de récolte. Son succès d'introduction pourrait s'expliquer par une large fenêtre thermique, c.-à-d. une grande amplitude de températures dans laquelle ses capacités d'absorption et de distribution d'oxygène restent efficaces (Pörtner, 2001). Cette tolérance thermique accrue lui permet d'occuper des habitats allant d'environ 0 °C dans les régions boréales jusqu'à près de 20 °C dans les zones tempérées (Carlgren, 1933 ; Crisp, 1964). Selon Glon et al. (2019), elle peut survivre jusqu'à 24 °C pendant une courte période, qui correspond à la température létale pour une mortalité de 50 % (LT50) sur 40-j. *Metridium senile* est considéré comme un envahisseur prospère, appartenant au clade *Acuticulata* de la

superfamille *Metridioidea*, qui est reconnue comme étant introduite dans le monde entier (Rodríguez et al., 2014; Glon et al., 2020). Elle a été identifiée comme abondante en Patagonie centrale en 2005 et a été répertoriée pour la première fois comme espèce non-indigène dans le DM en 2015 (Häussermann, 2006). En 2018, elle a été reportée comme commune dans la ville de Punta Arenas au Chili puis signalée officiellement comme une espèce envahissante (iNaturalist, 2021 ; Velasco-Charpentier et al., 2021). En effet, elle a le potentiel de causer des dommages économiques importants à la pêche (Molinet et al., 2023; Häussermann et al., 2022). Par exemple, l'abondance accrue de *M. senile* a causé le retrait de certaines populations d'oursins *Loxechinus albus* économiquement essentielles (Molinet et al., 2023). Ce phénomène pourrait devenir un problème majeur pour de nombreux petits pêcheurs qui dépendent financièrement de l'exploitation des oursins comme ressource marine. Des spécimens de *M. senile* ont également été observés recouvrant les balanes géantes *Austromegabalanus psittacus* récoltées, une situation préoccupante pour l'aquaculture de ces dernières (Häussermann et al., 2022).

Metridium senile a également été introduite dans plusieurs régions de l'hémisphère sud, notamment en Amérique du Sud, en Afrique du Sud et sur l'île des Falkland (Fig. 5 ; Häussermann & Försterra, 2005 ; Martin et al., 2015; Laird & Griffiths, 2016).

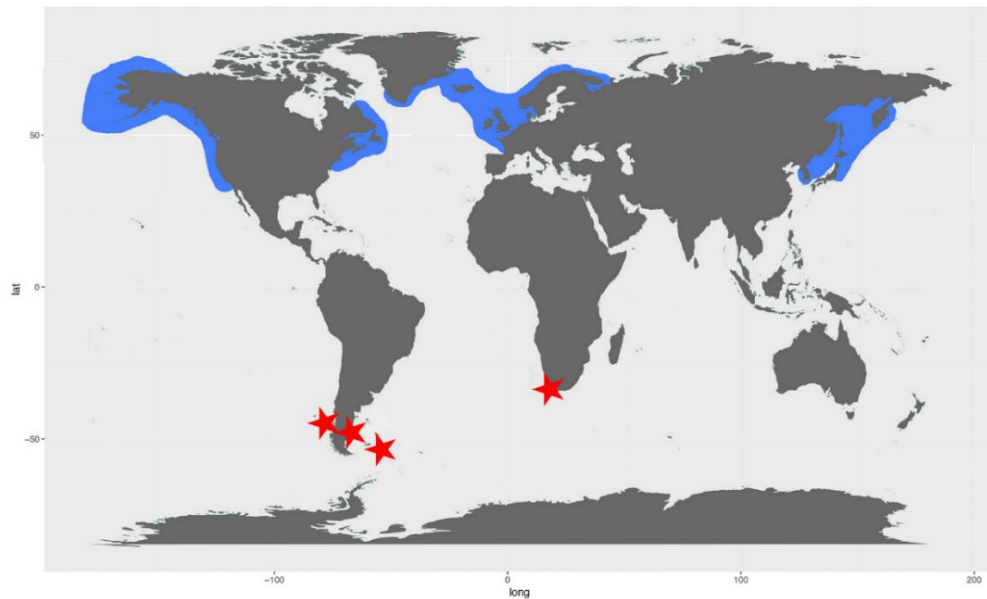


Figure 5: Carte de la répartition de *Metridium senile* dans son aire de répartition d'origine (en bleu) et dans les régions où l'espèce a été introduite et s'est établie (étoiles rouges).

Image modifiée de (Glon et al., 2020).

Metridium senile est présente dans la zone subtidale, jusqu'à des profondeurs de 100 m. Sa dispersion est limitée par la disponibilité de *substratum* dur naturel ou artificiel (Hoffmann, 1976; Carlgren, 1933). Elle est présente sur les rives rocheuses dans le DM et partage son habitat avec d'autres anémones indigènes comme *Bunodactis octoradiata*, Carlgren, 1899 (Anthozoa : Actiniidae) retrouvée dans le sud du Chili et de l'Argentine.

L'exemple d'une espèce indigène menacée : l'anémone *Bunodactis octoradiata*

Dans le DM, l'anémone *Bunodactis octoradiata* compte parmi les espèces indigènes menacées par l'envahissement par l'espèce non-indigène *M. senile*. Pourtant, Garese et al.

(2014) constitue la seule étude physiologique sur l'anémone *B. octoradiata* allant au-delà de sa taxonomie : les auteurs y ont étudié sa morphologie, déterminé sa distribution géographique, ainsi que sa répartition spatiale et sa densité dans la zone intertidale. *B. octoradiata* est originaire de la région subantarctique, sa distribution géographique s'étendant de la région la plus méridionale du Chili et de l'Argentine (c.-à-d., en Terre de Feu, dans le Détroit de Magellan) jusqu' autour des îles Malouines/Falklands. Elle est retrouvée dans des eaux froides oscillantes entre 5 °C en hiver et 14 °C en été (Garese et al., 2014). Dans l'étude de Garese et al. (2014), l'abondance de *B. octoradiata* était la plus élevée à partir de la zone intertidale moyenne jusqu'au début de la zone intertidale inférieure et diminuait jusqu'à la zone la plus basse de la zone intertidale inférieure à la frontière avec la zone subtidale.

Température et physiologie

La température affecte tous les aspects des fonctions physiologiques des organismes, comme le taux de réaction et les propriétés physiques des molécules biologiques (Hochachka & Somero, 2002). Les espèces ectothermes sont particulièrement vulnérables aux changements de température, ne régulant pas métaboliquement leur température corporelle qui va dépendre de la température environnementale (Angilletta, 2009; Peck et al., 2004). Parmi les ectothermes marins, les invertébrés sessiles sont particulièrement affectés par l'augmentation de la température, considérant qu'ils ne peuvent pas s'échapper face aux conditions environnementales non-favorables (Hadas et al., 2008). La sensibilité thermique des organismes se décrit fondamentalement selon deux axes : (i) la fenêtre de températures

tolérées autour de leur optimum, c.-à-d., la température à laquelle leur performance métabolique est maximisée (Pörtner, 2001), et (ii) leur capacité à ajuster leurs limites thermiques (Angilletta, 2009; Pörtner, 2001).

Les fenêtres de tolérance thermique diffèrent selon l'espèce en fonction de leur latitude ou de l'acclimatation saisonnière (Pörtner, 2001). En effet, les espèces des zones tempérées sont capables de moduler dynamiquement leurs fenêtres de tolérance thermique entre les régimes de température estivaux et hivernaux. Elles restent néanmoins spécialisées au sein d'un environnement thermique caractéristique des zones tempérées (Hummel et al., 1997). La capacité des organismes à tolérer les variations de température dépend de leur tolérance thermique propre ainsi que de leur plasticité phénotypique (Ghalambor et al., 2007). La plasticité phénotypique correspond à la faculté d'un même génotype à produire différents phénotypes en réponse à des conditions environnementales variables (Pigliucci, 2001; West-Eberhard, 2003; Boyd et al., 2016). Cette propriété permet aux organismes de répondre et de s'ajuster aux changements de leur environnement (Ghalambor et al., 2007).

L'étendue de la fenêtre thermique d'un individu dépend directement de cette plasticité phénotypique, qui varie entre espèces et entre individus d'une même espèce (Ghalambor et al., 2007; Angilletta, 2009 ; Magozzi & Calosi, 2015). En modulant leur tolérance physiologique, les organismes peuvent ainsi s'acclimater à des conditions thermiques différentes (Bozinovic et al., 2011; Bozinovic & Naya, 2015). Cette acclimatation, rendue possible par la plasticité phénotypique, leur permet d'élargir ou d'ajuster la gamme de températures qu'ils peuvent supporter (Calosi et al., 2008; Bozinovic et al., 2011; Bozinovic

& Naya, 2015). Ainsi, un changement de température a un effet sur les coûts et les fonctions métaboliques des organismes ectothermes (Marshall et al., 2003), constituant un régulateur essentiel des fonctions physiologiques (Hofmann & Todgham, 2009).

Sensibilité thermique et taux métabolique

Tous les organismes, du plus simple au plus complexe, doivent maintenir leur homéostasie, c.-à-d., préserver un équilibre interne, pour assurer leur survie en dépit des fluctuations de l'environnement externe (Cooper et al., 2008). Cependant, cette régulation homéostatique constitue un véritable défi (Boyd et al., 2016 ; Somero et al., 2017), particulièrement en raison de l'hétérogénéité de l'environnement (Boyd et al., 2016). Face à cette variabilité environnementale, la tolérance thermique émerge ainsi comme un facteur déterminant pour la persistance des espèces ectothermes. Chez les invertébrés sessiles, la tolérance thermique est principalement liée à l'ajustement de la demande en oxygène, laquelle influence directement l'activité métabolique et les processus énergétiques cellulaires (Portner, 2010). La capacité d'une espèce à réguler son métabolisme face à des conditions stressantes est donc susceptible d'en déterminer la survie, la croissance et la reproduction (Pörtner & Farrell, 2008; Shirayama & Thornton, 2005).

La plasticité du taux métabolique joue un rôle central dans la compréhension des mécanismes de réponse des ectothermes marins aux variations de température (Brown et al., 2004; Magozzi & Calosi, 2015). L'exposition à des températures extrêmes entraîne une augmentation du taux de réaction métabolique avec l'élévation de la température jusqu'à

atteindre une valeur maximale, qui représente la capacité maximale d'un individu à approvisionner ses tissus en O₂. Cependant, la consommation en O₂ chute rapidement une fois que la température dépasse le niveau suboptimal de l'espèce (Schulte et al., 2011; Schulte, 2015; Havird et al., 2020). Deux indicateurs sont utilisés pour évaluer quantitativement la réponse métabolique aux variations thermiques : la sensibilité thermique (Q₁₀), qui correspond à la variation du changement d'un taux biologique pour une augmentation de 10 °C (Havird et al., 2020), et le coefficient de variation (CV), qui quantifie la variabilité phénotypique inter-individuelle et inter-spécifique du taux métabolique à différentes températures. Ces deux métriques peuvent nous renseigner sur le potentiel d'adaptation d'une espèce par sélection naturelle (Mort, 1989 ; Calzada & Scariano, 2013).

Plusieurs événements de température extrême, comme les vagues de chaleur marines (VCM), ont un impact sur la performance de nombreuses espèces marines lorsque les températures atteignent ou dépassent les limites de leur fenêtre thermique (Cavole et al., 2016 ; Smith et al., 2023). Selon certaines études, ces phénomènes climatiques extrêmes représentent un risque nettement plus élevé qu'un changement graduel des moyennes climatiques, lequel s'opère sur des échelles temporelles plus longues (Thibault & Brown, 2008 ; Smale & Wernberg, 2013 ; Frölicher & Laufkötter, 2018). Plusieurs études expérimentales ont déterminé l'impact des changements climatiques sur la physiologie des espèces par l'augmentation de la température moyenne avec une exposition à long terme. Par exemple, Massamba-N'Siala et al. (2022) ont étudié l'implication à long terme du réchauffement des océans sur la performance du taux métabolique d'*Ophryotrocha labronica* (La Greca & Bacci, 1962) sur deux générations, tandis que Voet et al. (2022) ont

analysé les réponses écophysiologiques, notamment la mortalité et le taux métabolique, de trois espèces d'invertébrés face au réchauffement et à l'acidification des océans après une exposition de 3 à 6 semaines (voir également Verberk et al., 2023 ; Guscelli et al., 2023a). Les événements de température extrême, notamment les VCM, demeurent en revanche sous-étudiées, ce champ de recherche commençant tout juste à susciter un intérêt marqué et les études à ce sujet étant encore récentes et peu nombreuses. (Hobday et al., 2016, 2018). Or, les VCM ont un impact majeur sur la performance des espèces marines lorsque les températures dépassent les limites de leur fenêtre thermique (Cavole et al., 2016 ; Smith et al., 2023).

Dans ce contexte, une compréhension approfondie de la tolérance thermique des espèces ectothermes sessiles s'avère essentielle pour anticiper l'évolution des espèces ectothermes marines dans les décennies à venir (Chown et al., 2010 ; Somero, 2010). Le degré de réponse physiologique reflète directement la tolérance d'une espèce aux perturbations environnementales (Stillman, 2002 ; Somero, 2010 ; Madeira et al., 2012) et permet, par étude comparative, d'identifier les espèces les plus vulnérables aux changements globaux. Cependant, des lacunes persistent : **l'influence spécifique des VCM sur la capacité de survie, les taux métaboliques de routine (RMR) et la plasticité phénotypique des invertébrés sessiles ectothermes restent insuffisamment caractérisés** (Inchausti & Halley, 2003 ; Katz et al., 2005 ; Folguera et al., 2008). Ces lacunes limitent notre capacité à prédire les réponses biologiques de ces organismes clés. La quantification de la tolérance aux VCM constitue donc un enjeu crucial pour la physiologie de la conservation.

Objectif principal

Avec mon étude, j'ai pour objectif principal d'évaluer si les VCM, de différentes sévérités, vont exercer une influence différente sur le taux de survie et le taux métabolique moyen, sur l'anémone indigène, l'anémone rouge *Bunodactis octoradiata* vs. l'anémone non-indigène et envahissante, l'anémone plumeuse *Metridium senile*. Plus précisément, mon projet de maîtrise vise à déterminer si l'anémone indigène et l'anémone non-indigène et envahissante ont un niveau de tolérance thermique et des mécanismes physiologiques comparables pour faire face aux VCM en ce qui concerne la survie et les taux métaboliques.

Hypothèses et prédictions

J'émetts l'hypothèse générale qu'une VCM exercera une influence négative croissante avec son intensité sur le taux de survie et le taux métabolique des spécimens (Angilletta, 2009). J'anticipe que, comparativement à l'espèce indigène, l'espèce non-indigène présente :

- (i) un taux de survie supérieur (Schulte et al., 2011 ; Schulte, 2015 ; Havird et al., 2020), et
- (ii) une meilleure capacité de régulation de son taux métabolique moyen, c.-à-d., un meilleur maintien de l'homéostasie métabolique, lors de l'exposition à une VCM (Stachowicz et al., 2002). De plus, la demande métabolique des anémones augmentera avec la sévérité de la VCM, mais cette augmentation sera plus prononcée chez l'espèce indigène, qui manifestera une moindre capacité à réguler son métabolisme face à ce stress thermique extrême (Schulte et al., 2011 ; Schulte, 2015 ; Glon et al., 2019 ; Havird et al., 2020).

CHAPITRE 1

The impact of marine heatwaves on the survival and metabolic rate of a nonindigenous and invasive (*Metridium senile*) and an indigenous (*Bunodactis octoradiata*) sea anemone in the Strait of Magellan, Chile

Daphnée Delisle¹, Luis Miguel Pardo³, Ignacio Garrido^{2,3,4}, Ladd Johnson²,

Piero Calosi¹

¹ Laboratoire de Physiologie Écologique et Évolutive Marine, Département de biologie, chimie et géographie, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, Québec, Canada.

² Department of Biology, Laval University, Pavillon Alexandre-Vachon, Quebec, QC, Canada .

³ Laboratorio Costero de Recursos Acuáticos de Calfuco (ICML), Facultad de Ciencias, Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile.

⁴ Centro FONDAP de Investigación en Dinámica de Ecosistemas Marinos de Altas Latitudes (IDEAL), Punta Arenas, Chile.

ABSTRACT

Nonindigenous species are proliferating in new environments due to rising ocean temperatures. The thermal barriers that historically limited their spread are lifted by climate change, providing opportunities for these species to establish themselves and threaten indigenous ecosystems. Climate change not only raises average ocean temperatures but also increases the frequency and intensity of marine heatwaves (MHWs). Temperature acts as both a limiting and enabling factor for species, influencing their distribution through their thermal tolerance. Rising temperatures can affect an ectotherm's metabolism and ultimately its survival, depending on its ability to cope with this environmental change. This study aims to evaluate whether the indigenous red anemone *Bunodactis octoradiata* (Carlgren, 1899), indigenous to the Straits of Magellan, Chile and the nonindigenous plumose anemone *Metridium senile* (Linnaeus, 1761) exhibit comparable abilities to face MHWs in terms of survival and metabolism and to assess how different MHW intensities impact these traits. In a controlled laboratory experiment, we simulated an MHW of 10.2 and 12.2 °C (categories II and IV) and compared it to a control of 8.2 °C, over a 5-d period. The oxygen uptake was then measured as a proxy for the routine metabolic rate (RMR) of the two anemones species. We hypothesized that the nonindigenous species would exhibit higher survival rates and lower metabolic rates compared to the indigenous species, reflecting superior metabolic regulation. Contrary to our expectations, all specimens survived the experiment, and only a significant difference in RMR between control and MHW conditions was observed, but with no significant differences in RMR between species. These responses suggested that RMR exhibited phenotypic plasticity, and this trait could acclimate to new temperature conditions. The absence of significant metabolic responses between the two MHW temperatures suggested well-developed regulatory and homeostatic abilities. However, Q_{10} , an indicator of the thermal sensitivity of RMR, suggested that the investigated anemones show reduced thermal sensitivity to rising temperatures. Finally, it was interesting to note a lower intraspecific variation at higher temperatures, potentially limiting their capacity to cope with further warming. Considering that consecutive MHWs are expected as much during summer as winter, future research should investigate survival and metabolic performance across different seasons. Seasonal changes could shift thermal tolerance limits, providing new insights into their acclimatization and homeostatic capacities.

Keywords: Homeostasis, Q_{10} , thermal sensitivity, coefficient of variation, Cnidaria, temperature, global warming

1. INTRODUCTION

Nonindigenous specimens, *i.e.*, species that have been introduced outside their indigenous range (Maggs et al., 2010), are recognized as a major threat for ecosystem functions and biodiversity (Lodge, 1993; Pimentel et al., 2000; Mack et al., 2000). Human activities may lead to accidental introductions by ballast water, biofouling adhering to ships and floating debris (Wonham et al., 2001b), along with deliberate introductions (*e.g.*, for mariculture). Jointly, they contribute significantly to the global redistribution of marine species (Minchin, 2007). The constant increase of international trade linked to anthropic activities acts as a major vector for these species to overcome natural dispersal barriers (Coles et al., 1999; Carlton, 1996).

Environmental alterations caused by climate change may also favour the establishment of nonindigenous species (Stachowicz et al., 2002). Climate change arising from human activities has already impacted marine ecosystems (*e.g.*, Harley et al., 2006; Poloczanska et al., 2007; Hawkins et al., 2008; Hoegh-Guldberg & Bruno, 2010; Wernberg et al., 2011) as a trend of increasing average temperatures but also as an increased variability and occurrence of extreme warming events known as marine heatwaves (MHWs) (Hobday et al., 2016; IPCC, 2023). Indeed, MHW have increased in frequency, intensity, and duration over the last century (Oliver et al., 2018; Masson-Delmotte et al., 2021) and are expected to continue to increase over the rest of this century (IPCC, 2022; Frölicher et al., 2018; Oliver et al., 2019). MHW are defined as discrete periods of anomalously warm sea surface temperatures, and are increasingly recognized as major drivers of ecological change. More specifically, an

MHW is defined as an event in which daily sea surface temperatures (SSTs) exceed a local, seasonally varying threshold (the 90th percentile of SSTs for that calendar day, based on a 30-year climatology) for at least five consecutive days (Hobday et al., 2016). The intensity of MHWs is classified into four categories, *i.e.*, from Category I (Moderate) to Category IV (Extreme), based on how much the observed temperature anomaly exceeds this threshold relative to the historical climatological mean (Hobday et al., 2016, 2018).

Marine heatwaves have strong effects on ecosystem structure and functioning (Chiswell, 2022; Smale et al., 2019), considering they may occur over various spatiotemporal scales, and have multiple causes, *i.e.*, a shift in wind corridors, ocean currents, solar radiation and El Niño events (Holbrook et al., 2020). MHWs can also be directly linked to El Niño events due to the associated large-scale increases in ocean temperature (Hobday et al., 2023). Marine heatwaves have been shown to have dramatic consequences on species' abundances (Smale et al., 2019; Wernberg et al., 2012) causing local extinctions, changes to community composition and loss of critical habitat (Cavanaugh et al., 2019). For example, this is the case of the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*; Thunberg, 1793) which had been introduced into Europe as an aquaculture species under the premise that the local temperature was adequate for their growth, but too low for temperature-dependent reproduction. However, following MHW events during the summer, this favourable temperature gave them opportunities to reproduce and thus facilitated their establishment in the wild (Ruesink et al., 2005). This example shows how temperature rise can influence the establishment and expansion of a nonindigenous species (Herbert et al., 2016). These opportunities, which increase with rising

ocean temperatures, also multiply the concerns of MHWs in the long term (King et al., 2021; Hobday et al., 2016).

Temperature is the principal abiotic factor driving biological processes, from reaction kinetics to the structural integrity of biomolecules (Hochachka & Somero, 2002). This dependency is absolute for ectotherms, whose physiological performance is intrinsically tied to ambient thermal conditions (Angilletta, 2009). A species' sensitivity to temperature is defined along two key axes: (i) its thermal performance window, *i.e.*, the range within which metabolic function is sustained, and its capacity for acclimatization, and (ii) the phenotypic plasticity to adjust thermal limits (Pörtner, 2001; Angilletta, 2009). This plasticity varies between species and among individuals, directly determining the width of an organism's thermal window (Ghalambor et al., 2007; Magozzi & Calosi, 2015). The magnitude of the thermal window depends on a species' prior thermal history, acclimatization capacity, and adaptation to its indigenous habitat (Clarke, 2004; Clarke & Fraser, 2004).

MHW are of particular concern to sessile marine invertebrates, which cannot behaviorally evade from unfavorable habitats (Hobday et al., 2016). These organisms must rely entirely on physiological acclimatization to modulate their tolerance and withstand rapid thermal anomalies (e.g., Hadas et al., 2008; Tagliarolo et al., 2013). In such organisms, thermal tolerance is fundamentally constrained by oxygen supply and demand dynamics; rising temperatures intensify metabolic oxygen demand, potentially leading to an oxygen-limited thermal tolerance (Pörtner, 2012; Hofmann & Todgham, 2009). A dynamic that explains the severe impacts of MHWs on species exceeding their thermal windows (Cavole

et al., 2016; Smith et al., 2023). Consequently, measuring oxygen uptake (MO_2) as a proxy for routine metabolic rate (RMR) offers a critical, mechanistic lens into how sessile ectotherms respond to thermal stress, directly quantifying the metabolic cost of maintaining homeostasis during MHW exposure (Fry, 1971; Magozzi & Calosi, 2015). Maintaining homeostasis, *i.e.*, an internal equilibrium during external fluctuations, is a fundamental challenge for all organisms, with environmental heterogeneity imposing a constant physiological pressure (e.g., Boyd et al., 2016; Somero et al., 2017). Plasticity in metabolic rate is therefore central to understanding species-specific responses to temperature variation (Magozzi & Calosi, 2015).

Exposure to extreme temperatures induces RMR to increase with rising temperature due to accelerated biochemical kinetics, until reaching a species-specific optimum. Beyond this point, as oxygen supply fails to meet the escalating demand, RMR declines sharply (Schulte et al., 2011; Havird et al., 2020). This response can be quantitatively assessed using two key indicators. First, thermal sensitivity (Q_{10}) provides a standardized metric of an organism's acute metabolic response to warming (Havird et al., 2020; Sinclair et al., 2016). Second, the coefficient of variation (CV) quantifies the inter-individual and inter-specific variability in RMR across temperatures (Mort, 1989; Calzada & Scariano, 2013). This variability can be used as a proxy for species capacity for further adaptation based on the selection of existing phenotypes-genotypes (Calosi et al., 2016; Forsman & Wennersten, 2016; Lloyd et al., 2016). Together, Q_{10} and CV offer complementary insights into the mechanistic (rate response) and evolutionary (response diversity) dimensions of thermal adaptation.

Many experimental studies have assessed the impacts of an increase in the mean temperature on oxygen demand with (relatively) long-term exposures and time-series data collections (*e.g.*, Massamba–N’Siala et al., 2022; Voet et al., 2022; Guscelli et al., 2023a; Verberk et al., 2023). In contrast, extreme warming events such as MHWs remain understudied (Hobday et al., 2016, 2018; Jacox et al., 2020; Marin et al., 2021). Therefore, understanding of the thermal tolerance of sessile ectothermic species is essential to anticipate the evolution of marine ecosystems in the coming decades (Chown et al., 2010; Somero, 2010). The degree of physiological response directly reflects a species' tolerance to environmental disturbances (Stillman, 2002; Somero, 2010; Madeira et al., 2012) and allows, through a comparative study, to identify the species most vulnerable to global changes. However, shortcomings remain: the specific influence of MHWs on survival, RMRs and phenotypic plasticity of ectothermic sessile invertebrates remain insufficiently characterized (Inchausti & Halley, 2003; Katz et al., 2005; Folguera et al., 2008). This gap limits our ability to predict the biological responses of these key organisms. The quantification of tolerance to MHWs is therefore a crucial issue for the physiology of conservation.

Here, we aim to assess if indigenous and nonindigenous anemones of the Strait of Magellan (SM) possess comparable abilities to cope with different MHWs severities in terms of survival rate and metabolic rate. To achieve this goal, we used as biological models, the anemone *Bunodactis octoradiata* (Carlgren, 1899) (Anthozoa: Actiniaria) indigenous of the southernmost regions of Chile in the SM (Garese et al., 2014) and the nonindigenous (since 2015; Häussermann et al., 2022) and invasive (since 2018) anemone *Metridium senile* (Linnaeus, 1761) (Anthozoa: Actiniaria). Both species can be found in the same habitat on

the hard *substratum* in the low intertidal and subtidal zones (Häussermann et al., 2022; Garese et al., 2014).

We measured the metabolic response of the anemones in a laboratory experiment where we elevated temperatures to mimic MHWs. We hypothesize that a MHW will exert an increasing negative influence with its intensity on the survival rate and metabolic rate of both species (Angilletta, 2009). We anticipate that, compared to the indigenous species, the nonindigenous species has: (i) a higher survival rate (Schulte et al., 2011; Schulte, 2015; Havird et al., 2020), and (ii) improved ability to regulate its mean metabolic rate, *i.e.*, better maintenance of metabolic homeostasis, when exposed to a MHW (Stachowicz et al., 2002). In addition, the metabolic demand of anemones will increase with the severity of MHW, but this increase should be more pronounced in the indigenous species, which should show a reduced ability to regulate its metabolism in the face of this extreme heat stress (Schulte et al., 2011; Schulte, 2015; Glon et al., 2019; Havird et al., 2020).

2. MATERIALS AND METHODS

2.1 Specimen collection, transport, and maintenance

Adult specimens of *M. senile* and *B. octoradiata* were collected over two days in April 2023 from a rocky shore (Chabunco Station) located in the central region of the Strait of Magellan (SM), “Región de Magallanes y de la Antártica Chilena” (52° 59' 12.00 "S, 70° 48' 46.00 "W) (Fig. 6). Sixty individuals of each species were collected. *Metridium senile* was removed from the holdfasts of the giant kelp *Macrocystis pyrifera* that had recently been dislodged and deposited on the shore by waves. For *B. octoradiata* individuals were detached from the rocky *substratum* in the middle intertidal zone and at the beginning of the subtidal zone. Specimens were removed with silicone spatulas to avoid damaging the pedal disc and reduce handling stress. Environmental field conditions at the time of collection were 7.0 °C, salinity 30.2, and 77.3 % dissolved oxygen (DO) as measured with an optical O₂ meter (ProODO Meters, YSI, Yellow Springs, OH, USA) submerged in the subtidal zone. Immediately after collection, anemones were transported in a 42-L cooler filled with sea water to the laboratory of the *Centro de Investigación Dinámica de Ecosistemas Marinos de Altas Latitudes* (IDEAL; Universidad Austral de Chile) in Punta Arenas. Once at the laboratory, anemones were split evenly across 8 *aquaria* (5.3 L) for each species (16 *aquaria* in total), for a maximum of eight anemones *per* aquarium, in a temperature-controlled room for acclimation.

Anemones were left to acclimate in sea water under laboratory conditions for 10 days, a standard acclimation period that provided a stable baseline and minimized stress from transport and handling (Thompson et al., 2012). Water temperature was set at the average field conditions

recorded during the Austral Fall (March, April, May) in the central marine section of the SM (Fig. 6) from 1982 to 2020: 8.2 °C (Mora-Soto et al., 2022). Salinity and O₂ conditions were 30 and 100 %, respectively. Sea water used for the acclimation period, the experiment and all measurements was obtained from the *Centro de investigación en Acuicultura* of the Universidad de Magallanes (Punta Arenas, Chile), where it was directly pumped from the SM and kept in a polyethylene tank with a capacity of approximately 9,000 L. The sea water was then filtered through two 20-µm-diameter rope filters, one 10-µm-diameter rope, two 5-µm-diameter rope filters (WPP-F10 Series, Membrane solutions, Auburn, WA, USA) and, as the last filtration step of the system, a UV water filter system (UVF55FS, iSpring, Cumming, GA, USA) to ensure water quality. Seawater temperatures during acclimation and MHW treatments were controlled by cooling thermostats filled with antifreeze liquid (ALPHA RA 12 and 8, LAUDA, Leverkusen, Germany) and connected to a spiral water heater by a silicone hose (Fig. S2).

Seawater environmental parameters (*i.e.*, temperature, O₂ saturation and salinity) during acclimation were monitored daily with an optical dissolved oxygen (DO) (ProODO Meters, YSI). pH was measured at the beginning and at the end of the acclimation period with a pH meter (sensION+ MM150, HACH, Loveland, CO, USA) equipped with a calibrated probe (Sension+ pH combination puncture electrode 5053T, HACH, Loveland, CO, USA).

Anemones were fed every three days with *Artemia*, and uneaten food was removed with a pipette after 24 h (Glon et al., 2019), which ensured high water quality and prevented the accumulation of excreta and decaying food. For the same reason, fifty percent of the water in each *aquarium* was changed every 48 h. Seawater quality was monitored twice a week by verifying seawater pH and measuring concentrations of ammonia, nitrite, and nitrate using a liquid analytical test kit (Master Test Kit, FLUVAL, Montreal, QC, Canada). After acclimation to laboratory

conditions, anemones were gently detached from the aquarium using a silicone spatula and transferred to experimental units in water-filled jars to avoid mechanical damage and minimize stress. Anemones were then allowed to adjust to the new conditions for 24 h before the start of the experiment.

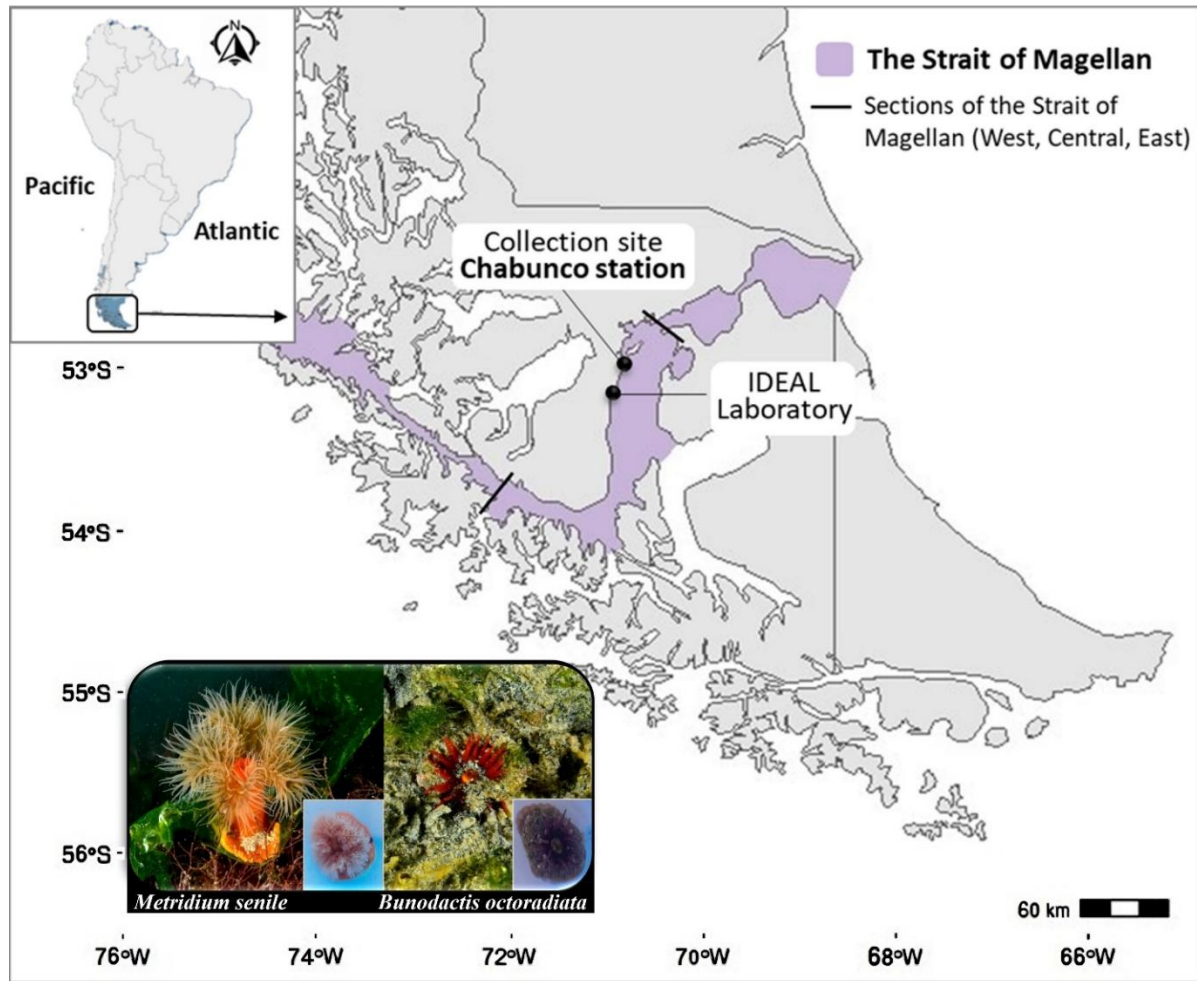


Figure 6: Map showing the collection site of the anemone species investigated (*Bunodactis octoradiata* and *Metridium senile*), as well as the location of the laboratory IDEAL in the central section of the Strait of Magellan in southern Chile. The two bold black lines represent the separation of the three distinct regions in the Straits of Magellan. Photo credit: Ignacio Garrido, Chile.

2.2 Experimental design, system, and protocol

To determine the effects of MHWs on the survival and metabolism of the two anemones species investigated, we replicated these conditions in the laboratory and exposed them for 5-d,

the minimal duration for an extreme temperature event to be considered a MHW according to Hobday et al. (2016). Considering the frequency of MHWs at the collection area, where 45 MHWs events from Category II to IV were detected from 1982 to 2020 (Mora-Soto et al., 2022), the season of collection (austral fall, April) and the predicted increase in the intensity of these extreme events (IPCC, 2023), the categories II and IV of MHWs were selected for our experimental treatments. The temperatures for the two treatments and control conditions were calculated, using 38 years (1982-2020) of satellite sea surface temperature (SST) data in the Austral fall (March, April, May) in the central section of the SM (Mora-Soto et al., 2022), following the definition of Hobday et al. (2016). The mean temperature for this period was 8.2 °C and the 90th percentile corresponded to 9.2 °C.

Three treatments were used: (1) control conditions (control: 8.2 °C), (2) simulation of a category II MHW (MHWII: 10.2 °C) and (3) simulation of a category IV MHW (MHWIV: 12.2 °C). The experimental system was composed of six tanks (163 L each, two *per* treatment), each containing a spiral water heater, and was used as a water bath for the *aquaria* (5.3 L each) in each tank (Fig. 7). In each tank we had a total of six *aquaria*, three *aquaria* containing three specimens of *B. octoradiata* and three *aquaria* containing three specimens of *M. senile*.

In total we had six tanks, 36 *aquaria* and 54 specimens of each species. Each *aquarium* contained an air stone and three anemones of the same species, which were separated by plastic, perforated membranes to allow physical separation between individuals (which are known to interact also in antagonistic manners (Östman et al., 2010), whilst guaranteeing good water mixing and oxygenation throughout the *aquarium* (Fig. S2). A mesh covered each *aquarium* to prevent anemones from escaping.

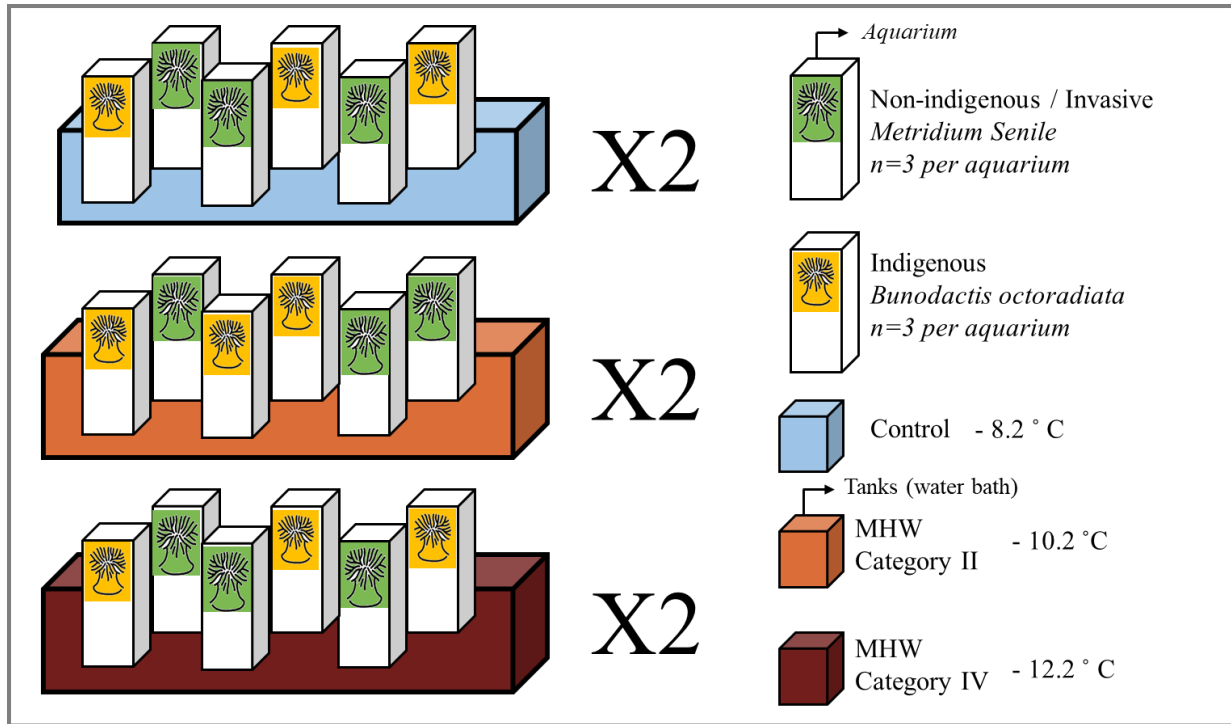


Figure 7: Experimental system representing the marine heatwave (MHW) category temperature treatment by colour (blue, 8.2 °C; orange, 10.2 °C; burgundy, 12.2 °C). Green represents *aquaria* with three specimens of *Metridium senile* and yellow for *aquaria* with three specimens of *Bunodactis octoradiata*.

Seawater properties were monitored throughout the experiment. Temperature was recorded using a thermocouple (HH802U, OMEGA, Norwalk, CT, USA) once a day in all *aquaria* and an optical dissolved oxygen meter (ProODO Meters, YSI) was used to measure salinity and dissolved O₂ saturation. pH_{NBS} was determined at the beginning and at the end of the experiment using a calibrated pH meter (sensION+ MM150, HACH). After the 24 h acclimation to the system, the temperature was increased to mimic MHWs. measurements were taken four times a day to closely follow the ramping (approximately 0.08 °C h⁻¹ for MHWII and 0.16 °C h⁻¹ for MHWIV) and

adjust the thermostats accordingly to ensure an even ramping and reach the set temperature in approximately 24 h.

To ensure that temperature remained stable during the experiment, a corrugated twin-wall plastic sheet covered with black plastic bags was placed on top of each tank. It also prevented natural light from entering the system, maintained a constant photoperiod regime (12 h:12 h, dark:light), and ensured standardized light exposure throughout the experiment using Full Spectrum Aquarium Lights (Planted Aquaria, HiTauring, Oakville, ON, Canada). The start of the treatments was staggered, with a 24 h interval between each temperature treatment, to ensure that oxygen uptake measurements could be carried out at the end of the 5-day exposure for all specimens in three sets of measurements, one set *per* treatment. No food was added 48 h prior to the measurement of oxygen uptake (Walsh & Somero, 1981) to minimize the influence of feeding history and digestive activity (Speakman & McQueenie, 1996).

Table 1: Summary of mean ($\pm$ SE) abiotic seawater conditions for each treatment and separately for the anemone species investigated (*Bunodactis octoradiata* and *Metridium senile*) during the 5-d marine heatwave (MHW) simulation in the laboratory.

Treatments	Anemone species	Temperature (°C)		Salinity		pH _{NBS}		DO (%)	
		Mean	$\pm$ SE	Mean	$\pm$ SE	Mean	$\pm$ SE	Mean	$\pm$ SE
Control (8.2 °C)	<i>B. octoradiata</i>	8.11	0.39	31.03	0.37	7.79	0.07	93.47	2.10
	<i>M. senile</i>	8.14	0.40	30.95	0.29	7.80	0.07	93.35	2.09
HWII (10.2 °C)	<i>B. octoradiata</i>	10.16	0.17	31.15	0.27	7.83	0.07	95.15	1.33
	<i>M. senile</i>	10.21	0.18	31.17	0.22	7.83	0.06	95.07	1.31
HWIV (12.2 °C)	<i>B. octoradiata</i>	12.29	0.20	31.25	0.73	7.83	0.17	95.90	1.47
	<i>M. senile</i>	12.31	0.18	31.35	0.37	7.84	0.09	95.94	1.50

2.3 Survival

Anemone survival was monitored daily *via* verifying that anemones were attached to the tanks' floor or walls and reacted to stimulus, *i.e.*, when approached or gently touched with a pipette.

2.4 Determination of morphometric traits

At the end of the 5-d exposure, the volume of each anemone was then measured using the displacement of a given volume of water when it was placed in a 50-mL graduated cylinder (± 0.5 mL). The anemone volume was then subtracted to the respiration chambers volume for the estimation of RMR.

2.5 Estimation of routine metabolic rate (RMR)

Oxygen uptake (MO_2) used as a proxy for RMR (Fry, 1971) was measured individually *via* closed respirometry. We decided to quantify the RMR, as activity was undefined and unquantifiable for anemones and previous studies also estimated the RMR (Maskrey et al., 2024). Oxygen uptake was measured using a non-invasive fibre-optical system consisting of an optical fibre (POF, PreSens, Regensburg, Germany) attached to an oxygen meter (FIBOX 4, PreSens). The reading of oxygen concentration was done on a reactive oxygen spot (SP-PSt3-NAU-D5-YOP, PreSens) placed at the bottom in hermetic 134-mL glass chambers. The optical fibre was calibrated at 100% with oxygen-saturated water to each reactive oxygen spot before each set of respiration measurements. Measurements were done for both species; 12 individuals *per* treatment were measured (*i.e.*, two specimens *per aquarium* x three *aquaria per* tank x two tanks *per* temperature treatment). At the end of the 5-d exposure period, anemones were carefully transferred, using a silicone spatula, to individual plastic containers filled with *aquarium* water corresponding to their assigned treatment temperature. Anemones, ranging from 0.25 to 2.25 mL in volume, were then placed individually into respiration chambers previously submerged in a 46-L tank filled with filtered sea water set to its treatment condition.

To reduce the possible stress caused by the new environment, chambers were closed with mesh and placed on their side, allowing water circulation during the 8-h acclimation *prior* to measurements. Each glass chamber was then used as a respiration chamber with a mesh that prevented the anemone from entering in contact with the magnetic stirrer that ensured even mixing of the water inside the chamber once this was closed. The mesh also provided an anchoring surface. Chambers were placed in a container for incubation over a magnetic stirrer plate (Mix 12, 2Mag AG, Munich, Germany) set at 290 rotations *per* min (rpm) to ensure the homogeneity of physico-chemical parameters in the water.

Oxygen uptake was measured every hour for the 12-h trial. Eighteen blanks and six chambers *per* set of measurements, containing water from each treatment, were added to estimate background respiration in sea water, for a total of 24 anemones and six blanks for each set of measurements. Furthermore, each chamber and the respiration tank were washed with distilled water between trials. Acclimation and incubations for MO₂ measurements were carried out in a temperature-controlled room under dark conditions, which ensured that light exposure did not affect oxygen uptake. After each set of measurements, the position of the anemone was checked to ensure that it was not covering the oxygen spot, which would invalidate the measurement. The volume of each respirometry chamber was then measured individually with the mesh and the magnetic flea, to determine the exact volume. The volume of anemones was then subtracted from their respective chamber volume for the RMR calculation. The minimum water oxygen-level reached during the close respirometry was 35 % air sat.; however, only three specimens reached oxygen level under 60 % air sat. The mean background oxygen uptake of the blanks represented: control = 0.17 $\mu\text{mol O}_2 \text{ h}^{-1}$; 42.96 % of total respiration; MHWII = 0.18 $\mu\text{mol O}_2 \text{ h}^{-1}$; 26.90 %; MHWIV = 0.18 $\mu\text{mol O}_2 \text{ h}^{-1}$; 25.85 % of total respiration. The higher proportions of background

consumption were probably due to the use of seawater for the trials, which may have exhibited more intense biological activity than artificial seawater.

Individual RMR (in $\mu\text{mol O}_2 \text{ h}^{-1}$) were obtained by calculating the slope of the decrease in oxygen concentration over time (% air sat.) using the *respR* package (Harianto et al., 2019) in R (version 4.3.2). Data were first processed by removing the first 3-h of measurements, as oxygen profiles during this period were non-linear. This likely reflects the time required for the water to equilibrate to the conditions in the environmental chamber and for the oxygen sensor dots to become saturated (Holmes-Hacker et al., 2023). Then, regressions were calculated for each individual with the *calc_rate* function. Background respiration was subtracted from the individual rates within the same run using the function *adjusted_rate*. A min r^2 (coefficient of determination) threshold of 0.7 was applied to remove non-linear sections of the slope, using a histogram of r^2 values and the proportion of rejected slopes as a function of min r^2 as diagnostic tools to determine the threshold (Chabot et al., 2021). On this basis, a total of six out of 72 individuals tested were removed from the database. Then, the mean of the slopes above the threshold was calculated for each remaining individual, and rates were converted to $\mu\text{mol h}^{-1}$ to be used in further statistical analyses. This protocol followed best practices for collecting and reporting respirometry data as described in Killen et al. (2021) (see Table S4).

2.6 Dissection and anemone tissues samples

At the end of each individual set of respiration measurements, the anemone was gently removed from the chamber for dissection and cut in half to obtain duplicate samples for each

specimen. The anemones were cut vertically to ensure both halves contained tissues of three sections of the anemone: *i.e.*, tentacles, body and pedal disc. Each half was then placed into separate Eppendorf tubes, flash-frozen in liquid nitrogen and maintained frozen for dry mass measurements.

2.7 Determination of dry mass

The samples were used to estimate the dry mass (DM) of anemones. They were air dried at 70 °C for 48 h in a drying oven (DHG – 9053A, ISO, Geneva, Switzerland) and then weighed to obtain their DM (± 0.01 g).

2.8 Determination of the Q_{10} and the coefficient of variation

The Q_{10} coefficient, defined as a fractional change in RMR relative to a 10 °C change in temperature, was calculated using a derivation of the Arrhenius equation (White et al., 2012) to express acute thermal sensitivity, *i.e.*, a change in RMR values in response to a rapid change in environmental temperatures (Seebacher et al., 2015). The Q_{10} was calculated considering each difference in temperature between treatments (control to HWII; control to HWIV; HWII to HWIV):

$$[Eq. 1] Q_{10} = \left(\frac{R_2}{R_1} \right)^{\left(\frac{10}{T_2 - T_1} \right)}$$

where R (in $\mu\text{mol O}_2 \text{ h}^{-1}$) is the mean metabolic rate value for a given temperature; T (°C) is the temperature during the measurement.

The coefficient of variation (CV) represented the variation in individual RMR measurements and was calculated to determine the dispersion of RMR measurements between species and temperature treatments (Calzada & Scariano, 2013):

$$[Eq. 2] CV = (\sigma \times \mu^{-1}) * 100$$

where σ is the standard deviation of the metabolic rate for one species during one treatment and μ is the mean of that metabolic rate.

2.9 Statistical analysis

In order to test for the isolated and combined effects of exposure to MHWs on survival and RMR, linear mixed models (LMM) were used, using *lmerTest* package (Kuznetsova et al., 2017). “Temperature” and “Species” were used as fixed factors. In addition, “Tank”, “Aquarium” and “Chamber” were added as random factors to the models. Finally, “dry mass” was included as a covariate in the RMR and survival models. As the random factors were not significant (Tab. S1) and the model without them was more informative (based on the Akaike Information Criteria, AIC), random factors were not considered and linear models (LM) were preferred, using the *lme4* package (Bates et al., 2015). When effects were observed, post hoc analyses were performed using multiple comparisons of means with Tukey contrast, using the *emmeans* function of the *car* library (Fox et al., 2019). To reduce the number of comparisons in the case of a significant three--way interaction, we selected specific pairwise contrasts that were directly linked to our aims: that is, comparison of the responses of species between treatments. Assumptions of linearity between “dry

mass” and RMR, as well as the normality of the residues and the variance equality (homogeneity and independence) of the elementary group were verified visually with the *check_model* function of the performance package by Lüdecke et al. (2021). Individual RMR and “body mass” were Log10-transformed for analyses to meet the assumptions., and data were back transformed for visualization. All plots were produced with the *ggplot2* package (Wickham, 2016) and all statistical analyses were run with the statistical software R 4.3.2 (R Core Team, 2023).

3. RESULTS

3.1 Survival

Anemone survival was 100% for both species investigated, across all treatments tested.

3.2 Routine metabolic rate (RMR)

Bunodactis octoradiata individuals were heavier than *M. senile* by 0.15 g on average (Tab. S2). The DM of *M. senile* ranged from 0.014 to 0.084 g (mean = $0.040 \pm \text{SE} = 0.019$) and ranged from 0.066 to 0.352 g (mean = $0.193 \pm \text{SE} = 0.080$) for *Bunodactis octoradiata* (Fig. S2). The mean RMR (Fig. 8) differed significantly between treatment, but not between species (Tab. 2). Only the RMR in MHW treatment II and IV was significantly different from the control treatment.

Table 2: Summary of the statistical results of the LM test used to investigate the effect of fixed factors “*Treatment*”, “*Species*” and “*Dry mass*”; interaction of “*Treatment*” and “*Species*” on the mean routine metabolic rate (RMR) ($\mu\text{mol O}_2 \text{ h}^{-1}$) of *Bunodactis octoradiata* and *Metridium senile* and result of the Tukey test of the differences between treatments.

Routine metabolic rates (RMR)					
Factor	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Treatment	2	1.1924	0.59618	4.7217	0.014*
Log_weight	1	0.3275	0.3275	2.5938	0.115
Species	1	0.2653	0.26535	2.1016	0.155
Treatment $\times$ Species	2	0.4962	0.2481	1.9649	0.153
Residuals	41	5.1768	0.12626		

Post-hoc Tukey Results (Treatment within Species)			
Treatment	Emmean	SE	Group
Control	-0.630	0.1014	A
MHWII	-0.132	0.1046	B
MHWIV	-0.261	0.0801	B

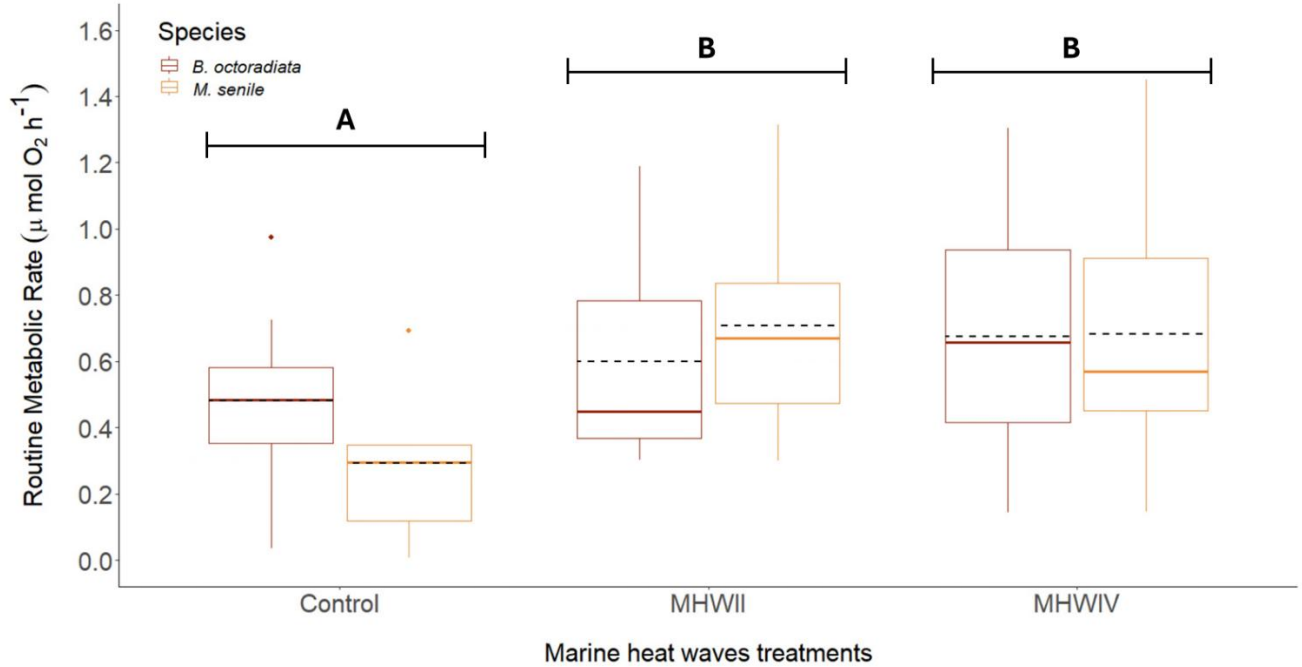


Figure 8: Effect of 5-d exposure to MHW temperatures: control (average seasonal temperature; 8.2 °C), MHW II (MHW Category II; 10.2 °C), MHW IV (MHW Category IV; 12.2 °C) on the mean routine metabolic rates (RMR) ($\mu\text{mol O}_2 \text{ h}^{-1}$) of the anemone, *B. octoradiata* and the anemone, *Metridium senile*. The box plots represent the interquartile range; the solid lines represent the median and dashed lines represent the mean. Vertical lines represent the 95% confidence interval. The letters on the box plots represent the significant differences between treatments.

3.3 Thermal sensitivity (Q_{10})

As there was no significant difference in terms of mean RMR between species, the Q_{10} and CV were calculated only in function of the differences between temperature treatments (fig. S4 and S5). The thermal sensitivity (Q_{10}) values calculated for the differences in RMR among the three temperatures levels tested were decreasing (Fig. 9). The difference of 1.59 represented a

decrease of 64% and the one of 0.82 a decrease of 33%. The difference between control to MHWII and MHWII to MHWIV constituted a decrease of 97%.

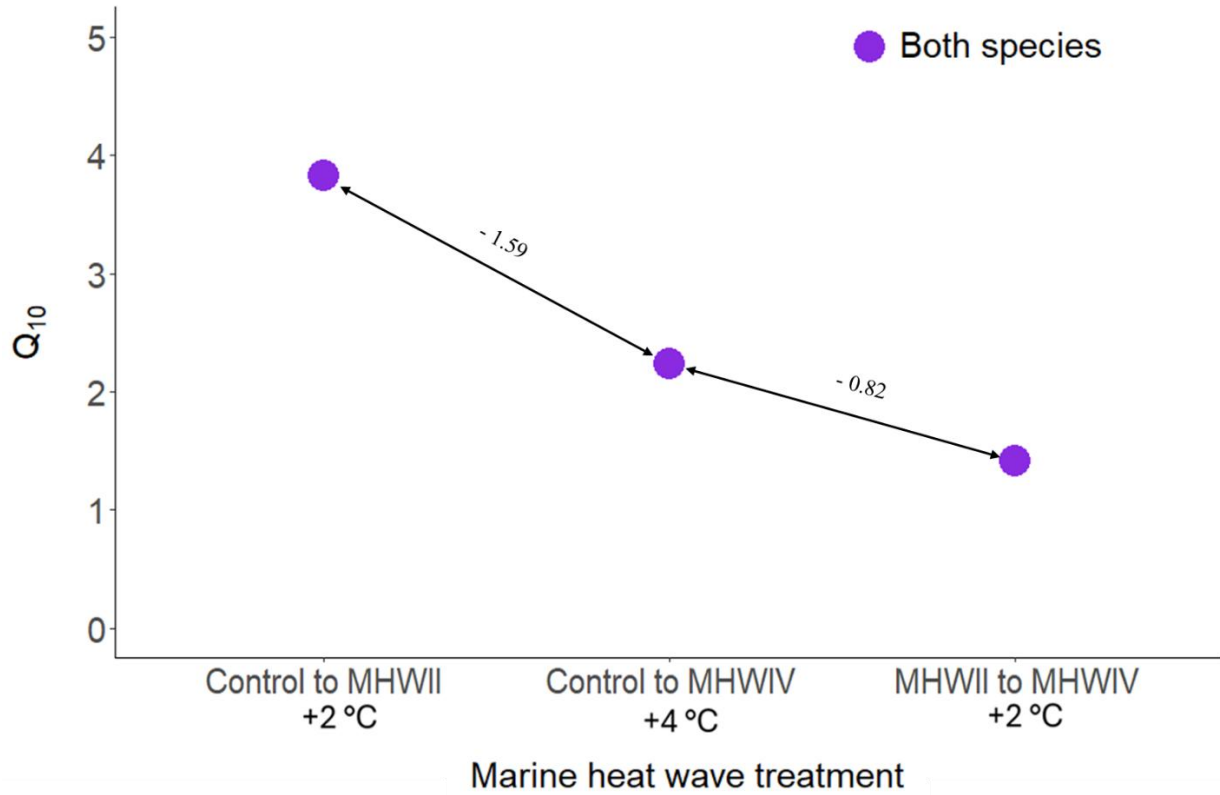


Figure 9: Effect of the change of temperature between marine heat wave (MHW) scenarios: control (average environmental conditions; 8.2 °C); MHW-II (10.2 °C); MHW-IV (12.2 °C) on thermal sensitivity (Q_{10}) of the metabolic rate expressed in Q_{10} metric of both anemone species (*B. octoradiata* and *M. senile*) following a 5-d exposure. The arrows connecting the dots indicated the differences between the Q_{10} values.

3.4 Coefficient of variation (CV)

There was a decrease of the CV from the control to the MHWIV treatment (Fig. 10). There was a decrease of 46 % between the control and MHWII and an increase of 5 % between the MHWII and MHWIV treatments.

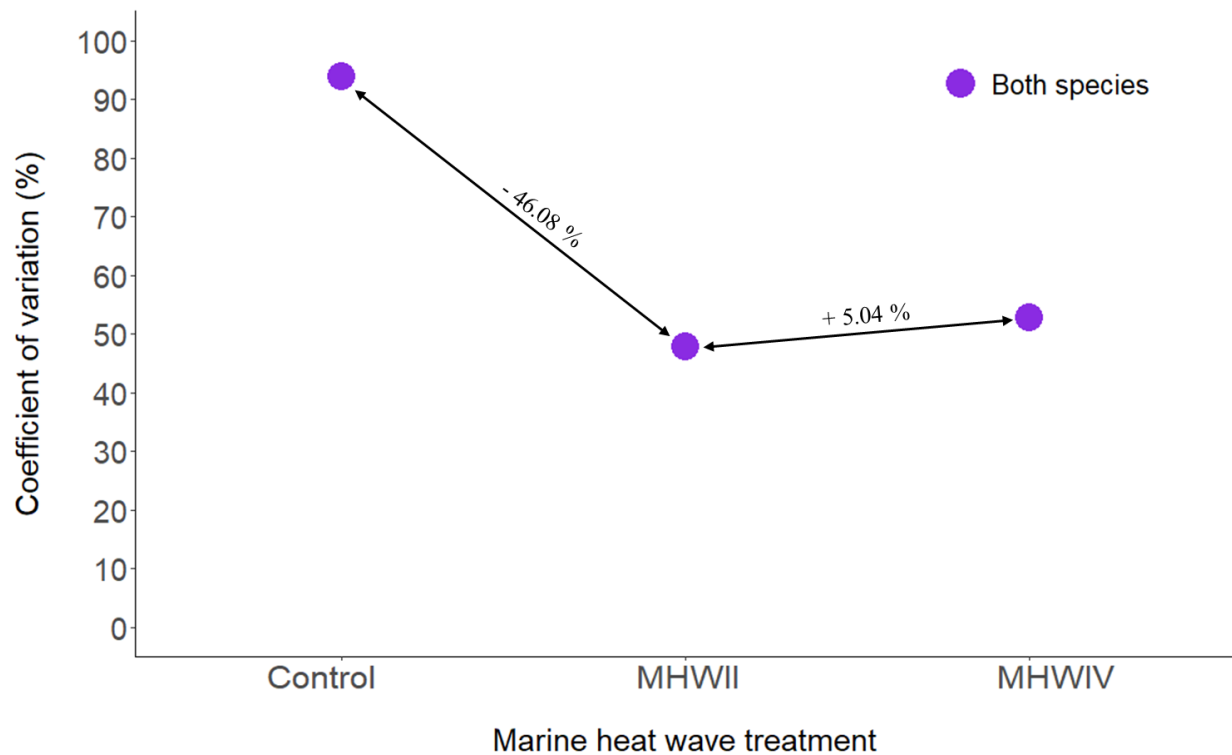


Figure 10: Effect of 5-d exposure to (MHW) temperatures (control [average environmental conditions; 8.2 °C], MHWII [10.2 °C], MHWIV [12.2 °C]) on the coefficient of variation (CV) of the routine metabolic rates (RMR) ($\mu\text{mol O}_2 \text{ h}^{-1}$) of both anemones species (*B. octoradiata* and *M. senile*).

4. DISCUSSION

Temperature is a driver for marine ectotherms distribution through their thermal tolerance, physiological processes and biological performances (Pörtner & Farrell, 2008). Under temperature conditions mimicking MHWs, the metabolic rate of the nonindigenous anemone *M. senile* and the indigenous anemone *B. octoradiata* are comparable, and significantly higher under MHW conditions when compared to the control, but RMR is stable between MHW category II and IV. This response suggests that RMR exhibits phenotypic plasticity, allowing it to adjust to increasing temperatures and indicating that individuals are able to acclimatize to new environmental conditions (Ghalambor et al., 2007; Angiletta, 2009; Magozzi & Calosi, 2015; Bozinovic et al., 2011). Furthermore, the RMR thermal sensitivity (Q_{10}) for anemones' species are showing a higher metabolic sensitivity at the control temperature, and a lower sensitivity for the MHWs scenarios. This result reflects a higher adjustment of the physiological requirements between the control and MHWII treatment (Havird et al., 2020; Beitingger & Lutterschmidt, 2011). Additionally, we demonstrate that inter-individual variation in RMR (CV) decreases by 46 % between the control and the MHWII temperatures with a small increase of 5% to the MHWIV treatment. This could indicate a reduction in their capacity for further adaptation to future MHW in future generations (Sides et al., 2014a; Calosi et al., 2016; Forsman & Wennersten, 2016; Lloyd et al., 2016). Altogether, our results suggest different ways anemones are able to cope with MHWs events, *via* phenotypic plastic and homeostatic responses for both species.

Survival

In the present study, *M. senile* and *B. octoradiata* show no mortality at the elevated temperatures tested mimicking MHW events. This result is consistent with an earlier study on *M. senile* by Voet et al. (2022), where low mortality (2 and 5 %) was observed following a longer exposure (7 d) to higher temperatures (20 and 23 °C) than in our study. Additionally, temperature conditions of our study appear to have been well within the thermal window of both species: 0 to 24 °C for the nonindigenous one (Glon et al., 2019) and 5 to 14 °C for the indigenous anemone, the former based on experimental work (Glon et al., 2019) and the latter based on the environmental temperature range recorded in areas where the species occurs (Garese et al., 2014).

Routine metabolic rates

Mean routine metabolic rates (RMR) are significantly increasing in *M. senile* and *B. octoradiata* among treatments mimicking categories II and IV MHW. However, this increase in RMR is not dependent on the species' status, *i.e.*, indigenous and nonindigenous. Also, the lack of changes in metabolic rates, for the MHWs temperatures treatment, may suggest that there is no apparent physiological compensation to thermal stress (Noisette et al., 2021). Such stability could reflect a form of metabolic resilience, where organisms maintain consistent metabolic rates despite environmental variability, a phenomenon noted in other intertidal invertebrates facing thermal fluctuations (Sokolova et al., 2012; Jansen et al., 2022). Even though this compensation may have not been evidenced at the whole-organism level, other layers of the biological hierarchy may have undergone reprogramming, as previously observed, for example, on the metabolome in response to MHW events (Guscelli, et al., 2023a; Guscelli, et al., 2023b; Noisette et al., 2021).

Unfortunately, it was not possible to carry out the metabolome profiling of species due to the loss of samples during shipping, warranting confirmation of this hypothesis in a future study.

The comparable RMR responses observed between temperatures respectively to both anemone species may suggest well-developed regulatory and homeostasis abilities (*e.g.*, Stillman & Somero, 1996, 2000; Sokolova et al., 2012). Energy metabolism balance is a key factor in helping determine the stress tolerance limits of an organism. Its absence would require the organism to incur additional energy costs and induce trade-offs in energy allocation (Sokolova et al., 2012). For *B. octoradiata* the temperature range, may represent their suboptimal temperature range that is not lethal but still stressful (Pörtner, 2012; Reitzel et al., 2013; Rivera et al., 2021). The ability of both anemone species investigated here to maintain their mean RMR through MHWs temperature conditions may have evolved to avoid energetic demands exceeding available energy (Pörtner, 2012). However, considering that homeostatic energy demands generally increase with increasing temperatures, RMR may very well be constrained by limits to energy supply in species that have evolved resource-supply systems adapted to low-energy lifestyles (Darveau et al., 2002; Glazier, 2005). Nonetheless, metabolism is likely to be influenced by the product of a range of energy allocation automatic reactions under changes in abiotic factors, such as temperature (Schulte, 2015; Glass et al., 2023). Therefore, maintaining homeostatic capacity may require additional energy costs, as the reduction of aerobic scope for growth, activity and reproduction (Calow, 1989, 1991; Calow & Forbes, 1998).

Acclimation to warmer conditions involves compensatory adjustments in oxygen consumption between control and MHWs treatments, suggesting phenotypic plasticity that helps preserve cellular energy balance, although at higher maintenance costs (Brett & Groves, 1979; Chabot et al., 2016b). This plastic response may extend the time window for genetic adaptation to

occur, a key buffer under rapid climate change (Gunderson & Stillman, 2015). Alternatively, such plasticity may represent an evolved strategy to cope with variable environments without immediate adaptive shifts (Godbold & Calosi, 2013).

Our results for RMR are comparable to RMR of other anemone species reported in literature, e.g. *Actinia equina*, 0.13 (10 °C) and 3.75 (13 °C) $\mu\text{mol h}^{-1}$ (Navarro et al., 1981; Maskrey et al., 2024); 0.88 and 0.96 $\mu\text{mol h}^{-1}$ at 15 °C for *Anemonia viridis* (Jarrold et al., 2013); and 21.33 and 11.90 $\mu\text{mol h}^{-1}$ for *M. senile* at 20 and 23 °C respectively (Voet et al., 2022). The relatively low RMR value at lower temperatures across anemones species, including our results, could represent temperatures where RMR is downregulated to maintain homeostasis (Pörtner, 2012; Calosi et al., 2013). The RMR was higher at 20 °C, this temperature likely representing a condition at which the energy cost is too great to maintain homeostasis, and RMR increases until temperatures reach a suboptimal level (23 °C; Voet et al., 2022; Glon et al., 2019), and then decreases rapidly (Schulte, 2015; Havird et al., 2020).

It is also important to note that background microbial respiration is quantified and corrected for but still represents, in this study, an important part of total respiration (*i.e.* an elevated noise to signal ratio), thus having an influence on RMR results. Additionally, anemones have relatively lower RMR compared to more complex organisms, influencing the ratio of anemone respiration vs. background respiration even more (Schopf et al., 1971). Furthermore, when environmental conditions are not favourable, anemones may retract their tentacles and contract their column wall in order to decrease its oxygen exchange surface and decrease its metabolic rate (Shumway, 1978).

Thermal sensitivity

The link between lower metabolic demand and higher heat tolerance can be explained through a heat-induced limitation in marine ectotherms' capacity to meet their demand for metabolic substrates and energy (Rall et al., 2012; Ritchie, 2018; Paschke et al., 2018). This strategy, consisting in the regulation of RMR to maintain comparable values across temperatures, may be used during MHW to avoid energetic demands exceeding their available energy supply. Marine heatwaves will become progressively more frequent and last longer (Hobday et al., 2016, 2018), thus metabolic reduction to sustain RMR at elevated temperature could place individuals at a selective disadvantage by creating energetic deficits (Pörtner, 2012).

Thermal sensitivity is at its highest, for a 2 °C increase between the control and MHWII treatment. Q_{10} has been long recognized to reflect the adjustments related to the enzymatic and physiological requirements for energy when temperature increases by 10 °C (Havird et al., 2020; Beitinger & Lutterschmidt, 2011). For metabolic rates of aquatic animals, Q_{10} values are generally close to 2, indicating that their RMR doubles for a temperature increase of 10 °C when animals are well adapted to temperature variations. In contrast, Q_{10} values higher than 2 indicate high thermal sensitivity to increasing water temperature (Beitinger & Lutterschmidt, 2011). In this study, Q_{10} represents the acute thermal sensitivity of mean metabolic rate (Rummer et al., 2014). Although, there is no significant difference in mean RMR for the anemones' species I investigated, anemones exhibit higher Q_{10} values between 8.2 and 10.2 °C than between 10.2 and 12.2 °C. It suggests that anemones are more sensitive to increases in temperature from lower to intermediate temperatures in the present study (Daoud et al., 2007).

Anemones Q_{10} is lower for other contrasting treatments. These results are in accordance with Magozzi and Calosi (2015), who showed that species living in broader or more variable thermal habitats had higher mean Q_{10} . For example, the rockpool shrimp *Palaemon elegans* and the Atlantic ditch shrimp *Palaemon varians* presented Q_{10} values of 3.52 and 5.42 respectively for 10-20 °C, both species living in thermally variable habitats. In contrast, the brown shrimp *Crangon crangon* and the striped shrimp *Pandalus montagui* $Q_{10} = 2.80$ and 2.01, respectively, for 10-20 °C, both species living in narrower and more stable thermal habitats (Magozzi and Calosi, 2015). Walsh & Somero (1981) observed that the thermal sensitivity of the nonindigenous anemone *M. senile* diminishes as temperatures increase, similar across different populations (Q_{10} values between 4.12 and 1.96 for 20-15 °C). This pattern suggests that thermal sensitivity is context-dependent, often highest at the lower end of an organism's thermal range and reduced following acclimation or within warmer, more stable thermal regimes (Gunderson & Stillman, 2015). The naturally variable intertidal and shallow subtidal habitats where the study species are found likely contribute to the elevated Q_{10} values observed here.

Inter-individual variation

Intraspecific variation in physiological responses to stressful temperatures is seen in many ectotherms living in heterogeneous habitats, suggesting a broader thermal habitat (Briffa et al., 2013; Chappéron et al., 2016; Maskrey et al., 2021; Magozzi & Calosi, 2015). However, a reduction in inter-individual variation could indicate a reduction in their capacity for further adaptation to future MHW in future generation (Calosi et al., 2016; Forsman & Wennersten, 2016; Lloyd et al., 2016). The calculation of the coefficient of variation (CV) allows us to account for individuals whose RMR responses fall outside the mean $\pm$ standard deviation of the “normal”

distribution and to avoid overlooking important information in our interpretation (Depledge, 1990). The level of intraspecific variation in mean RMR (as measured by CV) decreases largely (46 %) between 8.2 and 10.2 °C and a small increase (5 %) is observed between 10.2 to 12.2 °C. These results are consistent with those on the anemone *Actinia equina*, which showed a higher level of inter-individual variation at a lower temperature (11 vs. 18 °C) (Maskrey et al., 2020). This attenuation of variance at higher temperatures may reflect the increasing physiological challenge of maintaining homeostasis, which can suppress expression of diverse phenotypes as individuals converge toward a limited set of viable metabolic states (Ketola & Ketola, 2020). According to Devin et al. (2014), a shift in the variance can occur before the mean of the biological variable shifts (*i.e.*, RMR in this study), as an early indicator that a species is under stress. Anemones possess a small window of inter-individual variation at higher temperature and are more restrained in their functional response to stress (Sides et al., 2014; Siefert et al., 2015).

Conclusion

Our results indicate that the species of anemones I investigated show plasticity capacities for the rising temperature between the control and MHWII temperature but also show homeostatic capacities between MHWs categories. This stability reflects a strong capacity for metabolic compensation and homeostatic regulation within the ecologically realistic thermal window tested. While compensatory mechanisms can be of highly adaptive significance in species inhabiting heterogeneous environments, a lack of plasticity and inter-individual variability could also be highly detrimental to individual fitness (Abram et al., 2017) and the population. Together our results indicate that both the indigenous and the non-indigenous anemone species have the capacity

to regulate their RMR facing MHW events as it shows capacity for both acclimation and homeostasis.

In the future, it would be relevant to test the survival and metabolic capacity in response to consecutive MHW events, as different species of anemones may have different abilities to recover from MHW events and cope with successive events. Marine heatwave events occurring at different seasons of the year would be interesting to further investigations, as the energetic status of anemones may differ over time. Seasonal temperature changes might shift the sensitivity range and thermal limits window seasonal acclimation of these and other species (Pörtner, 2010) due to the readjustment of their energy metabolism (Pörtner, 2002).

CONCLUSION GÉNÉRALE

En conclusion, notre étude montre qu'il ne semble pas exister de différences entre les deux espèces d'anémone (indigène vs non-indigène) dans les réponses métaboliques thermiques. Toutefois, les deux espèces d'anémone démontrent un taux métabolique moyen supérieure dans le traitement des vagues de chaleur marines (VCM) de catégories II et IV pendant la saison automnale australe dans le Détroit de Magellan (DM) au Chili. Ce résultat suggère une certaine plasticité du RMR face aux changements de température avec tout de même des capacités homéostatiques pour le maintien de son RMR entre les deux catégories de VCM. Cependant, dans des environnements hétérogènes, alors que les mécanismes compensatoires sont importants, le manque de plasticité peut également être très préjudiciable à la physiologie individuelle (Abram et al., 2017; Magozzi & Calosi, 2015).

En raison de l'observation de méthodes de compensation comparable entre les deux espèces face à l'augmentation de la température, les deux espèces d'anémone ont des capacités physiologiques comparable pour s'acclimater aux changements de température engendré par les VCM pendant la saison automnale australe. Il serait toutefois pertinent de tester la survie et la capacité métabolique auxquelles sont confrontées les espèces étudiées exposées à des VCM à différentes saisons de l'année. Comme le statut énergétique des anémones peut différer en fonction des saisons, les changements saisonniers de température pourraient modifier leur plage de sensibilité et les limites d'acclimatation saisonnière de leurs fenêtres thermiques (Pörtner, 2010) en raison du réajustement de leur métabolisme énergétique (Pörtner, 2002).

Limites de la recherche, amélioration et pistes à explorer

Les niveaux de respiration bactérienne reportés pour mon expérience sont élevés et représentent une part importante des mesures de respiration totale enregistrées, ce qui pourrait représenter un biais de l'étude. Bien que l'eau de mer utilisée, directement pompée depuis le Détroit de Magellan (Chili) pour les mesures de respiration, ait subi plusieurs étapes de filtration, j'aurais pu effectuer des tests additionnels de la qualité de l'eau. J'aurais également pu mesurer la respiration des chambres remplies d'eau de mer, sans anémone, pendant 12 h (temps utilisé pour les mesures de respiration des anémones) afin de corriger cette situation. J'aurais pu filtrer davantage l'eau utilisée pour les mesures de respiration avec une lampe UV de filtration afin d'atténuer la respiration microbienne. Cependant, ces corrections expérimentales n'étaient pas possibles dans les conditions de laboratoire, mais pourraient être considérées dans les expériences futures.

Je disposais également d'eau distillée et de sel de mer pour aquarium, j'aurais pu utiliser une eau saline artificielle, comme alternative, pour remplir le réservoir utilisé pour les mesures de respiration, réduisant ainsi l'activité microbienne responsable de cette respiration de fond. De plus, l'utilisation de chambres plus petites aurait permis d'améliorer la qualité des données en obtenant un meilleur ratio masse (tissus de l'anémone) /volume (eau de mer), ce qui aurait diminué l'impact de la respiration de fond.

L'expérience s'est déroulée à Punta Arenas, tandis que l'université d'accueil où je menais cette étude était située à Valdivia. Cette distance rendait difficile le transport du matériel d'une région à l'autre. Lors d'une expérience précédente, les anémones avaient été échantillonnées en plongée, ce qui m'avait permis d'obtenir des spécimens de *Metridium senile* de taille nettement

plus grande. C'est ce qui m'avait conduit à opter pour des chambres plus grandes au moment de la planification de cette étude.

N'ayant pas accès à des plongeurs pour collecter les anémones dans le cadre de cette étude, j'ai procédé à un échantillonnage à marée basse. Cette méthode était parfaitement adaptée pour *Bunodactis octoradiata*, qui pouvait être facilement détachée de son substrat à l'aide d'une spatule en silicone. En revanche, une fois sur le terrain, il est apparu évident que *Metridium senile* ne pouvait pas être prélevée de la même manière. Ses tissus, moins rigides que celui de *B. octoradiata*, subissaient des dommages importants lors du prélèvement, compromettant la survie des spécimens. Pour contourner ce problème, les anémones de cette espèce ont été récoltées sur des crampons de laminaires dérivant sur la berge à marée basse. Cette méthode a toutefois conduit à l'échantillonnage de spécimens plus petits, qui étaient probablement déjà stressés en raison de leur substrat instable.

Bien que l'analyse de la survie et du RMR aient permis d'établir un patron général de la réponse métabolique aux stress de température chez l'anémone indigène et non-indigène envahissante, il serait pertinent dans le futur de faire des analyses métabolomique, reliée aux métabolismes énergétiques. Afin de déterminer si leurs habilités homéostatiques nécessitaient une compensation énergétique, par la plasticité métabolomique, qui permettrait la reprogrammation moléculaire qui peut ultimement prévenir des changements à l'échelle de l'organisme entier (Tsang et al., 2020 ; Calosi et al., 2017).

Mon étude se concentrait sur la durée théorique et minimale d'un événement de VCM de 5 j (Hobday et al., 2016) et sur les températures d'une seule saison de l'année. Or, selon Mora-Soto et al. (2022) la durée moyenne des événements de VCM, catégorie III et IV était de 72 jours. De

plus, depuis le début de l'année 2023, La Niña a été renversée et d'El Niño Oscillations du sud (ENSO) semble se développer (Hobday et al., 2023). ENSO est connue pour engendrer de forts événements de VCM jusque dans le Détroit de Magellan selon les événements passés (Mora-Soto et al., 2022). D'ailleurs, la réponse du RMR des anémones face aux changements de température est connue pour changer selon la saison (Suárez et al., 2020). Il serait intéressant de voir si leurs capacités homéostatiques sont suffisantes pour faire face à une exposition prolongée à des événements de VCM selon les différentes saisons.

Finalement, dans l'étude de la réponse des invertébrés indigène et non-indigène envahissante face aux événements thermiques extrêmes, il est également indispensable d'inclure les différents stades du cycle de vie, puisque ceux-ci comportent des caractéristiques physiologiques différentes. Les possibilités d'acclimatation et d'adaptation ainsi que les capacités homéostatiques varient à chaque stade du cycle de vie, comme les limites des fenêtres thermiques spécifiques varient entre ces étapes (Pörtner, 2012 ; Pörtner & Farrell, 2008).

Finalement, il est primordial de considérer la variabilité des habitats utilisés aux différents stades de développement, les larves étant pélagiques alors que les stades juvéniles et adultes sont benthiques.

Portée de l'étude

Cette étude a permis de démontrer l'importance de comparer des espèces indigènes et envahissantes occupant le même habitat dans un environnement encore peu touché par l'introduction de nouvelles espèces pouvant y avoir des effets dévastateurs. D'autant plus, dans un contexte de changements climatique et l'arrivée d'ENSO qui pourraient amplifier la fréquence, la durée et l'intensité des VCM dans le DM (Hobday et al., 2023).

Ainsi, leur importance écologique justifie le besoin d'amélioration des outils de modélisation, principalement dans le cadre des changements globaux. L'analyse des capacités métaboliques d'anémones a également aidé au développement des ressources en termes de RMR chez les cnidaires marins, qui restent encore plutôt rares à ce jour. Effectivement, cette étude présente, pour la première fois chez l'anémone *B. octoradiata*, des données de RMR et de survie suivant l'exposition à des événements de VCM dans une étude comparative dans un contexte écophysiological.

ANNEXES

Table S1: Summary of the statistical results of the LMM of ‘Species’ and ‘Treatment’ and their interaction on the mean RMR of the specimens incorporating the random effects of the factor ‘Tank’, ‘Aqua’, ‘Sensor’ (as the respiration chamber) as the AIC values for different models; when the p value ($\text{Pr}(> F)$) is lower than 0.05, the variable is significant.

Routine metabolic rates (RMR)							
Term	Sum Sq	Mean Sq	NumDF	DenDF	F value	Pr(>F)	
Treat	1.66838	0.83419	2	2.701	6.617	0.09097	
Log ₁₀ _dry mass	0.59128	0.59128	1	38.57	4.6902	0.03658	
species	0.26751	0.26751	1	38.017	2.122	0.15341	
Treat:species	0.49532	0.24766	2	38.61	1.9645	0.15399	
Random_effects							
Term	npar	logLik	AIC	Delta AIC	LRT	Df	Pr(>Chisq)
None			45.3	0			
TANK	10	-22.116	62.2	16.9	0.00044356	1	0.9832
Aqua	10	-22.116	62.2	16.9	-0.00000001	1	1
Sensor	10	-22.116	62.2	16.9	-0.00000001	1	1

TANK + Sensor			64.2	18.9
Aqua + TANK			64.2	18.9
Aqua + Sensor			64.2	18.9
Aqua + TANK + Sensor	11	-22.116	66.2	20.9

*The Delta AIC column shows the difference from the best model (lowest AIC). Values > 2 indicate substantially less support, and values > 10 indicate essentially no support compared to the best model. In this case, all models with random effects have Delta AIC > 10, strongly favoring the simple model without random effects.

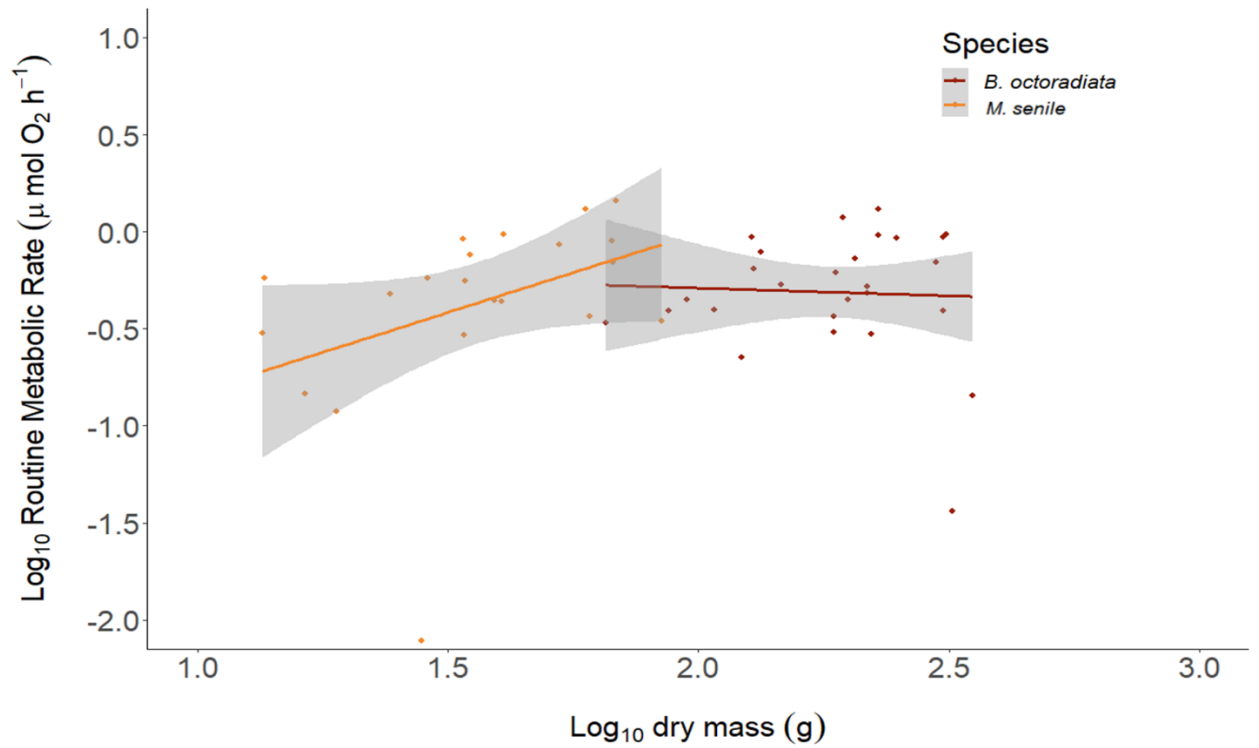


Figure S2: Log₁₀ RMR (μmol O₂ h⁻¹) on the variation of the Log₁₀ dry mass (g) of *Bunodactis octoradiata* and *Metridium senile*.

Table S2: Summary of mean routine metabolic rate ($\mu\text{mol O}_2 \text{ h}^{-1}$), Q_{10} and CV (%) values for *Bunodactis octoradiata* and *Metridium senile*.

Species	T (°C)	Dry mass (g)	RMR ($\mu\text{mol O}_2 \text{ h}^{-1}$)	$\pm\text{SE}$	Q_{10}	CV (%)
<i>B. octoradiata</i>	8.2	0.20	0.48	0.10	5.55	59.61
	10.2	0.13	0.60	0.10	2.49	51.79
	12.2	0.26	0.68	0.11	1.25	52.99
<i>M. senile</i>	8.2	0.04	0.29	0.12	8.20	89.67
	10.2	0.04	0.71	0.15	3.60	50.83
	12.2	0.04	0.68	0.12	0.73	55.51

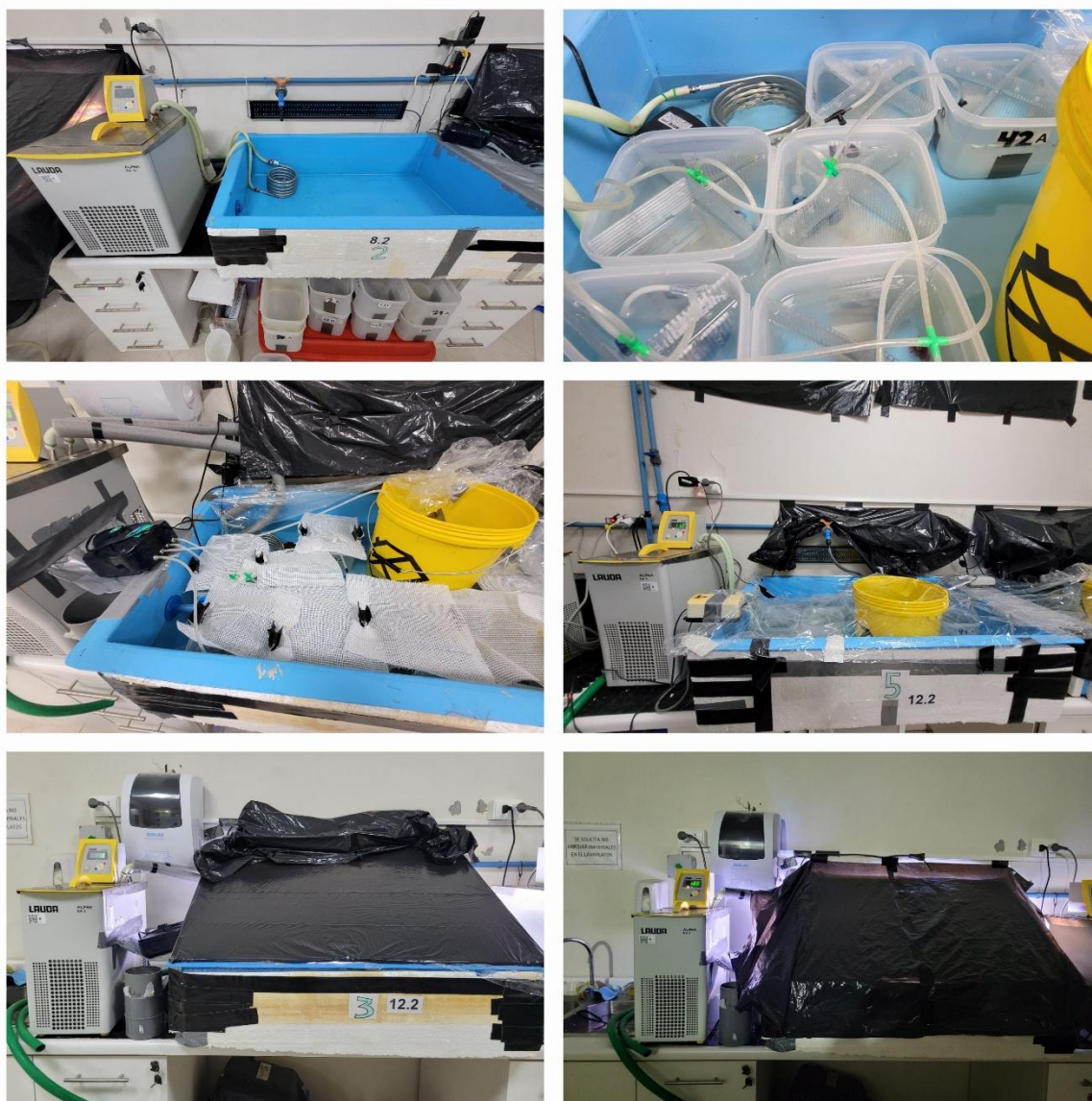


Figure S3: Photos of the installation of the experiment system

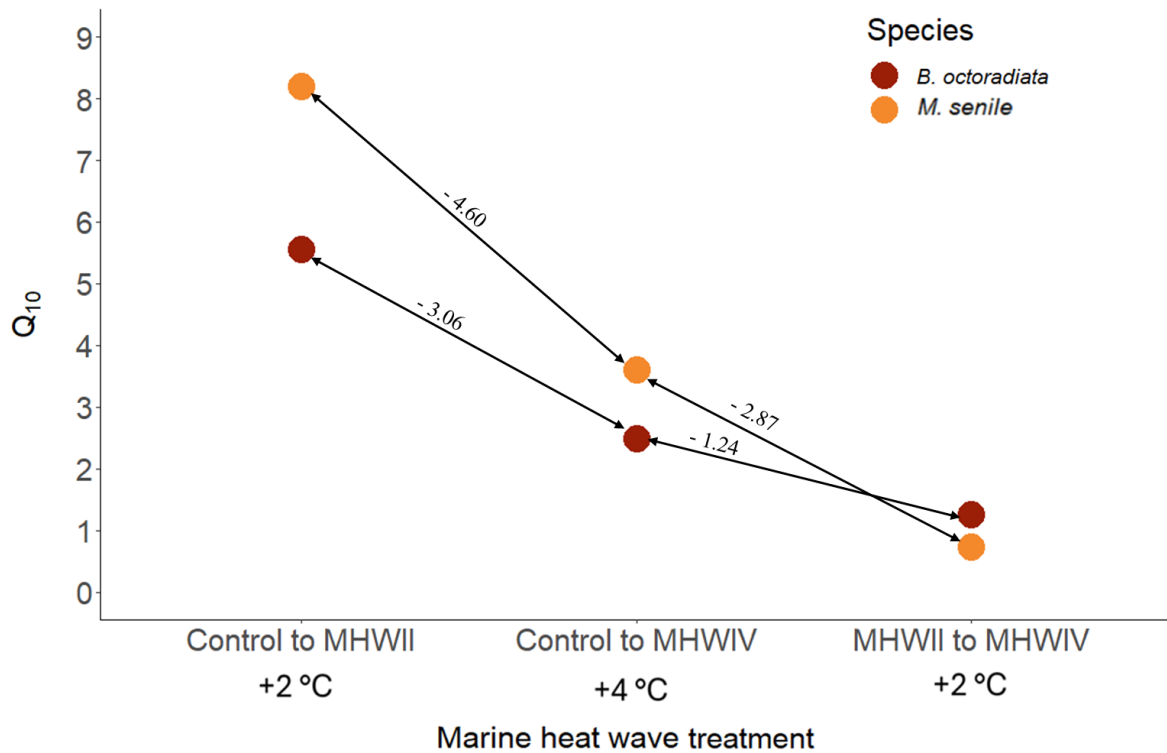


Figure S4: Effect of the change of temperature between marine heat wave (MHW) scenarios: control (average environmental conditions; 8.2 °C); MHW-II (10.2 °C); MHW-IV (12.2 °C) on thermal sensitivity (Q_{10}) of the metabolic rate expressed in Q_{10} metric of the anemones *B. octoradiata* and *M. senile* following a 5-d exposure. The arrows connecting the dots indicated the differences between the Q_{10} values.

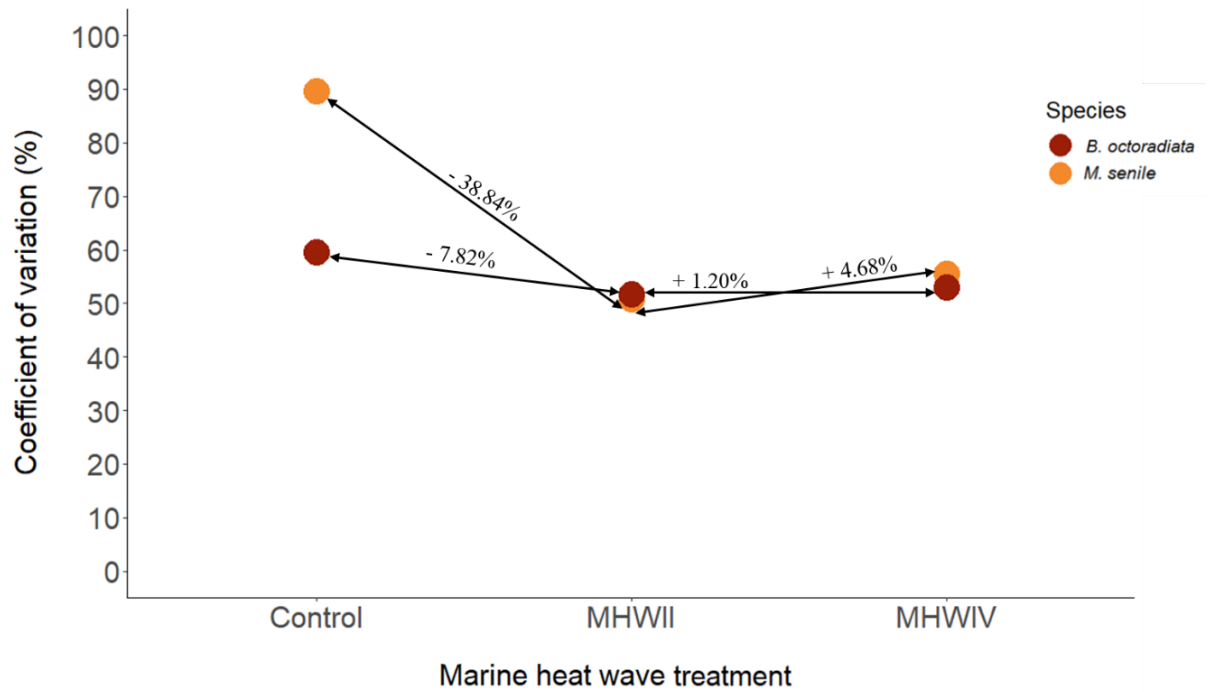


Figure S5: Effect of 5-d exposure to (MHW) temperatures (control [average environmental conditions; 8.2 °C], MHWII [10.2 °C], MHWIV [12.2 °C]) on the coefficient of variation (CV) of the routine metabolic rates (RMR) ($\mu\text{mol O}_2 \text{ h}^{-1}$) of the anemones *B. octoradiata* and *M. senile*.

Table S3: A checklist of 53 essential criteria for the reporting of methods for aquatic intermittent-flow respirometry by Killen et al., 2021 adapted to closed respirometry for this study.

Number	Criterion and Category	Response	Value (where required)	Units
	EQUIPMENT, MATERIALS, AND SETUP			
1	Body mass of animals at time of respirometry	Yes		g
2	Volume of empty respirometers	Yes	134	mL
3	How chamber mixing was achieved	Yes, with a agitator in each respirometer		
4	Ratio of net respirometer volume (plus any associated tubing in mixing circuit) to animal body mass	Yes chamber/anemone	Anemone volume (0.25 to 2.25 mL / 0,1335 L (volume chamber))	
5	Material of tubing used in any mixing circuit	No, closed chambers		
6	Volume of tubing in any mixing circuit	NA		
7	Confirm volume of tubing in any mixing circuit was included in calculations of oxygen uptake	NA		
8	Material of respirometer (e.g. glass, acrylic, etc.)	Yes, glass		

9	Type of oxygen probe and data recording	Yes	non-invasive fibre-optical system consisting of an optical fibre (POF, PreSens, Regensburg, Germany)	
10	Sampling frequency of water dissolved oxygen	Yes	60	minutes
11	Describe placement of oxygen probe (in mixing circuit or directly in chamber)	Yes, directly in chamber		
12	Flow rate during flushing and recirculation, or confirm that chamber returned to normoxia during flushing	NA		
13	Timing of flush/closed cycles	NA		
14	Wait (delay) time excluded from closed measurement cycles	Yes	200 first minutes	
15	Frequency and method of probe calibration (for both 0 and 100% calibrations)	Yes, only for 100%	Once every trial	Bubblers were used to calibrate for 100%, Calibrations were done before each trial at the temperature of the trial.

16	State whether software temperature compensation was used during recording of water oxygen concentration	Yes		
MEASUREMENT CONDITIONS				
17	Temperature during respirometry	Yes, and included in model	8.2 (control), 10.2 (MHW II), 12.2 (MHW IV)	
18	How temperature was controlled	Yes, bath thermostats (LAUDA)		
19	Photoperiod during respirometry	Yes. No photoperiod. Behind black curtains throughout		
20	If (and how) ambient water bath was cleaned and aerated during measurement of oxygen uptake (e.g. filtration, periodic or continuous water changes)	Yes	Water was change between every trial	
21	Total volume of ambient water bath and any associated reservoirs	Yes	163 and 46	Liters
22	Minimum water oxygen dissolved oxygen reached during closed phases	Yes	35	% air sat
23	State whether chambers were visually shielded from external disturbance	Yes		
24	How many animals were measured during a given respirometry trial (i.e. how many animals were in the same water bath)	Yes,	24/trial	

25	If multiple animals were measured simultaneously, state whether they were able to see each other during measurements	Partially		
26	Duration of animal fasting before placement in respirometer	Yes	48	hours
27	Duration of all trials combined (number of days to measure all animals in the study)	Yes	One trial per day / three days	
28	Acclimation time to the laboratory (or time since capture for field studies) before respirometry measurements	Yes	10	days
BACKGROUND RESPIRATION				
29	State whether background microbial respiration was measured and accounted for, and if so, method used (e.g. parallel measures with empty respirometry chamber, measurements before and after for all chambers while empty, both)	Yes	During the trial	
30	State if background respiration was measured at beginning and/or end, state how many slopes and for what duration	Yes	Once every hour for 12-h	
31	State how changes in background respiration were modelled over time (e.g. linear, exponential, parallel measures)	Yes	linear	
32	Level of background respiration (e.g. as a percentage of SMR)		Control (42.96 %), MHWII (26.90 %),	

			MHWIV (25.85 %)	
33	Method and frequency of system cleaning (e.g. system bleached between each trial, UV lamp)	Yes, specified in methods	Each chamber and tank used for respirometry were rinse three time with distilled water between each trial	
STANDARD OR ROUTINE METABOLIC RATE				
34	Acclimation time after transfer to chamber, or alternatively, time to reach beginning of metabolic rate measurements after introduction to chamber	Yes	8	Hours
35	Time period, within a trial, over which oxygen uptake was measured (e.g. number of hours)	Yes	12	Hours
36	Value taken as SMR/RMR (e.g. quantile, mean of lowest 10 percent, mean of all values)	RMR	Oxygen concentration descending slope for each individual	
37	Total number of slopes measured and used to derive metabolic rate (e.g. how much data were used to calculate quantiles)	One		

38	Whether any time periods were removed from calculations of SMR/RMR (e.g. data during acclimation, periods of high activity [e.g. daytime])	Yes	4 first values, 200 first minutes	
39	r ² threshold for slopes used for SMR/RMR (or mean)	0.7		
40	Proportion of data removed due to being outliers below r-squared threshold	Six specimens		
MAXIMUM METABOLIC RATE				
41	When MMR was measured in relation to SMR (i.e. before or after)	NA		
42	Method used (e.g. critical swimming speed respirometry, swim to exhaustion in swim tunnel, or chase to exhaustion)	NA		
43	Value taken as MMR (e.g. the highest rate of oxygen uptake value after transfer, average of highest values)	NA		
44	If MMR measured post-exhaustion, length of activity challenge or chase (e.g. 2 min, until exhaustion, etc.)	NA		
45	If MMR measured post-exhaustion, state whether further air-exposure was added after exercise	NA		
46	If MMR measured post-exhaustion, time until transfer to chamber after exhaustion or time to start of oxygen uptake recording	NA		
47	Duration of slopes used to calculate MMR (e.g. 1 min, 5 min, etc.)	NA		
48	Slope estimation method for MMR (e.g. rolling regression, sequential discrete time frames)	NA		

49	How absolute aerobic scope and/or factorial aerobic scope is calculated (i.e. using raw SMR and MMR, allometrically mass-adjusted SMR and MMR, or allometrically mass-adjusting aerobic scope itself)	NA		
DATA HANDLING AND STATISTICS				
50	Sample size	Yes	18 ind. <i>per</i> species <i>per</i> treatment a total of 54 individuals	
51	How oxygen uptake rates were calculated (software or script, equation, units, etc.)	Yes	respR package	
52	Confirm that volume (mass) of animal was subtracted from respirometer volume when calculating oxygen uptake rates	Yes		
53	State whether analyses accounted for variation in body mass and describe any allometric mass-corrections or adjustments	Yes	Dry mass and RMR were log ₁₀ transform	

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abram, P. K., Boivin, G., Moiroux, J., & Brodeur, J. (2017). Behavioural effects of temperature on ectothermic animals: unifying thermal physiology and behavioural plasticity. *Biological Reviews*, 92(4), 1859–1876.
- Angilletta, M. J. (2009). *Thermal adaptation: a theoretical and empirical synthesis*. Oxford University Press.
- Antezana, T. (1999). Hydrographic features of Magellan and Fuegian inland passages and adjacent Subantarctic waters. *Scientia Marina*, 63, 23–34.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. M., & Walker, S. C. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1).
- Beitinger, T. L., & Lutterschmidt, W. I. (2011). Measures of thermal tolerance. In *Encyclopedia of Fish Physiology*, 3, 1695–1702.
- Blackburn, T. M., Pyšek, P., Bacher, S., Carlton, J. T., Duncan, R. P., Jarošík, V., Wilson, J. R. U., & Richardson, D. M. (2011). A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, 26(7), 333–339.
- Boyd, P. W., Cornwall, C. E., Davison, A., Doney, S. C., Fourquez, M., Hurd, C. L., Lima, I. D., & McMinn, A. (2016). Biological responses to environmental heterogeneity under future ocean conditions. *Global Change Biology*, 22(8), 2633–2650.
- Bozinovic, F., Bastías, D. A., Boher, F., Clavijo-Baquet, S., Estay, S. A., & Angilletta, M. J. (2011). The mean and variance of environmental temperature interact to determine physiological tolerance and fitness. *Physiological and Biochemical Zoology*, 84(6), 543–552.
- Bozinovic, F. and Naya, D.E. (2014). Linking Physiology, Climate, and Species Distributional Ranges. In *Integrative Organismal Biology* (eds L.B. Martin, C.K. Ghalambor and H.A. Woods).
- Branquart, E., & Fried, G. (2016). *Les espèces envahissantes d'ici et d'ailleurs*. Éditions du Gerfaut, Paris, 196p.
- Brett, J. R., & Groves, T. D. D. (1979). Physiological energetics. In W. S. Hoar, D. J. Randall, & J. R. Brett (Eds.), *Fish Physiology: Bioenergetics and Growth* (Vol. 8, pp. 279–352). Academic Press.
- Briffa, M., Bridger, D., & Biro, P. A. (2013). How does temperature affect behaviour? Multilevel analysis of plasticity, personality and predictability in hermit crabs. *Animal Behaviour*, 86(1), 47–54.
- Brown, J. H., Gillooly, J. F., Allen, A. P., Savage, V. M., & West, G. B. (2004). Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85(7).
- Calow, P. (1989). Proximate and ultimate responses biological systems to stress in biological systems. *Biological Journal of the Linnean Society*, 37, 173–181.

- Calow, P. (1991). Physiological costs of combating chemical toxicants: ecological implications. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 100, 3–6.
- Calow, P., & Forbes, V. E. (1998). How do physiological responses to stress translate into ecological and evolutionary processes? *Comparative Biochemistry and Physiology Part A*, 120.
- Calosi, P., Bilton, D. T., & Spicer, J. I. (2008). Thermal tolerance, acclimatory capacity and vulnerability to global climate change. *Biology Letters*, 4(1), 99–102.
- Calosi, P., De Wit, P., Thor, P., & Dupont, S. (2016). Will life find a way? Evolution of marine species under global change. *Evolutionary Applications*, 9(9), 1035–1042.
- Calosi, P., Melatunan, S., Turner, L. M., Artioli, Y., Davidson, R. L., Byrne, J. J., Viant, M. R., Widdicombe, S., & Rundle, S. D. (2017). Regional adaptation defines sensitivity to future ocean acidification. *Nature Communications*, 8:13994.
- Calosi, P., Rastrick, S. P. S., Lombardi, C., de Guzman, H. J., Davidson, L., Jahnke, M., Giangrande, A., Hardege, J. D., Schulze, A., Spicer, J. I., & Gambi, M. C. (2013). Adaptation and acclimatization to ocean acidification in marine ectotherms: an in situ transplant experiment with polychaetes at a shallow CO₂ vent system. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 368(1627).
- Calzada, M. E., & Scariano, S. M. (2013). A synthetic control chart for the coefficient of variation. *Journal of Statistical Computation and Simulation*, 83(5), 853–867.
- Capello, M., Castellano, M., Cutroneo, L., Budillon, G., Orsi, M., Muzzi, M., Ruggieri, N., Tucci, S., & Povero, P. (2011). The composition and distribution of the particulate matter in the Strait of Magellan (Chile) during the 1991 and 1995 Italian campaigns. *Polar Biology*, 34(9), 1335–1347.
- Carlgren, O. (1933). Zoantharia and Actiniaria. The Godthaab Expedition 1928. *Meddelelser om Gronland*, 79, 1–55.
- Carlgren, O. (1949). A survey of the Ptychodactiaria, Corallimorpharia and Actiniaria. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar*, 3, 1–121.
- Carlton, J. T. (1996). Pattern, process, and prediction in marine invasion ecology. *Biological Conservation*, 78(96), 97–106.
- Cavanaugh, K. C., Reed, D. C., Bell, T. W., Castorani, M. C. N., & Beas-Luna, R. (2019). Spatial variability in the resistance and resilience of giant kelp in southern and Baja California to a multiyear heatwave. *Frontiers in Marine Science*, 6:413.
- Cavole, L. M., Demko, A. M., Diner, R. E., Giddings, A., Koester, I., Pagniello, C. M. L. S., Paulsen, M. L., Ramirez-Valdez, A., Schwenck, S. M., Yen, N. K., Zill, M. E., & Franks, P. J. S. (2016). Biological impacts of the 2013–2015 warm-water anomaly in the northeast Pacific: winners, losers, and the future. *Oceanography*, 29(2), 273–285.
- Chabot, D., Steffensen, J. F., & Farrell, A. P. (2016). The determination of standard metabolic rate in fishes. *Journal of Fish Biology*, 88(1), 81–121.

- Chabot, D., Zhang, Y., & Farrell, A. P. (2021). Valid oxygen uptake measurements: using high r^2 values with good intentions can bias upward the determination of standard metabolic rate. *Journal of Fish Biology*, 98(5), 1206–1216.
- Chapperon, C., Volkenborn, N., Clavier, J., Séité, S., Seabra, R., & Lima, F. P. (2016). Exposure to solar radiation drives organismal vulnerability to climate: evidence from an intertidal limpet. *Journal of Thermal Biology*, 57, 92–100.
- Chiswell, S. M. (2022). Global trends in marine heatwaves and cold spells: the impacts of fixed versus changing baselines. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 127(10).
- Chown, S. L., Hoffmann, A. A., Kristensen, T. N., Angilletta, M. J., Stenseth, N. C., & Pertoldi, C. (2010). Adapting to climate change: a perspective from evolutionary physiology. *Climate Research*, 43(1–2), 3–15.
- Clarke, A. (2004). Is there a universal temperature dependence of metabolism? *Functional Ecology*, 18(2), 252–256.
- Clarke, A., & Fraser, K. P. P. (2004). Why does metabolism scale with temperature? *Functional Ecology*, 18(2), 243–251.
- Coles, S. L., DeFelice, R. C., Eldredge, L. G., & Carlton, J. T. (1999). Historical and recent introductions of non-indigenous marine species into Pearl Harbor, Oahu, Hawaiian Islands. *Marine Biology*, 135, 147–158.
- Connell, J. H. (1972). Community interactions on marine rocky intertidal shores. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 3, 169–192.
- Cooke, S. J., Sack, L., Franklin, C. E., Farrell, A. P., Beardall, J., Wikelski, M., & Chown, S. L. (2013). What is conservation physiology? Perspectives on an increasingly integrated and essential science. *Conservation Physiology*, 1(1).
- Cooper, B. S., Williams, B. H., & Angilletta, M. J. (2008). Unifying indices of heat tolerance in ectotherms. *Journal of Thermal Biology*, 33(6), 320–323.
- Cope, R. C., Prowse, T. A. A., Ross, J. V., Wittmann, T. A., & Cassey, P. (2015). Temporal modelling of ballast water discharge and ship-mediated invasion risk to Australia. *Royal Society Open Science*, 2(4).
- Crisp, D. J. (1964). The effects of the severe winter of 1962-63 on marine life in Britain. *Journal of Animal Ecology*, 33(1).
- Daoud, D., Chabot, D., Audet, C. and Lambert, Y. (2007). Temperature induced variation in oxygen consumption of juvenile and adult stages of the northern shrimp, *Pandalus borealis*. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 347, 30-40.
- Darveau, C.-A., Suarez, R. K., Andrews, R. D., & Hochachka, P. W. (2002). Allometric cascade as a unifying principle of body mass effects on metabolism. *Nature*, 417, 166–170.

- Depledge, M. H. (1990). Royal Swedish Academy of Sciences new approaches in ecotoxicology: can interindividual physiological variability be used as a tool to investigate pollution effects? *Ambio*, 19(5).
- Devin, S., Giamberini, L., & Pain-Devin, S. (2014). Variation in variance means more than mean variations: what does variability tell us about population health status? *Environment International*, 73, 282–287.
- Drake, J. M., & Lodge, D. M. (2007). Hull fouling is a risk factor for intercontinental species exchange in aquatic ecosystems. *Aquatic Invasions*, 2(2), 121–131.
- Fautin, D. G. (2016). Catalog to families, genera, and species of orders Actiniaria and Corallimorpharia (Cnidaria: Anthozoa). *Zootaxa*, 4145(1), 1–49.
- Folguera, G., Ceballos, S., Spezzi, L., Fanara, J. J., & Hasson, E. (2008). Clinal variation in developmental time and viability, and the response to thermal treatments in two species of *Drosophila*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 95, 233–245.
- Forsman, A., & Wennersten, L. (2016). Inter-individual variation promotes ecological success of populations and species: evidence from experimental and comparative studies. *Ecography*, 39(7), 630–648.
- Fox, J., & Weisberg, S. (2019). *An R companion to applied regression*, third edition. Sage, Thousand Oaks CA.
- Frölicher, T. L., Fischer, E. M., & Gruber, N. (2018). Marine heatwaves under global warming. *Nature*, 560(7718), 360–364.
- Frölicher, T. L., & Laufkötter, C. (2018). Emerging risks from marine heat waves. *Nature Communications*, 9(1).
- Fry, F. E. J. (1971). The effect of environmental factors on the physiology of fish. *Fish Physiology*, 6, 1–98.
- Gärese, A., Longo, M. V., Martin, J. P., & Acuña, F. H. (2014). The sea anemone *Bunodactis octoradiata* (Anthozoa: Actiniaria) from southern Patagonia: morphological study and new records. *Zoologia*, 31(5), 475–481.
- Garrabou, J., Coma, R., Bensoussan, N., Bally, M., Chevaldonné, P., Cigliano, M., Diaz, D., Harmelin, J. G., Gambi, M. C., Kersting, D. K., Ledoux, J. B., Lejeusne, C., Linares, C., Marschal, C., Pérez, T., Ribes, M., Romano, J. C., Serrano, E., Teixido, N., & Cerrano, C. (2009). Mass mortality in Northwestern Mediterranean rocky benthic communities: effects of the 2003 heat wave. *Global Change Biology*, 15(5), 1090–1103.
- Ghalambor, C. K., McKay, J. K., Carroll, S. P., & Reznick, D. N. (2007). Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Functional Ecology*, 21(3), 394–407.

- Giacobelli, G., Tanduo, V., Orlandi, M., Turolla, E., & Crocetta, F. (2025). The flow of non-indigenous species continues in the north Adriatic Sea: *Cerastoderma edule* and *Mytilopsis leucophaeata* (Mollusca: Bivalvia) are invading the Sacca di Goro lagoon. *Zoologischer Anzeiger*, 319, 109–116.
- 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.
- Glass, B. H., Jones, K. G., Ye, A. C., Dworetzky, A. G., & Barott, K. L. (2023). Acute heat priming promotes short-term climate resilience of early life stages in a model sea anemone. *PeerJ*, 11.
- Glazier, D. S. (2005). Beyond the "3/4-power law": variation in the intra- and interspecific scaling of metabolic rate in animals. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 80(4), 611–662.
- Glon, H., Daly, M., Carlton, J. T., Flenniken, M. M., & Currimjee, Z. (2020). Mediators of invasions in the sea: life history strategies and dispersal vectors facilitating global sea anemone introductions. *Biological Invasions*, 22(11), 3195–3222.
- Glon, H., Haruka, Y., Daly, M., & Nakaoka, M. (2019). Temperature and salinity survival limits of the fluffy sea anemone, *Metridium senile* (L.), in Japan. *Hydrobiologia*, 830(1), 303–315.
- Godbold, J. A., & Calosi, P. (2013). Ocean acidification and climate change: Advances in ecology and evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 368(1627), 20120448.
- Gunderson, A. R., & Stillman, J. H. (2015). Plasticity in thermal tolerance has limited potential to buffer ectotherms from global warming. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1808), 20150401.
- Guscelli, E., Chabot, D., Vermandele, F., Madeira, D., & Calosi, P. (2023a). All roads lead to Rome: inter-origin variation in metabolomics reprogramming of the northern shrimp exposed to global changes leads to a comparable physiological status. *Frontiers in Marine Science*, 10.
- Guscelli, E., Noisette, F., Chabot, D., Blier, P. U., Hansen, T., Cassista-Da Ros, M., Pepin, P., Skanes, K. R., & Calosi, P. (2023b). Northern shrimp from multiple origins show similar sensitivity to global change drivers, but different cellular energetic capacity. *Journal of Experimental Biology*, 226(16).
- Hadas, E., Ilan, M., & Shpigel, M. (2008). Oxygen consumption by a coral reef sponge. *Journal of Experimental Biology*, 211(13), 2185–2190.
- Hariato, J., Carey, N., & Byrne, M. (2019). respR—An R package for the manipulation and analysis of respirometry data. *Methods in Ecology and Evolution*, 10(6), 912–920.
- Harley, C. D. G., Hughes, A. R., Hultgren, K. M., Miner, B. G., Sorte, C. J. B., Thornber, C. S., Rodriguez, L. F., Tomanek, L., & Williams, S. L. (2006). The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology Letters*, 9(2), 228–241.
- Häussermann, V. (2006). Biodiversity of Chilean sea anemones (Cnidaria: Anthozoa): distribution patterns and zoogeographic implications, including new records for the fjord region. *Investigaciones Marinas*, 34(2).

Häussermann, V., & Försterra, G. (2005). Distribution patterns of Chilean shallow-water sea anemones (Cnidaria: Anthozoa: Actiniaria, Corallimorpharia), with a discussion of the taxonomic and zoogeographic relationships between the actinofauna of the South East Pacific, the South West Atlantic and the Antarctic. *Scientia Marina*, 69, 91–102.

Häussermann, V., Molinet, C., Díaz Gómez, M., Försterra, G., Henríquez, J., Espinoza Cea, K., Matamala Ascencio, T., Hüne, M., Cárdenas, C. A., Glon, H., Barahona Toledo, N., & Subiabre Mena, D. (2022). Recent massive invasions of the circumboreal sea anemone *Metridium senile* in North and South Patagonia. *Biological Invasions*, 24(12), 3665–3674.

Havird, J. C., Neuwald, J. L., Shah, A. A., Mauro, A., Marshall, C. A., & Ghalambor, C. K. (2020). Distinguishing between active plasticity due to thermal acclimation and passive plasticity due to Q10 effects: why methodology matters. *Functional Ecology*, 34(5), 1015–1028.

Hawkins, S. J., Moore, P. J., Burrows, M. T., Poloczanska, E., Mieszkowska, N., Herbert, R. J. H., Jenkins, S. R., Thompson, R. C., Genner, M. J., & Southward, A. J. (2008). Complex interactions in a rapidly changing world: responses of rocky shore communities to recent climate change. *Research*, 37(2), 123–133.

Herbert, R. J. H., Humphreys, J., Davies, C. J., Roberts, C., Fletcher, S., & Crowe, T. P. (2016). Ecological impacts of non-native Pacific oysters (*Crassostrea gigas*) and management measures for protected areas in Europe. *Biodiversity and Conservation*, 25(14), 2835–2865.

Hobday, A. J., Alexander, L. V., Perkins, S. E., Smale, D. A., Straub, S. C., Oliver, E. C. J., Benthuyssen, J. A., Burrows, M. T., Donat, M. G., Feng, M., Holbrook, N. J., Moore, P. J., Scannell, H. A., Sen Gupta, A., & Wernberg, T. (2016). A hierarchical approach to defining marine heatwaves. *Progress in Oceanography*, 141, 227–238.

Hobday, A. J., Burrows, M. T., Filbee-Dexter, K., Holbrook, N. J., Sen Gupta, A., Smale, D. A., Smith, K. E., & Thomsen, M. S. (2023). With the arrival of El Niño, prepare for stronger marine heatwaves. *Nature*, 621, 38–41.

Hobday, A. J., Oliver, E. C. J., Sen Gupta, A., Benthuyssen, J. A., Burrows, M. T., Donat, M. G., Holbrook, N. J., Moore, P. J., Thomsen, M. S., Wernberg, T., & Smale, D. A. (2018). Categorizing and naming marine heatwaves. *Oceanography*, 31(2), 162–173.

Hochachka, P. W., & Somero, G. N. (2002). *Biochemical adaptation: mechanism and process in physiological evolution*. Oxford University Press, Inc.

Hodgson, D., McDonald, J. L., & Hosken, D. J. (2015). What do you mean, "resilient"? *Trends in Ecology and Evolution*, 30(9), 503–506.

Hoegh-Guldberg, O., & Bruno, J. F. (2010). The impact of climate change on the world's marine ecosystems. *Science*, 328(5985), 1523–1528.

Hoffmann, R. J. (1976). Genetics and asexual reproduction of the sea anemone *Metridium senile*. *Biological Bulletin*, 151.

Hofmann, G. E., & Todgham, A. E. (2009). Living in the now: physiological mechanisms to tolerate a rapidly changing environment. *Annual Review of Physiology*, 72, 127–145.

Holbrook, N. J., Scannell, H. A., Sen Gupta, A., Benthuisen, J. A., Feng, M., Oliver, E. C. J., Alexander, L. V., Burrows, M. T., Donat, M. G., Hobday, A. J., Moore, P. J., Perkins-Kirkpatrick, S. E., Smale, D. A., Straub, S. C., & Wernberg, T. (2019). A global assessment of marine heatwaves and their drivers. *Nature Communications*, 10(1).

Holbrook, N. J., Sen Gupta, A., Oliver, E. C. J., Hobday, A. J., Benthuisen, J. A., Scannell, H. A., Smale, D. A., & Wernberg, T. (2020). Keeping pace with marine heatwaves. *Nature Reviews Earth and Environment*, 1(9), 482–493.

Holmes-Hackerd, M., Sasaki, M., & Dam, H. G. (2023). Naupliar exposure to acute warming does not affect ontogenetic patterns in respiration, body size, or development time in the cosmopolitan copepod *Acartia tonsa*. *PLoS ONE*, 18(4).

Hothorn, T., Bretz, F., & Westfall, P. (2008). Simultaneous inference in general parametric models. *Biometrical Journal*, 50(3), 346–363.

Hulme, P. E. (2009). Trade, transport and trouble: managing invasive species pathways in an era of globalization. *Journal of Applied Ecology*, 46(1), 10–18.

Hummel, H., Sommer, A., Bogaards, R. H., & Pörtner, H. O. (1997). Variation in genetic traits of the lugworm *Arenicola marina*: temperature related expression of mitochondrial allozymes? *Marine Ecology Progress Series*, 159, 189–195.

iNaturalist. Available from [https:// www. inaturalist.org](https://www.inaturalist.org) Accessed [November 4, 2021]

Inchausti, P., & Halley, J. (2003). On the relation between temporal variability and persistence time in animal populations. *Journal of Animal Ecology*, 72(6), 899–908.

IPCC. (2022). Climate Change 2022: Mitigation of Climate Change. Contribution of Working Group III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [P. R. Shukla, J. Skea, R. Slade, A. Al Khourdajie, R. van Diemen, D. McCollum, M. Pathak, S. Some, P. Vyas, R. Fradera, M. Belkacemi, A. Hasija, G. Lisboa, S. Luz, J. Malley, (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, NY, USA.

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 (P. Arias, M. Bustamante, I. Elgizouli, G. Flato, M. Howden, C. Méndez-Vallejo, J. J. Pereira, R. Pichs-Madruga, S. K. Rose, Y. Saheb, R. Sánchez Rodríguez, D. Ürgé-Vorsatz, C. Xiao, N. Yassaa, J. Romero, J. Kim, E. F. Haites, Y. Jung, R. Stavins, & C. Péan, Eds.; Core Writing Team).

Jacox, M. G., Alexander, M. A., Bograd, S. J., & Scott, J. D. (2020). Thermal displacement by marine heatwaves. *Nature*, 584(7819), 82–86.

Jansen, J. M., Pronker, A. E., Kube, S., Sokolowski, A., Sola, J. C., Marquiegui, M. A., Schiedek, D., Wendelaar Bonga, S., & Wolowicz, M. (2007). Geographic and seasonal patterns and limits on the adaptive response of temperature tolerance in bivalves. *Marine Ecology Progress Series*, 352, 153–165.

Jarrold, M. D., Calosi, P., Verberk, W. C. E. P., Rastrick, S. P. S., Atfield, A., & Spicer, J. I. (2013). Physiological plasticity preserves the metabolic relationship of the intertidal non-calcifying anthozoan-

Symbiodinium symbiosis under ocean acidification. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 449, 200–206.

Junk, I., Hans, J., Perez-Lamarque, B., Stothut, M., Weber, S., Gold, E., Schubert, C., Schumacher, A., Schmitt, N., Melcher, A., Paulus, M., Klein, R., Teubner, D., Koschorreck, J., Kennedy, S., Morlon, H., & Krehenwinkel, H. (2025). Archived natural DNA samplers reveal four decades of biodiversity change across the tree of life. *Nature Ecology and Evolution*.

Jurgens, L. J., Bonfim, M., Lopez, D. P., Repetto, M. F., Freitag, G., McCann, L., Larson, K., Ruiz, G. M., & Freestone, A. L. (2018). Poleward range expansion of a non-indigenous bryozoan and new occurrences of exotic ascidians in Southeast Alaska. *BioInvasions Records*, 7(4), 357–366.

Katsanevakis, S., Wallentinus, I., Zenetos, A., Leppäkoski, E., Çinar, M. E., Oztürk, B., Grabowski, M., Golani, D., & Cardoso, A. C. (2014). Impacts of invasive alien marine species on ecosystem services and biodiversity: a pan-European review. *Aquatic Invasions*, 9(4), 391–423.

Katz, R. W., Brush, G. S., & Parlange, M. B. (2005). Statistics of extremes: modeling ecological disturbances. *Ecology*, 86(5).

Ketola, T., & Ketola, T. (2020). Diminishing returns drive slower rates of adaptation in more complex environments. *Evolution*, 74(7), 1307–1317.

Killen, S. S., Christensen, E. A. F., Cortese, D., Závorka, L., Norin, T., Cotgrove, L., Crespel, A., Munson, A., Nati, J. J. H., Papatheodoulou, M., & McKenzie, D. J. (2021). Guidelines for reporting methods to estimate metabolic rates by aquatic intermittent-flow respirometry. *Journal of Experimental Biology*, 224(18).

King, N. G., Wilmes, S. B., Smyth, D., Tinker, J., Robins, P. E., Thorpe, J., Jones, L., & Malham, S. K. (2021). Climate change accelerates range expansion of the invasive non-native species, the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*. *ICES Journal of Marine Science*, 78(1), 70–81.

Kingsolver, J. G., & Huey, R. B. (1998). Evolutionary analyses of morphological and physiological plasticity in thermally variable environments. *American Zoologist*, 38(3), 545–560.

Kuznetsova, A., Brockhoff, P. B., & Christensen, R. H. B. (2017). lmerTest package: tests in linear mixed effects models. *Journal of Statistical Software*, 82(13), 1–26.

Laird, M. C., & Griffiths, C. L. (2016). Additions to the South African sea anemone (Cnidaria, Actiniaria) fauna, with expanded distributional ranges for known species. *African Invertebrates*, 57(1), 15–37.

Li, H., Jia, H., Peng, J., Peng, X., Ren, Z., & Zhang, H. (2025). Monitoring alien species diversity in ballast water based on environmental DNA metabarcoding. *Ecology and Evolution*, 15(10).

Linnaeus, C. (1761). *Fauna Suecica sistens Animalia Sueciae Regni: distributa per classes, ordines, genera, species, cum differentiis specierum, synonymis auctorum, nominibus incolarum, locis natalium, descriptionibus insectorum* (Editio altera).

Lloyd, M. M., Makukhov, A. D., & Pespeni, M. H. (2016). Loss of genetic diversity as a consequence of selection in response to high pCO₂. *Evolutionary Applications*, 9(9), 1124–1132.

Lodge, D. M. (1993). Biological invasions: lessons for ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 8(4), 133–137.

Lüdecke, D., Ben-Shachar, M., Patil, I., Waggoner, P., & Makowski, D. (2021). Performance: an R package for assessment, comparison and testing of statistical models. *Journal of Open Source Software*, 6, 3139.

Mack, R. N., Simberloff, D., Lonsdale, W. M., Evans, H., Clout, M., & Bazzaz, F. A. (2000). Issues in ecology: biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications*, 10(3).

Madeira, D., Narciso, L., Cabral, H. N., & Vinagre, C. (2012). Thermal tolerance and potential impacts of climate change on coastal and estuarine organisms. *Journal of Sea Research*, 70, 32–41.

Maggs, C. A., Mineur, F., Bishop, J., & McCollin, T. (2010). Non-natives in MCCIP Annual Report Card 2010-11. MCCIP Science Review, 11.

Magozzi, S., & Calosi, P. (2015). Integrating metabolic performance, thermal tolerance, and plasticity enables for more accurate predictions on species vulnerability to acute and chronic effects of global warming. *Global Change Biology*, 21(1), 181–194.

Marin, M., Feng, M., Phillips, H. E., & Bindoff, N. L. (2021). A global, multiproduct analysis of coastal marine heatwaves: distribution, characteristics, and long-term trends. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 126(2).

Marshall, D. J., Perissinotto, R., & Holley, J.-F. (2003). Respiratory responses of the mysid *Gastrosaccus brevifissura* (Peracarida: Mysidacea), in relation to body size, temperature and salinity. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A*, 134, 257–266.

Martin, J. P., Garese, A., Sar, A., & Acuña, F. H. (2015). Fouling community dominated by *Metridium senile* (Cnidaria: Anthozoa: Actiniaria) in Bahía San Julián (southern Patagonia, Argentina). *Scientia Marina*, 79(2), 211–221.

Mascha, E. J., & Vetter, T. R. (2018). Significance, errors, power, and sample size: the blocking and tackling of statistics. *Anesthesia and Analgesia*, 126(2), 691–698.

Maskrey, D. K., Killen, S. S., Sneddon, L. U., Arnold, K. E., Wolfenden, D. C. C., & Thomson, J. S. (2024). Differential metabolic responses in bold and shy sea anemones during a simulated heatwave. *Journal of Experimental Biology*, 227(3).

Maskrey, D. K., Sneddon, L. U., Arnold, K. E., Wolfenden, D. C. C., & Thomson, J. S. (2020). The impact of personality, morphotype and shore height on temperature-mediated behavioural responses in the beadlet anemone *Actinia equina*. *Journal of Animal Ecology*, 89(10), 2311–2324.

Maskrey, D. K., Sneddon, L. U., Arnold, K. E., Wolfenden, D. C. C., & Thomson, J. S. (2021). Temperature-driven changes in behavioural unpredictability and personality in the beadlet sea anemone, *Actinia equina*. *Animal Behaviour*, 181, 13–27.

Massamba-N'Siala, G., Carignan, M. H., Calosi, P., & Noisette, F. (2022). Metabolic rate thermal plasticity in the marine annelid *Ophryotrocha labronica* across two successive generations. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 102(1–2), 69–75.

Masson-Delmotte, V., Zhai, P., Chen, Y., Goldfarb, L., Gomis, M. I., Matthews, J. B. R., Berger, S., Huang, M., Yelekçi, O., Yu, R., Zhou, B., Lonnoy, E., Maycock, T. K., Waterfield, T., Leitzell, K., & Caud, N. (2021). Working Group I contribution to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change edited by.

McDonald, J. I. (2012). Detection of the tropical mussel species *Perna viridis* in temperate Western Australia: possible association between spawning and a marine heat pulse. *Aquatic Invasions*, 7(4), 483–490.

Mills, K. E., Pershing, A. J., Brown, C. J., Chen, Y., Chiang, F. S., Holland, D. S., Lehuta, S., Nye, J. A., Sun, J. C., Thomas, A. C., & Wahle, R. A. (2013). Fisheries management in a changing climate: lessons from the 2012 ocean heat wave in the Northwest Atlantic. *Oceanography*, 26(2).

Minchin, D. (2007). Aquaculture and transport in a changing environment: overlap and links in the spread of alien biota. *Marine Pollution Bulletin*, 55(7–9), 302–313.

Molinet, C., Häussermann, V., Astorga, M., Barahona, N., Espinoza, K., Diaz, M., Díaz, P., Henríquez, J., Matamala, T., & Soto, D. (2023). Population expansion of the invasive sea anemone *Metridium senile* in the spatial mesoscale of a sea urchin bed in north-western Patagonia. *Biological Invasions*, 25(4), 1101–1118.

Mora-Soto, A., Aguirre, C., Iriarte, J. L., Palacios, M., Macaya, E. C., & Macias-Fauria, M. (2022). A song of wind and ice: increased frequency of marine cold-spells in southwestern Patagonia and their possible effects on giant kelp forests. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 127(6).

Mort, M. A. (1989). Cyclomorphosis in *Daphnia galeata mendotae*: variation and stability in phenotypic cycles. *Hydrobiologia*, 171.

Navarro, E., Ortega, M. M., & Madariaga, J. M. (1981). Effect of body size, temperature and shore level on aquatic and aerial respiration of *Actinia equina* (L.) (Anthozoa). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 53, 153–162.

Noisette, F., Calosi, P., Madeira, D., Chemel, M., Menu-Courey, K., Piedalue, S., Gurney-Smith, H., Daoud, D., & Azetsu-Scott, K. (2021). Tolerant larvae and sensitive juveniles: integrating metabolomics and whole-organism responses to define life-stage specific sensitivity to ocean acidification in the American lobster. *Metabolites*, 11(9).

Olden, J. D., & Poff, N. L. (2004). Ecological processes driving biotic homogenization: testing a mechanistic model using fish faunas. *Ecology*, 85(7).

Oliver, E. C. J., Burrows, M. T., Donat, M. G., Sen Gupta, A., Alexander, L. V., Perkins-Kirkpatrick, S. E., Benthuyssen, J. A., Hobday, A. J., Holbrook, N. J., Moore, P. J., Thomsen, M. S., Wernberg, T., & Smale, D. A. (2019). Projected marine heatwaves in the 21st century and the potential for ecological impact. *Frontiers in Marine Science*, 6.

Oliver, E. C. J., Donat, M. G., Burrows, M. T., Moore, P. J., Smale, D. A., Alexander, L. V., Benthuisen, J. A., Feng, M., Sen Gupta, A., Hobday, A. J., Holbrook, N. J., Perkins-Kirkpatrick, S. E., Scannell, H. A., Straub, S. C., & Wernberg, T. (2018). Longer and more frequent marine heatwaves over the past century. *Nature Communications*, 9(1).

Östman, C., Kultima, J. R., & Roat, C. (2010). Tentacle cnidae of the sea anemone *Metridium senile* (Linnaeus, 1761) (Cnidaria: Anthozoa). *Scientia Marina*, 74(3), 511–521.

Papacostas, K. J., Rielly-Carroll, E. W., Georgian, S. E., Long, D. J., Princiotta, S. D., Quattrini, A. M., Reuter, K. E., & Freestone, A. L. (2017). Biological mechanisms of marine invasions. *Marine Ecology Progress Series*, 565, 251–268.

Paschke, K., Agüero, J., Gebauer, P., Díaz, F., Mascaró, M., López-Ripoll, E., Re, D., Caamal-Monsreal, C., Tremblay, N., Pörtner, H. O., & 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.

Peck, L. S., Webb, K. E., & Bailey, D. M. (2004). Extreme sensitivity of biological function to temperature in Antarctic marine species. *Functional Ecology*, 18(5), 625–630.

Pigliucci, M. (2001). *Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture*. Maryland, USA: JHU Press.

Pimentel, D., Lach, L., Zuniga, R., & Morrison, D. (2000). Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *BioScience*, 50(1), 53–65.

Poloczanska, E. S., Babcock, R. C., Butler, A., Hobday, A. J., Hoegh-Guldberg, O., Kunz, T. J., Matear, R., Milton, D. A., Okey, T. A., & Richardson, A. J. (2007). Climate change and Australian marine life. *Oceanography and Marine Biology*, 45, 407–478.

Pörtner, H. (2001). Climate change and temperature-dependent biogeography: oxygen limitation of thermal tolerance in animals. *Naturwissenschaften*, 88(4), 137–146.

Pörtner, H. O. (2002). Climate variations and the physiological basis of temperature dependent biogeography: systemic to molecular hierarchy of thermal tolerance in animals. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A*, 132.

Pörtner, H. O. (2010a). 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. (2010b). Thermal adaptation: a theoretical and empirical analysis. Michael J. Angilletta Jr. *Integrative and Comparative Biology*, 50(2), 253–254.

Pörtner, H. O., & Farrell, A. P. (2008). Physiology and climate change. *Science*, 322(5902), 690–692.

Pörtner, H.-O. (2012). Integrating climate-related stressor effects on marine organisms: unifying principles linking molecule to ecosystem-level changes. *Marine Ecology Progress Series*, 470, 273–290.

- R Core Team. (2023). R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rall, B. C., Brose, U., Hartvig, M., Kalinkat, G., Schwarzmüller, F., Vucic-Pestic, O., & Petchey, O. L. (2012). Universal temperature and body-mass scaling of feeding rates. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367(1605), 2923–2934.
- Reitzel, A. M., Chu, T., Edquist, S., Genovese, C., Church, C., Tarrant, A. M., & Finnerty, J. R. (2013). Physiological and developmental responses to temperature by the sea anemone *Nematostella vectensis*. *Marine Ecology Progress Series*, 484, 115–130.
- Rezende, E. L., Castañeda, L. E., & Santos, M. (2014). Tolerance landscapes in thermal ecology. *Functional Ecology*, 28(4), 799–809.
- Ritchie, M. E. (2018). Reaction and diffusion thermodynamics explain optimal temperatures of biochemical reactions. *Scientific Reports*, 8(1).
- Rivera, H. E., Chen, C. Y., Gibson, M. C., & Tarrant, A. M. (2021). Plasticity in parental effects confers rapid larval thermal tolerance in the estuarine anemone *Nematostella vectensis*. *Journal of Experimental Biology*, 224(5).
- Rockwood, L. L. (2015). *Introduction to population ecology*. John Wiley & Sons, Oxford, 359p.
- Rodríguez, E., Barbeitos, M. S., Brugler, M. R., Crowley, A. G., Gusmao, L., Häussermann, V., Reft, A., & Daly, M. (2014). Hidden among sea anemones: the first comprehensive phylogenetic reconstruction of the order Actiniaria (Cnidaria, Anthozoa, Hexacorallia) reveals a novel group of hexacorals. *PLoS ONE*, 9(5), e96998.
- Ruesink, J. L., Lenihan, H. S., Trimble, A. C., Heiman, K. W., Micheli, F., Byers, J. E., & Kay, M. C. (2005). Introduction of non-native oysters: ecosystem effects and restoration implications. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36, 643–689.
- Rummer, J. L., Couturier, C. S., Stecyk, J. A. W., Gardiner, N. M., Kinch, J. P., Nilsson, G. E., & Munday, P. L. (2014). Life on the edge: thermal optima for aerobic scope of equatorial reef fishes are close to current day temperatures. *Global Change Biology*, 20(4), 1055–1066.
- Schopf, T. J. M., Farmanfarmaian, A., & Gooch, J. L. (1971). Oxygen consumption rates and their paleontologic significance. *Journal of Paleontology*, 45(2).
- Schulte, P. M. (2015). The effects of temperature on aerobic metabolism: towards a mechanistic understanding of the responses of ectotherms to a changing environment. *Journal of Experimental Biology*, 218(12), 1856–1866.
- Schulte, P. M., Healy, T. M., & Fanguie, N. A. (2011). Thermal performance curves, phenotypic plasticity, and the time scales of temperature exposure. *Integrative and Comparative Biology*, 51(5), 691–702.
- Seebacher, F., White, C. R., & Franklin, C. E. (2015). Physiological plasticity increases resilience of ectothermic animals to climate change. *Nature Climate Change*, 5(1), 61–66.

Shirayama, Y., & Thornton, H. (2005). Effect of increased atmospheric CO₂ on shallow water marine benthos. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 110(9), 1–7.

Shumway, S. E. (1978). Activity and respiration in the anemone, *Metridium senile* (L.) exposed to salinity fluctuations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 33, 85–92.

Sides, C. B., Enquist, B. J., Ebersole, J. J., Smith, M. N., Henderson, A. N., & Sloat, L. L. (2014). Revisiting Darwin's hypothesis: does greater intraspecific variability increase species' ecological breadth? *American Journal of Botany*, 101(1), 56–62.

Siefert, A., Violle, C., Chalmandrier, L., Albert, C. H., Taudiere, A., Fajardo, A., Aarssen, L. W., Baraloto, C., Carlucci, M. B., Cianciaruso, M. V., de L. Dantas, V., de Bello, F., Duarte, L. D. S., Fonseca, C. R., Freschet, G. T., Gaucherand, S., Gross, N., Hikosaka, K., Jackson, B., & Wardle, D. A. (2015). A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology Letters*, 18(12), 1406–1419.

Sinclair, B. J., Marshall, K. E., Sewell, M. A., Levesque, D. L., Willett, C. S., Slotsbo, S., Dong, Y., Harley, C. D. G., Marshall, D. J., Helmuth, B. S., & Huey, R. B. (2016). Can we predict ectotherm responses to climate change using thermal performance curves and body temperatures? *Ecology Letters*, 19(11), 1372–1385.

Smale, D. A., & Wernberg, T. (2013). Extreme climatic event drives range contraction of a habitat-forming species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1754).

Smale, D. A., Wernberg, T., Oliver, E. C. J., Thomsen, M., Harvey, B. P., Straub, S. C., Burrows, M. T., Alexander, L. V., Benthuisen, J. A., Donat, M. G., Feng, M., Hobday, A. J., Holbrook, N. J., Perkins-Kirkpatrick, S. E., Scannell, H. A., Sen Gupta, A., Payne, B. L., & Moore, P. J. (2019). Marine heatwaves threaten global biodiversity and the provision of ecosystem services. *Nature Climate Change*, 9(4), 306–312.

Smith, K. E., Burrows, M. T., Hobday, A. J., King, N. G., Moore, P. J., Sen Gupta, A., Thomsen, M. S., Wernberg, T., & Smale, D. A. (2023). Biological impacts of marine heatwaves. *Annual Review of Marine Science*, 15, 119–145.

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.

Somero, G. N., Lockwood, B. L., & Tomanek, L. (2017). *Biochemical adaptation: response to environmental challenges, from life's origins to the Anthropocene*. Sinauer Associates, Inc. Publishers.

Spano, C., Rozbaczylo, N., Häussermann, V., & Bravo, R. (2013). Redescrípción de las anémonas de mar *Anthopleura hermaphrodita* y *Bunodactis hermafrodita* (Cnidaria: Anthozoa: Actiniaria) de Chile. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 48(3), 521–534.

- Speakman, J. R., & McQueenie, J. (1996). Limits to sustained metabolic rate: the link between food intake, basal metabolic rate, and morphology in reproducing mice, *Mus musculus*. *Physiological Zoology*, 69(4), 747–769.
- Stachowicz, J. J., Terwin, J. R., Whitlatch, R. B., & Osman, R. W. (2002). Linking climate change and biological invasions: ocean warming facilitates nonindigenous species invasions. *PNAS*, 99(24), 15497–15500.
- Stillman, J. H. (2002). Causes and consequences of thermal tolerance limits in rocky intertidal porcelain crabs, genus *Petrolisthes*. *Integrative and Comparative Biology*, 42.
- Stillman, J. H., & Somero, G. N. (1996). Adaptation to temperature stress and aerial exposure in congeneric species of intertidal porcelain crabs (genus *Petrolisthes*): correlation of physiology, biochemistry and morphology with vertical distribution. *Journal of Experimental Biology*, 199, 1845–1855.
- Stillman, J. H., & Somero, G. N. (2000). A comparative analysis of the upper thermal tolerance limits of eastern Pacific porcelain crabs, genus *Petrolisthes*: influences of latitude, vertical zonation, acclimation, and phylogeny. *Physiological and Biochemical Zoology*, 73(2), 200–208.
- Suárez, J. L., Hansen, M., Urtubia, U., Lenz, M., Valdivia, N., & Thiel, M. (2020). Season-dependent effects of ocean warming on the physiological performance of a native and a non-native sea anemone. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 522.
- Tagliaro, M., Grall, J., Chauvaud, L., & Clavier, J. (2013). Aerial and underwater metabolism of *Patella vulgata* L.: comparison of three intertidal levels. *Hydrobiologia*, 702(1), 241–253.
- Thibault, K. M., & Brown, J. H. (2008). Impact of an extreme climatic event on community assembly.
- Thompson, E. L., Taylor, D. A., Nair, S. V., Birch, G., Coleman, R., & Raftos, D. A. (2012). Optimal acclimation periods for oysters in laboratory-based experiments. *Journal of Molluscan Studies*, 78(3), 304–307.
- Travis, J. (1994). Evaluating the adaptive role of morphological plasticity. In *Ecological Morphology* (eds P.C. Wainwright & S.M. Reilly), University of Chicago Press, Chicago, 99–122 pp.
- Tsang, H. H., Welch, M. J., Munday, P. L., Ravasi, T., & Schunter, C. (2020). Proteomic responses to ocean acidification in the brain of juvenile coral reef fish. *Frontiers in Marine Science*, 7.
- Turon, X., Cañete, J. I., Sellanes, J., Rocha, R. M., & López-Legentil, S. (2016). Too cold for invasions? Contrasting patterns of native and introduced ascidians in subantarctic and temperate Chile. *Management of Biological Invasions*, 7(1), 77–86.
- Velasco-Charpentier, C., Pizarro-Mora, F., Navarro, N. P., Morales-Torres, D. F., & Valdivia, N. (2021). Vertical distribution of macrobenthic communities from a shipwreck in the Strait of Magellan. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 56(3), 226–232.

- Verberk, W. C. E. P., Hoefnagel, K. N., Peralta-Maraver, I., Floury, M., & Rezende, E. L. (2023). Long-term forecast of thermal mortality with climate warming in riverine amphipods. *Global Change Biology*, 29(17), 5033–5043.
- Verrill, A. E. (1865). Classification of polyps. (Extract condensed from a synopsis of the Polypi of the North Pacific exploring expedition under Captains Ringgold and Rodgers, U.S.N). *Annals and Magazine of Natural History*, 5, 481.
- Voet, H. E. E., Van Colen, C., & Vanaverbeke, J. (2022). Climate change effects on the ecophysiology and ecological functioning of an offshore wind farm artificial hard substrate community. *Science of the Total Environment*, 810.
- Walsh, P. J., & Somero, G. N. (1981). Temperature adaptation in sea anemones: physiological and biochemical variability in geographically separate populations of *Metridium senile*. *Marine Biology*, 62.
- Wang, X., Li, A., Wang, W., Que, H., Zhang, G., & Li, L. (2021). DNA methylation mediates differentiation in thermal responses of Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) derived from different tidal levels. *Heredity*, 126(1), 10–22.
- Wernberg, T., Russell, B. D., Moore, P. J., Ling, S. D., Smale, D. A., Campbell, A., Coleman, M. A., Steinberg, P. D., Kendrick, G. A., & Connell, S. D. (2011). Impacts of climate change in a global hotspot for temperate marine biodiversity and ocean warming. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 400(1–2), 7–16.
- Wernberg, T., Smale, D. A., & Thomsen, M. S. (2012). A decade of climate change experiments on marine organisms: procedures, patterns and problems. *Global Change Biology*, 18(5), 1491–1498.
- West-Eberhard, M. (2003). *Developmental plasticity and evolution*. Oxford University Press.
- White, C. R., Frappell, P. B., & Chown, S. L. (2012). An information-theoretic approach to evaluating the size and temperature dependence of metabolic rate. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1742), 3616–3621.
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: elegant graphics for data analysis*. Springer.
- Willis, C. G., Ruhfel, B. R., Primack, R. B., Miller-Rushing, A. J., Losos, J. B., & Davis, C. C. (2010). Favorable climate change response explains non-native species' success in Thoreau's Woods. *PLoS ONE*, 5(1).
- Wonham, M. J., Walton, W. C., Ruiz, G. M., Frese, A. M., & Galil, B. S. (2001). Going to the source: role of the invasion pathway in determining potential invaders. *Marine Ecology Progress Series*, 215, 1–12.
- Zagami, G., Antezana, T., Ferrari, I., Granata, A., Sitran, R., Minutoli, R., & Guglielmo, L. (2011). Species diversity, spatial distribution, and assemblages of zooplankton within the Strait of Magellan in austral summer. *Polar Biology*, 34(9), 1319–1333.