



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

**PROCESOS FOTOSINTÉTICOS ASOCIADOS A GRADIENTES  
LUMÍNICOS INTRACOLONIALES EN EL CORAL**  
*Orbicella faveolata*

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
**MAESTRO EN CIENCIAS**

PRESENTA:  
**TOMÁS LÓPEZ LONDOÑO**

TUTOR PRINCIPAL  
**DR. ROBERTO IGLESIAS PRIETO**  
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA, PUERTO MORELOS

COMITÉ TUTOR  
**DRA. SUSANA ENRÍQUEZ DOMÍNGUEZ**  
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA, PUERTO MORELOS  
**DR. JUAN PABLO CARRICART GANIVET**  
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA, PUERTO MORELOS  
**DR. XAVIER CHIAPPA CARRARA**  
FACULTAD DE CIENCIAS, UMDI SISAL  
**DR. EUGENIO CARPIZO ITUARTE**  
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES OCEANOLÓGICAS, ENSENADA

MÉXICO, D. F. OCTUBRE DE 2015



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



**Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología**

Universidad Nacional Autónoma de México



**PROCESOS FOTOSINTÉTICOS ASOCIADOS A GRADIENTES  
LUMÍNICOS INTRACOLONIALES EN EL CORAL  
*Orbicella faveolata***

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRO EN CIENCIAS  
(Biología Marina)**

PRESENTA

**TOMÁS LÓPEZ LONDOÑO**

TUTOR PRINCIPAL:  
**Dr. ROBERTO IGLESIAS-PRIETO**

COMITÉ TUTOR  
**DRA. SUSANA ENRIQUEZ DOMÍNGUEZ  
DR. JUAN PABLO CARRICART GANIVET  
DR. XAVIER CHIAPPA CARRARA  
DR. EUGENIO CARPIZO ITUARTE**

Puerto Morelos, Quintana Roo, 2015

## AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional Autónoma de México UNAM, por la oportunidad de acceder a este posgrado.

Al Concejo Nacional de Ciencia y Tecnología CONACyT, por el apoyo económico que me permitió desarrollar la maestría (beca No. 309065).

Al Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología y su personal administrativo, especialmente a Diana Juárez, Chantal Ruíz, Guadalupe Godoy, Gabriela Almaraz y Gloria Vilaclara por toda la gestión.

Muy especialmente, al Dr. Roberto Iglesias Prieto por la magnífica oportunidad de unirme a su laboratorio y abrirme las puertas al fascinante mundo de la simbiosis y las quimeras desde la perspectiva de la fotobiología, contando con la mejor tutoría.

Al comité tutorial: Dra. Susana Enríquez Domínguez, Dr. Juan Pablo Carricart Gavinet, Dr. Xavier Chiappa Carrara y Dr. Eugenio Carpizo Ituarte, por el apoyo y valiosísimos aportes desde la experiencia de cada cual para mejorar la calidad de los análisis realizados.

A mis compañeros de laboratorio: Claudia Tatiana Galindo, Luis González y Darren Brown (y Nadine Schubert por temporadas); no sólo su amistad sino su disposición incondicional para asesorar, apoyar y compartir ideas y experiencias han sido fundamentales para avanzar en cada etapa de éste y esperemos futuros proyectos.

A los compañeros que están o han pasado por otros laboratorios y dependencias de la UASA, especialmente a Miguel Ángel Reali por dedicar su ingenio con los circuitos eléctricos para resolver los percances con los equipos que “no se deben mojar”; a Luis Parmenio Suescun por su acompañamiento en los ensayos moleculares; a Ricardo Cruz por su asesoría en las etapas iniciales del proyecto; y a Sergio Guendulain por sus ideas durante el diseño y construcción de la estructura experimental.

Al M. en C. Francisco Ruíz y M. en C. Edgar Escalante, del Servicio Académico de Meteorología y Oceanografía de la UASA, por los datos de irradiancia local suministrados.

En general, a todo el personal académico, administrativo y de logística de la UASA, porque gracias a su dedicación y empeño nos unimos a las filas de la investigación marina y podemos hacer nuestro aporte para aprender de la complejidad de los seres vivos y los ecosistemas.

A mi esposa y compañera inseparable, Kelly Gómez Campo, por enriquecer mi vida personal e intelectual con su grata compañía, acertados consejos y valiosas ideas.

Y sobre todo, a mi familia, porque gracias a su apoyo incansable en numerosos aspectos de la vida pude elegir este camino. Y seguir en él.

Para Samuel:

*Que la relatividad del tiempo y el espacio estén siempre a nuestro favor*

## Tabla de contenido

1. RESUMEN.....	1
2. INTRODUCCIÓN.....	2
3. OBJETIVOS .....	3
3.1. Objetivo general .....	3
3.2. Objetivos particulares.....	3
4. METODOLOGÍA.....	4
4.1. Área de estudio .....	4
4.2. Procesos fotosintéticos en condiciones naturales .....	5
4.3. Experimento con gradiente lumínico .....	5
4.4. Parámetros evaluados .....	6
5. RESULTADOS .....	10
5.1. Procesos fotosintéticos en condiciones naturales .....	10
5.2. Experimento con gradiente lumínico .....	11
5.2.1. Fotoaclimatación al gradiente .....	13
5.2.2. Efecto del verano.....	21
6. DISCUSIÓN.....	26
6.1. Fotoaclimatación al gradiente .....	26
6.2. Efecto del verano.....	31
7. CONCLUSIÓN.....	33
8. REFERENCIAS .....	34
9. ANEXOS.....	38

## Lista de figuras

Figura 1. Área de estudio en el sector norte de Puerto Morelos, Caribe mexicano. ....	4
Figura 2. Esquema donde se representa el ángulo de inclinación ( $\alpha$ ) considerado en este estudio, formado entre la superficie del tejido coralino y la dirección de la luz incidente. ....	5
Figura 3. Procedimiento de evaluación de la eficiencia fotoquímica del PSII en el experimento con gradiente lumínico. ....	6
Figura 4. Diagrama de la radiación en un ciclo diurno identificando los períodos del día donde se exceden los puntos de compensación (Hcomp) y de saturación (Hsat), así como la radiación total supersaturante (Esat). ....	8
Figura 5. Variación de la eficiencia fotoquímica del PSII dependiendo de la inclinación de la superficie en colonias de <i>Orbicella faveolata</i> en medio natural. ....	10
Figura 6. Variación de la eficiencia fotoquímica del PSII en holobiontes experimentales de <i>Orbicella faveolata</i> expuestos a 45° de inclinación durante el período inicial de aclimatación. ....	12
Figura 7. Variación de la irradiancia máxima (PAR) registrada a mediodía en los cinco niveles de inclinación del gradiente lumínico experimental y su incremento o reducción (%) respecto al valor medio durante la fase de aclimatación ....	12
Figura 8. Variación de la temperatura durante la exposición al gradiente lumínico experimental, resaltando los períodos donde se realizaron evaluaciones durante las épocas invierno/primavera y verano. ....	13
Figura 9. Variación temporal de la eficiencia fotoquímica del PSII en holobiontes de <i>Orbicella faveolata</i> expuestos al gradiente lumínico experimental y comparación de los valores medios con los obtenidos en colonias naturales según la inclinación de la superficie. ....	14
Figura 10. Seguimiento de la eficiencia fotoquímica del PSII durante un ciclo diurno en los holobiontes expuestos al gradiente experimental. ....	15
Figura 11. Curvas P-E en los cinco niveles de inclinación del gradiente experimental. ....	16
Figura 12. Descriptores fotosintéticos (Pmax, Rd, $\alpha$ , Ec, Ek) calculados a partir de curvas P-E con holobiontes expuestos al gradiente lumínico experimental. ....	17
Figura 13. Variación de la radiación fotosintéticamente activa (PAR) en cada uno de los niveles de inclinación durante un día lumínico con efecto mínimo de nubosidad, identificando la cantidad de radiación acumulada excediendo los puntos de compensación y saturación. ....	18
Figura 14. Período del día lumínico (%) donde la radiación excede los puntos de compensación y saturación en cada nivel de inclinación, identificando la cantidad de radiación supersaturante acumulada. ....	19
Figura 15. Absorptancia del tejido coralino en cada nivel de inclinación. ....	20
Figura 16. Tasas de calcificación y peso ganado por unidad de área en cada nivel de inclinación. ....	21

Figura 17. Variación de la irradiancia a mediodía durante el verano en los cinco niveles de inclinación experimentales, identificando su incremento o reducción (%) respecto al valor medio calculado en la época invierno/primavera .....	22
Figura 18. Eficiencia fotoquímica del PSII en cada nivel de inclinación durante el verano, identificando su incremento o reducción (%) respecto al valor calculado en la época invierno/primavera .....	23
Figura 19. Ejemplos de corales evidenciando pérdida de pigmentos durante el verano respecto la condición de los mismos en la época invierno/primavera .....	24
Figura 20. Variación temporal de la absorptancia en 675nm en cada nivel de inclinación durante el verano y comparación de los valores medios con los registrados en la época invierno/primavera .....	<b>¡Error! Marcador no definido.</b> 24
Figura 21. Tasas de calcificación instantánea calculadas en cada nivel de inclinación durante el verano, identificando el valor calculado en el invierno/primavera .....	25
Figura 22. Curvas ETR vs irradiancia con holobiontes fotoaclimatados a tres ambientes lumínicos .....	27
Figura 23. Colonia de <i>Orbicella faveolata</i> con pérdida zonificada de pigmentos debido a estrés térmico registrada en un evento de blanqueamiento masivo. ....	32

## 1. RESUMEN

*Orbicella faveolata* es una de las especies de coral constructoras de hábitat más importante en los arrecifes del Caribe. Debido a que alcanza grandes tallas, la luz incidente no se distribuye de forma uniforme en las colonias y se generan ambientes lumínicos heterogéneos asociados a la inclinación de sus superficies. Los mecanismos de fotoaclimatación en corales a profundidades y/o intensidades lumínicas específicas han sido ampliamente documentados, pero su variabilidad asociada a la inclinación de la superficie en la misma colonia usualmente se subestima. En esta investigación se evaluó el efecto de dichos cambios sobre el desempeño fotosintético de holobiontes de *O. faveolata* en el medio natural y en condiciones experimentales. Se demostró que el grado de inclinación determina diferencias importantes en el campo lumínico y en procesos de fotoaclimatación. La variabilidad de la capacidad fotoquímica del PSII ( $\Delta F/Fm'$ ,  $Fv/Fm$  y  $Qm$ ) fue consistente en condiciones naturales y experimentales, siendo un claro indicador de la presión de distintos campos lumínicos sobre la maquinaria fotosintética. La eficiencia fotosintética ( $\alpha$ ), la irradiancia de compensación ( $E_c$ ) y la irradiancia de saturación ( $E_k$ ), calculadas a partir de curvas P-E, mostraron una clara relación con la inclinación, contrario a la fotosíntesis máxima ( $P_{max}$ ) y la respiración ( $R_d$ ). Estos ajustes son claves para optimizar el balance energético del holobionte bajo las características lumínicas específicas de cada ambiente. La concentración de clorofila *a*, determinada a partir de la absorptancia (*A*) del tejido coralino, mostró una correlación débil con la inclinación de la superficie. Las tasas de calcificación tuvieron una correlación moderada con la inclinación, siendo mayores en ambientes expuestos a radiación intensa; sin embargo, dicha correlación no necesariamente coincidió con el peso ganado por los organismos experimentales. Por último, se observó que el estrés térmico durante el verano indujo respuestas de diferente magnitud en los parámetros fisiológicos evaluados y que los organismos expuestos a los ambientes lumínicos en ambos extremos del gradiente experimental, principalmente los expuestos a poca irradiación, mostraron la mayor sensibilidad; mientras que aquellos expuestos a una intensidad media de luz fueron los menos afectados. La gran plasticidad fotoaclimativa de *O. faveolata* puede explicar la capacidad de la especie de habitar un amplio rango de ambientes lumínicos. La forma misma de crecimiento de las colonias y la composición específica de la comunidad de simbioses están potencialmente relacionadas con las respuestas fisiológicas observadas.

## 2. INTRODUCCIÓN

La relación simbiótica de numerosos invertebrados con algas unicelulares del género *Symbiodinium*, también conocidas como zooxantelas, les permite prosperar en ambientes someros de los mares tropicales donde los nutrientes son escasos. En el caso de corales formadores de arrecife, las algas unicelulares simbióticas se alojan en el tejido endodérmico translucido y translocan fotosintatos que cubren la mayor parte de los requerimientos metabólicos de sus hospederos (Falkowski et al., 1984). Esta unidad funcional también se conoce como holobionte (Weber y Medina, 2012). La significancia energética del carbono orgánico translocado, así como otras propiedades metabólicas más relacionadas con plantas que con animales, hacen que los holobiontes coralinos sean considerados sistemas básicamente autotróficos (Muscatine et al., 1981; Furla et al., 2005).

Debido a su elevada dependencia autotrófica, la calidad de la luz determina una serie de procesos fisiológicos en el holobionte orientados a mantener el balance energético y la funcionalidad de la simbiosis, los cuales a su vez determinan su distribución espacial en el ambiente marino. Algunos de los procesos asociados a la luz son: incremento en las tasas de calcificación del holobionte a elevada iluminación (Goreau, 1959; Al-Horani et al., 2003; Colombo-Palotta et al., 2010), mayor concentración de pigmentos fotosintéticos en el tejido coralino en ambientes con poca luz (Iglesias-Prieto y Trench, 1994; Langlois y Hoogenboom, 2014), reducción de la eficiencia fotoquímica con el incremento de la luz (Iglesias-Prieto et al., 2004), mayores tasas de fotosíntesis y respiración con menor eficiencia fotosintética en ambientes con radiación intensa (Chalker et al., 1983; Mass et al., 2007), y plasticidad morfológica con tendencia a formas planas en ambientes poco iluminados y verticales/foliosas en ambientes altamente irradiados (Hoogenboom et al., 2008). Algunos de estos procesos siguen patrones similares en otros organismos marinos autótrofos, como pastos (Enríquez et al., 2002; Cayabyab y Enríquez 2007) y bosques de macroalgas o “kelps” (Colombo-Palotta et al., 2006). Adicional a la luz, la variación de la temperatura también puede afectar significativamente la fisiología del holobionte. La pérdida dramática de pigmentos fotosintéticos asociada a eventos masivos de blanqueamiento coralino es posiblemente el efecto más documentado (Hoegh-Guldberg, 1999; Baker, 2001; Gomez-Campo et al., 2011); no obstante, también se han descrito efectos importantes sobre las tasas de calcificación (Marshall y Clode, 2004; Foster et al., 2014) y el desempeño fotosintético de los simbioses en el tejido coralino (Lesser y Farrell, 2004; Kemp et al., 2014).

Prácticamente todos los estudios arriba citados se basan en análisis de procesos fisiológicos sobre corales expuestos a diferente profundidad considerando la relación inversa que hay entre la intensidad lumínica y la distancia entre la fuente de luz y la superficie que la recibe (ley del cuadrado inverso) (Hyde, 1907) o en análisis sobre corales sometidos de forma experimental a diferentes intensidades lumínicas. Sin embargo, poco se conoce de la variabilidad de procesos al interior de los mismos organismos debido a la inclinación de la superficie fotosintética y su relación con la intensidad lumínica, la cual sigue una proporción directa con el coseno del ángulo de incidencia de la luz sobre la superficie (ley del coseno de Lambert) (Hyde, 1907).

*Orbicella faveolata* es una de las especies constructoras de hábitat más importante en los arrecifes del Caribe. Usualmente construye colonias masivas longevas, cuya morfología es variable dependiendo de condiciones del ambiente y/o genéticas, como en otros corales escleractinios (Snell et al., 1998). Debido a que usualmente alcanza grandes tallas, la luz

incidente no se distribuye de forma uniforme en las colonias y se generan gradientes lumínicos asociados a la inclinación superficial según la ley del coseno de Lambert (Hyde, 1907, Lopez-García, 2013), obligando al holobionte a adoptar mecanismos variables de fotoaclimatación para optimizar el uso del recurso lumínico. La asociación con comunidades multiespecíficas de simbioses es uno de ellos (Rowan y Knowlton, 1995, Warner et al., 2006; Green et al., 2014; Kemp et al., 2014; Bongaerts et al., 2015). En el caso particular de Puerto Morelos, por ejemplo, los sub-clados que hospeda simultáneamente *O. faveolata* son A3, B17 y C7, encontrando el filotipo B17 con mayor prevalencia en zonas de las colonias expuestas a radiación intensa, mientras el C7 domina en ambientes profundos y zonas de las colonias poco iluminadas (Kemp *et al.*, 2008). Esta condición natural ha sido relacionada con una mayor capacidad de fotoaclimatación de la especie frente a cambios ambientales (Rowan et al., 1997; Baker, 2003; Berkelmans y van Oppen, 2006; Kemp et al., 2014; Cunning et al., 2015).

La flexibilidad de la simbiosis en *O. faveolata* es una oportunidad natural para estudiar los mecanismos que promueven el establecimiento y mantenimiento de la asociación simbiótica entre corales y dinoflagelados frente a diferentes condiciones ambientales. Conocer la dinámica de procesos fisiológicos potencialmente relacionados con la estructura de la comunidad de simbioses, es pieza clave para ayudar a entender algunos de estos mecanismos.

### **3. OBJETIVOS**

#### **3.1. Objetivo general**

Evaluar el efecto del grado de inclinación superficial en colonias del coral *Orbicella faveolata* sobre la intensidad de la irradiación percibida por la superficie coralina y las diferentes respuestas fotoaclimativas de la especie.

#### **3.2. Objetivos particulares**

- Evaluar el efecto del grado de inclinación superficial en colonias de *O. faveolata* sobre la cantidad de luz recibida por la superficie.
- Evaluar procesos fotosintéticos sobre colonias expuestas a un gradiente lumínico con el fin de verificar la plasticidad de procesos de fotoaclimatación.
- Evaluar el efecto sinérgico del estrés térmico y diferentes ambientes lumínicos sobre procesos fotosintéticos en colonias.

## 4. METODOLOGÍA

### 4.1. Área de estudio

El estudio se realizó en la costa Caribe de México en la región conocida como Arrecife de Puerto Morelos, la cual forma parte de la barrera arrecifal denominada “Gran Cinturón de Arrecifes del Atlántico Occidental” (Carabias et al., 2000). De forma específica, en la laguna arrecifal cerca de las instalaciones de la Unidad Académica de Sistemas Arrecifales (UASA) de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), en el sector norte del poblado de Puerto Morelos (20°52'5.45"N y 86°52'4.51"O) (Figura 1).

El desarrollo arrecifal en la región es variable y se pueden establecer patrones de zonación con características topográficas y bióticas específicas. La laguna arrecifal, generalmente protegida del oleaje por una cresta arrecifal discontinua, presenta ambientes distribuidos a modo de parches cuyos fondos están cubiertos principalmente por arena, pastos marinos y algas en proporciones variables (Carabias et al., 2000).

El estudio incluyó dos componentes: a) evaluación de parámetros fotosintéticos en colonias de *Orbicella faveolata* ubicadas en el sitio conocido localmente como “La Bocana” cerca de la cresta arrecifal; y b) experimento con gradiente lumínico utilizando holobiontes de *O. faveolata* expuestos a diferentes niveles de inclinación, realizado cerca de la línea de costa frente al muelle de la UASA (Figura 1).



Figura 1. Área de estudio en el sector norte de Puerto Morelos, Caribe mexicano (Tomada de: Google Earth)

## 4.2. Procesos fotosintéticos en condiciones naturales

Se evaluaron una serie de indicadores de la actividad fotosintética siguiendo un gradiente vertical en colonias de *O. faveolata* ubicadas en el sitio conocido localmente como La Bocana, a una profundidad constante de 4m. Se eligieron al azar tres colonias adultas y con la ayuda de un cabo se delimitó un transecto vertical en dirección norte-sur desde la base hasta la cima de la colonia, procurando abarcar zonas con inclinación variable. Siguiendo la línea del transecto, se evaluó la actividad fotoquímica a mediodía y al atardecer sobre los mismos puntos, considerando únicamente la superficie de las colonias orientada hacia el norte entre 0° y 90° de inclinación.

## 4.3. Experimento con gradiente lumínico

Se construyó una estructura de PVC que permitía ajustar cinco niveles de inclinación: 0°, 25°, 45°, 65° y 90° respecto a la dirección de la luz incidente en el cenit (Figura 2), con el propósito de simular superficies ubicadas en diferente posición en una colonia. La estructura se instaló orientada hacia el norte sobre un fondo ocupado por la pradera submarina cerca del muelle de la UASA/UNAM a una profundidad de 3m.

En cada uno de los niveles de inclinación de la estructura se fijaron cuatro (4) fragmentos de *O. faveolata* sobre soportes removibles, acomodando un total de 20 fragmentos en toda la estructura. Se emplearon fragmentos con diámetro constante (+/-5cm), aparentemente saludables y sin señales de daño físico, que habían sido previamente utilizados en otros proyectos de investigación y se encontraban en el sitio conocido como “el spa” a una profundidad de 5m (Figura 1).

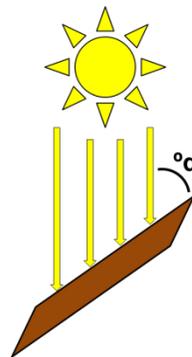


Figura 2. Esquema donde se representa el ángulo de inclinación ( $\alpha$ ) considerado en este estudio, formado entre la superficie del tejido coralino y la dirección de la luz incidente.

Inicialmente se sometieron a un proceso de aclimatación manteniéndolos a la misma inclinación de 45° hasta encontrar estabilidad de la eficiencia fotoquímica máxima al final del día y posteriormente se modificó la inclinación de cada nivel. El gradiente experimental se mantuvo por un período de un año (abril 2014 – abril 2015), durante el cual se evaluaron una serie de parámetros de la fotobiología de los holobiontes en la época invierno/primavera de los años 2014 y 2015, cuando las condiciones ambientales son térmicamente más favorables para los corales. Adicionalmente, se evaluaron algunos parámetros durante el período de mayor temperatura en el verano del año 2014, con el fin de evaluar el efecto sinérgico del estrés térmico y los diferentes ambientes lumínicos generados experimentalmente sobre la fotobiología de los holobiontes.

#### 4.4. Parámetros evaluados

Durante las evaluaciones realizadas, tanto en el medio natural como en las condiciones experimentales, se evaluaron una serie de parámetros utilizando técnicas no invasivas que permitieron estimar *in vivo* la magnitud y dinámica de las respuestas de fotoaclimatación de los holobiontes expuestos al gradiente lumínico.

##### Temperatura e irradiancia

Durante el experimento con gradiente lumínico se registró continuamente la temperatura del agua con un data logger modelo UA-002-64 (HOBO Onset®, USA) adherido a la estructura de PVC. A mediodía se midió la densidad de la radiación fotosintéticamente activa (PAR) en cada nivel de inclinación utilizando el sensor de irradiancia (micro sensor plano corregido por coseno) de un Diving-PAM (Walz®, Alemania) (Figura 3) previamente calibrado con un sensor de luz corregido por coseno modelo LI-1400 (LI-COR®, USA). La radiación a mediodía se registró únicamente hasta encontrar estabilidad en la eficiencia fotoquímica efectiva del PSII luego de la exposición al gradiente lumínico y durante el período de evaluación en el verano.

Se utilizaron los registros de radiación solar de la Estación Meteorológica Puerto Morelos, suministrados por el Servicio Académico de Meteorología e Hidrología de la UASA/UNAM, para determinar la cantidad de PAR que llega a cada nivel de inclinación (%) respecto a la cantidad total en superficie. Para esto, se utilizaron factores de conversión calculados a partir de la radiación registrada a mediodía en cada nivel de inclinación con el sensor de irradiancia del Diving-PAM y en la superficie del mar por la estación meteorológica.

##### Eficiencia fotoquímica del PSII

Utilizando un fluorómetro sumergible con pulso de amplitud modulada, Diving-PAM, se evaluó la eficiencia fotoquímica efectiva en el pico de máxima intensidad lumínica, al mediodía solar ( $\Delta F/F_m'$ ), y la eficiencia fotoquímica máxima al atardecer ( $F_v/F_m$ ) (Figura 3). A partir de los valores de  $\Delta F/F_m'$  y  $F_v/F_m$  se calculó la máxima presión de excitación diurna sobre el PSII de *Symbiodinium* ( $Q_m$ ) con la ecuación:  $Q_m = 1 - [(\Delta F/F_m')/(F_v/F_m)]$  (Iglesias-Prieto et al., 2004).



Figura 3. Procedimiento de evaluación de la eficiencia fotoquímica del PSII en el experimento con gradiente lumínico. Se observa el sensor de irradiancia ajustado a la inclinación específica de cada nivel.

Estos parámetros se registraron una vez en condiciones naturales sobre 3 colonias de *O. faveolata* y en los holobiontes experimentales se evaluaron periódicamente (cada dos días aproximadamente) hasta encontrar estabilidad luego de la exposición al gradiente lumínico, así como durante el pico de máxima temperatura en el verano. Adicionalmente, se monitoreó la eficiencia fotoquímica del PSII durante un ciclo diurno en cada uno de los corales expuestos al gradiente lumínico, tomando mediciones periódicas desde el amanecer hasta el atardecer en un día soleado.

### Curvas P-E

Se realizaron incubaciones independientes con tres (3) corales de cada nivel en una cámara hermética, exponiéndolos a una serie de intensidades lumínicas comprendidas entre 0 y  $904\mu\text{mol quanta}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , previamente calibradas con el microsensor de irradiancia del Diving-PAM. La luz fue suministrada por una lámpara led Dimmable 10GM (Philips®, China), utilizando una combinación de filtros neutros para controlar su intensidad. Durante las incubaciones, el agua se mantuvo en agitación y a temperatura constante ( $28^{\circ}\text{C}$ ) con un termocirculador modelo Neslab RTE10 (Fisher Scientific®, USA) y se registró continuamente la evolución o consumo de oxígeno a cada irradiancia con un oxímetro compacto por medio de sensores de fibra óptica (optodos) de alta precisión Firesting O2 (PyroScience GmbH®, Alemania).

Las curvas P-E se construyeron a partir de la tasa de producción/consumo de oxígeno en cada irradiancia y se ajustaron a un modelo con función hiperbólica utilizando el software SigmaPlot 10.0. Se determinaron los siguientes descriptores derivados de las curvas P-E: (1) Respiración ( $R_d$ ), a partir del promedio de la tasa de consumo de oxígeno en los períodos de pre- y post-iluminación; (2) Fotosíntesis máxima ( $P_{\text{max}}$ ), calculada a partir del promedio de las tasas fotosintéticas en las irradiancias donde se alcanzó la saturación; (3) Eficiencia fotosintética ( $\alpha$ ), que corresponde a la pendiente de la fase lineal del incremento de la fotosíntesis con la irradiancia; (4) Irradiancia de compensación ( $E_c$ ), donde la tasa de fotosíntesis iguala la de respiración ( $E_c=R_d/\alpha$ ); y (5) Irradiancia de saturación ( $E_k$ ), que refleja la mínima irradiancia para alcanzar  $P_{\text{max}}$  ( $E_k=P_{\text{max}}/\alpha$ ) (Osinga et al., 2012).

Con base en los descriptores calculados y tomando como referencia los registros de radiación solar ( $\mu\text{mol quanta}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) de la Estación Meteorológica Puerto Morelos en un ciclo diurno sin interferencia de nubes (e.g. 5 de marzo de 2014), se calculó la porción del día lumínico en la que se exceden los puntos de compensación ( $H_{\text{comp}}$ ) y de saturación ( $H_{\text{sat}}$ ) (Dennison y Alberte, 1982) en cada nivel de inclinación. Así mismo, se calculó la radiación supersaturante total diaria en cada nivel de inclinación (denominada  $E_{\text{sat}}$  en este estudio), entendiendo ésta última como la cantidad de radiación acumulada sobre el punto de saturación en todo el ciclo diurno ( $\text{mol quanta}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{día}^{-1}$ ) (Figura 4).

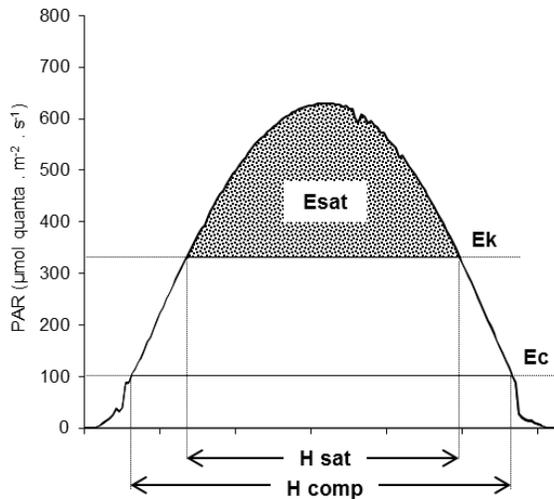


Figura 4. Diagrama de la radiación en un ciclo diurno identificando los períodos del día donde se exceden los puntos de compensación ( $H_{comp}$ ) y de saturación ( $H_{sat}$ ), así como la radiación total supersaturante ( $E_{sat}$ ) (modificado de Dennison y Alberte, 1982).

### Absorción de luz por pigmentos

Se midió la reflectancia ( $R$ ) del tejido coralino de cada holobionte en diferentes momentos del experimento, utilizando un mini-espectrofotómetro USB4000 (Ocean Optics®, USA). La porción del espectro lumínico reflejado ( $R$ ) se utilizó para calcular la fracción de luz incidente absorbida por el tejido coralino, o absorptancia ( $A$ ), según la metodología propuesta por Enríquez et al., (2005). La absorptancia se calculó siguiendo la ecuación:  $A=1-R$ , asumiendo mínima la transmitancia en el esqueleto (Enríquez et al., 2005; Rodríguez-Román et al., 2006). El análisis se enfocó en la variación de la absorptancia a 675nm, que corresponde al pico de absorción de la clorofila  $a$  con mínima interferencia de otros pigmentos accesorios.

Para tomar la medida, se colocó cada fragmento de coral en un recipiente oscuro con agua de mar y se suministró un espectro más o menos homogéneo entre 450nm y 750nm con un conjunto de lámparas halógena de 130v 50W (Tecno Lite®, México) e incandescente de 125v 60W (Osram®, Alemania) orientadas en un ángulo de 45°. Se colectó la luz reflejada con una fibra óptica conectada al espectrofotómetro, colocada en su otro extremo a 1cm del coral y a un ángulo de 45° respecto a su superficie. Como referencia se utilizó la reflectancia de un esqueleto blanqueado de *O. faveolata*. Esto permitió determinar la magnitud del scattering residual en las medidas de reflectancia a 750 nm, donde la absorción de los pigmentos fotosintéticos es mínima y, por tanto, los valores de reflectancia se deben aproximar al 100%. Se procuró que la magnitud del scattering residual fuera <10% en todas las mediciones.

La absorptancia se registró en dos momentos en la época invierno/primavera; mientras en el período evaluado en el verano se tomaron mediciones semanales.

### Calcificación

Se realizaron incubaciones con tres (3) corales de cada nivel por períodos de una hora en vasos de precipitados con un volumen constante de agua de mar filtrada ( $0.45 \mu\text{m}$ ). Durante las incubaciones se suministró una intensidad de luz saturante ( $650 \mu\text{mol quanta} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) con lámparas led GA 1607S (XLEDs®, Alemania). El agua se mantuvo en agitación y a temperatura constante con un termocirculador Isotemp 1006S (Fisher Scientific®, USA),

definiendo esta última como el valor promedio de los registros en la semana previa. Una vez concluida la incubación, se adicionaron 3 gotas de cloroformo para preservar el agua hasta su análisis.

Se determinó la alcalinidad total AT de cada muestra de agua utilizada en las incubaciones y en una muestra de agua control con un mini-espectrofotómetro USB4000, siguiendo la técnica descrita por Yao y Byrne (1988). El procedimiento se realizó por duplicado o hasta obtener una desviación estándar de la AT inferior a 10. Posteriormente, se calcularon las tasas de calcificación instantánea de cada coral con base en el principio de “anomalía de la alcalinidad” que establece que por cada mol de  $\text{CaCO}_3$  precipitado se reduce la AT del agua en dos unidades (Smith y Kinsey, 1978; Chisholm y Gattuso, 1991). Las tasas de calcificación se reportan por unidad de área de tejido coralino ( $\mu\text{mol CaCO}_3 \text{ cm}^{-2} \text{ hr}^{-1}$ ), la cual se estimó con el método de papel aluminio (Marsh, 1970).

Adicionalmente, se calculó la masa ganada por cada uno de los fragmentos por medio de la técnica de peso boyante, midiendo su peso al inicio y al final del experimento con una balanza analítica Explorer Pro EP114C (Ohaus, USA) con un aditamento en la base del plato para colgar los fragmentos sumergidos en un recipiente con agua de mar. Se expresó el peso ganado por unidad de área de tejido coralino ( $\text{g/cm}^2$ ), promediando el área inicial y final.

### **Análisis de datos**

Se determinó la magnitud de la relación entre los parámetros evaluados y el ángulo de inclinación superficial en holobiontes de *Orbicella faveolata* en condiciones naturales, implementando pruebas de correlación (índice de Pearson).

Esta misma prueba se implementó en el experimento con gradiente lumínico para determinar la magnitud de la relación entre la irradiancia relativa máxima registrada a mediodía en cada nivel con el ángulo de inclinación; así como la correlación de los parámetros evaluados en diferentes momentos con la irradiancia relativa máxima en cada nivel o con el ángulo de inclinación.

Se implementaron pruebas t-student para determinar la significancia de las diferencias de los valores de los parámetros en los diferentes momentos del experimento (aclimatación, invierno/primavera, verano).

Se utilizó el software Statistica 7.1. en todas las pruebas.

## 5. RESULTADOS

### 5.1. Procesos fotosintéticos en condiciones naturales

#### Eficiencia fotoquímica del PSII

Se observó una notable variabilidad de la actividad fotoquímica en colonias de *Orbicella faveolata* dependiendo de la inclinación de la superficie de la colonia en relación con la dirección de incidencia de la luz. La eficiencia fotoquímica del PSII a medio día ( $\Delta F/F_m'$ ), osciló entre 0.329 en superficies horizontales ( $90^\circ$  de inclinación respecto a la dirección de la luz incidente en el cenit) y 0.631 en superficies casi verticales (inclinación cercana a  $0^\circ$  respecto a la dirección de la luz incidente en el cenit). La variación de la presión de excitación sobre el PSII ( $Q_m$ ) fue aún más sustancial, con valores mínimos de 0.020 en superficies casi verticales y máximos de 0.416 en superficies horizontales. El rango de fluctuación de  $F_v/F_m$  fue proporcionalmente menor respecto a los otros dos indicadores, con valores mínimos de 0.546 y máximos de 0.652 respecto a la inclinación de la superficie (Figura 5).

Todos los parámetros fotosintéticos evaluados tuvieron una relación significativa con el ángulo de inclinación superficial. En el caso de la eficiencia fotoquímica efectiva a mediodía ( $\Delta F/F_m'$ ) y la eficiencia fotoquímica máxima al atardecer ( $F_v/F_m$ ), la correlación fue negativa ( $r^2=-0.93$  y  $r^2=-0.84$ ,  $p<0.01$ ). De forma opuesta, la correlación entre la presión de excitación sobre el PSII ( $Q_m$ ) y el ángulo de inclinación fue positiva ( $r^2=0.84$ ,  $p<0.01$ ).

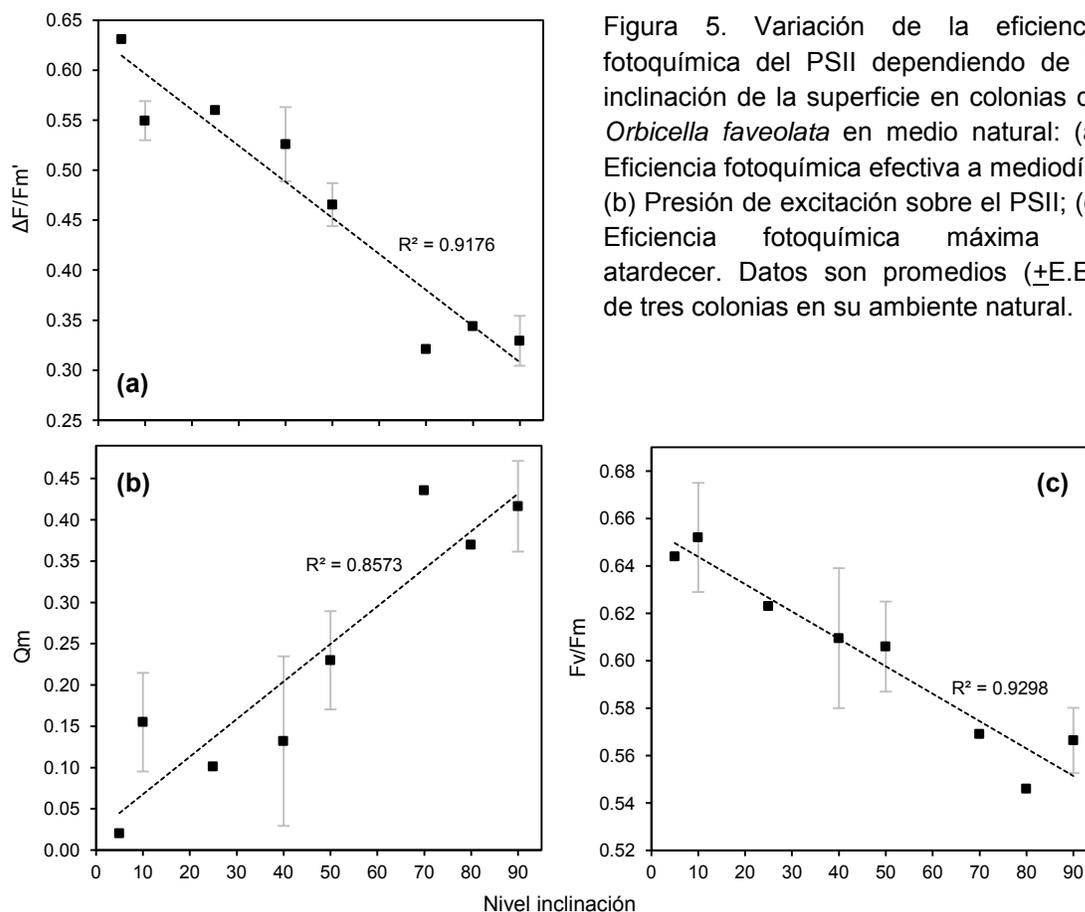


Figura 5. Variación de la eficiencia fotoquímica del PSII dependiendo de la inclinación de la superficie en colonias de *Orbicella faveolata* en medio natural: (a) Eficiencia fotoquímica efectiva a mediodía; (b) Presión de excitación sobre el PSII; (c) Eficiencia fotoquímica máxima al atardecer. Datos son promedios ( $\pm$ E.E.) de tres colonias en su ambiente natural.

Los resultados obtenidos en este estudio demuestran claramente el efecto de la inclinación de la superficie del tejido coralino sobre la presión lumínica que experimenta *Symbiodinium -in hospite* y, en efecto, los diferentes procesos fotoaclimativos que pueden ocurrir simultáneamente en las colonias. La notable reducción de la eficiencia fotoquímica efectiva ( $\Delta F/F_m'$ ) respecto a su máximo valor al atardecer ( $F_v/F_m$ ), correspondiente al 42% en superficies horizontales, es indicador de un ambiente lumínico intenso, lo cual es corroborado por los elevados valores de  $Q_m$ . En el otro extremo del gradiente, en superficies verticales poco expuestas a la luz, la reducción de la eficiencia fotoquímica correspondiente al 2% evidencia un ambiente limitado por luz. Por tanto, se puede concluir que la morfología masiva típica de *O. faveolata* genera gradientes lumínicos y características fisiológicas heterogéneas al interior de las mismas colonias.

## 5.2. Experimento con gradiente lumínico

Durante 9 días se expusieron los 20 corales a un proceso inicial de aclimatación luego de su trasplante, manteniéndolos a una inclinación constante de 45°. La irradiación media registrada a mediodía a dicha inclinación fue  $358 \pm 118 \mu\text{mol quanta} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , siendo estadísticamente similar entre niveles ( $-1.07 < t < 1.54$ ,  $p > 0.05$ ). La temperatura media fue  $27.5 \pm 0.7^\circ\text{C}$ .

Durante el período de aclimatación,  $Q_m$  y  $\Delta F/F_m'$  fueron los parámetros que más oscilaron mientras que  $F_v/F_m$  tuvo un comportamiento menos variable (Figura 6). Esto obedece a que los dos primeros corresponden a indicadores sensibles de la cantidad de luz/temperatura percibida por los organismos durante el día, mientras que  $F_v/F_m$  es mejor indicador de la cantidad de fotodaño acumulado y, en consecuencia, el tipo de aclimatación inducida en el holobionte a diferentes condiciones ambientales (Enríquez et al., 2002). El incremento más drástico de  $Q_m$  ocurrió precisamente en el segundo día, posiblemente relacionado con el cambio de ambiente desde “el spa” al sitio experimental. La estabilidad evidente y ausencia de diferencias significativas en los valores de  $F_v/F_m$  entre niveles los últimos cuatro días de registros ( $-0.90 < t < 1.65$ ,  $p > 0.05$ ), es indicador de una adecuada aclimatación de los organismos experimentales a su nuevo ambiente, y por tanto, permitió comenzar con el experimento: la exposición al gradiente lumínico.

Al finalizar el proceso de aclimatación se ajustaron los cinco niveles de inclinación produciendo un gradiente lumínico con valores extremos separados hasta por un orden de magnitud. Los valores medios de irradiancia registrados a mediodía en todo el gradiente (hasta detectar estabilidad en la eficiencia fotoquímica del PSII) se encontraron en el rango de  $71.04 \pm 2.79 \mu\text{mol quanta} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  y  $735.67 \pm 17.07 \mu\text{mol quanta} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  (Figura 7, Anexo 1), encontrando una correlación positiva con el nivel de inclinación ( $r^2=0.96$ ,  $p < 0.01$ ). En el nivel a 45° de inclinación se presentó un incremento del 22% en los valores medios de irradiancia respecto a la fase de aclimatación, a pesar de mantener la misma inclinación, lo cual puede ser atribuido al comportamiento estacional de la radiación solar en la época de transición al verano. La temperatura media fue de  $28.6 \pm 0.4^\circ\text{C}$ , encontrando un incremento de aproximadamente  $1^\circ\text{C}$  respecto al período de aclimatación (Figura 8).

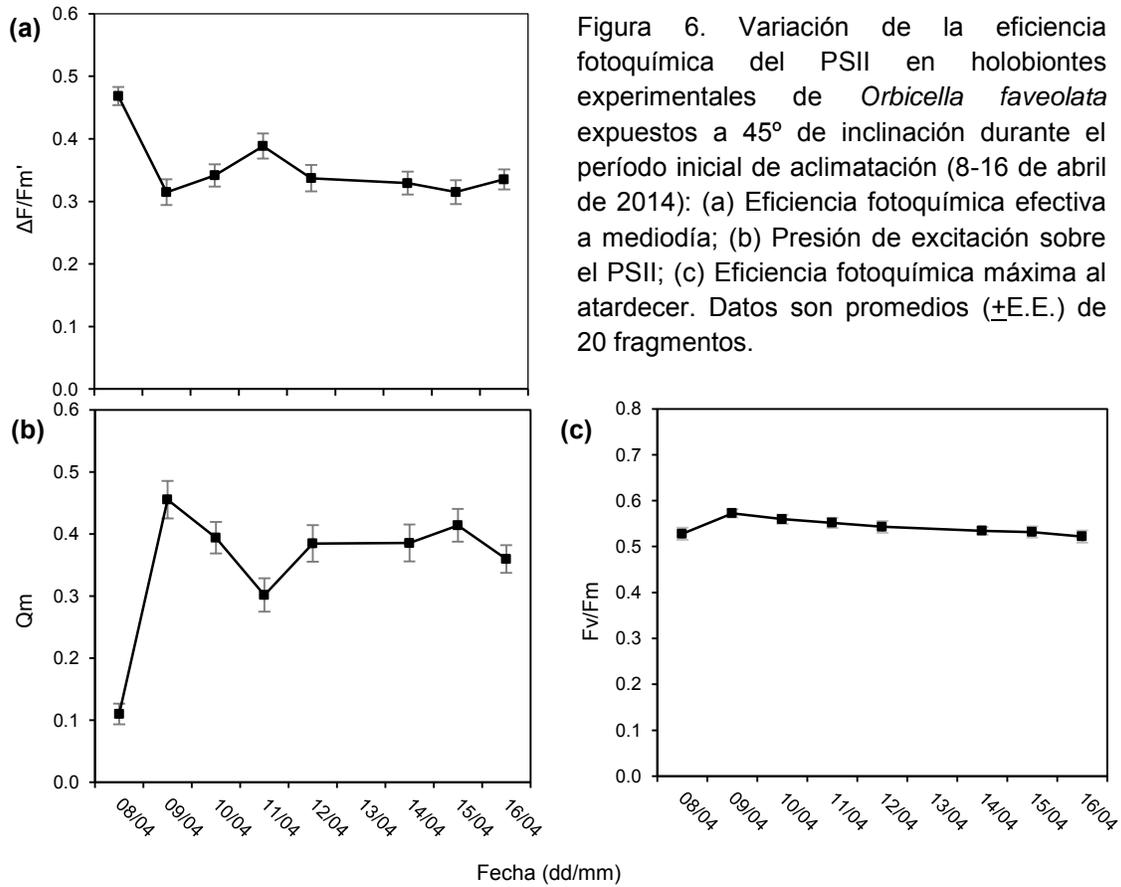


Figura 6. Variación de la eficiencia fotoquímica del PSII en holobiontes experimentales de *Orbicella faveolata* expuestos a 45° de inclinación durante el período inicial de aclimatación (8-16 de abril de 2014): (a) Eficiencia fotoquímica efectiva a mediodía; (b) Presión de excitación sobre el PSII; (c) Eficiencia fotoquímica máxima al atardecer. Datos son promedios ( $\pm$ E.E.) de 20 fragmentos.

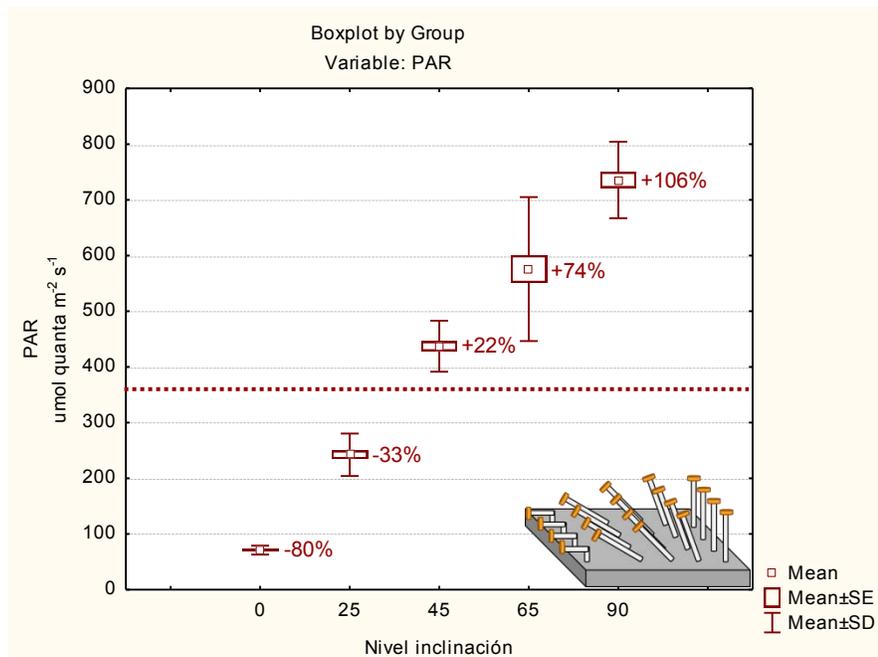


Figura 7. Variación de la irradiancia máxima (PAR) registrada a mediodía en los cinco niveles de inclinación del gradiente lumínico experimental y su incremento o reducción (%) respecto al valor medio durante la fase de aclimatación (línea horizontal discontinua).

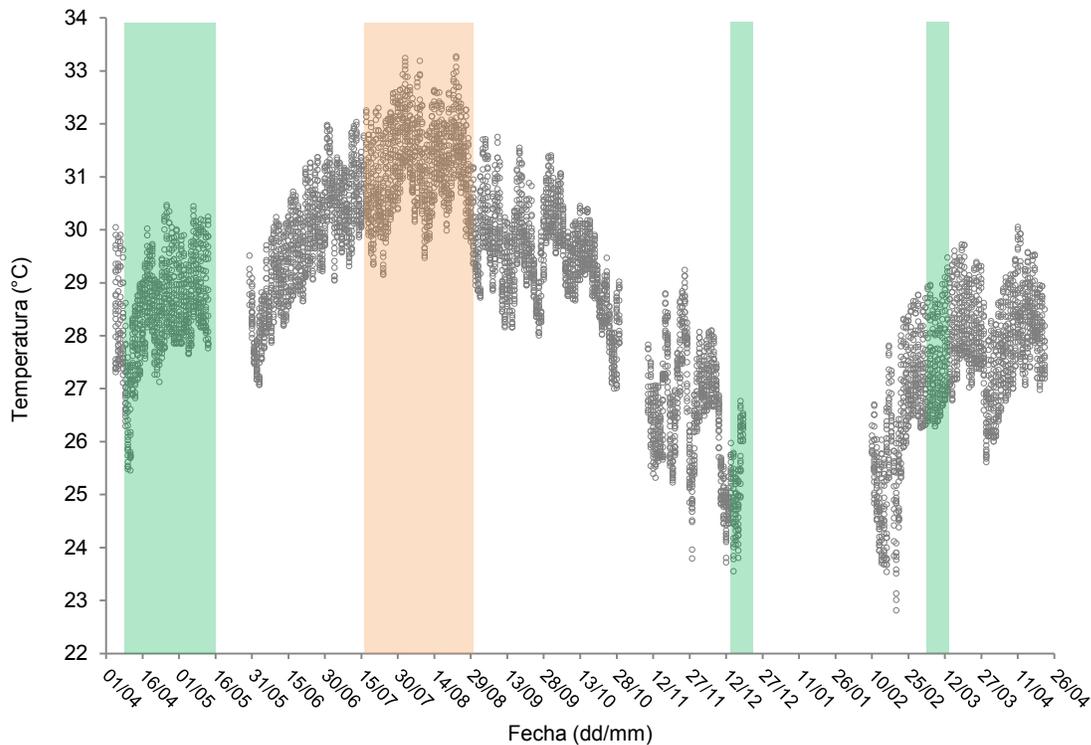


Figura 8. Variación de la temperatura durante la exposición al gradiente lumínico experimental, resaltando los períodos donde se realizaron evaluaciones durante las épocas invierno/primavera (recuadro verde) y verano (recuadro naranja).

### 5.2.1. Fotoaclimatación al gradiente

#### Eficiencia fotoquímica del PSII

Tras la exposición al gradiente lumínico, se detectó un proceso de fotoaclimatación gradual cuya respuesta fue más drástica en los días inmediatamente posteriores a los cambios de inclinación y en los niveles donde disminuyó la irradiación ( $0^\circ$  y  $25^\circ$  de inclinación), alcanzando una aparente estabilidad luego de diez días de exposición (Figura 9).  $\Delta F/F_m'$  y  $Q_m$  evidenciaron los cambios más drásticos respecto al período de aclimatación. En el nivel a  $90^\circ$  de inclinación, el incremento en la irradiación correspondiente al 106% produjo una disminución del 20% de  $\Delta F/F_m'$  y un aumento de 42% de  $Q_m$ ; mientras en el extremo opuesto, en el nivel a  $0^\circ$  de inclinación, la reducción del 80% de irradiación resultó en un aumento del 80% de  $\Delta F/F_m'$  y una disminución del 74% de  $Q_m$ . Aparentemente, la reducción de la luz en los corales experimentales produjo un efecto más significativo en términos de la actividad del PSII. En contraste, la variación de  $F_v/F_m$  fue menos sustancial y curiosamente se presentó un incremento en todo el gradiente en relación con los valores obtenidos durante la aclimatación, comprendido entre el 6.79% y el 22.88%.

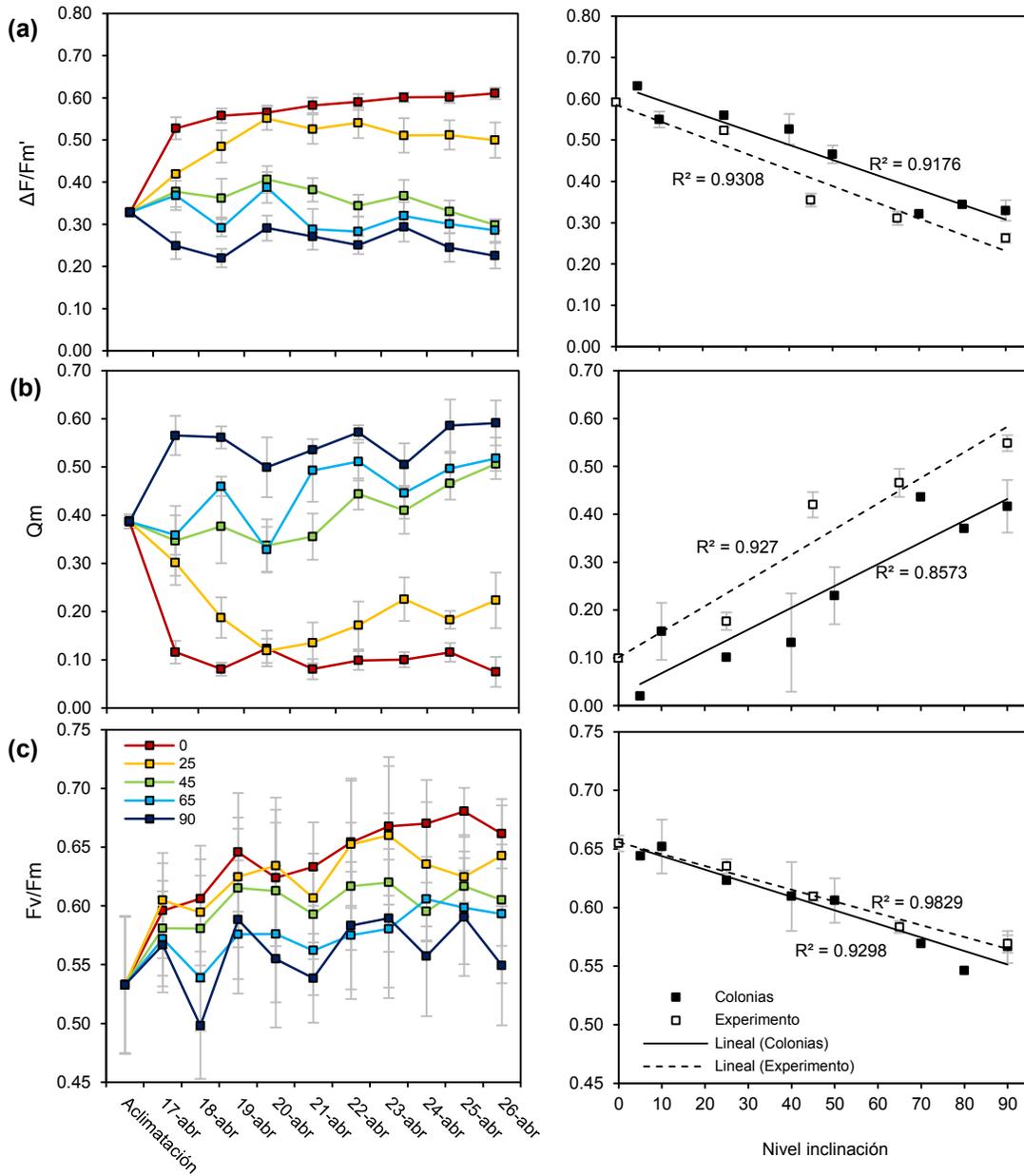


Figura 9. Variación temporal de la eficiencia fotoquímica del PSII en holobiontes de *Orbicella faveolata* expuestos al gradiente lumínico experimental (izquierda) y comparación de los valores medios con los obtenidos en colonias naturales según la inclinación de la superficie (derecha): (a) Eficiencia fotoquímica efectiva a mediodía; (b) Presión de excitación sobre el PSII; (c) Eficiencia fotoquímica máxima al atardecer. Datos son promedios ( $\pm$ E.E.) de 4 holobiontes experimentales por nivel de inclinación y 3 naturales.

Todos los indicadores anteriormente mencionados siguieron un patrón similar al registrado en las colonias en el medio natural; adicionalmente, mostraron una correlación lineal significativa con la irradiancia registrada a mediodía en cada nivel, en sentido positivo para  $Q_m$  ( $r^2=0.88$ ,  $p<0.01$ ) y negativo para  $\Delta F/F_m'$  ( $r^2=-0.88$ ,  $p<0.01$ ) y  $F_v/F_m$  ( $r^2=-0.53$ ,  $p<0.01$ ), de magnitud moderada en el caso de la última.

La variación de la eficiencia fotoquímica del PSII registrada durante un ciclo diurno fue directamente proporcional a la magnitud de la variación de la radiación solar en cada uno de los ambientes lumínicos del gradiente (Figura 10). En corales fotoaclimatados a menor radiación ( $0^\circ$  de inclinación), la reducción de la eficiencia fotoquímica del PSII a mediodía ( $\Delta F/F_m'$ ) respecto a su máximo valor al amanecer/atardecer ( $F_v/F_m$ ) fue del 13%; mientras en corales fotoaclimatados a la radiación más intensa ( $90^\circ$  de inclinación) la reducción fue del 62%. En todos los niveles se observó una recuperación gradual de la eficiencia fotoquímica después del mediodía hasta alcanzar al final de la tarde un valor similar al registrado en el amanecer, indicando efectiva aclimatación de los corales al gradiente lumínico y ausencia de acumulación de fotodaño.

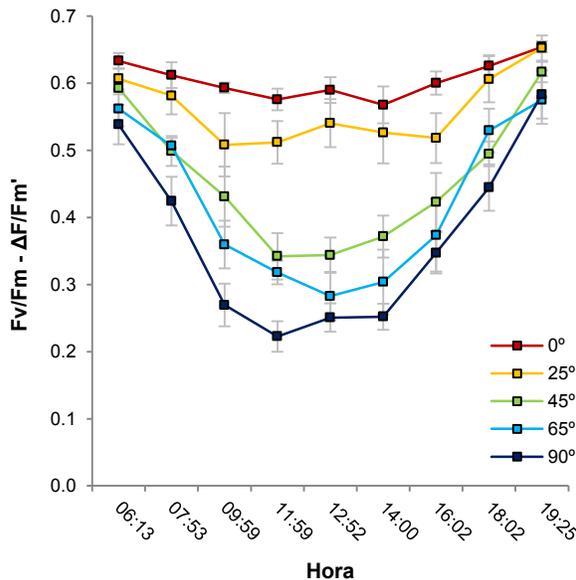


Figura 10. Seguimiento de la eficiencia fotoquímica del PSII durante un ciclo diurno en los holobiontes expuestos al gradiente experimental. Datos son promedios ( $\pm$ E.E.) de 4 individuos por nivel de inclinación.

### Curvas P-E

En la Figura 11 se presentan las curvas P-E provenientes de las incubaciones realizadas con tres corales de cada nivel de inclinación. Se registró claramente la fase lineal del incremento de la fotosíntesis en los niveles de menor irradiancia y la fase saturante de la fotosíntesis alcanzada en los niveles de máxima irradiancia.

Se detectaron patrones en algunos de los descriptores calculados a partir de las curvas P-E: la eficiencia fotosintética ( $\alpha$ ), la irradiancia de compensación ( $E_c$ ) y la irradiancia de saturación ( $E_k$ ) presentaron una correlación significativa moderada con el nivel de exposición, en sentido negativo en el caso de  $\alpha$  ( $r^2=-0.69$ ,  $p<0.05$ ) y positivo en el caso de  $E_c$  ( $r^2=0.56$ ,  $p<0.05$ ) y  $E_k$  ( $r^2=0.61$ ,  $p<0.05$ ); mientras la fotosíntesis máxima ( $P_{max}$ ) y la respiración ( $R_d$ ) no mostraron ninguna relación con el nivel de exposición. Según estos descriptores, los corales fotoaclimatados a menor irradiancia fueron en promedio 41% más eficientes y requirieron una

irradiancia 49% menor para alcanzar el punto de compensación y 38% menor para alcanzar el punto saturación, respecto a los corales fotoaclimatados a la radiación más intensa (Figura 12, Anexo 1).

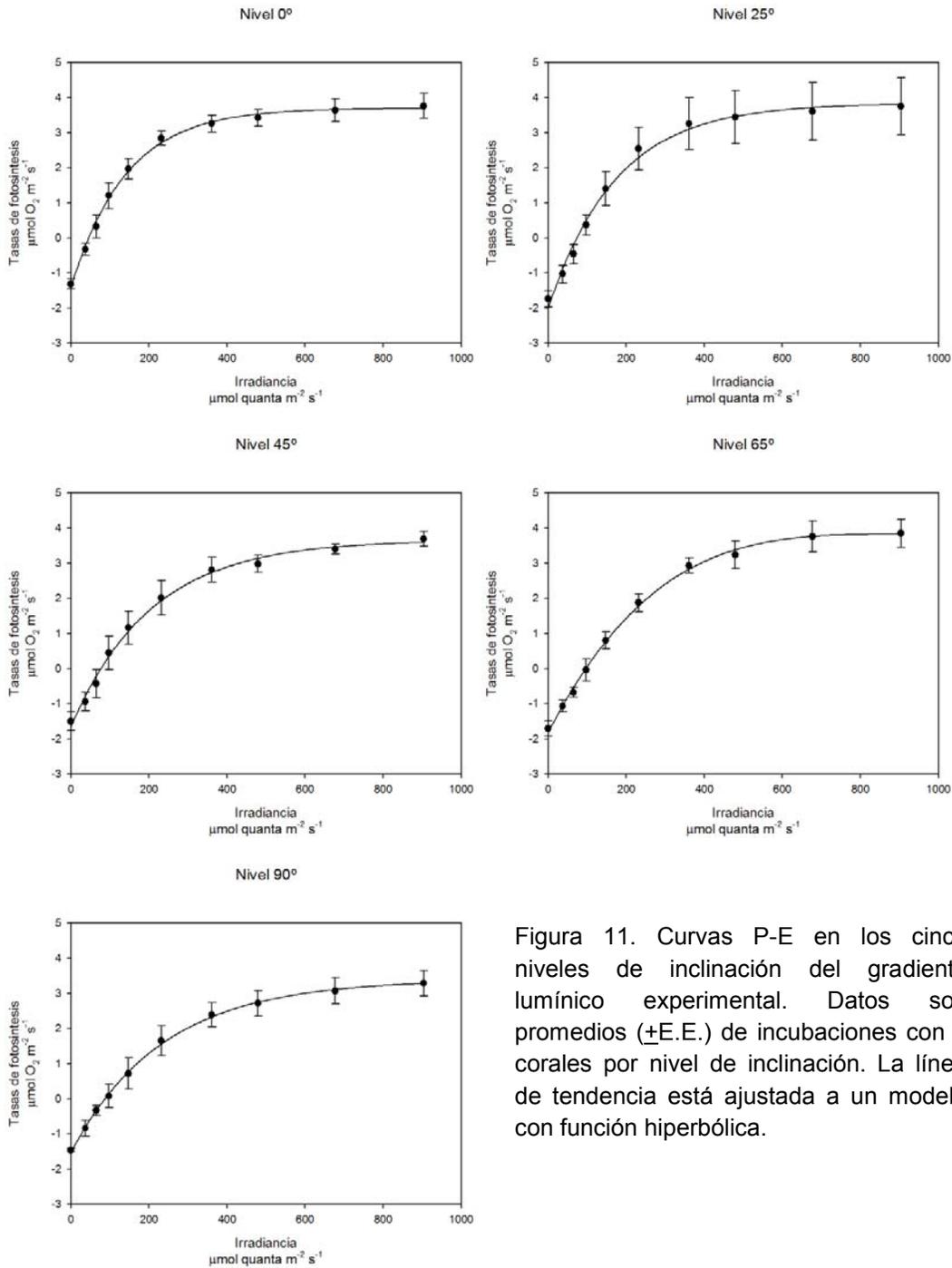


Figura 11. Curvas P-E en los cinco niveles de inclinación del gradiente lumínico experimental. Datos son promedios ( $\pm$ E.E.) de incubaciones con 3 corales por nivel de inclinación. La línea de tendencia está ajustada a un modelo con función hiperbólica.

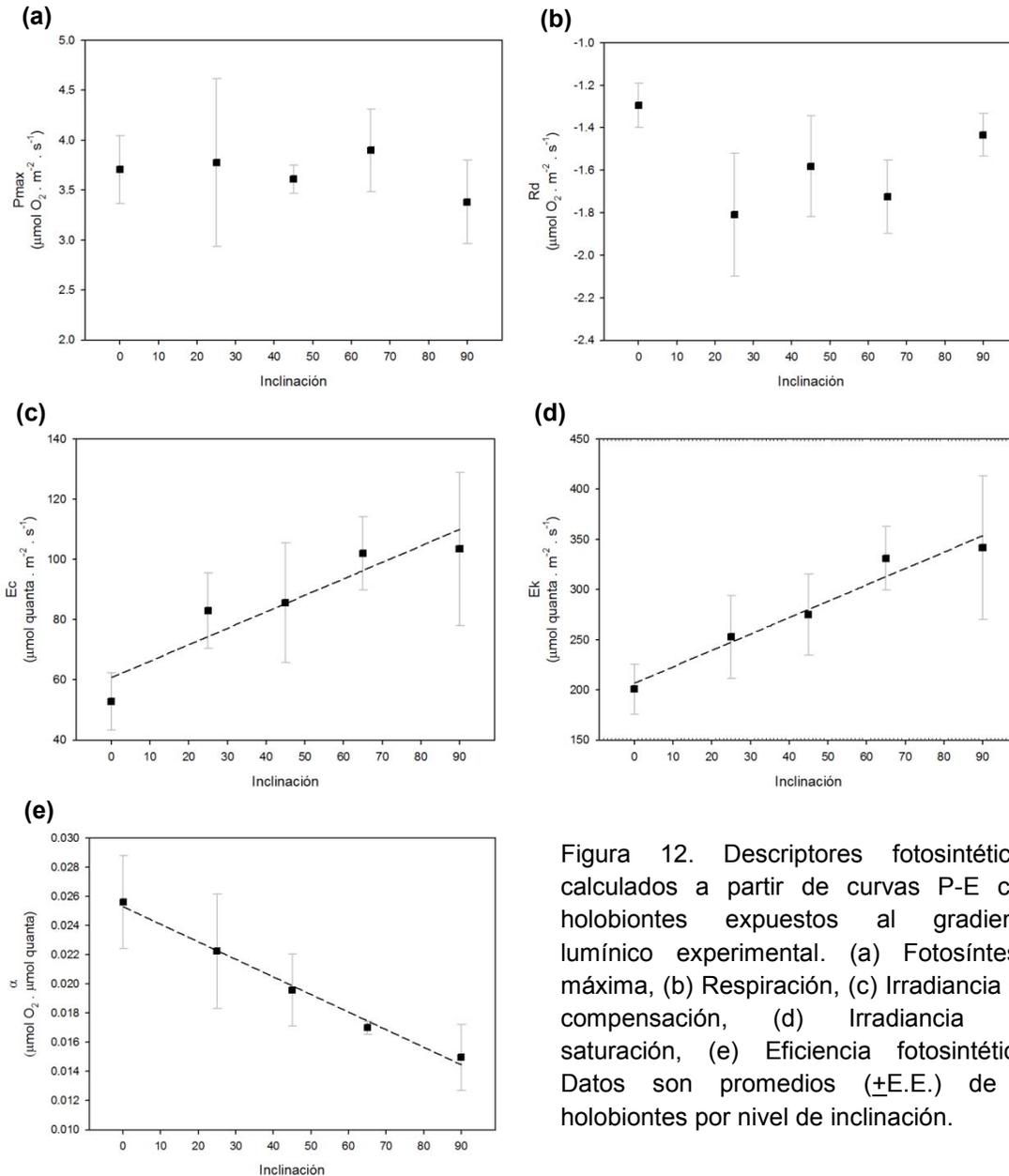


Figura 12. Descriptores fotosintéticos calculados a partir de curvas P-E con holobiontes expuestos al gradiente lumínico experimental. (a) Fotosíntesis máxima, (b) Respiración, (c) Irradiancia de compensación, (d) Irradiancia de saturación, (e) Eficiencia fotosintética. Datos son promedios ( $\pm$ E.E.) de 3 holobiontes por nivel de inclinación.

Tomando como referencia un día con efecto mínimo de las nubes sobre la intensidad de la radiación solar (marzo 5 de 2014), se encontró que la radiación total (PAR) recibida en cada uno de los niveles de inclinación respecto al total en la superficie del mar fluctúa entre 5% en el ambiente menos expuesto y 56% en el ambiente más expuesto (Anexo 1). Se observó que la intensidad de luz en el ambiente expuesto a menor radiación apenas superó el punto de compensación (donde el balance de la fotosíntesis vs respiración comienza a ser positivo, razón P:R >1) durante cierto período del día lumínico y nunca fue suficiente para alcanzar la fotosíntesis máxima al ser esta siempre inferior al punto de saturación ( $E_k$ ). A partir del ambiente a 45° de inclinación se superó el punto de saturación por un período del día, encontrando que la magnitud del exceso de luz saturante (excediendo  $E_k$ ), y el resultante exceso de energía afectando la maquinaria fotosintética, incrementa conforme aumenta el grado de exposición a la radiación hasta alcanzar su máximo en el ambiente expuesto a mayor radiación (Figura 13).

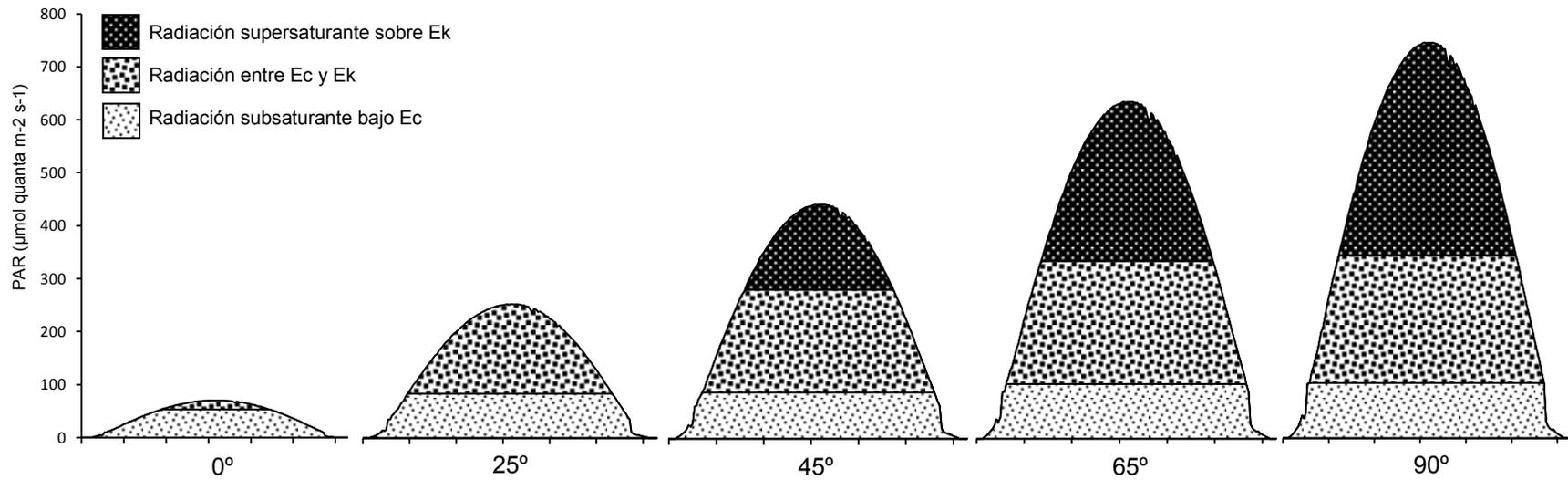


Figura 13. Variación de la radiación fotosintéticamente activa (PAR) en cada uno de los niveles de inclinación durante un día lumínico con efecto mínimo de nubosidad (marzo 5 de 2014), identificando la cantidad de radiación acumulada durante el día excediendo los puntos de compensación ( $E_c$ ) y saturación ( $E_k$ ).

La porción del día lumínico sobre el punto de compensación, representada por Hcomp, osciló entre 5.00 horas (39.74% del día lumínico) en el ambiente expuesto a menor radiación y 10.17 horas (80.79% del día lumínico) en el ambiente expuesto a mayor radiación. A su vez, los períodos donde la intensidad de radiación excede el punto de saturación de la maquinaria fotosintética, representada por Hsat, se encontraron entre 0.00 horas (0.00%) en los ambientes menos expuestos y 7.67 horas (60.93%) en el ambiente expuesto a mayor radiación (Figura 14, Anexo 1). Cabe resaltar que la cantidad de radiación supersaturante (Esat) varió de forma importante en los ambientes expuestos a mas radiación (45°, 65° y 90°), a pesar que el tiempo de exposición a radiación supersaturante (Hsat) se haya mantenido relativamente constante en los mismos ambientes (Figura 14).

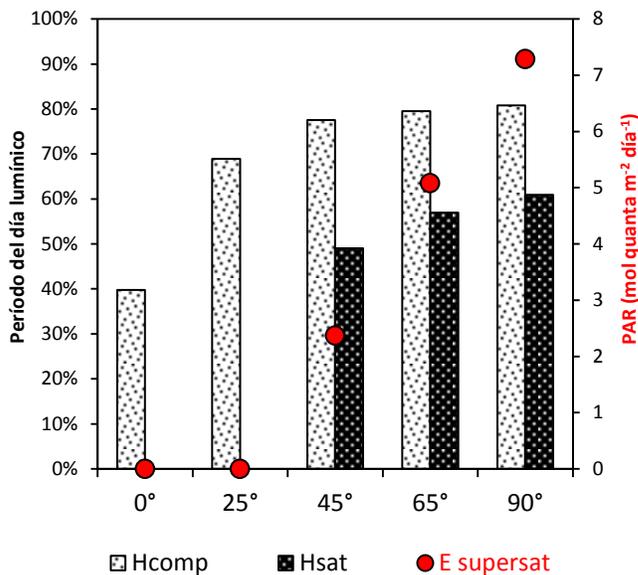


Figura 14. Período del día lumínico (%) donde la radiación excede los puntos de compensación (Hcomp) y saturación (Hsat) en cada nivel de inclinación tomando como referencia un día sin nubes (marzo 5 de 2014). Se identifica la cantidad de radiación supersaturante acumulada (Esupersat).

### Absorción de luz por pigmentos

A partir de dos evaluaciones realizadas en época invierno/primavera (15 de mayo del 2014 y 9 de marzo del 2015), se calcularon los valores medios de absorptancia a 675nm en cada nivel de exposición. El mayor valor de absorptancia a 675nm ( $A=0.90\pm 0.01$ ) se registró en los corales fotoaclimatados a la intensidad lumínica más baja y el menor valor ( $A=0.84\pm 0.05$ ) en aquellos fotoaclimatados a la intensidad lumínica más alta (Figura 15), encontrando una correlación negativa significativa, aunque baja, entre la absorptancia y la intensidad de la luz ( $r^2=-0.43$ ,  $p=0.05$ ). Se resalta en estos resultados la elevada absorptancia encontrada en corales fotoaclimatados a irradiación media ( $0.89\pm 0.01$ ), similar a la encontrada a poca irradiación ( $0.90\pm 0.01$ ) (Figura 15); igualmente, la correlación significativa entre la variabilidad de los valores de A (E.E. de las mediciones) y el grado de exposición ( $r^2=0.89$ ,  $p<0.05$ ), indicando que la variación de las medidas de absorptancia aumentaba a medida que aumentaba la exposición a la luz.

De lo anterior se deduce que la luz determinó parcialmente el grado de pigmentación de los corales pues aquellos expuestos a la menor intensidad lumínica presentaron la mayor concentración de clorofila *a*, mientras que los expuestos a radiación intensa presentaron la menor concentración. También se deduce a partir de los resultados que la relación entre la

intensidad de luz y la concentración de pigmento no fue totalmente lineal y/o que la luz no fue el único factor determinante, pues los corales expuestos a radiación media también presentaron una concentración de clorofila *a* alta, muy similar a la de los corales expuestos a poca iluminación.

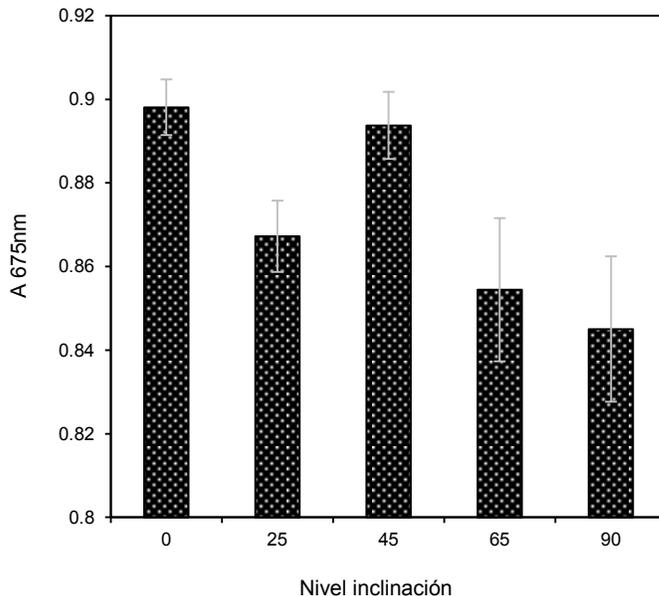


Figura 15. Absorptancia del tejido coralino en cada nivel de inclinación. Datos son promedios ( $\pm$ E.E.) de 4 fragmentos por nivel de inclinación.

### Calcificación

Después de aproximadamente un mes de exposición de los organismos experimentales al gradiente lumínico determinado por diferentes grados de inclinación, se realizaron entre el 14 y 15 de mayo de 2014 las primeras incubaciones para determinar las tasas de calcificación instantánea a una temperatura de 29°C. En promedio, las tasas de calcificación calculadas fueron mayores en los corales expuestos a irradiancia intensa y menores en los corales expuestos a poca irradiancia (Figura 16a), encontrando una correlación positiva moderada con el nivel de inclinación ( $r^2=0.55$ ,  $p<0.05$ ). Los resultados indican que los organismos fotoaclimatados a irradiancia intensa desarrollaron una capacidad 40% superior para precipitar  $\text{CaCO}_3$  respecto a organismos fotoaclimatados a poca irradiancia. Se destaca la notable variabilidad en uno de los niveles expuestos a poca irradiancia (25° de inclinación), donde se encontraron simultáneamente la mayor ( $0.68\mu\text{mol CaCO}_3 \text{ cm}^{-2} \text{ hr}^{-1}$ ) y la menor tasa de calcificación metabólica ( $0.11\mu\text{mol CaCO}_3 \text{ cm}^{-2} \text{ hr}^{-1}$ ).

Después de un año de exposición al gradiente lumínico, se encontró que el peso ganado por unidad de área de tejido coralino fue positivo en todos los tratamientos (Figura 16b), aunque no mostró un patrón tan claro como el observado en las tasas de calcificación (Figura 16a) y sí una mayor variabilidad en todos los niveles de inclinación, principalmente en el nivel expuesto a irradiancia intensa. A pesar de no encontrar correlación significativa entre el peso ganado y el ángulo de exposición, se observó que los corales fotoaclimatados a poca irradiancia ganaron en promedio menos peso; mientras que los corales en el resto de niveles tuvieron una ganancia de peso superior y relativamente similar entre ellos. Resalta la notable

variabilidad del peso ganado en corales fotoaclimatados a irradiancia intensa, indicando que en el mismo ambiente se presentaron simultáneamente valores elevados y bajos de acumulación de masa.

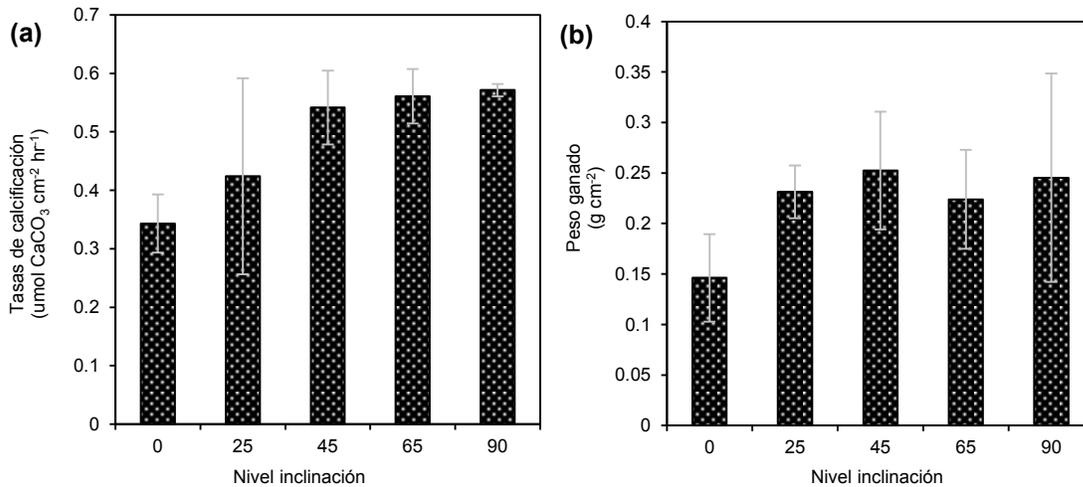


Figura 16. (a) Tasas de calcificación en cada nivel de inclinación; (b) Peso ganado por unidad de área en cada nivel de inclinación. Datos son promedios ( $\pm$ E.E.) de 3 holobiontes por nivel de inclinación en (a) y 4 holobiontes por nivel de inclinación en (b).

### 5.2.2. Efecto del verano

La temperatura media diaria durante el período evaluado en el verano fue  $31.18 \pm 0.50^\circ\text{C}$ , con picos mínimos y máximos de  $29.15^\circ\text{C}$  y  $33.33^\circ\text{C}$  (Figura 8). Los valores medios de irradiancia registrados a mediodía (hasta encontrar estabilidad en la eficiencia fotoquímica del PSII) se encontraron en el rango de  $73.50 \pm 2.75 \mu\text{mol quanta} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  y  $565.40 \pm 22.08 \mu\text{mol quanta} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  (Figura 17), manteniendo una correlación positiva con el ángulo de inclinación ( $r^2=0.91$ ,  $p < 0.05$ ). No se encontraron diferencias significativas entre los valores de irradiancia registrados a mediodía en la época invierno/primavera y en el verano en los niveles a  $0^\circ$  ( $t=-1.05$ ,  $p > 0.05$ ) y  $25^\circ$  ( $t=-0.81$ ,  $p > 0.05$ ). La irradiancia a mediodía en los niveles a  $45^\circ$ ,  $65^\circ$  y  $90^\circ$  de inclinación fue menor y significativamente diferente a la registrada en los mismos niveles en la época invierno/primavera ( $t=4.69$ ,  $t=2.40$ ,  $t=7.71$ ;  $p < 0.05$ ).

### Eficiencia fotoquímica del PSII

En general, se observó reducción en la eficiencia fotoquímica ( $\Delta F/F_m'$  y  $F_v/F_m$ ) y aumento en la presión de excitación del PSII durante el verano en todo el gradiente debido al estrés fisiológico inducido por el incremento de la temperatura (Figura 18). Los valores mínimos de eficiencia fotoquímica del PSII y máximos de presión de excitación, así como la magnitud de los cambios respecto al período invierno/primavera, fueron variables en todo el gradiente indicando que los corales respondieron de forma diferente dependiendo de su inclinación y ambiente lumínico específico. Los valores más elevados de  $Q_m$  ( $0.627 \pm 0.014$ ) se observaron en los corales fotoaclimatados a mayor irradiancia en el nivel a  $90^\circ$  de inclinación,

evidenciando el efecto adverso que ejercen el incremento de la temperatura y la elevada irradiancia actuando de forma simultánea sobre el desempeño fotosintético. No obstante, el incremento de  $Q_m$  en este nivel de inclinación fue apenas del 16% respecto a los valores en el invierno/primavera, la menor proporción en todo el gradiente (Figura 18).

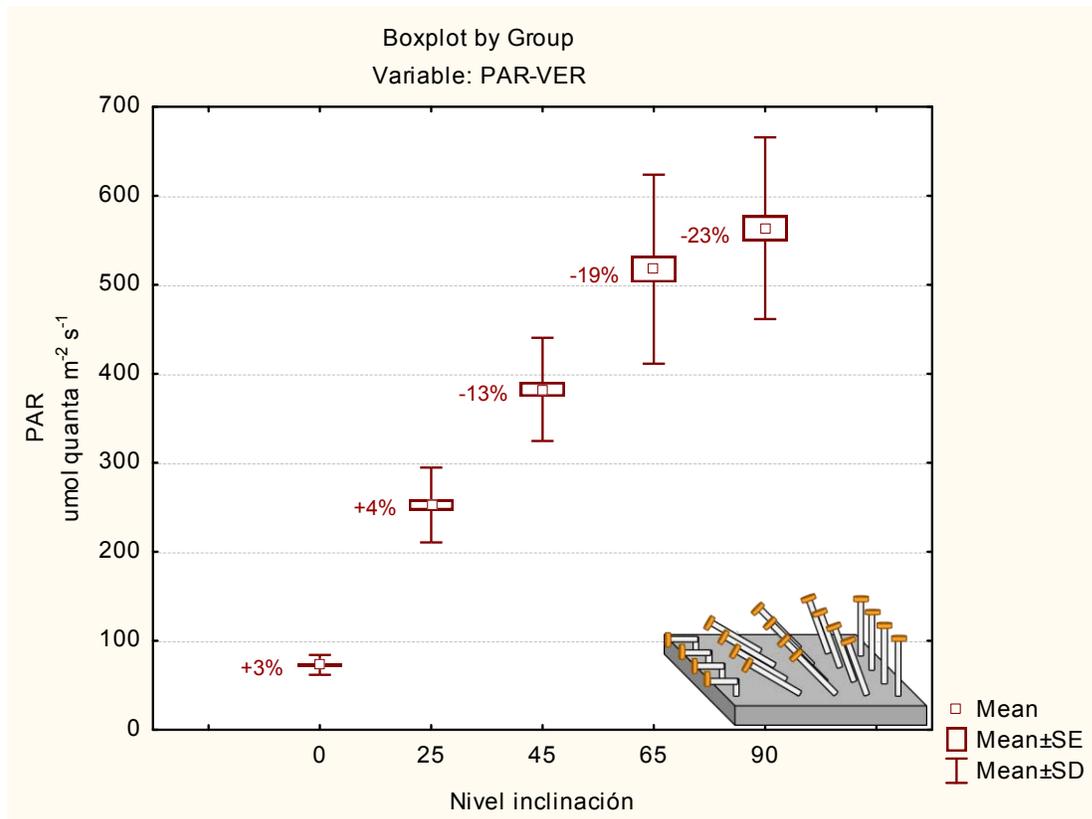


Figura 17. Variación de la irradiancia a mediodía durante el verano en los cinco niveles de inclinación experimentales, identificando su incremento o reducción (%) respecto al valor medio calculado en la época invierno/primavera. Los valores corresponden a los registros diarios durante el monitoreo de la eficiencia fotoquímica efectiva del PSII.

De forma opuesta, los corales fotoaclimatados a la menor irradiancia en 0° de inclinación, a pesar de mantener los valores de  $Q_m$  más bajos en el gradiente ( $0.285 \pm 0.025$ ), presentaron un incremento sustancial de  $Q_m$  respecto a los valores encontrados en el invierno/primavera, correspondiente al +188%. La reducción del valor medio de  $F_v/F_m$  (-19%), indicador de fotodaño acumulado, fue proporcionalmente más amplia en este nivel de inclinación, indicando que los corales fotoaclimatados a este ambiente lumínico específico fueron los más sensibles al estrés térmico (Figura 18).

Fue particularmente interesante el comportamiento de los corales fotoaclimatados a irradiancia media, en el nivel a 45° de inclinación. Este grupo de corales presentaron los mayores valores de eficiencia fotoquímica a mediodía ( $\Delta F/F_m'$ ) y al atardecer ( $F_v/F_m$ ) en todo el gradiente durante el verano. La reducción en los valores de  $F_v/F_m$  fue mínima y los valores de  $\Delta F/F_m'$  fueron incluso superiores respecto a la época invierno/primavera. Los valores de  $Q_m$  fueron bajos, siendo el único nivel donde se encontró una reducción respecto al

invierno/primavera contrario a lo esperado por efecto del incremento de temperatura (Figura 18).

La eficiencia fotoquímica del PSII se monitoreó hasta el 21 de agosto del 2014, cuando se observó una recuperación gradual de los descriptores de desempeño fotosintético en todos los corales en el gradiente.

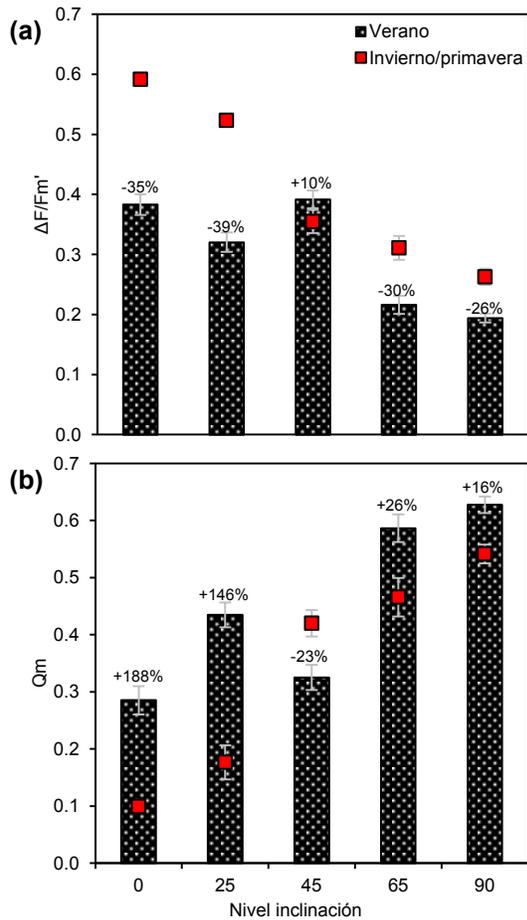
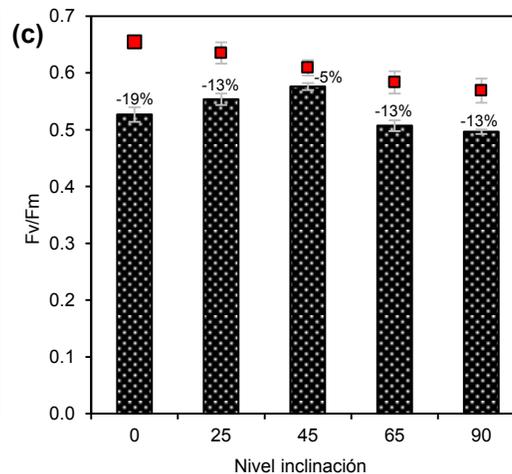


Figura 18. Eficiencia fotoquímica del PSII en cada nivel de inclinación durante el verano, identificando su incremento o reducción (%) respecto al valor calculado en la época invierno/primavera: (a) Eficiencia fotoquímica efectiva a mediodía; (b) Presión de excitación sobre el PSII; (c) Eficiencia fotoquímica máxima al atardecer. Datos son promedios ( $\pm$ E.E.) de 4 fragmentos por nivel de inclinación.



### Absorción de luz

Durante el verano se encontró reducción en los valores medios de absorptancia a 675nm en todo el gradiente, indicando una clara tendencia de pérdida de clorofila a en el tejido coralino frente al estrés fisiológico inducido por el incremento de la temperatura, lo cual también fue evidente a partir de la simple observación (Figura 19 y 20). La pérdida de pigmento fue más marcada en los dos ambientes extremos del gradiente lumínico experimental, principalmente en el de menor irradiancia (0° de inclinación), y notablemente menor en el ambiente experimental con intensidad media de luz (45° de inclinación) (**¡Error! No se encuentra el rigen de la referencia.**). Otra condición que destaca, es la recuperación más rápida de pigmentos en los corales expuestos a radiación media, donde después de alcanzar el mínimo valor de concentración (24 de julio), se registró una recuperación gradual aun cuando en otros ambientes ésta continuaba disminuyendo (Figura 20a).

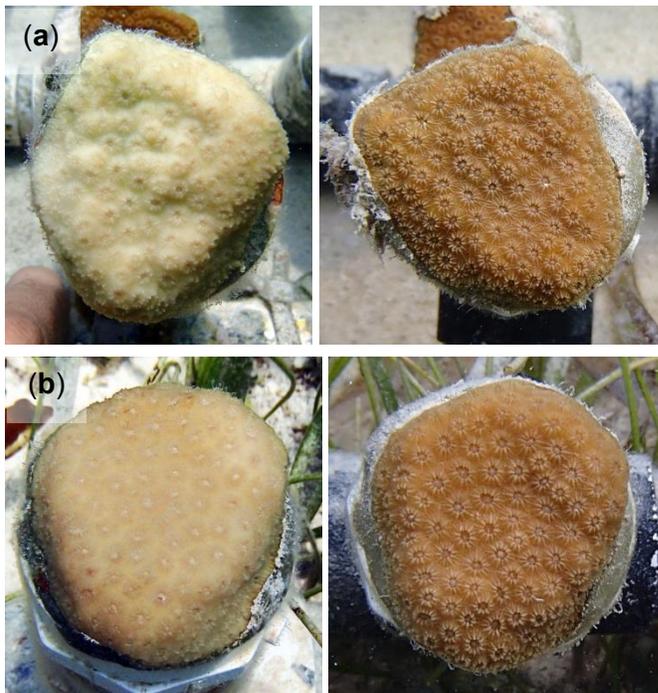


Figura 19. Ejemplos de corales evidenciando pérdida de pigmentos durante el verano (izquierda) respecto la condición de los mismos en la época invierno/primavera (derecha). (a) Coral expuesto a poca irradiación ( $0^\circ$  de inclinación); (b) coral expuesto a radiación intensa ( $90^\circ$  de inclinación).

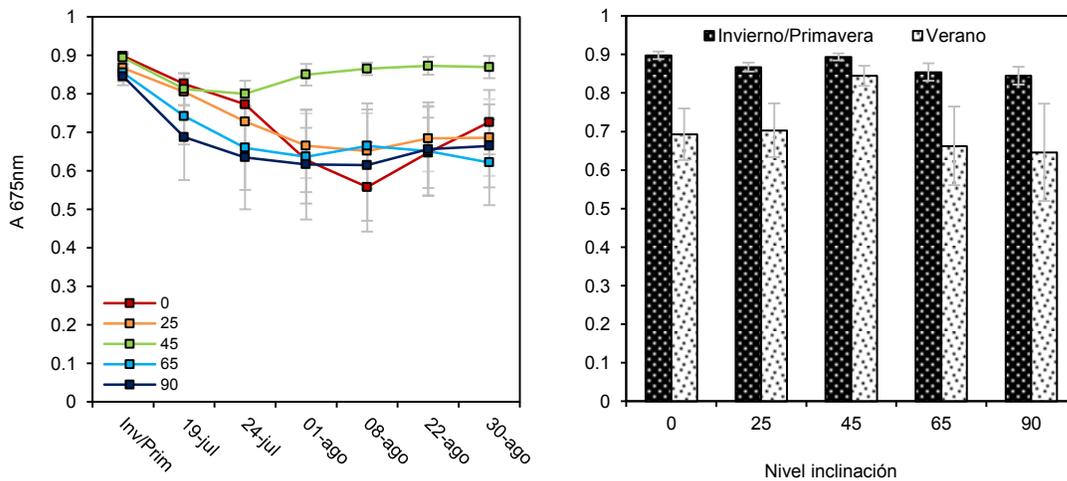


Figura 20. (a) Variación temporal de la absorbancia en la longitud de onda de 675nm en cada nivel de inclinación durante el período evaluado en verano; (b) Comparación de los valores medios de absorbancia ( $\pm$ E.E.) en verano con los registrados en la época invierno/primavera.

Otro aspecto a resaltar es la variabilidad en los tipos de respuesta (evidenciado a partir del E.E.), no sólo entre niveles sino al interior de cada nivel. Mientras la mayoría de los corales seguían el patrón de pérdida de pigmentos durante el verano, algunos mantuvieron valores de absorbancia relativamente constantes independientemente de su ubicación en el gradiente,

indicando que la concentración de pigmento se mantuvo estable a pesar de la exposición a estrés térmico.

Al momento de realizar la última evaluación, el 30 de agosto de 2014, se encontró un incremento gradual de los valores de absorptancia en todos los corales y, en efecto, del contenido de clorofila *a* en el tejido coralino, proceso que también fue evidente a partir de la simple observación. La recuperación gradual de pigmentos fue consistente con la recuperación de los valores de eficiencia fotoquímica del PSII.

### Calcificación

Las tasas de calcificación instantánea determinadas en el verano (8 de agosto de 2014) fueron generalmente menores respecto a las determinadas en el invierno/primavera y no se identificó ningún patrón claro asociado al gradiente lumínico generado por los diferentes niveles de inclinación (Figura 21). Los cambios en las tasas de calcificación fueron significativos únicamente en los niveles a 65° y 90° de inclinación ( $t=-6.49$  y  $t=-3.33$ ,  $p<0.05$ ), donde la reducción correspondió al 74.96% y 60.26%. La menor proporción se encontró en los corales expuestos a radiación media en el nivel a 45° de inclinación, en los que la reducción en las tasas de calcificación fue del 35.71%. Lo anterior indica que los organismos expuestos a radiación intensa fueron los más afectados negativamente por el estrés térmico respecto a sus tasas de calcificación, entre todos los organismos expuestos al gradiente lumínico experimental.

Resalta la notable variabilidad de las tasas de calcificación durante el verano, la cual fue más acentuada en algunos niveles de inclinación. El caso más extremo se registró en el nivel a 25° de inclinación, en el que se registraron simultáneamente las mayores y menores tasas de calcificación en todo el gradiente ( $0.7806\mu\text{mol CaCO}_3 \text{ cm}^{-2} \text{ hr}^{-1}$  y  $-0,06\mu\text{mol CaCO}_3 \text{ cm}^{-2} \text{ hr}^{-1}$ ) (Figura 21), indicando una elevada plasticidad de la capacidad de los corales para precipitar  $\text{CaCO}_3$  a pesar de estar fotoaclimatados al mismo ambiente lumínico. Esta notable variabilidad se registró en el mismo nivel durante la época invierno/primavera (Figura 16a).

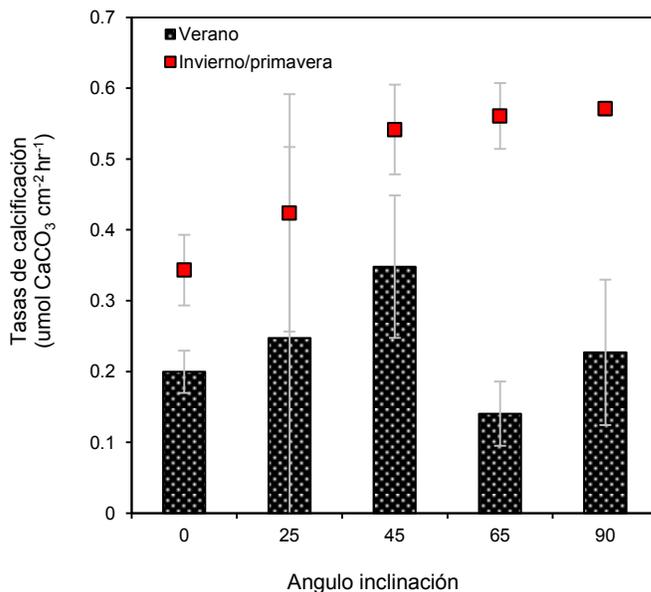


Figura 21. Tasas de calcificación instantánea calculadas en cada nivel de inclinación durante el verano, identificando el valor calculado en el invierno/primavera. Datos son promedios ( $\pm$ E.E.) de 3 corales por nivel de inclinación.

## 6. DISCUSIÓN

### 6.1. Fotoaclimatación al gradiente

Los resultados obtenidos en este estudio ponen por primera vez en evidencia la variabilidad de procesos fotoaclimativos que pueden ocurrir simultáneamente en colonias del coral *O. faveolata* determinados por la heterogénea inclinación de su superficie. Los valores extremos de irradiancia en el gradiente generado experimentalmente con superficies a diferente inclinación, equivalen a ambientes lumínicos de hábitats separados por más de 10m de profundidad considerando un coeficiente de atenuación para la laguna arrecifal de Puerto Morelos entre  $K_d=0.198\text{m}^{-1}$  (Enríquez y Pantoja-Reyes, 2005) y  $K_d=0.21\text{m}^{-1}$  (Galindo-Martínez, 2015). Por tanto, se puede concluir que la morfología masiva típica de la especie genera gradientes lumínicos y características fisiológicas diversas al interior de las colonias.

#### Curvas P-E

La magnitud de la correlación calculada entre  $\alpha$  y el grado de inclinación demuestra que el 69% de la variación de la eficiencia fotosintética es explicada por la intensidad de luz dependiente de la inclinación; mientras en el caso de  $E_c$  y  $E_k$ , lo es el 56% y el 61% respectivamente. Basado en lo anterior, se deduce que los corales o zonas de la colonia fotoaclimatados a poca luz, necesitan aumentar más rápidamente sus tasas de fotosíntesis a luz subsaturante y alcanzar más rápidamente balances de carbono positivos al superar el punto de compensación ( $E_c$ ). Lo opuesto ocurre en corales o zonas de las colonias fotoaclimatados a radiación intensa, que deben mantener su tasa máxima fotosintética evitando pérdidas de actividad por exceso de fotodaño acumulado, lo cual logran incrementando el punto donde se satura la maquinaria fotosintética ( $E_k$ ). El comportamiento de estos parámetros es consistente con lo reportado en otros estudios con corales (Chalker et al., 1983; Porter et al., 1984; Mass et al., 2007).

Contrario a lo encontrado en otros estudios (ver revisión de Barnes y Chalker, 1990; Mass et al., 2007), en el presente estudio no se observó un patrón claro en  $P_{max}$  y  $R_d$  indicando que las diferencias de intensidad lumínica en el gradiente experimental posiblemente no fueron suficientes para inducir cambios significativos en las tasas de respiración o en la fotosíntesis máxima alcanzada por los holobiontes. Sólo algunos escasos estudios han reportado tasas de  $P_{max}$  superiores o semejantes en corales o simbioses fotoaclimatados a poca irradiación respecto a otros ambientes lumínicos (Wyman et al., 1987: en *M. cavernosa* entre seis especies de coral; Iglesias-Prieto y Trench, 1994: en *S. microadriaticum* normalizado al número de células entre tres especies de *Symbiodinium*; Hoogemboom et al., 2009). La baja  $P_{max}$  en ambientes con elevada irradiación puede ser atribuida a los elevados costos energéticos asociados al mantenimiento de la maquinaria fotosintética, a pesar de existir *de facto* una mayor capacidad de evolución de oxígeno (Hoogemboom et al., 2009).

Algunos de los parámetros obtenidos por medio de las curvas P-E fueron consistentes con los obtenidos a partir de curvas de transferencia de electrones o ETR-Rapid Light Curves (Ralph y Gademann, 2005), construidas con corales fotoaclimatados a tres ambientes lumínicos (0°, 45° y 90°) (González-Guerrero, datos sin publicar) (Figura 22). En dichas curvas se observó el mismo patrón en la eficiencia fotosintética ( $\alpha$ ), indicando que corales fotoaclimatados a poca luz son más eficientes para hacer fotoquímica y activan más rápidamente una mayor proporción de centros de reacción en el PSII debido al incremento en el tamaño de la antena y en la cantidad de los centros de reacción (Iglesias-Prieto y Trench, 1994). No se identificó

una fase estable con luz saturante correspondiente a las tasas máximas de transferencia de electrones (ETR<sub>max</sub>), lo que indica que no se consiguió saturar la actividad fotosintética por medio de esta técnica (curvas ETR). Debido a este limitante, no se pudieron calcular el punto de saturación ni la fotosíntesis máxima ni comparar estos parámetros con los obtenidos a partir de las curvas P-E.

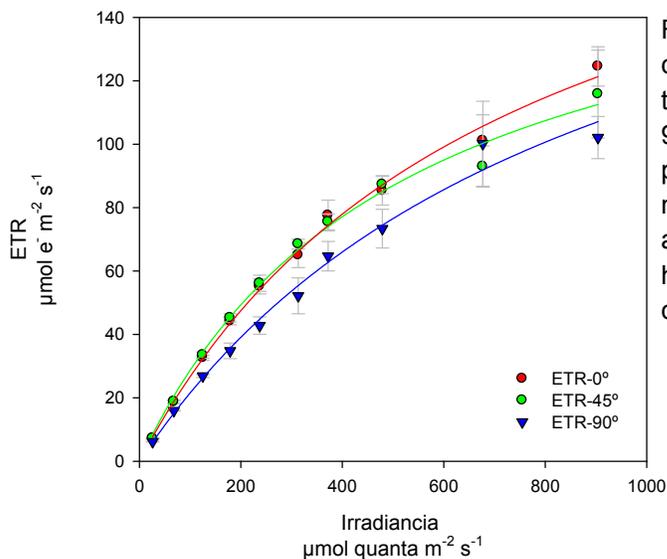


Figura 22. Curvas ETR vs irradiancia con holobiontes fotoacimatados a tres ambientes lumínicos (0°, 45° y 90° de inclinación). Datos son promedios ( $\pm$ E.E.) de tres corales por nivel. Las líneas de tendencia están ajustadas a un modelo con función hiperbólica. Tiempo de exposición a cada intensidad de luz: 10s.

La capacidad de *O. faveolata* de ajustar los puntos de compensación y saturación en diferentes superficies de la misma colonia dependiendo de su inclinación, es un estrategia clave para aprovechar durante el máximo tiempo posible una cantidad de luz adecuada sobre el punto de compensación y reducir el exceso de presión sobre la maquinaria fotosintética por radiación supersaturante que resulta en procesos de fotoinhibición. Al reducir la intensidad de luz necesaria para superar el punto de compensación,  $E_c$ , las zonas de las colonias expuestas a poca luz pueden alcanzar balances de carbono orgánico positivos (razón P:R >1) durante algunas horas en días soleados; mientras que al aumentar el punto de saturación de la maquinaria fotosintética,  $E_k$ , en superficies expuestas a radiación intensa se logra reducir el tiempo de exposición y la cantidad de energía acumulada durante el día saturando la maquinaria fotosintética, y al mismo tiempo, la energía metabólica que se debe invertir en fotoprotección y fotoreparación. Estrategias similares han sido descritas en otros organismos marinos, como pastos marinos (Dennison y Alberte, 1982) y bosques de macroalgas o “kelps” (Colombo-Palotta et al. 2006).

### Absorción de luz por pigmentos

En este estudio se encontró una correlación entre la absorptancia a 675nm y el ángulo de inclinación, indicando que la intensidad de luz asociada a la inclinación explica el 43% de la variación observada entre niveles. La A del tejido coralino sugiere que pudo haber un incremento en la concentración de clorofila a en corales expuestos a poca irradiancia y una reducción en la concentración de pigmento en corales expuestos a radiación intensa, demostrando el importante papel que desempeña la luz sobre la concentración de pigmentos. Estos resultados son consistentes con lo reportado en otros estudios (Porter et al., 1984; Iglesias-Prieto y Trench, 1994; Mass et al., 2007; Cayabyab y Enríquez 2007; Hennige et al., 2009; Hoogenboom et al., 2009; Langlois y Hoogenboom, 2014), donde la concentración de pigmentos fotosintéticos, en particular la del único pigmento capaz de realizar la

transformación fotoquímica de la luz, la clorofila *a*, varía en función del ambiente lumínico y de la capacidad de los organismos de maximizar su producción fotosintética con el menor costo energético.

La magnitud de los cambios observados en los valores de absorptancia, que corresponde a un 4% de variación entre los extremos del gradiente, no necesariamente refleja un cambio proporcional en el contenido de clorofila *a*. Según Enríquez et al. (2005), la estimación de la variabilidad en el contenido de pigmentos a partir de *A* tiene mejor resolución cuando el contenido de pigmentos es relativamente bajo. Una vez que se satura *A* (e.g. en 20 mg Chl *a* m<sup>-2</sup> en *Porites branneri*: Enríquez et al., 2005), los cambios que ocurren en la cantidad de pigmentos de *Symbiodinium -in hospite*, resultado de cambios en la densidad de células y/o en la concentración celular de pigmentos, no se detectan tan fácilmente a través de esta técnica. Por tanto, la pequeña variabilidad observada subestima los cambios de concentración de pigmentos al no poder detectar las diferencias en su distribución que pudieran haber afectado la eficiencia de absorción, por ejemplo, el impacto diferencial de los cambios en el número de simbioses o en el contenido celular de pigmentos de *Symbiodinium* sobre *a\** (tesis doctoral de Tim Scheufen, en progreso). También hay que considerar que puede existir un efecto diferencial relacionado con las propiedades emergentes recién descritas en el holobionte sobre los valores de absorptancia calculados, debido a la capacidad de dispersión de luz del esqueleto coralino para incrementar la probabilidad de que esta sea absorbida por los simbioses, cuyo efecto puede ser mayor o menor dependiendo de la concentración de pigmentos y/o cantidad de células (Enríquez et al. 2005).

Aparentemente, la cantidad de luz asociada a la inclinación de la superficie no fue el único factor que explica la variabilidad de los resultados obtenidos. La heterogeneidad de los valores de absorptancia entre niveles y la elevada capacidad de absorción de luz que se detectó en el nivel medio, a 45° de inclinación, pueden tener relación con la composición específica de la comunidad de simbioses en cada holobionte y con las propiedades biofísicas y bio-ópticas de los diferentes frotipos, las cuales tienen un impacto potencial variable sobre su capacidad de absorción de luz en el tejido coralino (Hennige et al., 2009; Enríquez et al., 2005). Numerosos estudios han documentado la variabilidad de estas propiedades en dinoflagelados del género *Symbiodinium* en cultivo (ver revisiones de Trench, 1993 y Hennige et al., 2009); sin embargo, una mayor cantidad de estudios son todavía necesarios para entender el efecto de estas comunidades *in hospite* sobre las propiedades ópticas del holobionte.

A partir del análisis realizado se puede concluir que en ambientes expuestos a elevada irradiación, donde los costos asociados con la reparación del daño en la maquinaria fotosintética son elevados, el holobionte reduce su capacidad de absorber luz, lo que también puede limitar la capacidad de producción de los simbioses y el mantenimiento de su pigmentación. Una fisiología óptima (suficiente producción y mínimo fotodaño) podría explicar por qué el ambiente lumínico particular a 45° de inclinación parece ser el más favorable para mantener mayor capacidad de absorción de luz y quizás elevadas concentraciones de clorofila *a* en los simbioses de *O. faveolata*.

### **Eficiencia fotoquímica del PSII**

Los cambios detectados en los parámetros de las curvas P-E y en la capacidad de absorción de luz fueron consistentes con los cambios detectados en la presión lumínica sobre el fotosistema II (Maxwell y Johnson, 2000); es decir, con la amplitud de la reducción de la

eficiencia fotoquímica efectiva a mediodía ( $\Delta F/F_m'$ ) respecto a su máximo valor al atardecer ( $F_v/F_m$ ). La magnitud de tal reducción está directamente relacionada con la cantidad de energía absorbida por las moléculas de clorofila asociadas al PSII en los simbioses y utilizada en fotoquímica o disipada como calor (Maxwell y Johnson, 2000). Estudios previos han demostrado un patrón similar en corales (Lesser y Gorbunov, 2001; Warner et al., 2006; Langlois y Hoogenboom, 2014), pastos marinos (Enríquez et al., 2002) y bosques de macroalgas o “kelps” (Colombo-Palotta et al., 2006).

La máxima presión de excitación sobre el PSII ( $Q_m$ ) es un descriptor del desempeño fisiológico del simbiote basado en los procesos fotoquímicos y no-fotoquímicos inducidos durante la actividad fotosintética. Los elevados valores de  $Q_m$  en el ambiente expuesto a radiación intensa resultan de una amplia reducción de la eficiencia fotoquímica efectiva a mediodía respecto a su máximo valor al atardecer, indicando una condición fisiológica donde hay exceso de energía absorbida y posible acumulación de fotodaño en la maquinaria fotosintética asociada a procesos de fotoinhibición (Iglesias-Prieto et al., 2004; Warner et al., 2006). En el extremo opuesto del gradiente lumínico experimental, los bajos valores de  $Q_m$  en el nivel expuesto a poca radiación son resultado de una mínima reducción de la eficiencia fotoquímica durante el día, indicando que estos organismos están expuestos a un ambiente fuertemente limitado por luz y que una elevada proporción de centros de reacción se mantienen abiertos, incluso durante los picos de máxima irradiancia a mediodía, por lo que la contribución de los simbioses al metabolismo del holobionte es baja (Iglesias-Prieto et al., 2004). Patrones de variación de  $Q_m$  similares a los obtenidos en este estudio han sido reportados para organismos de otras especies expuestos a diferente profundidad (Iglesias-Prieto et al., 2004; Warner et al., 2006).

Integrando los cambios observados de la eficiencia fotoquímica con los parámetros de las curvas P-E y el contenido de clorofila *a* estimados en los holobiontes experimentales, se infiere que la cantidad de luz en las superficies de las colonias expuestas a menor irradiación ( $0^\circ$  y  $25^\circ$  de inclinación) no es suficiente para alcanzar la fotosíntesis máxima y saturar todos los centros de reacción en el PSII del aparato fotosintético de los simbioses, aunque si lo es para superar el punto de compensación y obtener balances de carbono orgánico positivos a partir de la simbiosis (razón P:R >1) durante algunas horas al día. La mayor eficiencia fotosintética y elevadas concentraciones de clorofila *a* calculadas en este ambiente son estrategias comúnmente utilizadas por organismos autótrofos para contrarrestar el limitado acceso a la luz. Desde el ambiente expuesto a radiación media ( $45^\circ$  de inclinación), se alcanza el punto de saturación de la maquinaria fotosintética de los simbioses y se cierran todos los centros de reacción del PSII durante ciertos momentos del día, encontrando que el tiempo de exposición a radiación supersaturante no varía drásticamente respecto a otras zonas de la colonia más expuestas, más sí la cantidad de radiación supersaturante acumulada durante el ciclo diurno, la cual aumenta gradualmente hasta alcanzar un máximo en las superficies más expuestas ( $90^\circ$  de inclinación). Similar a lo encontrado en otros organismos, es posible que en las superficies más expuestas se presente la mayor producción fotosintética aunque con costos asociados al mantenimiento y reparación de fotosistemas considerables, lo que se ve reflejado en la menor concentración de pigmentos fotosintéticos (Enríquez et al., 2002; Colombo-Palotta et al., 2006; Cayabyab y Enríquez 2007; Hoogenboom et al., 2009).

## Calcificación

Las tasas de calcificación más elevadas se presentaron en corales fotoaclimatados a radiación intensa, los cuales presentaron los mayores valores de presión de excitación sobre el PSII, menor eficiencia fotosintética y menor concentración de clorofila *a* entre los holobiontes evaluados. En el extremo opuesto, las tasas de calcificación más bajas se observaron en corales fotoaclimatados a poca irradiación, donde se observaron los menores valores de presión de excitación sobre el PSII, mayor eficiencia fotosintética y mayor concentración de clorofila *a*. Esta relación sugiere que la capacidad de los organismos evaluados para calcificar es variable y depende de múltiples factores fisiológicos que cambian e interactúan según el ambiente lumínico específico asociado a la inclinación.

Cabe resaltar que en este estudio no se describe la relación entre las tasas metabólicas de fotosíntesis y calcificación en los holobiontes a diferentes intensidades lumínicas, tal como se ha documentado en otros estudios (ver revisión de Gattuso et al., 1999), sino los cambios en la tasa “máxima” de calcificación a una irradiancia saturante constante ( $650\mu\text{mol quanta}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) que resultan de cada una de las respuestas fotoaclimatativas inducidas al manipular experimentalmente el ángulo de inclinación del holobionte. Por tanto, los resultados indican que la condición fisiológica del holobionte por procesos de fotoaclimatación al ambiente lumínico particular según su inclinación, es determinante de su capacidad para calcificar.

Estudios previos han sugerido que la variabilidad en las tasas de calcificación en una misma colonia es común en corales con patrones de crecimiento orientados en alguna dirección específica (Goreau, 1959) y que la translocación de fotosintatos (e.g. glicerol y oxígeno) a zonas específicas de la colonia puede determinar mayores tasas de crecimiento (Colombo-Palotta et al., 2010). Aunque se reconoce el papel que puede desempeñar la translocación de productos metabólicos en las tasas de calcificación considerando que el tejido coralino es generalmente continuo en la superficie de las colonias de *O. faveolata*, los resultados de esta investigación se limitan a explicar el efecto directo del ambiente lumínico sobre las respuestas fotoaclimatativas y sus consecuencias sobre las tasas “máximas” de calcificación que el holobionte puede alcanzar.

Algunos atributos a resaltar son: 1) las mayores tasas de calcificación fueron relativamente constantes en los ambientes expuestos a mayor irradiación (45°, 65° y 90° de inclinación), donde el tiempo de exposición a radiación supersaturante respecto al día lumínico fue más o menos constante (entre 50% y 60%); y 2) la fotosíntesis máxima y las tasas de respiración no variaron significativamente con los cambios en el nivel de exposición, como sí lo hizo la tasa máxima de calcificación. De lo anterior se deduce que el incremento de las tasas de calcificación en ambientes expuestos a radiación supersaturante no se relaciona únicamente con una mayor/menor producción de energía durante la fotosíntesis (Pearse y Muscatine, 1971; Colombo-Pallota et al., 2010), sino que también podría ser una estrategia del holobionte para regular las condiciones subóptimas que resultan en una alta producción de ROS y exceso de fotodaño acumulado ante la exposición a ambientes lumínicos intensos.

## 6.2. Efecto del verano

Todos los parámetros evaluados durante el verano mostraron cambios respecto a la época invierno/primavera, cuya magnitud fue variable en los diferentes ambientes lumínicos del gradiente experimental y relacionada con el efecto sinérgico del incremento de la temperatura y los diferentes niveles de irradiancia sobre simbionte y hospedero, consistente con lo documentado en otros estudios (Bhagooli y Hidaka, 2004; Lesser y Farrell, 2004; Rodolfo-Metalpa et al., 2008). Esto indica que la condición fotoaclimatativa particular de los holobiontes en cada ambiente lumínico fue determinante en las respuestas fisiológicas observadas frente al estrés térmico.

La pérdida de clorofila *a* en la mayoría de corales, inferida a partir de la reducción de los valores de absorptancia a 675nm, fue una clara respuesta frente al estrés térmico que varió en magnitud dependiendo de su ubicación en el gradiente lumínico experimental. La pérdida de pigmentos fue más dramática en ambos extremos del gradiente, condición que pudo estar relacionada con dos factores diferentes identificados en este estudio. En ambientes con poca luz (e.g. 0° de inclinación), el limitado aporte energético de los simbiontes, apenas suficiente para superar el punto de compensación del holobionte, pudo resultar insuficiente para cubrir los costos metabólicos adicionales asociados al incremento de la temperatura y resultar en balances energéticos negativos que no favorecen el mantenimiento de la simbiosis. En el otro extremo, el estrés térmico en ambientes expuestos a radiación intensa (e.g. 90° de inclinación) actuando de forma sinérgica con el estrés fisiológico inducido por la radiación supersaturante acumulada durante el día, pudo llevar a superar la capacidad de disipación del exceso de energía de los simbiontes y/o incrementar de modo insostenible los costos asociados a protección y reparación de daños de su maquinaria fotosintética (Hoogenboom et al., 2009).

Una composición específica de simbiontes en cada ambiente lumínico con diferente tolerancia al estrés térmico, también puede explicar de forma complementaria los resultados obtenidos. Posiblemente, los simbiontes dominantes en ambientes expuestos a poca irradiancia (filotipo C7 en las colonias de *O. faveolata* en la zona de estudio: Kemp et al., 2014) tuvieron la mayor sensibilidad frente al incremento de la temperatura, condición que resultó en la disrupción de la simbiosis y en una reducción temporal de la densidad de dinoflagelados en el tejido coralino (Rowan et al., 1997; La Jeunesse et al., 2009; Kemp et al., 2014; Cunning et al., 2015). En el ambiente con nivel medio de irradiancia, por el contrario, los simbiontes dominantes (e.g. filotipo A3: Kemp et al., 2014) pudieron tener mayor tolerancia al estrés térmico y mantener una densidad más o menos constante. Las condiciones ambientales particulares de luz y temperatura en este último ambiente, también pudieron favorecer un cambio rápido de dominancia de simbiontes (*shuffling*), de modo que los corales mantuvieran una adecuada concentración de pigmentos y se mantuvieran aparentemente saludables durante el evento de estrés térmico (LaJeunesse et al., 2009).

Consistente con lo anterior, la eficiencia fotoquímica también disminuyó en todo el gradiente respecto a los valores registrados en la época invierno/primavera siguiendo proporciones variables dependiendo del ambiente lumínico en el gradiente experimental. Tal reducción ha sido relacionada con diferente sensibilidad a procesos de fotoinhibición debido a la reducción en la capacidad de transporte de electrones (Iglesias-Prieto et al., 1992; Warner et al., 2006) y acumulación de ROS (especie reactiva de oxígeno) (Bhagooli y Hidaka, 2004; Lesser y Farrell, 2004) frente al estrés fisiológico inducido por las elevadas temperaturas. Similar a Kemp et al. (2014), la mayor reducción de Fv/Fm y el drástico incremento de Qm durante el

verano se encontraron en corales (o zonas de la colonia) expuestos a poca irradiación. La reducción de Fv/Fm en corales fotoaclimatados a radiación intensa no fue proporcionalmente tan drástica, pero cabe resaltar que su valor medio siguió siendo el menor en todo el gradiente y el valor de Qm el mayor, indicando elevada presión sobre la maquinaria fotosintética y posible acumulación de fotodaño por procesos de fotoinhibición (Iglesias-Prieto et al., 2004; Warner et al., 2006).

El comportamiento de Fv/Fm y Qm en corales fotoaclimatados a radiación media, es interpretado como señal de menor sensibilidad frente al estrés térmico en este grupo de corales respecto a todos los evaluados en el gradiente lumínico experimental. Lo anterior no coincide con lo reportado por Lesser y Farrell (2004), quienes encontraron la mayor reducción de la eficiencia fotoquímica ( $\Delta F/Fm'$ ) en colonias de *O. faveolata* expuestas a radiación intensa, aunque considerando que su máximo nivel de irradiancia ( $2100\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) fue notablemente superior al registrado en este estudio durante el verano ( $565\pm 22\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Según Kemp et al. (2014), la variable reducción de los valores de Fv/Fm durante una perturbación ambiental en diferentes zonas de colonias en medio natural, también se relaciona con la composición específica de simbioses y su nivel de tolerancia al estrés térmico.

El comportamiento de la eficiencia fotoquímica articulado con la variabilidad de la concentración de pigmentos encontrados en este estudio, indican una elevada sensibilidad frente al estrés térmico en corales expuestos a los ambientes lumínicos extremos del gradiente experimental, la cual puede ser mayor en aquellos expuestos a poca irradiación. El ambiente lumínico con radiación media, a 45° de inclinación, parece ser óptimo para el balance de procesos metabólicos inducidos por el incremento de la temperatura y/o para promover cambios de dominancia de filotipos de simbioses (*shuffling*) manteniendo una concentración adecuada de pigmentos durante eventos de estrés térmico. Patrones de blanqueamiento “zonificado” en colonias de *O. faveolata* similares al encontrado en este estudio de forma experimental, también han sido registrados en campo durante eventos masivos de blanqueamiento coralino (Figura 23) y han sido relacionados con la composición específica de la comunidad de *Symbiodinium* en cada ambiente lumínico (Rowan et al., 1997; Kemp et al., 2014).



Figura 23. Colonia de *Orbicella faveolata* con pérdida zonificada de pigmentos debido a estrés térmico. Registro del evento masivo de blanqueamiento que afectó los arrecifes del Parque Natural Tayrona, Caribe colombiano, en el año 2010 (INVEMAR, 2010).

En el presente trabajo se encontró reducción en las tasas de calcificación en el verano respecto a la época invierno/primavera en todos los ambientes lumínicos, aunque únicamente fue significativa en los niveles expuestos a mayor irradiación (65° y 90° de inclinación), lo cual es consistente con estudios previos que han demostrado que las tasas de calcificación varían con la temperatura siguiendo un comportamiento gaussiano, con una reducción drástica cerca de la temperatura máxima en el verano (Marshall y Clode, 2004; Foster et al., 2014). La significativa reducción en los corales expuestos a radiación intensa pudo estar determinada por una redirección de productos metabólicos provenientes de la fotosíntesis hacia el mantenimiento de su actividad fotosintética y reparación de fotodaño acumulado frente al incremento de la temperatura, y que en condiciones ambientalmente favorables, son utilizados como fuente de energía en el proceso de calcificación (Colombo-Palotta et al., 2010). Por tanto, desacoplar fotosíntesis y calcificación puede ser también una respuesta del holobionte para mantener su funcionalidad en condiciones de estrés térmico. La disminución en las tasas de calcificación durante el verano también ha sido registrada en corales azooxantelados, lo que ha llevado a considerar la posibilidad de que el incremento de la temperatura afecta directamente el proceso de calcificación, independientemente de su efecto sobre la fotosíntesis (Marshall y Clode, 2004). Sin embargo, la significativa reducción de las tasas de calcificación en los niveles expuestos a mayor irradiación y no en ambientes expuestos a poca irradiación, sugiere que existe una relación directa entre ambos procesos.

## 7. CONCLUSIÓN

El grado de inclinación de la superficie en colonias coralinas de la especie *Orbicella faveolata* determinó diferencias importantes en el ambiente lumínico y, por consiguiente, diferentes tipos de respuestas fotoaclimativas en los holobiontes orientadas a optimizar su desempeño fotosintético. La eficiencia fotoquímica del PSII ( $\Delta F/Fm'$ ,  $Fv/Fm$  y  $Qm$ ), la eficiencia fotosintética ( $\alpha$ ) y los puntos de compensación ( $E_c$ ) y saturación ( $E_k$ ), fueron los descriptores que se ajustaron más claramente a cambios en el campo lumínico relacionado con la inclinación de la superficie del tejido coralino. El estrés térmico durante el verano afectó de forma más drástica a los corales en los extremos del gradiente lumínico, principalmente a aquellos en el ambiente con poca luz, y en menor medida a los corales expuestos al nivel intermedio de radiación. El escaso aporte energético de los simbiosomas en superficies limitadas por luz y la abundante radiación supersaturante en superficies expuestas a radiación intensa, interactuando sinérgicamente con el estrés térmico, pueden explicar los diferentes tipos de respuestas observadas en el verano. La implementación de técnicas no invasivas permitió maximizar el acceso a información que ayuda a entender los procesos fisiológicos que ocurren simultáneamente en colonias de *O. faveolata*, minimizando al máximo cualquier impacto negativo secundario en el ecosistema. Sin embargo, aún se debe profundizar en el conocimiento de otras condiciones que no fueron determinadas en este estudio y que están potencialmente relacionadas con las respuestas fotoaclimativas descritas, como la composición/flexibilidad de la comunidad de dinoflagelados, cambios en la concentración de pigmentos y densidad vs tamaño de simbiosomas.

## 8. REFERENCIAS

- Al-Horani, F.A., S.M. Al-Mogharabi y D. de Beer. 2003. The mechanism of calcification and its relation to photosynthesis and respiration in the scleractinian coral *Galaxea fascicularis*. *Marine Biology* 142: 419-426.
- Baker, A.C. 2001. Reef corals bleach to survive change. *Nature*. 411: 765-766.
- Baker, A.C. 2003. Flexibility and specificity in coral-algal symbiosis: diversity, ecology, and biogeography of *Symbiodinium*. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 34: 661-689.
- Barnes, D.J. y B.E. Chalker. 1990. Calcification and photosynthesis in reef-building corals and algae. 109-131. En: Dubinsky, Z (Ed.). *Ecosystems of the world*. 25. Coral Reefs. Elsevier. 550p.
- Berkelmans, R. y M.J.H. van Oppen. 2006. The role of zooxanthellae in the thermal tolerance of corals: a 'nuget of hope' for coral reefs in an era of climate change. *Proc. R. Soc. B*. 273: 2305-2312.
- Bhagooli, R. y M. Hidaka. 2004. Photoinhibition, bleaching susceptibility and mortality in two scleractinian corals, *Platygyra ryukyuensis* and *Stylophota pistillata*, in response to thermal and light stresses. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A*. 137: 547-555.
- Bongaerts, P., M. Carmichael, K.B. Hay, L. Tonk, P.R. Frade y O. Hoegh-Guldberg. 2015. Prevalent endosymbiont zonation shapes the depth distributions of scleractinian coral species. *R. Soc. open sci.* 2: 140297.
- Carabias, J., E. Provencio, J. Elvira, D. Gutiérrez y M. Gómez. 2000. Programa de Manejo del Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos. México. Instituto Nacional de Ecología. 224p.
- Cayabyab, N.M. y S. Enríquez. 2007. Leaf photoacclimatory responses of the tropical seagrass *Thalassia testudinum* under mesocosm conditions: a mechanistic scaling-up study. *New Phytologist*. 176: 108-123.
- Chalker, B.E., W.C. Dunlap y J.K. Oliver. 1983. Bathymetric adaptations of reef-building corals at Davies Reef, Great Barrier Reef, Australia. II. Light saturation curves for photosynthesis and respiration. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 73: 37-56.
- Chisholm, J.R.M. y J.-P. Gattuso. 1991. Validation of the alkalinity anomaly technique for investigating calcification and photosynthesis in coral reef communities. *Limnol. Oceanogr.* 36(6) 1232-1239.
- Colombo-Pallota, M.F., E. García-Mendoza y L.B. Ladah. 2006. Photosynthetic performance, light absorption, and pigment composition of *Macrocystis pyrifera* (Laminariales, Phaeophyceae) blades from different depths. *J. Phycol.* 42: 1225-1234.
- Colombo-Pallota, M.F., A. Rodríguez-Román y R. Iglesias-Prieto. 2010. Calcification in bleached and unbleached *Montastraea faveolata*: evaluating the role of oxygen and glicerol. *Coral Reefs*. 29: 899-907.
- Cunning, R., R.N. Silverstein y A.C. Baker. 2015. Investigating the causes and consequences of symbiont shuffling in a multi-partner reef coral symbiosis under environmental change. *Proc. R. Soc. B*. 282: 20141725.
- Dennison, W.C. y R.S. Alberte. 1982. Photosynthetic responses of *Zostera marina* L. (Eelgrass) to in situ manipulations of light intensity. *Oecologia*. 55:137-144.
- Enríquez, S., M. Merino y R. Iglesias-Prieto. 2002. Variations in the photosynthetic performance along the leaves of the tropical seagrass *Thalassia testudinum*. *Marine Biology*. 140: 891-900.

- Enríquez, S. y N.I. Pantoja-Reyes. 2005. Form-function analysis of the effect of canopy morphology on leaf self-shading in the seagrass *Thalassia testudinum*. *Oecologia*. 145: 235-243.
- Enríquez, S., E.R. Méndez y R. Iglesias-Prieto. 2005. Multiple scattering on coral skeletons enhances light absorption by symbiotic algae. *Limnol Oceanogr* 50(4): 1025-1032.
- Falkowski, P.G., Z. Dubinsky, L. Muscatine y J.W. Porter. 1984. Light and the bioenergetics of a symbiotic coral. *BioScience*. 34(11): 705-709.
- Foster, T., J.A. Short, J.L. Falter, C. Ross y M.T. McCulloch. 2014. Reduced calcification in Western Australian corals during anomalously high summer water temperatures. *J Exp Mar Biol Ecol*. 461: 133-143.
- Furla, P., D. Allemand, M. Shick, C. Ferrier-Pagès, S. Richier, A. Plantivaux, P.-L. Merle y S. Tambutté. 2005. The symbiotic anthozoan: a physiological chimera between alga and animal. *Integr. Comp. Biol*. 45: 595-604.
- Galindo-Martínez, C.T. 2014. Efecto de la temperatura y el omega de aragonita en la calcificación del coral escleractíneo: *Porites astreoides*. Tesis de MSc. Universidad Nacional Autónoma de México. 40p.
- Gattuso, J-P., D. Allemand y M. Frankignoulle. 1999. Photosynthesis and calcification at cellular, organismal and community levels in coral reefs: a review on interactions and control by carbonate chemistry. *Amer. Zool*. 39: 160-183.
- Gómez-Campo, K., T. López-Londoño, D.L. Gil-Agudelo, R. Navas-Camacho, J.A. Rojas y J. Garzón-Ferreira. 2011. Blanqueamiento coralino, amenaza para el futuro de los arrecifes de coral de los archipiélagos Nuestra Señora del Rosario y San Bernardo. 319-328. En: Zarza-González, E. (Ed.). El entorno ambiental del Parque Nacional Natural Corales del Rosario y de San Bernardo. Parques Nacionales Naturales de Colombia. Quito Publicidad. 416 p.
- Goreau, T.F. 1959. The physiology of skeleton formation in corals. I. A method for measuring the rate of calcium deposition by corals under different conditions. *Biol. Bull*. 116(1): 59-75.
- Green, E.A., S.W. Davies, M.V. Matz y M. Medina. 2014. Quantifying cryptic *Symbiodinium* diversity within *Orbicella faveolata* and *Orbicella franksi* at the Flower Garden Banks, Gulf of Mexico. *PeerJ* 2:e386; DOI 10.7717/peerj.386
- Hennige, S.J., D.J. Suggett, M.E. Warner, K.E. McDougall y D.J. Smith. 2009. Photobiology of *Symbiodinium* revisited: bio-physical and bio-optical signatures. *Coral Reefs* 28: 179-195.
- Hoegh-Guldberg, O. 1999. Climate change, coral bleaching and the future of the world's coral reefs. *Mar. Freshwater Res*. 50: 839-866.
- Hoogenboom, M.O., S.R. Connolly y K.R.N. Anthony. 2008. Interactions between morphological and physiological plasticity optimize energy acquisition in corals. *Ecology*. 89(4): 1144-1154.
- Hoogenboom, M.O., S.R. Connolly y K.R.N. Anthony. 2009. Effects of photoacclimation on the light niche of corals: a process-based approach. *Mar Biol*. 156: 2493-2503.
- Hyde, E.P. 1907. Geometrical theory of radiating surfaces with discussion of light tubes. *Bull. Bur. Stand.* 3(1): 81-104.
- Iglesias-Prieto, R., J.L. Matta, W.A. Robins y R.K. Trench. 1992. Photosynthetic response to elevated temperature in the symbiotic dinoflagellate *Symbiodinium microadriaticum* in culture. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 89: 10302-10305.
- Iglesias-Prieto, R. y R.K. Trench. 1994. Acclimation and adaptation to irradiance in symbiotic dinoflagellates. I. Responses of the photosynthetic unit to changes in photon flux density. *Mar Ecol Prog Ser* 113: 163-175.

- Iglesias-Prieto, R., V.H. Beltrán, T.C. LaJeunesse, H. Reyes-Bonilla y P.E. Thomé. 2004. Different algal symbionts explain the vertical distribution of dominant reef corals in the eastern Pacific. *Proc. R. Soc. Lond.* 271: 1757-1763.
- Kemp, D.W., X. Hernández-Pech, R. Iglesias-Prieto, G. Schmidt y W. Fitt. 2008. Micro-niche partitioning and the photobiology of *Symbiodinium* associated with *Montastraea faveolata*. 11<sup>th</sup> International Coral Reef Symposium-Abstracts (Online). 5.138.
- Kemp, D.W., X. Hernandez-Pech, R. Iglesias-Prieto, W.K. Fitt y G.W. Schmidt. 2014. Community dynamics and physiology of *Symbiodinium* spp. before, during, and after a coral bleaching event. *Limnol. Oceanogr.* 59(3): 788-797.
- LaJeunesse, T.C., R.T. Smith, J. Finney y H. Oxenford. 2009. Outbreak and persistence of opportunistic symbiotic dinoflagellates during the 2005 Caribbean mass coral bleaching event. *Proc. R. Soc. B.* 276: 4139-4148
- Langlois, L.A. y M.O. Hoogenboom. 2014. Capacity for short-term physiological acclimation to light does not control the lower depth distributions of branching corals. *Mar Ecol Prog Ser.* 508: 149-162.
- Lesser, M.P. y M.Y. Gorbunov. 2001. Diurnal and bathymetric changes in chlorophyll fluorescence yields of reef corals measured in situ with a fast repetition rate fluorometer. *Mar Ecol Prog Ser.* 212: 69-77.
- Lesser, M.P. y J.H. Farrell. 2004. Exposure to solar radiation increases damage to both host tissues and algal symbionts of corals during thermal stress. *Coral Reefs.* 23: 367-377.
- López-García, E. 2013. Estudio de la abundancia de cuatro clados de dinoflagelados simbioses del género *Symbiodinium* presentes en el coral *Montastraea faveolata* del arrecife de Puerto Morelos, Q. Roo. Tesis de M.Sc. Universidad Nacional Autónoma de México. 57 p.
- Marsh, J.A. 1970. Primary productivity of reef-building calcareous red algae. *Ecology.* 51(2): 255-263.
- Marshall, A.T. y P. Clode. 2004. Calcification rate and the effect of temperature in a zooxanthellate and an azooxanthellate scleractinian reef coral. *Coral Reefs.* 23: 218-224.
- Mass, T., S. Einbinder, E. Brokovich, N. Shashar, R. Vago, J. Erez y Z. Dubinsky. 2007. Photoacclimation of *Stylophora pistillata* to light extremes: metabolism and calcification. *Mar Ecol Prog Ser.* 334: 93-102.
- Maxwell, K. y G.N. Johnson. 2000. Chlorophyll fluorescence-a practical guide. *J. Exp. Bot.* 51(345): 659-668.
- Muscatine, L., L.R. McClosky y R.E. Marian. 1981. Estimating daily contribution of carbon from zooxanthellae to animal respiration. *Limnol Oceanogr* 26: 601-611.
- Osinga, R., R. Iglesias-Prieto y S. Enríquez. 2012. Measuring photosynthesis in symbiotic invertebrates: a review of methodologies, rates and processes. 220-256. En: Najafpour, M.N. (Ed.) *Applied Photosynthesis*. InTech. 422 p.
- Pearse, V.B. y L. Muscatine. 1971. Role of symbiotic algae (zooxanthellae) in coral calcification. *Biol Bull* 141: 350-363.
- Porter, J.W., L. Muscatine, Z. Dubinsky y P.G. Falkowski. 1984. Primary production and photoadaptation in light- and shade-adapted colonies of the symbiotic coral, *Stylophora pistillata*. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 222: 161-180.
- Ralph, P.J. y R. Gademann. 2005. Rapid light curves: a powerful tool to assess photosynthetic activity. *Aquatic Botany.* 82: 222-237.

- Rodolfo-Metalpa, R., Y. Huot y C. Ferrier-Pagès. 2008. Photosynthetic response of the Mediterranean zooxanthellate coral *Cladocora caespitosa* to the natural range of light and temperature. *J Exp Biol.* 211: 1579-1586.
- Rodríguez-Román, A., X. Hernández-Pech, P.E. Thomé, S. Enríquez y R. Iglesias-Prieto. 2006. Photosynthesis and light utilization in the Caribbean coral *Montastraea faveolata* recovering from a bleaching event. *Limnol. Oceanogr.* 51(6): 2702-2710.
- Rowan, R. y N. Knowlton. 1995. Intraspecific diversity and ecological zonation in coral-algal symbiosis. *Proc Natl Acad Sci USA* 92: 2850-2853.
- Rowan, R., N. Knowlton, A. Baker y J. Jara. 1997. Landscape ecology of algal symbionts creates variation in episodes of coral bleaching. *Nature* 388: 265-269.
- Smith, S.V. y D.W. Kinsey. 1978. Calcification and organism carbon metabolism as indicated by carbon dioxide. 469-484. En: Stoddart, D.R. y R.E. Johannes (Eds.) *Coral reefs: research methods*. Unesco. 581p.
- Snell, T.L., D.W. Foltz y P.W. Sammarco. 1998. Variation in morphology vs conservation of a mitochondrial gene in *Montastraea cavernosa* (Cnidaria, Scleractinia). *Gulf of Mexico Science.* 16(2): 188-195.
- Trench, R.K. 1993. Microalgal-invertebrate symbioses. A review. *Endocytobiosis and Cell Press.* 9:135-175.
- Warner, M.E., T.C. LaJeunesse, J.D. Robinson y R.M. Thur. 2006. The ecological distribution and comparative photobiology of symbiotic dinoflagellates from reef corals in Belize: Potential implications for coral bleaching. *Limnol. Oceanogr.* 51(4): 1887-1897.
- Weber, M.X. y M. Medina. 2012. The role of microalgal symbionts (*Symbiodinium*) in holobiont physiology. 119-140. En: Piganeu, G. (Ed.) *Advances in Botanical Research. Genomic insights into the biology of algae*. Elsevier. 520p. ISSN 0065-2296.
- Wyman, K.D., Z. Dubinsky, J.W. Porter y P.G. Falkowski. 1987. Light absorption and utilization among hermatypic corals: a study in Jamaica, West Indies. *Marine Biology.* 96: 283-292.
- Yao, W. y R.H. Byrne. 1998. Simplified seawater alkalinity analysis: use of linear array spectrometers. *Deep-Sea Res. I* 45: 1383-1392.

## 9. ANEXOS

### ANEXO 1

Parámetro	Unidades	Fecha registro	0°	25°	45°	65°	90°
PAR mediodía	( $\mu\text{mol quanta} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	abr-14	71.04±2.79	239.95±13.04	437.07±13.49	575.61±47.33	735.67±17.07
PAR mediodía (*)	( $\mu\text{mol quanta} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	jul/ago-2015	73.50±2.75	250.02±10.03	377.88±14.45	503.48±23.99	565.40±22.08
PAR relativa al total en superficie	%	mar-14	5.30	18.87	32.64	47.32	55.75
Fv/Fm	-	abr-14	0.655±0.007	0.635±0.006	0.610±0.004	0.583±0.005	0.569±0.007
Fv/Fm (*)	-	jul/ago-2015	0.527±0.013	0.554±0.010	0.576±0.006	0.507±0.010	0.496±0.004
$\Delta F/Fm'$	-	abr-14	0.592±0.007	0.523±0.008	0.350±0.016	0.311±0.016	0.263±0.011
$\Delta F/Fm'$ (*)	-	jul/ago-2015	0.383±0.017	0.320±0.016	0.392±0.015	0.216±0.015	0.194±0.008
Qm	-	abr-14	0.099±0.008	0.176±0.018	0.420±0.027	0.466±0.029	0.548±0.017
Qm (*)	-	jul/ago-2015	0.285±0.025	0.435±0.022	0.325±0.022	0.586±0.024	0.627±0.014
$\alpha$	( $\mu\text{mol O}_2 \cdot \mu\text{mol quanta}^{-1}$ )	dic-14	0.026±0.003	0.022±0.003	0.020±0.002	0.017±0.0004	0.015±0.002
Ec	( $\mu\text{mol quanta} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	dic-14	52.86±9.53	83.03±12.53	85.62±19.89	101.96±12.19	103.44±25.45
Ek	( $\mu\text{mol quanta} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	dic-14	200.71±25.05	252.70±41.45	275.03±40.57	331.18±31.78	341.68±71.48
Pmax	( $\mu\text{mol O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	dic-14	3.71±0.34	3.78±0.84	3.61±0.14	3.90±0.41	3.38±0.42
Rd	( $\mu\text{mol O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	dic-14	-1.29±0.10	-1.81±0.29	-1.58±0.24	-1.72±0.17	-1.43±0.10
H comp	(% de PAR total en superficie)	mar-14	39.74	68.87	77.48	79.47	80.79
H sat	(% de PAR total en superficie)	mar-14	0.00	0.00	49.01	56.95	60.93
E supersat	( $\text{mol quanta} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$ )	mar-14	0.00	0.00	2.37	5.08	7.29
Absorptancia clorofila a	(A - 675nm)	may-14/mar-15	0.90±0.01	0.87±0.01	0.89±0.01	0.85±0.02	0.85±0.02
Absorptancia clorofila a (*)	(A - 675nm)	jul/ago-2015	0.69±0.07	0.70±0.07	0.84±0.03	0.66±0.10	0.65±0.13
Tasas calcificación instantánea	( $\mu\text{mol CaCO}_3 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{hr}^{-1}$ )	may-14	0.34±0.05	0.42±0.17	0.54±0.06	0.56±0.05	0.57±0.01
Tasas calcificación instantánea (*)	( $\mu\text{mol CaCO}_3 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{hr}^{-1}$ )	jul/ago-2015	0.20±0.03	0.25±0.27	0.35±0.10	0.14±0.05	0.23±0.10
Peso ganado	( $\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$ )	abr-15	2.62±1.05	4.79±2.44	5.58±1.90	4.66±2.28	7.64±3.90