



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

CARACTERIZACIÓN FISIOLÓGICA DE LAS ALGAS CORALINAS
(RHODOPHYTA): ABSORCIÓN DE LUZ, FOTOSÍNTESIS Y CALCIFICACIÓN,
UN ANÁLISIS COMPARATIVO EN TRES MORFOLOGÍAS

TESIS
QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:
M. en C. ROMÁN MANUEL VÁSQUEZ ELIZONDO

DIRECTORA DE TESIS

DRA. SUSANA ENRÍQUEZ DOMÍNGUEZ
(UNIDAD ACADÉMICA DE SISTEMAS ARRECIFALES, INSTITUTO DE
CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA, PUERTO MORELOS)

MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR

DR. ROBERTO IGLESIAS PRIETO
(UNIDAD ACADÉMICA DE SISTEMAS ARRECIFALES, INSTITUTO DE
CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA, PUERTO MORELOS)

DR. MARTÍN MERINO IBARRA
(INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA)

DRA. HILDA LEÓN TEJERA
(FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM)

DR. JOSÉ LUIS CARBALLO CENIZO
(UNIDAD ACADÉMICA MAZATLÁN, INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y
LIMNOLOGÍA, MAZATLÁN)

PUERTO MORELOS, QUINTANA ROO, SEPTIEMBRE 2016



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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*



**Caracterización fisiológica de las algas coralinas
(Rhodophyta) absorción de luz, fotosíntesis y calcificación: un
análisis comparativo en tres morfologías**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

Doctor en Ciencias
(Biología Marina)
P R E S E N T A

M. en C. Román Manuel Vásquez Elizondo

Directora de Tesis: Dra. Susana Enríquez Domínguez

Comité Tutorial: Dr. Roberto Iglesias Prieto

Dr. Martín Merino Ibarra

Dra. Hilda León Tejera

Dr. José Luis Carballo Cenizo

Puerto Morelos, Quintana Roo, Septiembre de 2016

Dedicatoria

“Todas las noches cierro los ojos y busco entre palabras y llantos, la verdad”

Al espiral que existe entre tu cuerpo y las estrellas,

Al camino paralelo de tu ser que ilumina lo profundo

A los planetas que rodean tu contorno, tu obsesión y mi vida

A ti, que estas presente, ausente y das vueltas siempre que llaman tu nombre

A ti, que me has rondado ya por algunos años y te he dado la espalda

A mi padre y a mi madre

A mi hermano

A los héroes anónimos que hacen tener fe este mundo

Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada para los estudios doctorales (CVU 206050).

Al Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología (PCMyL) de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) y al personal académico y docente de la Unidad de Sistemas Arrecifales (UASA-UNAM).

Al proyecto DGAPA (IN206710) y CONACYT (Conv-CB-2009: 129880) otorgados a la Dra. Susana Enríquez los cuales financiaron este proyecto de investigación.

Al proyecto FORCE, Future of Reefs in Changing Enviroments por haber otorgado apoyo económico para finalizar la escritura de este trabajo.

A la directora de tesis, Dra. Susana Enríquez y a los miembros del comité tutor, Dr. Roberto Iglesias-Prieto, Dr. Martin Merino-Ibarra, Dra. Hilda León-Tejera y Dr. José Luis Carballo, gracias por sus comentarios y apoyo durante este proceso.

Se agradece al servicio Académico de Meteorología y Oceanografía (SAMMO) de la UASA del ICML de la UNAM a cargo del M en C. Francisco Gerardo Ruiz-Rentería y M. en C. José Edgar Escalante-Mancera por los datos otorgados de irradiancia (Verano 2013) utilizados en el capítulo 4 de este trabajo. Agradezco también al técnico M. en I. Miguel Angel Gómez Reali, por su ayuda prestada en la reparación y mantenimiento de diversos componentes electrónicos necesarios para el correcto funcionamiento de la instrumentación utilizada en este trabajo.

Al grupo de fotobiología de la UASA-UNAM, en particular a la Dra. Susana Enríquez-Domínguez y al Dr. Roberto Iglesias-Prieto por haber confiado en mi para realización de este trabajo, por su tiempo, dedicación, regaños, conocimiento osmótico adquirido, charlas, discusiones, frustraciones, alegrías e interminables etcéteras, que en su conjunto dieron como resultado este trabajo.

A los estudiantes y amigos del laboratorio 3 y 4 (no todos) por haber compartido momentos importantes de mi vida profesional y personal, por las pláticas entre-pasillos, entre-experimentos, comidas, nadadas, conspiraciones, desquites, odio generalizado, discusiones de ciencia, risas, y un sin número de eventos afortunados (o desafortunados), pero sobre todo, por su apoyo moral durante estos años, gracias. Creo que sin el apoyo de ustedes no lo hubiera logrado. A pesar de las diferencias aumentadas, reducidas, aminoradas y desaparecidas, mil gracias por haberme dado los ánimos para continuar. En particular agradezco después de todos estos años a Nadine, Miguel, Tim, Nancy, Wiebke, Tati, Castor, Tomás y Darren.

Los detrás de cámara

Sería imposible mencionar a todas las personas que de alguna u otra forma contribuyeron a mejorar y realizar este trabajo durante todo este tiempo, desde la parte técnica y científica, hasta la parte emocional e intelectual; esa parte que a veces, es la más difícil. Desde maestros, cuates, personas ajenas a esta tesis o a la ciencia, amigos que estuvieron ahí, o que aparecieron de la nada (y así se fueron). Personas que hicieron gracias a su amistad, un mejor Román y por lo tanto un mejor trabajo. Gracias a todos ustedes. Gracias por haberme hecho madurar en muchos aspectos y pulir este trabajo. En las siguientes líneas trataré de hacerles su mérito obligado!

A mis padres, Emilio y Lupita, por haberme apoyado durante todo este tiempo, moral y económicamente. Por siempre haberme dado ánimos, por esperarme con sonrisas todo este tiempo. Gracias por haber confiado en mi y por haber aguantado la cara de odio cuando me preguntaban: y ...cómo cuándo vas a terminar? Los amo.

A ti hermano, porque aunque solo pocos conocen esa conexión que tenemos y que en veces no cruzamos palabras en semanas o meses, eres uno de mi héroes. Gracias por el apoyo y por saber que cuento contigo, en las buenas y en las malas.

A la Dra. Susana Enríquez, por haberme aceptado en su laboratorio aquel Abril. Por haberme hecho un científico que a veces creí que no podía ser. Por haberme enseñado y transmitido una enorme parte de su conocimiento. Gracias por enseñarme tantas cosas, incluida su dedicación, valentía, fuerza, coraje y honestidad. Seguiremos luchando! Me quedo con lo mejor de Ud. para seguir adelante!! Lo logramos!!

Al Dr. Roberto Iglesias-Prieto, por haberme convencido, sin darse cuenta, aquel invierno del 2008 de continuar en la ciencia y haberme motivado para adentrarme en el mundo de la fotobiología. Por su apoyo durante este doctorado, sus historias y carcajadas, sus analogías y por haber compartido su conocimiento. Gracias Doc, lo logré!!!, trataré de hacer en este viaje, un mundo mejor.

A la Dra. Nadine Schubert, por haber confiado en mi para traerme al maravilloso mundo del Caribe y fomentado el gusto por la fisiología. Gracias porque a pesar de las diferencias siempre me ofreciste ayuda.

A mis colegas, pero sobre todo amigos de Laboratorio y de vida: Tim Scheufen y Wiebke Krämer, gracias por todo su apoyo, compañía, amistad y buenos momentos. Gracias por haber soportado los malos humores, los fracasos y tristezas. Pero también los triunfos. Tim, gracias por ser un buen amigo. Prometo ser un excelente tío. Espero estar de alguna u otra forma cuando termine tu sueño.

A dos grandes amigas, mujeres y personas: Mélina Soto y Claudia Tatiana Galindo. Ustedes compartieron conmigo una parte emocionante mi vida y estuvieron en dos momentos de transición. Ustedes me brindaron una amistad más cercana, real y fuerte. También estuvieron cuando las necesité!. Un orgullo de ser su amigo. Admiro, como su valentía y fuerza. Gracias mamá gallina y gracias chica del TOC.

A dos grandes amigos y hermanos, Emiliano Monroy Ríos y Luis Parmenio "Parme", que a pesar de la distancia y/o caminos lejanos, uno supo transmitir un conocimiento enorme y un sentimiento de lucha y criticismo voraz y el otro, su dedicación académica, ideales e historias, entre otras cosas. Gracias por su amistad.

A Penélope Berúmen Solórzano, por haber aparecido en mi vida al final de este viaje, cuando un mejor Román se estaba cocinando y cuando sin pensarlo, necesitaba conocerte. Apareciste en el momento preciso, en aquel momento en donde te tenía que encontrar, y para que con unas cuantas pataditas de nuestro Universo, nos prestáramos un poco (o bastante) de nuestras vidas. Gracias por estar conmigo y por aguantarme. Lo logré!! Sigamos adelante en este sueño. Te amo.

A Isis Martínez López, por haberme apoyado al inicio de este sueño y por seguir compartiendo su gran amistad conmigo. Gracias por todo y mucha suerte en tu sueño! Se que a pesar de los tropezones, las tristezas y la frustración lo vas a lograr!

A mis amigos de siempre, esos que aunque nos veamos cada venida del ovispo o no, se sigue sintiendo igual! Con ustedes también compartí este sueño: Karina de la Rosa, Jerónimo Ahumada, Iván Gutiérrez, Fabiola de la Rosa, Nadiezhda Cantú, Aracely Rojas, Bárbara Abaróa, Miriam Juárez y Julieta Hernández.

A los fieles de Puerto Morelos y UNAMeños, aquellos que siguen estando, aquellos que se fueron, aquellos que volvieron y se volvieron ir. A las almas libres que aparecieron inesperadamente en mi vida. A todos ustedes hermanos y hermanas que nos unió el mar, la UNAM, la ciencia, el muelle, una que otra chela o todo lo contrario, pero que ayudaron a que no me volviera más loco. O tal vez si, y por eso se los agradezco infinitamente. Gracias por hacer mi esta proceso increíble. Ustedes fueron parte de este sueño y travesía que llego a su FIN. Gracias a Serguei, Dalia, Kartick, Blake, Edgar, Baruch, Nancy, Migue, Kelly, Darren, Rbk, Juan Pablo, Alvar, Mac, Christian, Javi, Mariana, Eréndira, Heidi, Karen, Parme, Sac, Choche, Pecas, Chacho, Kb, Dany, Ruth, Felipe, Irene, Fernanda, Lena, Ronald, Milou, Itzel, Natalia, Mundo, Maggie, Tito, Gema y todo esos nombres que se me han pasado...

A todo el personal de la UASA, pero en particular a Edgar Escalante, Fernando Negrete, El Capi Amauri, Ceci, Don Julio, Tania y Marci.

A las varias generaciones (2010-15) de fotones de la calle y a los docentes-investigadores del curso "*Light in Photosynthesis in coral Reefs*": Roberto Iglesias-Prieto, Susana Enríquez, Helmut Maske, John Hedley, Eugenio Méndez, Ernesto García y Anastazia Banaszak. A todos ustedes, gracias por compartir su conocimiento y permitirme haber ayudado en la parte práctica del curso todo estos años.

Gracias a las Almas perdidas y no tan perdidas que rondaron mi vida durante en este sueño...estoy en deuda con ustedes.. nomás aguanten un poquito!

CARACTERIZACIÓN FISIOLÓGICA DE LAS ALGAS CORALINAS (RHODOPHYTA), ABSORCIÓN DE LUZ, FOTOSÍNTESIS, Y CALCIFICACIÓN: UN ANÁLISIS COMPARATIVO EN TRES MORFOLOGÍAS

RESUMEN

Las algas coralinas, son macroalgas rojas cuya característica principal es la cantidad de carbonato de calcio ($Mg-CaCO_3$) que se precipita en sus paredes celulares (>80% de su peso total). Se reconocen tres tipologías básicas de estas algas: i) las *incrustantes* que se adhieren en el sustrato y toman la forma de éste, formando una estructura típicamente en dos dimensiones; ii) los *rodolitos*, algas que no se adhieren a un sustrato (de vida libre) y que llegan a formar estructuras morfológicamente complejas en tres dimensiones, y iii) las algas coralinas *articuladas*, que se adhieren un sustrato y desarrollan morfologías complejas en tres dimensiones pero su característica principal son las uniones flexibles -no calcificadas- que presentan sus ramas y que les permiten formar doseles complejos. Este grupo de algas está presente en la mayoría de los ecosistemas costeros y hábitats marinos. Además, algunas especies estas algas son fundadoras y generan hábitats, por lo que pueden formar comunidades de alta diversidad, también pueden ser sustrato específico para el asentamiento de larvas de algunos invertebrados (p. ej. corales y abulones) y, en algunos ecosistemas son contribuyentes importantes a los balances de carbono. En arrecifes coralinos, ecosistemas de alta productividad y extraordinario valor económico, las algas coralinas forman la estructura arrecifal secundaria, consolidando y cementando el arrecife y, promueven el funcionamiento del mismo al incrementar el reclutamiento de corales y la biodiversidad. En algunos casos son capaces de ser los principales constructores arrecifales. Actualmente, las algas coralinas se encuentran amenazadas por fenómenos globales como la acidificación y el aumento de temperatura del océano y dado el papel fundamental que desempeñan en el arrecife coralino, evaluar el impacto de ambas amenazas es necesario para predecir adecuadamente las implicaciones futuras que su afectación tendrá sobre este ecosistema. Aunque algunos autores sugieren que el futuro de estas algas puede estar ya comprometido, análisis recientes indican que la variabilidad de respuestas entre especies es muy grande, y, por tanto, la atribución al cambio climático de los efectos adversos documentados no es tan clara. Un mejor entendimiento de los mecanismos fisiológicos afectados por estas amenazas globales, pudiera esclarecer estas observaciones. En este contexto, la fotobiología de las algas coralinas todavía no ha sido bien documentada y es necesaria para determinar muchas de las limitaciones y habilidades funcionales de este grupo, particularmente las relacionadas con el uso más o menos eficiente de la luz y su posible relación con las formas de crecimiento de las algas coralinas. Un mejor entendimiento de la fotobiología de las especies de este grupo, también pudiera explicar las diversas respuestas ya documentadas de estas algas frente al cambio climático. En el arrecife de Puerto Morelos, Quintana Roo, México, área natural protegida, se encuentran presentes las tres formas de crecimiento de algas coralinas con nichos contrastantes: el rodolito *Neogoniolithon* sp. que es común en la laguna somera arrecifal, el alga articulada *Amphiroa tribulus* y el alga incrustante *Lithothamnion* sp. ambas de zonas más profundas y menos iluminadas, pero esta última nunca recibe iluminación directa pues crece en los lados o por debajo de las cabezas de coral *Orbicella* sp. Esto representa una oportunidad única para evaluar en estas algas el poder explicativo que tienen diferentes patrones morfo-funcionales en su capacidad de adecuación al ambiente, diversificación de nicho y robustez de su respuesta ante determinadas perturbaciones ambientales.

En esta tesis doctoral se realizó una caracterización fisiológica comparativa de cada una de las tres morfologías de algas coralinas para evaluar y entender los efectos del cambio climático sobre la fisiología de estas algas y desarrollar así, un modelo fisiológico común que lo explique, utilizando información generalmente ignorada. Esta información incluye la descripción de sus propiedades de absorción de luz y su estructura fotosintética y del talo, así como también descripciones y respuestas de su metabolismo (fotosíntesis, respiración y calcificación) frente a factores ambientales y sus acoplamientos metabólicos. En este sentido, se partió de un análisis morfo-funcional que describió la dependencia que existe entre la capacidad (A , absorptancia) y la eficiencia de absorción de luz de los pigmentos (a^*_{pigm} , $\text{m}^2 \text{ pigm}^{-1}$) y biomasa (a^*_M ; $\text{m}^2 \text{ g PS}^{-1}$) a la estructura del talo: contenido de pigmentos y masa específica del talo (TMA, gPS m^{-2}). El análisis morfo-funcional estableció que la mayor a^*_M alga incrustante le permite generar talos muy delgados y virtualmente le permite crecer debajo de colonias de coral en ambientes limitados por luz, mientras que la alta capacidad y a^*_{pigm} de los rodolitos les permiten ser más exitosos en ambientes arrecifales que no tienen sustrato consolidado y de mayor iluminación, donde generan tejidos más gruesos. El éxito de las algas articuladas puede ser explicado dada su capacidad bifacial del talo, capaz de presentar características funcionales de rodolitos e incrustantes. Este trabajo también determinó que la presencia de un esqueleto de carbonato permite incrementar significativamente la capacidad y eficiencia de absorción de luz de las algas coralinas. Un análisis fisiológico detallado reveló también que la forma de crecimiento y las características estructurales condicionan importantes diferencias en la fisiología fotosintética y de calcificación de las algas coralinas, y es ésta fisiología la que también es capaz de explicar la distribución de estas algas en el hábitat arrecifal en función de gradientes ambientales en la intensidad de luz. Así, el rodolito *Neogoniolithon* sp. presenta una fisiología de alta luz y las mayores tasas metabólicas por unidad de área mientras que el alga articulada *Amphiroa tribulus* una fisiología de baja luz que no compromete su metabolismo en alta luz. Es esta alga además la que es capaz de generar los doseles más “grandes” lo que le da una ventaja al poder ser más productiva por individuo. El alga incrustante *Lithothamnion* sp. presenta una fisiología especialista a muy baja luz que es necesaria para mantener balances de carbono positivos en limitación de luz, donde ninguna otra puede hacerlo. Asimismo, se encontró un acoplamiento metabólico entre las tasas de calcificación y de fotosíntesis, que fue descrito con un modelo sigmoidal. De manera muy importante, esta asociación determinó la actividad fotosintética mínima que necesita el talo para calcificar, que es fundamental para entender el impacto ambiental de cualquier estrés sobre la calcificación, a través de los impactos sobre la fotosíntesis coralina. También se evidenciaron respuestas diferenciales del metabolismo coralino en función de cambios en la temperatura, que se reflejan en umbrales térmicos y factores de escala (Q_{10}) distintos para cada especie y tasa metabólica. Por ejemplo, el rodolito fue la especie menos sensible al estrés térmico y capaz de incrementar su producción por área (P_{max}) mucho más rápido al aumentar la luz y la temperatura en comparación las otras especies. Toda esta información permitió sentar las bases necesarias para determinar y entender el efecto del aumento de temperatura (+2°C sobre promedio máximo de verano) y una reducción de pH (-0.2 unidades) sobre la fisiología coralina, para discernir entre los efectos directos y combinados de cada factor, además de entender mejor el papel de la luz y la inhibición de la fotosíntesis en esta respuesta. La aproximación experimental evidenció la alta sensibilidad de las algas coralinas al fotodaño durante el estrés térmico y las dramáticas consecuencias de ello sobre sus tasas de fotosíntesis y de calcificación del talo. También permitió explicar diferencias entre

las especies en su sensibilidad al estrés térmico a través de su diferente susceptibilidad al estrés lumínico y al fotodaño, que fueron mayores en las algas articuladas e incrustantes. No obstante, los niveles moderados de estrés lumínico similares al control experimental durante la exposición a pH reducido, no indujeron ningún fotodaño, por lo que no se observó ningún impacto sobre la fotosíntesis aunque, si se observó un moderado efecto adverso sobre la tasas de calcificación. La información generada con esta tesis permitió explicar la segregación de nicho de las algas coralinas en el ambiente arrecifal, y la importancia del uso de la luz en ello. También permitió concluir que el calentamiento global es una amenaza mucho mayor sobre la fisiología coralina en comparación a la acidificación del océano, en particular en hábitats muy iluminados como el arrecife de coral. El modelo fisiológico cuantitativo desarrollado aquí para estimar el impacto del estrés térmico en la producción de carbonato de estas algas, permitirá predecir el impacto del calentamiento global sobre la contribución biológica de las algas coralinas en los arrecifes de coral, pero no puede todavía describir el impacto moderado del bajo pH sobre la producción de carbonatos

PHYSIOLOGICAL CHARACTERIZATION OF CORALLINE ALGAE (RHODOPHYTA), LIGHT ABSORPTION, PHOTOSYNTHESIS, AND CALCIFICATION: A COMPARATIVE ANALYSIS IN THREE MORPHOLOGIES

ABSTRACT

Coralline algae are red macroalgae characterized by the amount of calcium carbonate (Mg-CaCO₃) precipitated on their cell walls (>80% of their dry mass). Three main typologies of these algae are generally known: i) *crustose* coralline algae (CCA), able to attach to the substratum and normally develop a two-dimensional crust along this surface, ii) *rhodoliths*, free-living (unattached) algae which may form complex three-dimensional thalli, and iii) *articulated* algae, which form complex branched morphologies but are characterized by the presence of flexible –non-calcified- joints between calcified segments, allowing them to create complex canopies. Coralline algae are virtually present in almost every coastal ecosystem and marine habitats. Ecologically, they are known to be ecosystem engineers by creating highly diverse communities, they are also specific substrate for some invertebrate larvae settlement (e. g. corals and abalone) and in some ecosystems, are the main contributors to the carbon budgets. In coral reefs, which are highly productive ecosystems of extraordinary economic value, coralline algae are able to form the secondary reef structure, consolidating and cementing the reef and, promoting reef functioning by enhancing coral recruitment and biodiversity. In some specific cases, they are also able to form the primary carbonate framework (reef-builders). Currently, global stressors, specifically, ocean acidification (OA) and increasing seawater surface temperature (OW) are threatening coralline algal performance in key ecosystems such as coral reefs. Given the key role of these algae in this important ecosystem, it is necessary to evaluate on them, the effect of both, ocean acidification and ocean warming, in order to accurately predict the potential future implications for coral reefs. Although some authors concluded that the future of coralline algae is compromised, recent findings have shown a large variability of responses while testing for effects global change, therefore, the attribution of the effects of global change is not as clear as previously thought. A better understanding of the physiological mechanisms being affected by these global threats may elucidate these observations. Within this context, the photobiology of coralline algae has been poorly documented and is necessary to determine many of the functional abilities and limitations of species belonging to this group, particularly those related to the efficiency of light utilization, and the possible relation to a particular growth form. A better knowledge of the photobiology of this group, may also explain the diversity of documented responses in previous studies evaluating the effect of global change. In the fringing reef of Puerto Morelos, Quintana Roo, México, the three main growth forms of coralline algae are present in the reef community, however with contrasting niches: the rhodolith forming species *Neogoniolithon* sp., a common species in the shallow reef lagoon; the articulated algae *Amphiroa tribulus* and the CCA *Lithothamnion* sp., both thrive in deeper areas of the reef and in less illuminated environments, specially the latter growth form, since it is commonly found growing on the sides or underneath the coral colonies of *Orbicella* sp. and thus, never receives direct sunlight. This represents a unique opportunity to evaluate the explanatory power of different morpho-functional patterns in the fitness capacity of corallines to the environment, niche diversification and biological robustness to specific environmental perturbations. In this doctoral thesis, a comparative physiological characterization of each of the morphologies of corallines was made to evaluate and to understand the effects of global change on their

physiology. This characterization will allow the development of a common explanatory physiological model for these responses, using key information overlooked until now. This information includes the description of coralline algae light absorption properties, their photosynthetic–thallus structure, as well as descriptions and responses of their metabolism (photosynthesis, respiration and calcification) to different environmental factors and their metabolic couplings. Initially, in a morpho-functional analysis, the description of the dependence of the capacity (A , absorptance) and efficiency to absorb light either by pigments (a^*_{pigm} , $\text{m}^2 \text{ pigm}^{-1}$) or biomass (a^*_M ; $\text{m}^2 \text{ g PS}^{-1}$) to the thallus structure (pigment content and thallus mass area, TMA, gDW m^{-2}) was assessed. This morpho-functional established that the highest a^*_M expressed for the CCA, allows this species to generate thin thalli and virtually, inhabit light limited habitats, whereas the larger capacity and pigment absorption efficiency of the rhodolith allows this species to be successfully in unconsolidated highly illuminated environments where it can develop thicker thalli. The success of articulated algae may be explained by their bifacial capacity of their thalli to functionally behave as a rhodolith or CCA. This study also revealed that the presence of a calcium carbonate skeleton significantly enhances light absorption capacity and efficiency. Moreover, a detailed physiological description of their photobiology revealed that growth form and structure of coralline algae, constraint important differences in coralline photosynthetic physiology and calcification, and these differences are able to explain the distribution of this algae within this reef along a environmental gradient of light intensity. Therefore, the rhodolith *Neogoniolithon* sp. shows a high-light adapted physiology and the highest metabolic rates per unit area, whereas the articulated algae a low-light adapted physiology which does not compromise its metabolism under high light, and more over this species showed the greatest capacity to form complex canopies and this the ability to increase production per individual. *Lithothamion* sp., the CCA studied here, presents an extremely low-light physiology, needed to maintain positive carbon balances under light limitation. Furthermore, a metabolic coupling between photosynthesis and calcification rates in the three species studied was described, explained by a non-linear sigmoidal model. From this important association, it was determined the minimum photosynthetic activity required for thallus calcification, which is fundamental to understand the impact of any environmental stressor on calcification through its impact on photosynthetic activity. Coralline algae species also showed a differential response of their metabolism in relation to increasing temperature, reflected in different thermal thresholds and metabolic scaling factors (Q_{10}) between species and metabolic rates. For example, the rhodolith *Neogoniolithon* sp. showed the lowest sensitivity to thermal stress and is able to increase its production per area faster with increasing temperature in comparison to the other species. The information generated previously, sets the physiological basis to determine and to understand the effect of increasing seawater surface temperature ($+2^\circ\text{C}$ over the summer maximum average) and a pH reduction (0.2 units) over coralline performance, to discern between the direct and combined effects of each of the factors. The experimental approach allowed gaining a better understanding of the role of light and photosynthesis inhibition in this physiological response to global change. The approximation used revealed the high sensitivity of coralline algae to photodamage during thermal stress and the dramatic consequences of this, on photosynthesis and calcification rates. These observations allowed explaining that the differences observed among species are due to a differential sensitivity to light stress and photodamage, which were more pronounced in articulated and CCA. Nevertheless, the moderate lights stress levels similar to control conditions under reduced pH did not have any consequence on photosynthetic rates or induced any level of photodamage, but it had a

significant but moderate adverse effect on calcification rates. The information generated in this thesis, provides the explanation of the niche segregation of coralline algae in this particular reef and the importance of light utilization in it. It also allowed to conclude that global warming is a larger threat over coralline physiology than ocean acidification, particularly in highly illuminated habitats such as coral reefs. The quantitative physiological model developed here to estimate the impact of thermal stress in carbonate production, will allow predicting the impact of global warming on the biological contribution of coralline algae in coral reefs. Nevertheless it cannot yet describe the moderate but adverse impact of reduced pH on this production

CONTENIDO

Capítulo 1: Marco teórico	22
1.1. Introducción general	22
1.1.1. <i>Algas coralinas: características generales</i>	22
1.1.2. <i>Importancia ecológica: hábitat y distribución</i>	23
1.1.3. <i>Morfología y habilidades competitivas</i>	24
1.1.4. <i>Arrecifes coralinos: amenazas globales actuales y el papel de las algas coralinas</i>	26
1.1.5. <i>Absorción de luz, fotosíntesis y calcificación: hacia una caracterización fisiológica y un modelo comparativo común y cuantitativo</i>	29
1.1.6. <i>Planteamiento de la tesis doctoral</i>	32
1.2. Antecedentes	35
1.2.1. <i>Absorción de luz</i>	35
1.2.2. <i>Fisiología fotosintética y de calcificación y cambio climático</i>	37
1.3. Hipótesis generales	41
1.4. Objetivos generales y particulares	42
1.5. Materiales y métodos	44
1.5.1. <i>Colecta y manipulación</i>	44
1.5.2. <i>Descriptores estructurales del talo</i>	45
1.5.2.1. <i>Peso seco, contenido de CaCO₃ y materia orgánica</i>	45
1.5.2.2. <i>Área del talo, Masa específica (TMA) y grosor</i>	46
1.5.2.3. <i>Contenido de pigmentos: densidad y contenido por unidad de peso</i>	46
1.5.3. <i>Descriptores del organismo: Índice de Área foliar (LAI)</i>	47
1.5.4. <i>Determinaciones ópticas del talo: absorción de luz</i>	48
1.5.4.1. <i>Espectros de transmisión</i>	48
1.5.4.2. <i>Espectros de reflectancia</i>	48
1.5.4.3. <i>Descriptores ópticos</i>	49
1.5.5. <i>Determinaciones fisiológicas</i>	50
1.5.5.1. <i>Fluorescencia de la clorofila a</i>	50
1.5.5.2. <i>Fotosíntesis y respiración</i>	52
1.5.5.3. <i>Curvas fotosíntesis-irradiancia (P-E)</i>	53
1.5.5.4. <i>Calcificación</i>	54
1.5.5.5. <i>Acoplamiento metabólico entre Fotosíntesis, Calcificación y Respiración</i>	56
1.5.5.6. <i>Respuesta de las tasas metabólicas a la temperatura, determinación del factor de escala (Q₁₀)</i>	57

1.5.6. Desarrollo experimental	58
1.5.6.1. Descripción del sistema de mesocosmos	58
1.5.6.2. Diseño experimental y descripción de tratamientos	59
1.5.7. Análisis estadístico de datos	61
1.6. Esquema general.....	64
1.7. Literatura citada.....	64
Capítulo 2: Análisis morfo-funcional de las algas coralinas: implicaciones sobre las propiedades de absorción de luz.....	73
2.1. Resumen	73
2.2. Introducción	75
2.3. Resultados	77
2.3.1. Descriptores estructurales del talo	77
2.3.1.1. Peso seco, contenido de CaCO ₃ y materia orgánica	77
2.3.1.2. Variación en la masa específica, grosor y contenido de pigmentos	77
2.3.2. Determinaciones ópticas del talo: absorción de luz	78
2.3.2.1. Espectros de absorción de luz y reflectancia y variación de los descriptores ópticos funcionales.....	80
2.3.3. Análisis de las asociaciones de variación entre descriptores ópticos y estructurales..	81
2.3.3.1. Análisis de la variación de la capacidad de absorción de luz de los pigmentos y su asociación con los cambios en la estructura del talo	84
2.3.3.2. Análisis de la variación de la eficiencia de absorción de luz de los pigmentos ($a^*_{\text{pig}})$ y su asociación con los cambios en la estructura del talo	85
2.3.3.3. Análisis de la variación de la eficiencia de absorción de luz de la masa ($a^*_M)$ y su asociación con los cambios en estructura del talo	87
2.3.3.4. Análisis conjunto del efecto de la variación estructural del talo sobre la capacidad y eficiencia de absorción de luz en las algas coralinas	89
2.4. Discusión.....	95
2.5. Literatura citada.....	102
Capítulo 3: Caracterización fisiológica de las algas coralinas: fisiología fotosintética, acoplamientos metabólicos entre fotosíntesis, respiración y calcificación, y factor de escala metabólico de la temperatura	105
3.1. Resumen	105

3.2. Introducción	107
3.3. Resultados	109
3.3.1. <i>Fisiología fotosintética: Curvas Fotosíntesis irradiancia (P-E)</i>	109
3.3.1.1. <i>Diferencias intraespecíficas: Amphiroa tribulus</i>	111
3.3.2. <i>Descripciones estructurales del organismo: variación de la estructura 3D: Índice de Área Foliar y su relación con la productividad</i>	113
3.3.3. <i>Acoplamientos metabólicos: Curvas Calcificación irradiancia (G-E) y asociaciones de variación entre fotosíntesis – calcificación – respiración.</i>	114
3.3.4. <i>Acoplamientos metabólicos: uso de inhibidores</i>	118
3.3.5. <i>Análisis de la respuesta del metabolismo de las algas coralinas a los incrementos de temperatura: determinación del factor de escala Q_{10}</i>	119
3.4. Discusión	122
3.5. Literatura citada	129
Capítulo 4: La luz y la inhibición de la fotosíntesis como factores clave para explicar la diversidad de respuestas fisiológicas de las algas coralinas al estrés térmico y a la reducción de pH	133
4.1. Resumen	133
4.2. Introducción	134
4.3. Resultados	137
4.3.1. <i>Experimento de estrés térmico y reducción de pH</i>	137
4.3.1.1 <i>Condiciones experimentales de luz y variables controladas</i>	137
4.3.1.2 <i>Fluorescencia de la clorofila, pigmentación y tasas metabólicas.</i>	138
4.4. Discusión	143
4.5. Literatura citada	149
Capítulo 5: Discusión general y conclusiones	151
5.1. Comentarios finales y conclusiones	160
5.2. Literatura citada	163
ANEXOS	168
6.1. ANEXO A. Capítulo 1	168
6.2. ANEXO B. Capítulo 2.	171

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Morfologías y categorías típicas de algas coralinas.	23
Figura 2. Algas coralinas y su hábitat en el arrecife de Puerto Morelos.	34
Figura 3. Área de colecta en el Arrecife de Puerto Morelos, Quintana Roo, México....	45
Figura 4. Gráficos de Box para ilustrar la variabilidad de los descriptores estructurales.	79
Figura 5. Espectros de absorción, reflectancia y $\log(1/R)$ de las algas coralinas estudiadas.	82
Figura 6. Gráficos de Box para ilustrar la variabilidad de los descriptores funcionales.	83
Figura 7. Asociaciones de variación entre la absorptancia y la sección transversal de pigmentos.	84
Figura 8. Asociación de variación entre la $a^*_{\text{pig}} y la sección transversal de los$ pigmentos.	86
Figura 9. Asociación de variación entre la a^*_M y la masa específica del talo (TMA). ..	88
Figura 10. Asociación de variación entre la absorptancia (A) y la masa específica del talo (TMA) en las algas coralinas.....	90
Figura 11. Análisis de rutas del modelo de múltiple de la absorptancia de la clorofila a A_{680}	91
Figura 12. Asociación de variación entre a^*_{pig} y la masa específica del talo (TMA) en las algas coralinas.	92
Figura 13. Asociación de variación entre la $a^*_{M 680}$ y el contenido de clorofila <i>a</i> por peso seco del talo en las algas coralinas.....	94
Figura 14. Valores promedio (\pm SE) de a^*_{680} en distintos organismos arrecifales y no arrecifales.....	97
Figura 15. Simulación de la A_{680} en función del contenido de chl <i>a</i> y TMA en las algas coralinas.....	99
Figura 16. Curvas fotosíntesis irradiancia (P-E) para las algas coralinas estudiadas...	111
Figura 17. Curvas fotosíntesis irradiancia (P-E) para cada lado del alga articulada <i>A.</i> <i>tribulus</i>	113
Figura 18. Asociación de variación entre el índice de área foliar y tamaño en las algas coralinas.....	114

Figura 19. Acoplamiento entre calcificación-irradiación-fotosíntesis en las algas coralinas.....	117
Figura 20. Relación calcificación (G_{max}) y respiración post-iluminación (R_L) en las algas coralinas.....	117
Figura 21. Efecto del herbicida DCMU sobre las tasas metabólicas de las algas coralinas	118
Figura 22. Efecto del inhibidor Verapamil (VPM) y acetazolamida (AZ) sobre el metabolismo de los rodolitos.....	119
Figura 23. Respuesta instantánea del metabolismo a la temperatura en las algas coralinas.....	121
Figura 24. Irradiación superficial durante el experimento estrés térmico y reducción de pH.	138
Figura 25. Exposición de luz y eficiencia fotoquímica máxima (F_v/F_m) del PSII durante el experimento de estrés térmico y reducción de pH.....	140
Figura 26. Cambios en la coloración (pigmentación) de las algas coralinas al finalizar el experimento de estrés térmico y reducción de pH	141
Figura 27. Respuesta del metabolismo coralino a los tratamientos experimentales al finalizar el experimento de estrés térmico y reducción de pH.	143
Figura 28. Tasas de fotosíntesis máxima (P_{max}) después de 10 días de estrés térmico y reducción de pH en las algas coralinas estudiadas.	147
Figura 29. Diagrama idealizado de la segregación de nicho y robustez de las algas coralinas.....	155
Figura 30. Inducción rápida de la fluorescencia de la clorofila a en algas coralinas. ..	170
Figura 31. Efecto del DCMU en rodolitos en la inducción rápida a la fluorescencia. .	171
Figura 32. Análisis espectral de la absorción de luz en las algas coralinas.	176

INDICE DE TABLAS

Tabla I. Trabajos significativos sobre la respuesta de las algas coralinas frente al cambio climático.	40
Tabla II. Componentes del peso total de las algas coralinas.	77
Tabla III. Ecuaciones del ajuste alométrico para describir la asociación entre la absorptancia (A) y la sección transversal de pigmentos.....	84

Tabla IV. Parámetros descriptivos de la asociación de variación entre absorptancia y pigmentos.	85
Tabla V. Ecuaciones del ajuste alométrico para describir la asociación entre a^*_{pigm} y la sección transversal de pigmentos.	86
Tabla VI. Ecuaciones del ajuste alométrico para describir la asociación entre la a^*_M y la TMA.	88
Tabla VII. Ecuaciones del ajuste alométrico para describir la asociación entre la a^*_M y contenido de pigmentos por unidad de peso seco.	89
Tabla VIII Parámetros que describen la relación fotosíntesis-irradiancia en las algas coralinas.	112
Tabla IX Parámetros que describen la relación fotosíntesis-irradiancia (Curva P-E) para ambos lados del alga articulada <i>A. tribulus</i>	113
Tabla X. Parámetros que describen la asociaciones fotosíntesis y calcificación vs irradiancia (Curvas P-E y G-E) en las algas coralinas.	115
Tabla XI. Descriptores del acoplamiento entre la fotosíntesis y calcificación en algas coralinas.	117
Tabla XII. Pendiente lineal de las relaciones temperatura-metabolismo de las algas coralinas.	120
Tabla XIII. Factores de escala del metabolismo a la temperatura (Q_{10}) determinados en las algas coralinas para las algas coralinas.	121
Tabla XIV. Sistema CO_2 -carbonatos del experimento de estrés térmico y reducción pH.	138
Tabla XV. Pigmentos fotosintéticos de las algas coralinas expuestas por 10 días a las distintas condiciones experimentales de estrés térmico y reducción de pH.	141
Tabla XVI. Resultados del análisis ANOVA dos vía para determinar los efectos principales e interactivos durante el experimento de estrés térmico y reducción de pH.	142

INDICE DE ECUACIONES

Ecuación 1. Determinación de la absorptancia (A)	49
Ecuación 2. Determinación de la absorptancia (A), si la transmisión T, es igual a 0	49
Ecuación 3. Determinación del coeficiente específico de absorción de luz de los pigmentos y la masa (a^*_{pigm} y a^*_M)	50

Ecuación 4. Determinación de la alcalinidad total (AT)	55
Ecuación 5. Determinación de la tasa de la calcificación a través de la técnica de la anomalía de alcalinidad	55
Ecuación 6. Corrección del factor de escala utilizando el “Reduced Major Axis, RMA”	62
Ecuación 7. Modelo sigmoidal usado para describir el acoplamiento metabólico entre las tasas de fotosíntesis y calcificación.....	62
Ecuación 8. Determinación de la tasa máxima de incremento de calcificación.....	63
Ecuación 9. Cambios en la absorptancia en el espectro visible (A_{PAR}) debido a cambios en la masa específica del talo (TMA).....	90
Ecuación 10. Cambios en la absorptancia de la chl a en el rojo (A_{680}) debido a cambios en la masa específica del talo (TMA).....	90
Ecuación 11. Análisis de regresión múltiple para explicar la absorptancia de la chl a en el rojo (A_{680}) debido a cambios en el contenido de chl a por peso seco del talo y la masa específica del mismo (TMA).....	91
Ecuación 12. Cambios en a^*_{pigm} debido a cambios en la sección transversal de pigmentos totales	91
Ecuación 13. Cambios en la a^*_{680} debido a cambios en la sección transversal de chl a	91
Ecuación 14. Cambios en a^*_{PAR} debido a cambios en la masa específica del talo (TMA)	92
Ecuación 15. Cambios en a^*_{680} debido a cambios en la masa específica del talo (TMA)	92
Ecuación 16. Análisis de regresión múltiple para explicar la a^*_{680} debido a cambios en el contenido de chl a por peso seco del talo y la masa específica del mismo (TMA)	93
Ecuación 17. Cambios en la $a^*_{M PAR}$ debido a cambios en la masa específica del talo (TMA).....	93
Ecuación 18. Cambios en la $a^*_{M 680}$ debido a cambios en la masa específica del talo (TMA).....	93
Ecuación 19. Cambios en la $a^*_{M PAR}$ debido a cambios en el contenido de pigmentos totales por peso seco del talo	94
Ecuación 20. Cambios en la $a^*_{M 680}$ debido a cambios en el contenido de chl a por peso seco del talo	94

Ecuación 21. Análisis de regresión múltiple para explicar cambios en la $a^*_{M 680}$ debido a cambios en el contenido de chl a por peso seco y la masa específica del mismo (TMA)..... 94

Capítulo 1: Marco teórico

1.1. Introducción general

1.1.1. Algas coralinas: características generales

Las algas coralinas es un grupo de macroalgas rojas (Rhodophyta) que cuenta con 674 especies comprendidas en dos órdenes taxonómicos Corallinales y Sporolithales (Guiry & Guiry 2013). Su característica principal es la presencia de carbonato de calcio (CaCO_3) en las paredes celulares de sus células vegetativas (Johansen, 1981). La evidencia sugiere que la precipitación del CaCO_3 (calcificación) ocurre bajo un estricto control metabólico y se promueve por la luz y la fotosíntesis, pero las bases mecánicas de este control biológico todavía se desconocen (Pearse, 1972; LaVelle, 1979; Borowitzka & Larkum, 1987; Bilan & Usov, 2001). El mineral formado es calcita enriquecida en magnesio y llega a ser más del 80% de su peso seco (Johansen, 1981; Bilan & Usov, 2001), lo que les da soporte y protección frente a la herbívora y oleaje (Steneck & Martone, 2007). Este mineral además les da una gran importancia ecológica, pero también, fuertes restricciones ecológicas como bajas tasas de crecimiento y una distribución algunas veces especializada en nichos particulares (Littler, 1980; Littler, 1981; Steneck, 1986; Foster, 2001).

Este grupo es morfológicamente diverso y se han descrito diversas formas de crecimiento y categorías de agrupación para estudiarlo (Johansen, 1981; Woelkerling, 1988; Woelkerling *et al.*, 1993). Simplemente se puede dividir en no geniculadas - todas las células vegetativas tienen CaCO_3 - y geniculadas -presencia de articulaciones (genículas) flexibles no calcificadas- (Johansen, 1981). Un alga coralina no geniculada puede adherirse al sustrato y desarrollar una costra incrustante de dos dimensiones y tomar la forma del sustrato que ocupa (Fig. 1), por lo que la razón de la superficie total del talo relativa al área de sustrato es comúnmente de 1. Este descriptor, común en el ambiente terrestre se conoce como el Leaf Area Index (LAI, por las siglas en inglés (Watson, 1947; Hay, 1986; Enríquez & Pantoja-Reyes, 2005) y fue desarrollado en agronomía para determinar la producción máxima de un cultivo asociada a un valor óptimo de LAI. Esta costra inicialmente de dos dimensiones puede incrementar su grado de complejidad morfológica a través de protuberancias o ramas y crecer en tres dimensiones, pero su terminología es distinta (Woelkerling, 1988; Woelkerling *et al.*, 1993). Algunas especies son capaces de crecer sin adherirse a un sustrato, característica

denominada “*de vida libre*” y las algas con esta característica son llamadas rodolitos o *mäerl* y no necesariamente representa una morfología, por lo que se emplean terminologías distintas para estos organismos “libres” (Woelkerling, 1988; Foster, 2001). Por último, después de desarrollar una costra y adherirse al sustrato, un alga articulada crece erecta y tridimensionalmente con un grado de ramificación y complejidad morfológica elevado. La presencia de las articulaciones flexibles (Fig. 1) hacen que su LAI sea mayor que 1 (Johansen, 1981; Algarra & Niell, 1987).



Figura 1. Morfologías y categorías típicas de algas coralinas.

Algas incrustantes (a, b y c); rodolitos (d-g) y articuladas (g y h). Notar en a y b, la presencia de sustrato (flecha) y comparar con d-g (vida libre). Notar en b y c, un incremento en la complejidad morfológica en comparación de a. Notar diferentes formas de crecimiento en rodolitos: abutada (d); foliosa (e); fructifoliosa (f) y fructicosa (g). Notar en g articulaciones (flecha negra) y en i) el incremento del LAI en el alga articulada. Nomenclatura: Woelkerling *et al.* (1993). Imágenes: (a-c), Harvey *et al.* (2005); (d-f): Riosmena-Rodríguez *et al.* (1999); (g-i): Internet.

1.1.2. Importancia ecológica: hábitat y distribución

El grupo de las algas coralinas puede considerarse cosmopolita. Habitan en los trópicos, zonas subpolares y templadas y desde la zona intermareal hasta el submareal profundo (Johansen, 1981; Foster, 2001). Dentro de la zona fótica las algas incrustantes son elementos clave de la mayoría del sustrato rocoso sub e intermareal y junto con algas articuladas son comunes en zonas de alto impacto de agua (crestas arrecifales o rompientes intermareales), pero no es la regla. Además, muchas algas articuladas son componentes importantes de zonas templadas mientras que los rodolitos se restringen a condiciones de moderado movimiento de agua y sustrato arenoso (Foster, 2001; Steneck & Martone, 2007). Las algas coralinas habitan además contrastantes ambientes lumínicos: muchas algas incrustantes y rodolitos habitan condiciones limitantes de luz (1-5% de irradiancia superficial): zonas profundas, espacios y cuevas poco iluminadas (Littler, 1972, 1973b; Littler *et al.*, 1985; Littler *et al.*, 1991; Markager & Sand-Jensen, 1992; Garrabou & Ballesteros, 2000; Payri *et al.*, 2001; Roberts *et al.*, 2002; Konar *et al.*, 2006). Independiente de la tipología, las algas coralinas habitan ambientes someros de iluminación de moderada a alta como el intermareal, lagunas y crestas arrecifales donde se alcanzan máximos de $\approx 1000-2000 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Littler, 1973c, b;

Algarrá & Niell, 1987; Steller & Foster, 1995; Häder *et al.*, 1997; Payri *et al.*, 2001; Chisholm, 2003; Häder *et al.*, 2003; Steller *et al.*, 2007; Semesi *et al.*, 2009a).

Ecológicamente estas algas pueden contribuir de manera significativa a la producción de carbono de zonas costeras tropicales y templadas que dominan (Littler, 1973c; Adey, 1998; Chisholm, 2000, 2003; Martin *et al.*, 2005; Martin *et al.*, 2006; Bensoussan & Gattuso, 2007). Por ejemplo, se ha documentado que el alga articulada mediterránea *Corallina elongata* produce hasta $12 \text{ g CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (El Haïkali *et al.*, 2004) y que algas incrustantes tropicales producen hasta $5 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (Chisholm, 2003) o hasta $1.07 \text{ Kg m}^{-2} \text{ año}^{-1} \text{ CaCO}_3$ especies formadoras de mantos de rodolitos en la costa atlántica del sur de Brasil (Amado Filho *et al.*, 2012). Estos datos son comparables con los de diversas macrófitas a las que se les ha documentado alta producción orgánica e inorgánica (Chung *et al.*, 2010; Kirk, 2011; Enríquez & Schubert, 2014). De acuerdo a su tipología sin embargo, su rol ecológico varía. Por ejemplo, las algas incrustantes son sustrato específico para el asentamiento de larvas de coral y moluscos (Steneck, 1986; Morse, 1991; Daume *et al.*, 1999; Heyward & Negri, 1999). En arrecifes coralinos son clave en la consolidación, cementación y construcción arrecifal (Littler, 1973c, b; Adey, 1998; Perry & Hepburn, 2008; Perry *et al.*, 2008). Algunas especies formadoras de rodolitos son consideradas constructoras de hábitad, fundadoras, pues sus estructuras tridimensionales son refugio y sustrato de muchas especies de macroalgas e invertebrados y crean comunidades de alta biodiversidad (Foster, 2001; Steller *et al.*, 2003; Hinojosa-Arango & Riosmena-Rodríguez, 2004; Nelson, 2009; Herrera-Martínez *et al.*, 2013). Las algas articuladas también sirven de refugio y sustrato para meiofauna y algas y son importantes productores de arena (El Haïkali *et al.*, 2004; Bensoussan & Gattuso, 2007; Steneck & Martone, 2007; Williams *et al.*, 2008).

1.1.3. Morfología y habilidades competitivas

La morfología tiene un papel importante en distintas propiedades funcionales de los organismos fotosintéticos como las relacionadas con la estructura y soporte pero también con el metabolismo (Grime, 1977; Littler & Littler, 1980; Niklas & Spatz, 2012). Por ejemplo, las tasas fotosintéticas, de incorporación de nutrientes y de crecimiento de muchas especies decrecen a medida que la complejidad morfoestructural, tamaño, y/o grosor de la estructura fotosintética se incrementan (Littler & Murray, 1974; Nielsen & Jensen, 1990; Lambers & Poorter, 1992; Enríquez *et al.*, 1995; Hein *et al.*, 1995; Enríquez *et al.*, 1996; Nielsen *et al.*, 1996; Niklas & Spatz,

2012). Estas relaciones morfo-funcionales tienen implicaciones ecológicas y evolutivas muy relevantes pues determinan habilidades competitivas y/o respuestas ambientales muy diferentes entre especies condicionadas por su morfotipo. La importancia de la forma en la determinación de diferentes compromisos (*trade-offs*) o estrategias competitivas diferenciales en macroalgas (incluidas las algas coralinas) se abordó por primera vez en el modelo de los grupos funcionales propuesto por los Littler (Littler & Littler, 1980), en donde se describen una serie de relaciones entre la forma del talo y diversas propiedades funcionales como el tipo de colonización, tasas de fotosíntesis y crecimiento, comunes entre especies distantes taxonómicamente pero que compartían una forma similar (Littler & Littler, 1980). Este modelo se basa en parte en las soluciones de compromiso del modelo triangular propuesto por Grime (1977) de tres estrategias ecológicas para explicar la formación de comunidades vegetales: especies ruderales u oportunistas, competitivas, y tolerantes al estrés (R-C-S) pero poniendo énfasis en la importancia de la forma de crecimiento de la especie para explicar convergencias y/o divergencias evolutivas entre grupos taxonómicos en el tipo de estrategia ecológica adquirida. Según el modelo de los Littler (Littler & Littler, 1980) las formas más simples como algas foliosas son oportunistas gracias a una fisiología y crecimiento más rápido en comparación con formas más complejas, de crecimiento lento pero más robustas y por tanto con más posibilidades de que terminen asentándose como los organismos constructores de hábitat, aunque tardías en el proceso de sucesión, serían por ejemplo el alga *Macrocystis* que forma los bosques de *kelps* (Littler, 1980; Littler, 1981; Littler *et al.*, 1983; Littler & Littler, 1984a). Con base a lo anterior se definieron 6 grupos funcionales: algas foliosas delgadas, filamentosas, finamente ramificadas, correosas (gruesas), articuladas calcáreas, e incrustantes y/o postradas, que han servido para describir la estructura y composición de algunas comunidades (Steneck & Dethier, 1994) y para evaluar cuáles son los factores que las regulan. En arrecifes coralinos por ejemplo, el modelo *Top-Down-Bottom Up* propone que tanto un nivel alto de herbivoría (*Top-Down*) como una baja concentración de nutrientes controlarían la dominancia ecológica de grupos clave como corales escleractíneos y algas incrustantes masivas, los cuales serán desplazados por macroalgas oportunistas/ruderales foliosas y filamentosas si éstas condiciones cambian por actividad humana como sobrepesca y fertilización del hábitat (Littler & Littler, 1984b; Littler & Littler, 2007).

En este contexto las algas coralinas son en general de crecimiento lento, por lo

que podría considerarse que no tienen un carácter oportunista/ruderal, son a menudo longevas (perenes) y resisten eficientemente tanto la herbivoría como la abrasión y el impacto destructivo del agua, gracias a la presencia del exoesqueleto de CaCO_3 lo que las hace muy robustas y altamente competitivas en determinados ambientes (Littler, 1973b, a; Littler, 1976; Littler, 1980; Littler & Littler, 1980; Johansen, 1981; Padilla, 1989; Duffy & Hay, 1990; Littler *et al.*, 1991; Steneck *et al.*, 1991; Steller & Foster, 1995; Foster, 2001; Steneck *et al.*, 2003). Sin embargo, también algunas especies mantienen un carácter más competitivo en el uso de la luz y ocupación del espacio pues están siempre presentes a lo largo de amplios gradientes ambientales aunque a menudo con una abundancia (biomasa) modesta (Littler, 1973b, a; Littler & Littler, 1980; Littler *et al.*, 1983; Littler & Kauker, 1984; Littler & Littler, 1984a; Littler *et al.*, 1991; Steneck *et al.*, 1991; Steneck & Dethier, 1994; Foster *et al.*, 1997; Foster, 2001). Esta información denota que existe una gran variedad de estrategias ecológicas en este grupo taxonómico tan diverso cuyo denominador común es su habilidad de calcificar y de formar un exoesqueleto de CaCO_3 . El origen de estas diferencias ecológicas podría estar en sus formas de crecimiento pero innegablemente también en esta habilidad común de formar sus esqueletos de CaCO_3 pues tanto la forma de crecimiento como la habilidad de calcificar están íntimamente asociadas a la fisiología fotosintética de la especie y a la habilidad con la que manejan la luz.

1.1.4. Arrecifes coralinos: amenazas globales actuales y el papel de las algas coralinas.

Los arrecifes coralinos son ecosistemas definidos por sus componentes biológicos (comunidad) y geológicos (estructura) y conforman uno de los sistemas más diversos y productivos del planeta (Wood, 1998; Buddemeier *et al.*, 2004). La estructura carbonatada arrecifal es producida por corales constructores de arrecifes y algas calcáreas pero estas últimas son más importantes para su mantenimiento (Johansen, 1981; Adey, 1998; Allemand *et al.*, 2004; Lough, 2008). Estos sistemas son importantes además por el sustento económico y alimenticio que representa para muchas poblaciones humanas y la protección que ofrece frente a fenómenos meteorológicos de alto impacto como huracanes (Moberg & Folke, 1999). El impacto humano sin embargo (quema de combustibles fósiles, fertilización y cambio de uso del suelo) ha aumentado el CO_2 atmosférico de 280 a 400 ppm en los últimos 300 años y ocasionado un sin número de perturbaciones en numerosos ecosistemas, entre ellos el aumento en la

temperatura superficial del océano y su acidificación (decremento de pH, carbonatos ($[\text{CO}_3^{2+}]$) y estado de saturación del CaCO_3 , Ω) condiciones que para el año 2100 serían de + 2-3°C sobre el promedio de la temperatura superficial y de - 0.2-0.4 unidades de pH (Solomon *et al.*, 2007). Estos procesos globales, calentamiento y acidificación del océano, se cree que representan las amenazas actuales más fuertes que enfrentan los ecosistemas marinos y, en particular, los arrecifes coralinos y los organismos calcificadores (Caldeira & Wickett, 2003; Takahashi, 2004; Orr *et al.*, 2005; Solomon *et al.*, 2007; Doney *et al.*, 2009).

La temperatura tiene un efecto directo sobre el metabolismo de los organismos. Induce en principio un incremento de todas las tasas metabólicas hasta un óptimo, a partir del cual se puede observar una pérdida de funcionalidad si persiste el aumento de la temperatura (Nobel, 2009). Estas características fisiológicas varían sin embargo de acuerdo a otros factores como la exposición lumínica, la estacionalidad, y/o umbrales fisiológicos específicos de cada proceso y/o organismo (Newell & Pye, 1968; Raven, 1988; Lobban & Harrison, 1994; Atkin & Tjoelker, 2003; Nobel, 2009). La respuesta a la temperatura es crítica cuando los organismos se encuentran cerca de sus límites térmicos. En verano por ejemplo, temperaturas por encima del máximo estacional promedio (MMM o maximum monthly mean según la NOAA, Strong *et al.*, 2011) pueden ocasionar un fenómeno masivo de *blanqueamiento* en corales simbióticos formadores de arrecife, definido como una pérdida de pigmentación y de funcionalidad en la relación simbiótica coral-dinoflagelado (*Symbiodinium*) (Hoegh-Guldberg, 1999; Fitt *et al.*, 2001; McWilliams *et al.*, 2005). Estos eventos pueden llegar a causar una importante mortalidad en la comunidad coralina (Hoegh-Guldberg, 1999; Hoegh-Guldberg *et al.*, 2007; Lough, 2008). Situaciones análogas de “*blanqueamiento*” (pérdida excesiva de pigmentación) en condiciones ambientales similares de estrés térmico también se han documentado en algas coralinas (Foster *et al.*, 1997; Martin & Gattuso, 2009; Webster *et al.*, 2011), aunque al no tratarse de organismos simbióticos, las bases mecánicas de ambos procesos siguen siendo objeto de debate (p. ej. Latham, 2008; Lesser, 2011).

Por otro lado, se cree que el impacto primario de la acidificación del océano se está produciendo sobre la calcificación (Kleypas *et al.*, 1999; Kleypas *et al.*, 2001) ya que en solución, la precipitación y disolución del CaCO_3 tiene una relación directa con el Ω , y éste a su vez con la $[\text{CO}_3^{2+}]$, por lo que ambos disminuyen si el pH se reduce

(Libes, 2009). Esta base teórica geoquímica ha ganado apoyo pues se han observado reducciones significativas de las tasas de calcificación, crecimiento y supervivencia de distintos organismos calcificadores en condiciones elevadas de $p\text{CO}_2$ (naturales y experimentales) (Kleypas *et al.*, 1999; Kleypas *et al.*, 2001; Feely *et al.*, 2004; Anthony *et al.*, 2008; Jokiel *et al.*, 2008). El resultado es una noción general que asume que las tasas de calcificación dependen del Ω del ambiente oceánico (p. ej. Ries *et al.*, 2009; Comeau *et al.*, 2013). Esta interpretación asume que el sustrato para calcificar en un proceso mediado biológicamente es el CO_3^{2+} , que no se ha demostrado todavía para ningún organismo. Además la posible dependencia de la calcificación de la fotosíntesis en productores primarios (Borowitzka & Larkum, 1987) hacen necesaria una re-evaluación de estas observaciones (p. ej., Iglesias-Prieto *et al.*, 2014). En las algas coralinas, la calcita-Mg de su esqueletos es la forma más soluble de CaCO_3 (Morse *et al.*, 2006), lo que las coloca como uno de los grupos más vulnerables a la acidificación del océano (Díaz-Pulido *et al.*, 2012). La interpretación actual considera que su desempeño está fuertemente comprometido por la acidificación y será exacerbado por la temperatura (Anthony *et al.*, 2008; Díaz-Pulido *et al.*, 2012). No obstante recientemente se han documentado diversas respuestas no necesariamente adversas de estos organismos frente a estos mismos estresores (Martin & Gattuso, 2009; Díaz-Pulido *et al.*, 2012; Egilisdottir *et al.*, 2012; Martin *et al.*, 2013b; Noisette *et al.*, 2013; Johnson *et al.*, 2014) lo que indica que las primeras interpretaciones no son tan generales para el grupo como se asumieron, y que las bases mecánicas del impacto fisiológico de la reducción del pH y del aumento de temperatura aún se desconocen. Por tanto, siguen siendo necesarias nuevas descripciones fisiológicas para entender las respuestas de las algas coralinas a las amenazas de carácter global. La amplia diversificación de nicho de las algas coralinas así como sus diversas adaptaciones fisiológicas para subsistir en contrastantes ambientes lumínicos, sugieren que la luz y la diversidad de respuestas fotoaclimatativas desarrolladas para su manejo más eficiente (por ej., alta eficiencia cuántica a baja luz y alta capacidad de fotoprotección a alta iluminación) es un área fundamental en su biología no sólo para entender la adecuación de estas especies a su ambiente, sino también para entender sus respuestas frente a un océano más ácido y más caliente. Un mejor conocimiento mecánico de estas respuestas puede sentar las bases de modelos fisiológicos más sólidos para predecir el impacto del cambio climático sobre comunidades dominadas por algas coralinas en diferentes latitudes.

1.1.5. Absorción de luz, fotosíntesis y calcificación: hacia una caracterización fisiológica y un modelo comparativo común y cuantitativo

De los factores que afectan el desempeño general de los organismos fotosintéticos, la luz es el más importante pues es un recurso fundamental para activar la fotosíntesis y sostener la producción de materia orgánica. Su gran variabilidad espacio-temporal y la necesidad de ajustar continuamente el tamaño del colector para maximizar la actividad fotosintética sin comprometerla en momentos de alta luminosidad, explica el papel clave que juega la luz en la regulación de la respuesta más importante de los organismos fotosintéticos al ambiente, la respuesta fotoaclimatativa (Lüning, 1990; Talarico & Maranzana, 2000; Blankenship, 2002). De modo que la luz y el uso de la misma, son determinantes en la distribución vertical en el océano, abundancia y productividad de los organismos fotosintéticos (Markager & Sand-Jensen, 1992; Markager, 1993; Kirk, 2011). Por lo que descriptores relacionados con la absorción y uso fotosintético de la luz pueden ser fundamentales para entender la distribución y adecuación de las especies a lo largo de gradientes ambientales, pero también la formación de comunidades a partir de la identificación de las diferentes habilidades competitivas de las especies que las conforman (Enríquez, 2005; Enríquez & Pantoja-Reyes, 2005; McGill *et al.*, 2006). La absorción de luz es una función básica de los organismos fotosintéticos (Niklas, 1994) ya que es el proceso a través del cual los pigmentos fotosintéticos capturan la energía solar. El descriptor cuantitativo de este proceso es la absorptancia (A), que se define como la fracción de luz incidente absorbida por el aparato fotosintético de un organismo, y que permite calcular la dosis de luz absorbida conociendo la intensidad del flujo de energía incidente (Kirk, 2011). La absorptancia se puede determinar para cada longitud de onda a lo largo del espectro visible que activa la fotosíntesis (photosynthetically active radiation, PAR, 400-700nm (Kirk, 2011), o también como el valor promedio del PAR (Enríquez & Sand-Jensen, 2003; Enríquez, 2005). La capacidad de absorción de luz de un organismo varía en función de los cambios en su sección transversal de pigmentos, pero sólo a baja pigmentación pues a concentraciones altas se satura en valores máximos (Ramus, 1978; Osborne & Raven, 1986; Markager, 1993; Enríquez *et al.*, 1994). Dependiendo de la especie sin embargo, pueden existir diferencias sustanciales en los valores de absorptancia para una misma pigmentación que se han explicado por el efecto del grosor del tejido fotosintético en la regulación de la eficiencia de absorción de luz de los pigmentos (Enríquez *et al.*, 1994; Geertz-Hansen *et al.*, 1994; Enríquez & Sand-Jensen,

2003; Enríquez, 2005). A alta pigmentación y/o alto grosor, los valores de absorptancia están maximizados y no pueden aumentar aunque sí lo haga el contenido de pigmentos del tejido. Cualquier aumento de la sección transversal de pigmentos una vez que la absorptancia está maximizada sólo conduce a reducir la eficiencia de absorción de luz de la estructura por causa de la autosombra que se generan a sí mismos los pigmentos. Este fenómeno se conoce como “*efecto paquete*” (Kirk, 2011) y resulta de la enorme concentración que tienen los pigmentos fotosintéticos en los complejos de antena ($\approx 0.3\text{-}0.94\text{ M}$) para favorecer la transferencia de la energía de excitación y dirigirla hacia el centro de reacción (Blankenship, 2002). La transferencia de energía depende de la cercanía de los pigmentos ($1/d^6$), lo que explica esta distribución tan ineficiente para la absorción de luz pero tan fundamental para maximizar la eficiencia de la transferencia de la energía de excitación y mantener un flujo continuo de electrones entre los centros de reacción del aparato fotosintético. Este fenómeno explica la pérdida de eficiencia de absorción de luz que sufren los pigmentos al estar organizados en estructuras funcionales como organelos, células y/o tejidos. Los oceanógrafos crearon hace varias décadas un descriptor para cuantificar esta pérdida de eficiencia al que denominaron el coeficiente específico de absorción (a^* ; $m^2\text{ mg pigm}^{-1}$) (Duysens, 1956; Kirk, 1975; Morel & Bricaud, 1981; Geider & Osborne, 1986; Kirk, 2011). También documentaron que la pérdida de eficiencia de absorción se puede describir como una reducción no lineal de a^* , a medida que la sección transversal de pigmentos se incrementa (Morel & Bricaud, 1981; Geider & Osborne, 1986; Kirk, 2011). Posteriormente, la misma reducción no lineal de la eficiencia de absorción se ha documentado para estructuras pluricelulares más complejas como hojas (Enríquez & Sand-Jensen, 2003; Enríquez, 2005) y corales escleractíneos (Enríquez *et al.*, 2005). Aún así, el efecto paquete puede ser contrarrestado gracias al incremento de la dispersión múltiple y a la distribución heterogénea de los pigmentos dentro de los tejidos multicelulares, lo que permite incrementar el paso óptico de la luz y aumentan la probabilidad de encontrar un pigmento y ser absorbido (Rühle & Wild, 1979; Osborne & Raven, 1986; Ramus, 1990). Por lo tanto, dos fenómenos antagónicos son los que determinan las propiedades de absorción de luz de las estructuras fotosintéticas: el efecto paquete y el esparcimiento múltiple de la luz. Conocer como actúan diferencialmente puede permitir entender el éxito ecológico y/o evolutivo de muchas especies, y quizás también parte de la base fisiológica que explica diferentes habilidades competitivas. La eficiencia de absorción también puede ser cuantificada en función de los costos estructurales del tejido

fotosintético: la biomasa o carbono, aún considerando que la mayor parte del carbono estructural no está implicado en la absorción de luz. Este descriptor fue propuesto inicialmente por Falkowski *et al.* (1985) y Ramus (1990) como una forma de cuantificar el retorno en carbono del esfuerzo invertido en la construcción del colector de luz. Este descriptor ha sido utilizado posteriormente para describir su dependencia del grosor de la estructura fotosintética y su masa específica, LMA (por sus siglas en inglés Leaf Mass Area, g PS m^{-2}) (Enríquez & Sand-Jensen, 2003), comparándose un diverso grupo de macrófitas marinas (Enríquez *et al.*, 1994); una única especie de alga verde mediterránea que presenta una gran variabilidad en su grosor, *Codium bursa* (Geertz-Hansen *et al.*, 1994); una planta anfibia de hoja delgada ($<150\mu\text{m}$) que varía ampliamente en su LMA, *Mentha aquatica* (Enríquez & Sand-Jensen, 2003); y la aclimatación en profundidad de una angiosperma marina mediterránea *Posidonia oceánica* (Olesen *et al.*, 2002). Este descriptor alternativo de la eficiencia de absorción de luz se denomina el coeficiente específico de absorción de luz de la biomasa (a^*_M , en $\text{m}^2 \text{gPS}^{-1}$) (Enríquez & Sand-Jensen, 2003). A grande rasgos la a^*_M disminuye al incrementarse el grosor del tejido y la masa específica LMA (Enríquez *et al.*, 1994; Geertz-Hansen *et al.*, 1994; Enríquez & Sand-Jensen, 2003). Este patrón de variación sugiere que organismos más eficientes, con estructuras colectoras de luz más baratas podrán mantener tasas de crecimiento mayores que organismos más ineficientes que requieren de colectores de luz más caros en términos de carbono.

Una vez que la energía lumínica es absorbida se tiene que transformar en un recurso biológicamente utilizable: carbohidratos, ATP y NADPH a través de la fotosíntesis. Las tasas fotosintéticas se incrementan linealmente sólo en condiciones de lumínica cercanas al punto de compensación. Esta linearidad se va perdiendo progresivamente a medida que la irradiancia aumenta hasta que alcanza un valor máximo a partir del cual ya no se incrementa más por mucho que la luz disponible siga aumentando. Esta saturación conduce a que la tasa de fotodaño es mayor en condiciones lumínicas por encima del punto de saturación de la fotosíntesis (E_k). Si la tasa de reparación supera a la de fotodaño, no hay pérdida de actividad fotosintética, pero si no la supera, se acumulan fotosistemas II (PSII) inactivos hasta un determinado nivel a partir del cual se vería también afectada la capacidad fotosintética, lo que se conoce como fotoinhibición o pérdida de la capacidad fotosintética (Behrenfeld *et al.*, 1998; Kirk, 2011). Esta misma respuesta, se ha observado en las tasas de calcificación de diversos organismos autótrofos incluyendo los corales simbióticos (Borowitzka &

Larkum, 1987; Allemand *et al.*, 2004; El Haïkali *et al.*, 2004; Martin *et al.*, 2006; Martin *et al.*, 2013a). Descriptores fisiológicos derivados de la respuesta fotosintética a la luz de los organismos (curva P vs E) aportan información muy valiosa sobre cómo se ajusta el metabolismo de los productores primarios al ambiente (Henley, 1993). Por ejemplo, las tasas de fotosíntesis máxima y respiración (P_{\max} y R), y las irradiancias de saturación y compensación (E_k y E_c) suelen ser mayores en organismos adaptados/aclimatados a alta luz en comparación con organismos adaptados/aclimatados a sombra que suelen presentar pendientes mayores en la fase lineal de incremento de la tasa fotosintética con la luz, conocida como eficiencia fotosintética, α . (King & Schramm, 1976; Björkman, 1981). Aunque la habilidad para calcificar es un proceso muy común en la naturaleza y en particular entre productores primarios arrecifales, la asociación mecanística entre calcificación y fotosíntesis es todavía objeto de discusión (McConnaughey & Whelan, 1997; Gattuso *et al.*, 1999; Allemand *et al.*, 2004) aunque hay sobrada evidencia de que la fotosíntesis promueve la actividad de calcificación ("Light Enhanced Calcification", Goreau, 1959; Goreau, 1963). Dada la conexión metabólica entre ambos procesos, el estudio de la variabilidad de la producción de carbonatos se ha unido al estudio de la variación de los descriptores del metabolismo fotosintéticos (p. ej., Gattuso *et al.*, 1999; Chisholm, 2000, 2003; Allemand *et al.*, 2004; Martin *et al.*, 2006; Suggett *et al.*, 2012; Martin *et al.*, 2013a; Noisette *et al.*, 2013; Enríquez & Schubert, 2014; Cohen *et al.*, 2016). Por tanto, la descripción metabólica completa (tasas de fotosíntesis, respiración y calcificación) además de otros descriptores de la fisiología fotosintética como la capacidad de fotoprotección, la eficiencia cuántica, las eficiencias de absorción de luz, etc, pueden ser utilizados para evaluar también el desempeño de la producción del esqueleto de carbonato, y su respuesta al estrés ambiental (p. ej., Dudgeon *et al.*, 1995; Rodríguez-Román *et al.*, 2006; Cayabyab & Enríquez, 2007; Anthony *et al.*, 2008; Schubert & García-Mendoza, 2008; Hofmann *et al.*, 2012; Martin *et al.*, 2013b; Noisette *et al.*, 2013).

1.1.6. Planteamiento de la tesis doctoral

Las algas coralinas se encuentran particularmente amenazadas por fenómenos globales como la acidificación y el aumento de temperatura del océano. Dada su amplia distribución y su importancia ecológica en una gran diversidad de ambientes marinos, evaluar el impacto de estas amenazas sobre este grupo es fundamental para predecir cuál será su efecto sobre los ecosistemas donde desempeñan un papel fundamental

como los arrecifes coralinos. Aunque el futuro de estas algas puede estar ya comprometido según algunos autores (Anthony *et al.*, 2008; Díaz-Pulido *et al.*, 2012; Johnson & Carpenter, 2012), nuevos análisis sugieren que la variabilidad de respuestas entre especies es muy grande, y, por tanto, la atribución al cambio climático de los efectos adversos que se están documentando en este grupo, tanto en condiciones naturales como experimentales, no es tan clara (Tabla I). Dada la utilidad de los modelos predictivos para implementar políticas de mitigación y conservación efectivas, un mejor entendimiento de los mecanismos fisiológicos afectados por el incremento de temperatura y la reducción del pH, permitiría una atribución más sólida al factor/es ambiental/es como más directamente implicado/s en los efectos adversos observados. En este contexto la fotobiología de las algas coralinas todavía no ha sido bien documentada, por lo que se necesita generar información básica todavía acerca de las limitaciones y habilidades funcionales de este grupo. Esta diversidad de habilidades funcionales todavía sin definir, podrían estar también relacionadas con las distintas formas de crecimiento que presentan las algas coralinas, en particular las relacionadas con el uso más o menos eficiente de la luz. A su vez, podrían también explicar la diversidad de respuestas que se han documentado ya en este grupo frente el cambio climático. Estas ideas son una oportunidad para evaluar en las algas coralinas la capacidad explicativa que tienen diferentes patrones morfo-funcionales para entender las diferencias observadas entre especies en su capacidad de adecuación al ambiente, diversificación de nicho y robustez de su respuesta ante determinadas perturbaciones ambientales. Mantener la funcionalidad frente a perturbaciones internas y/o externas, es decir, apostar por ser robusto, u optar por la eficiencia y la rápida capacidad de recuperación frente a la perturbación, serían las dos opciones evolutivas más probables de la selección natural (Kitano, 2002, 2007) que podrían ser descritas cuantitativamente por medio de patrones morfo-funcionales.

En el arrecife de Puerto Morelos, Quintana Roo, México, área natural protegida (Carabias-Lillo *et al.*, 2000) se encuentran presentes de tres formas de crecimiento de algas coralinas: rodolitos, algas incrustantes y algas articuladas (Fig. 2) que habitan en distintas zonas del arrecife (Torres-Mejía, 1991; Dreckmann *et al.*, 1996; Collado-Vides *et al.*, 1998). El rodolito *Neogoniolithon sp.* es común en la laguna arrecifal a 2-3 m de profundidad, en una zona altamente iluminada con sustrato arenoso. El alga articulada *Amphiroa tribulus* y el alga incrustante *Lithothamnion sp.* habitan zonas más profundas

del arrecife (5-6 m) y necesitan sustrato consolidado. De estas últimas, el alga articulada habita principalmente entre los espacios del coral *Agaricia agarites* (Fig. 1d) o entre colonias del coral *Orbicella* spp. en zonas de moderada a poca iluminación. Por otro lado, el alga incrustante analizada en este estudio, *Lithothamnion* sp., crece en los lados o por debajo de las cabezas de coral *Orbicella* sp. y nunca recibe iluminación directa (Fig. 1b, c). Esto indica que las tres especies tienen foto-adaptaciones muy distintas entre ellas y representa una oportunidad para explorar habilidades morfo-funcionales distintas utilizando a estas formas de crecimiento como organismos modelos. En esta tesis doctoral se realizó una caracterización fisiológica de cada una de las tres morfologías de algas coralinas. La primera parte de esta tesis realizó un análisis morfo-funcional de las propiedades de absorción de luz. Subsecuentemente se realizó una caracterización de la fisiología fotosintética y de calcificación de estas algas, para posteriormente describir los acoplamientos metabólicos entre fotosíntesis-calcificación-respiración y la determinación del factor de escala del metabolismo hacia la temperatura (Q_{10}). Finalmente, con base a lo anterior, se evaluaron los efectos del estrés térmico y la reducción de pH (acidificación) sobre el desempeño coralino.

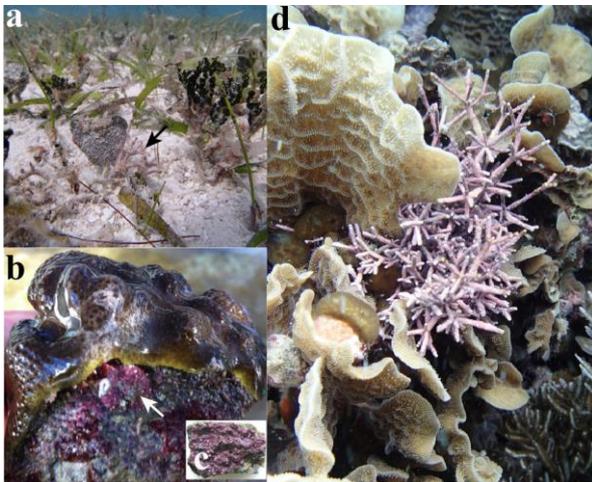


Figura 2. Algas coralinas y su hábitat en el arrecife de Puerto Morelos.

Ejemplares representativos de los morfotipos de algas coralinas presentes en el arrecife de Puerto Morelos, Q. Roo, México. (a) rodolitos (*Neogoniolithon* sp) creciendo en la pradera de *T. testudinum* a 3 m (flecha negra); (b) y (c) muestras del alga incrustante *Lithothamnion* sp., creciendo sobre esqueleto *Orbicella* sp. (flecha blanca) y (d) Alga articulada (*A. tribulus*) entre los espacios de *Agaricia agarites*.

1.2. Antecedentes

Descripciones fisiológicas completas de las algas coralinas son muy escasas en la literatura. No hay información acerca de sus propiedades ópticas salvo el análisis realizado por Payri *et al.* (2001) que examinó tejido no intacto del alga incrustante *Porolithon onkodes*, por lo que no pudo determinar las propiedades ópticas de la estructura completa, de forma similar a las descripciones ópticas realizadas por Dubinsky *et al.* (1984; 1990) para extractos de tejido de corales simbióticos, que no fueron capaces de determinar la extraordinaria eficiencia de absorción de la estructura intacta documentada por Enríquez *et al.* (2005). Por otro lado, la fisiología fotosintética y de calcificación ha sido más estudiada, destacando los estudios de Chisholm (2000, 2003) para cuatro especies de algas incrustantes de distintas profundidades. No hay tampoco estudios específicos para este grupo que evalúen el efecto de la forma de crecimiento o su morfología sobre las habilidades competitivas de la especie, y en específico sobre su eficiencia en el uso de la luz. Sólo existe el modelo forma-función general para algas (Littler, 1980; Littler, 1981) que aporta poco de las características fisiológicas del organismo y que no constituye un modelo cuantitativo sino que está basado en la clasificación de los tipos algales en categorías. La amenaza del cambio climático ha estimulado los estudios fisiológicos sobre las algas coralinas, en particular el estudio de los efectos de la reducción del pH del océano como consecuencia de la acidificación del océano. Esto ha hecho que la información disponible sobre diversos aspectos de la biología de las algas coralinas haya incrementado considerablemente. Sin embargo, muchos de estos estudios tienen una base fisiológica débil.

1.2.1. Absorción de luz

Los tejidos fotosintéticos de las macrofitas marinas absorben entre un 10% de la luz incidente hasta casi el 100%. Esta enorme variación puede ser explicada por la variabilidad en la sección transversal de pigmentos (clorofila a; 1 orden de magnitud, desde 10 hasta 500 mg chl *a* m⁻²) entre estructuras fotosintéticas y las importantes diferencias en el grosor del talo o tejido (desde 0.1-5 mm, Enríquez *et al.*, 1994). Se ha descrito una relación no lineal positiva entre la variación de la absorptancia y los cambios en la sección transversal de pigmentos o chl *a* (Enríquez *et al.*, 1994) pero que presenta una gran incertidumbre dependiendo de la anatomía de cada especie. En macrofitas con una sección transversal de absorción delgada como *Ulva*, *Porphyra* o *Thalassia testudinum* se observa una variación significativa de la absorptancia al

incrementarse la sección transversal de pigmentos. La absorptancia varía entre el 10-60% de la luz incidente, y se maximiza con aproximadamente 150 mg chl *a* m⁻² (Sand-Jensen, 1988; Frost-Christensen & Sand-Jensen, 1992; Enríquez, 2005). Por contraste, especies consideradas ópticamente opacas como el alga verde *Codium sp.* o el pasto marino *Posidonia oceanica* no presentan relaciones significativas entre el contenido de pigmentos y los valores de la absorptancia, pero muestran valores muy altos cercanos al 100% de su capacidad de absorción de luz, pero también de su contenido de pigmentos (Ramus, 1978; Enríquez *et al.*, 1992; Geertz-Hansen *et al.*, 1994; Olesen *et al.*, 2002). Los corales escleractíneos con secciones transversales mucho menores de 50 mg chl *a* m⁻² pueden llegar también a absorber un 90% de la luz incidente (Enríquez *et al.*, 2005). Estas diferencias indican que la eficiencia en la adquisición de un recurso fundamental como la luz en función del costo del colector, puede ser muy variable entre especies, lo que tiene implicaciones ecológicas y evolutivas muy importantes. Por otro lado, la respuesta fotoaclimatativa puede ser también muy diferente entre organismos según los efectos de los cambios en el contenido en pigmentos sobre la absorptancia (Vermaat & Sand-Jensen, 1987; Sand-Jensen, 1988; Frost-Christensen & Sand-Jensen, 1992; Markager, 1993; Olesen *et al.*, 2002; Schubert *et al.*, 2011).

El efecto paquete en estructuras pluricelulares de productores primarios acuáticos a^* ha sido descrito previamente para especies muy diversas como talos de las algas *Ulva sp.* y *Porphyra sp.* (Mercado *et al.*, 1996), *Gracilaria damaecornis* y *Euchema isiforme* (Schubert *et al.*, 2011); las hojas de la planta anfibia *Mentha aquatica* (Enríquez & Sand-Jensen, 2003); las hojas de pastos marinos (Cummings & Zimmerman, 2003; Enríquez, 2005; Legaria-Moreno, 2008; Pérez-Castro, 2010); y el coral simbiótico *Porites branneri* (Enríquez *et al.*, 2005). Todas estas especies presentan un patrón similar de variación: un declive no lineal de a^* al aumentar la sección transversal de chl *a* con un factor de escala similar de -0.83 (Mercado *et al.*, 1996; Enríquez, 2005; Enríquez *et al.*, 2005; Pérez-Castro, 2010). Sin embargo el intercepto es muy variable entre estructuras. Los corales escleractíneos muestran los mayores valores de a^* (máximos de 0.25 m² mg chl *a*⁻¹) en estructuras poco pigmentadas (Enríquez *et al.*, 2005), por encima de los valores determinados para las hojas del pasto *T. testudinum* (≈ 0.1 m² mg chl *a*⁻¹) y para los talos de las algas rojas *Gracilaria damaecornis* y *Euchema isiforme* (0.15 -0.013 m² mg chl *a*⁻¹). Los valores reportados para las hojas de *M. aquatica* son aún menores (Enríquez & Sand-Jensen, 2003). En algunos estudios comparativos se ha utilizado a^* para describir diferencias

fotoaclimatativas en una misma especie (Enríquez & Sand-Jensen, 2003); fotoadaptativas entre especies como algas rojas (Schubert *et al.*, 2011), pastos marinos (Enríquez, 2005) o la recuperación fisiológica de corales después de un evento de blanqueamiento (Rodríguez-Román *et al.*, 2006).

Pocos estudios han abordado hasta la fecha el análisis de la variación de la eficiencia de absorción por unidad de biomasa (a^*_M). Se ha documentado que a^*_M se reduce al incrementarse el grosor del tejido, y/o la biomasa por unidad de área proyectada o LMA (Enríquez *et al.*, 1994; Geertz-Hansen *et al.*, 1994; Enríquez & Sand-Jensen, 2003) pero un aumento en la cantidad clorofila *a* contrarresta esta disminución (Agustí *et al.*, 1994; Enríquez *et al.*, 1994; Enríquez & Sand-Jensen, 2003). Además, se ha descrito un incremento de a^*_M con la profundidad en hojas de pastos marinos (Olesen *et al.*, 2002), y una asociación positiva esta misma eficiencia con la tasa específica de crecimiento RGR y con el grosor del tejido (Ramus, 1990; Markager & Sand-Jensen, 1992; Agustí *et al.*, 1994; Enríquez & Sand-Jensen, 2003).

1.2.2. Fisiología fotosintética y de calcificación y cambio climático

Dado el éxito evolutivo de este grupo y su cosmopolitismo se pueden identificar diferencias fisiológicas relacionadas con el ambiente lumínico. Destacan diferencias aclimatativas/adaptativas de las especies asociadas a la disminución en la disponibilidad de luz con la profundidad. Por ejemplo, Chisholm (2000, 2003) encontró en especies de algas incrustantes una tendencia de las tasas metabólicas por unidad de área y de la irradiancia de saturación de la fotosíntesis (E_k) a disminuir al aumentar la profundidad. Así mismo, Payri *et al.* (2001) encontraron que los morfotipos de sombra del alga incrustante *P. onokodes* presentaban mayor contenido de pigmentos (chl *a* y ficobiliproteínas), menores E_k y una susceptibilidad mayor a la fotoinhibición que los morfotipos aclimatados a alta luz. Estudios sobre adaptaciones más específicas han documentado que algunas algas incrustantes y rodolitos tropicales son capaces de colonizar hábitats profundos (67-200 m), condiciones de muy poca iluminación y estas algas se caracterizan por presentar desempeños óptimos a irradiancias de 5 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$, aunque este desempeño se ve fuertemente reducido si se les compara con otras algas que habitan zonas de mayor iluminación (Littler *et al.*, 1991). Tendencias similares han sido observadas en algas incrustantes de zonas polares (10-30m de profundidad) a las cuales se han documentado irradiancias de compensación de 5-10 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y de saturación de 10-90 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Roberts *et al.*, 2002;

Schwarz *et al.*, 2005). Por el contrario, organismos aclimatados a alta luz presentan mucho mayores tasas de calcificación, fotosíntesis y respiración por unidad de área; mayores irradiancias de saturación y compensación de la fotosíntesis, E_k , E_c ; mayores secciones transversales de pigmentos; y mecanismos de fotoprotección más eficientes (Algarra & Niell, 1987; Algarra *et al.*, 1991; Häder *et al.*, 1997; Payri *et al.*, 2001; Chisholm, 2003; Häder *et al.*, 2003; El Haïkali *et al.*, 2004; Martin *et al.*, 2006; Schubert, 2008; Hofmann *et al.*, 2012). La fisiología de calcificación en algas coralinas muestra una tendencia similar a la respuesta fotosintética a la luz aunque los cambios observados en función de ésta son de menor magnitud (Chisholm, 2000, 2003; Martin *et al.*, 2006; Martin *et al.*, 2013a). Por otro lado, no se ha descrito todavía una relación clara entre la forma de crecimiento de un alga coralina y su desempeño, aunque se ha documentado una reducción del grosor de algas incrustantes con la profundidad (Dethier *et al.*, 1991). También aunque no específica de algas coralinas se ha documentado una reducción en las tasas metabólicas referidas a la biomasa al incrementar el grosor del tejido (Enríquez *et al.*, 1995) o de la estructura fotosintética en general pues es una relación válida también para organismos unicelulares (Enríquez *et al.*, 1996). En este sentido, a nivel individuo o población existen cambios importantes en la complejidad y capacidad para formar doseles, cambios que responden a la disponibilidad de luz (respuesta fotoaclimatativa). Por ejemplo el talo o dosel se “expande” en limitación de luz para maximizar la producción y el crecimiento (Watson, 1947; Björkman, 1981; Hay, 1981; Terashima & Saeki, 1983; Osborne & Raven, 1986). En el medio marino se sabe que el dosel formado por el pasto marino *Thalassia testudinum* (y su alto y variable grado de autosombra), provee un control interno del campo lumínico en las praderas que éste pasto forma (Enríquez *et al.*, 2002; Enríquez & Pantoja-Reyes, 2005), una alta capacidad de fotoprotección para maximizar la producción fotosintética dentro del mismo dosel (Schubert *et al.*, 2015) y una regulación de la producción foliar de acuerdo a la capacidad de incrementar la complejidad morfológica de su índice de área foliar, (LAI) como descriptor cuantitativo del dosel (Enríquez & Pantoja-Reyes, 2005; Enríquez & Schubert, 2014). La importancia del dosel en la adecuación de las algas coralinas todavía no ha sido explorada, aunque estudios previos han intentado cuantificarlo en dos algas articuladas, *Corallina officinalis* y *Janhia adhaerens* (Algarra & Niell, 1987; Enríquez *et al.*, 2009).

Con respecto a los estudios experimentales realizados hasta la fecha en algas coralinas simulando diferentes escenarios de cambio climático (pH 7.9-7.7 y +2-3°C)

los resultados más comunes que se documentan son efectos deletéreos sobre su desempeño (Tabla I). Bajo condiciones de $p\text{CO}_2$ elevado por ejemplo, se han observado reducciones en el grosor de la pared celular (Ragazzola *et al.*, 2012), en las tasas de calcificación (Anthony *et al.*, 2008; Semesi *et al.*, 2009b; Gao & Zheng, 2010; Büdenbender *et al.*, 2011), fotosíntesis (Anthony *et al.*, 2008; Gao & Zheng, 2010; Martin *et al.*, 2013b) y de crecimiento (Hofmann *et al.*, 2012; Ragazzola *et al.*, 2012; Ragazzola *et al.*, 2013; Kato *et al.*, 2014). También han sido reportadas reducciones significativas en el reclutamiento y en la supervivencia de algunas especies de algas coralinas (Kuffner *et al.*, 2007; Jokiel *et al.*, 2008). Estas reducciones documentadas entre distintos parámetros, varían entre especies, pero en general se han cuantificado del orden del 50-70%. Existen también estudios sin embargo, que no reportan ningún efecto de incremento del $p\text{CO}_2$ sobre las tasas respiratorias, fotosíntesis y de calcificación de las algas coralinas (Martin & Gattuso, 2009; Egilsdottir *et al.*, 2012; Noisette *et al.*, 2013; Comeau *et al.*, 2014) o bien, que han reportado un componente estacional muy contrastante en esta respuesta: decrementos de la fotosíntesis en verano pero un incremento de éstas en invierno (Martin *et al.*, 2013b). Además de descripciones del efecto inmediato de la temperatura (horas, p. ej, King & Schramm, 1982; Steller *et al.*, 2007) los análisis experimentales indican que mantener a los organismos por un cierto periodo de tiempo bajo condiciones de estrés térmico ocasiona reducciones significativas en las tasas de fotosíntesis y de calcificación (Anthony *et al.*, 2008), blanqueamiento del talo, pérdida de tejido funcional y alta mortalidad (Latham, 2008; Martin & Gattuso, 2009; Webster *et al.*, 2011; Díaz-Pulido *et al.*, 2012). Pero también se ha documentado un mínimo impacto del estrés térmico sobre el metabolismo coralino, principalmente sobre la fotosíntesis y el crecimiento de especies de algas coralinas de aguas profundas (Martin & Gattuso, 2009; Johnson & Carpenter, 2012; Martin *et al.*, 2013b; Comeau *et al.*, 2014). De tal modo que la interpretación de mayor aceptación entre la comunidad científica acerca de la respuesta de las algas coralinas frente al cambio global es que el incremento de temperatura exacerba los efectos negativos que la acidificación del océano tiene sobre sus tasas de calcificación y crecimiento (Anthony *et al.*, 2008; Martin & Gattuso, 2009; Díaz-Pulido *et al.*, 2012; Johnson & Carpenter, 2012; Martin *et al.*, 2013b).

Tabla I. Trabajos significativos sobre la respuesta de las algas coralinas frente al cambio climático.

Se incluyen trabajos sobre la fisiología y ecología de las algas coralinas: Abreviaciones: CCA: algas incrustantes; HL: alta luz; LL: baja luz; C: crecimiento; G: calcificación; M: mortalidad; B: blanqueamiento; PS: fotosíntesis; N: Necrosis; R: respiración; GPS: fotosíntesis bruta; G*: disolución en talos muertos; VBPO: enzima relacionada al blanqueamiento de pigmentos; F_v/F_m : Eficiencia fotoquímica máxima; AC: actividad de la anhidrasa carbónica. Símbolos: Las flechas denotan incremento o decremento, – ningún cambio; \wedge respuesta tipo gausseana.

Especie y Morfología	Ambiente	Estrés térmico	pH bajo/ alto pCO_2	Interacción*
Rodolitos y CCA ^{1,2}	Tropical, HL	-	↓ Reclutamiento, cobertura y C	
<i>Neogoniolithon sp.</i> ³ rodolito	Tropical HL		\wedge G	
<i>H. onkodes</i> , CCA ⁴	Tropical, HL	- G	↓ G	↓ G
<i>H. onkodes</i> , CCA ⁵	Tropical, HL	↑, M, B	↑ M, B ↓ G	↑ M ↓ G
<i>Lithothamnion glaciale</i> rodolito ⁶	Polar, LL		↓ C y grosor de pared celular	
<i>H. onkodes</i> , CCA ⁷	Tropical, HL	↓ PS, G, ↑ B	↓ PS, G, ↑ B	↓ G
<i>Lithophyllum caboichae</i> , CCA ⁸	Templada, LL	-G, N y M	-G	↓ G, ↑ G*
<i>Hydrolithon sp.</i> , rodolito ⁹	Tropical, LL		↓ G, -PS, R	
<i>C. sessilis</i> , articulada ¹⁰	Subtropical, HL		↓ PS y G	
<i>L. glaciale</i> , rodolito ¹¹	Polar, LL		↓ G (verano e invierno)	
<i>C. elongata</i> , articulada ¹²	Templado, LL		-GPS, R, G	
<i>Lithophyllum caboichae</i> , CCA ¹³	Templado, LL	-R, GPS, G	-R, ↓ GPS, ↑ G	↓ R, -PS, ↓ G
<i>C. officinalis</i> , articulada ¹⁴	Templada, LL		\wedge C, R y GPS, ↑ AC	
<i>C. officinalis</i> , articulada ¹⁵	Templada, LL	↓ Pigmentos y ↑ VBPO		
<i>N. fosleii</i> , CCA ¹⁶	Tropical, LL	↓ F_v/F_m e capacidad de inducir metamorfosis		

*Se muestran efectos estadísticamente interactivos.

Fuente: 1: Kuffner *et al.* (2007); 2: Jokiel *et al.* (2008); 3: Ries *et al.* (2009); 4: Johnson & Carpenter (2012); 5: Díaz-Pulido *et al.* (2012); 6: Ragazzola *et al.* (2012); 7: Anthony *et al.* (2008); 8: Martin & Gattuso (2009); 9: Semesi *et al.* (2009); 10: Gao & Zheng (2009); 11: Buddenbender *et al.* (2011); 12: Egilsdottir *et al.* (2012); 13: Martin *et al.* (2013); 14: Hofman *et al.* (2012); 15: Latham (2008); 16 Webster *et al.* (2011).

1.3. Hipótesis generales

(1) Existen diferencias funcionales asociadas a cada una de las formas de crecimiento de las algas coralinas, rodolitos, articuladas e incrustantes, tanto en las propiedades de absorción de luz (capacidad y eficiencia) como en sus tasas metabólicas, con implicaciones muy relevantes sobre el desempeño y la adecuación de cada forma de crecimiento al ambiente. Estas diferencias podrían también explicar su diferente contribución a la producción de carbonatos en el arrecife, su diferenciación de nicho, y el papel que puede desempeñar cada especie en su hábitat. Con base en esto se espera encontrar asociaciones de variación significativas entre diferentes descriptores estructurales del talo de las algas coralinas en particular la sección transversal de pigmentos y la masa específica del talo, y propiedades funcionales de la absorción de luz: absorptancia, a^*_{pigm} y a^*_M , así como también en sus tasas metabólicas (fotosíntesis, respiración y calcificación).

(2) El metabolismo de las algas coralinas (fotosíntesis, respiración y calcificación) es muy sensible al estrés térmico y a la reducción de pH y, por lo tanto, también a su interacción. La causa de esta fragilidad está relacionada con la luz y el papel de la acumulación de fotodaño en la inducción de una fotoinhibición y pérdida de habilidad para calcificar.

1.4. Objetivos generales y particulares

1. Realizar una caracterización fisiológica en cada una de las tres formas de crecimiento de algas coralinas presentes en el Arrecife de Puerto Morelos que permita generar un modelo fisiológico capaz de explicar las diferencias que se observen entre especies en su respuesta fisiológica y estructural frente a una exposición experimental durante 10 días a diferentes escenarios de cambio climático:

1.1. Realizar una descripción morfo-funcional basada en la caracterización de las propiedades ópticas del talo de cada especie:

1.1.1. Describir cuantitativamente la variabilidad de la capacidad (absorptancia, A) y eficiencia de absorción de luz (coeficiente específicos de absorción de los pigmentos $a^*_{\text{pig}} y de la biomasa a^*_M) del talo en función de la variación de su sección transversal de pigmentos y de su masa específica del talo, tanto para la clorofila a (680nm) como para el promedio del espectro visible (PAR, 400-700nm).$

1.2. Realizar una descripción de la fisiología fotosintética del talo de cada especie, de los acoplamientos metabólicos entre fotosíntesis, respiración y calcificación y describir sus factores de escala con respecto a la temperatura (Q_{10}):

1.2.1. Describir cuantitativamente la relación fotosíntesis-irradiancia (Curvas P-E) y determinar los parámetros que se derivan de esta relación:

1.2.1.1. Determinar la tasa respiración en oscuridad (R_D) y post-iluminación (R_L), la pendiente inicial de la curva (α), la irradiancia de compensación y de saturación (E_c , y E_k) y la tasa de fotosíntesis máxima P_{max} .

1.2.1.2. Estimar la eficiencia cuántica máxima de la fotosíntesis (Φ_{max}) y sus requerimientos mínimos cuánticos ($1/\Phi_{max}$).

1.2.2. Determinar y cuantificar las asociaciones de variación entre la irradiancia-calcificación y la fotosíntesis-calcificación por medio de:

1.2.2.1. Determinaciones simultaneas de fotosíntesis y calcificación a distintos niveles de irradiancia;

- 1.2.2.2. El uso de inhibidores de la fotosíntesis y la cuantificación de su efecto sobre la calcificación;
- 1.2.3. Determinar el factor de escala con respecto a la temperatura (Q_{10}) de las tasas máximas de fotosíntesis (P_{max}), calcificación (G_{max}), y respiración post-iluminación (R_L) mediante la descripción de la respuesta instantánea a la temperatura (24, 26, 28, 30 y 32°C) de organismos aclimatados a el promedio local máximo de verano (*Monthly Maximum Mean, MMM*) de la laguna arrecifal de Puerto Morelos – 30°C.
- 1.3. Evaluar el efecto del cambio climático (reducción de pH y aumento de la temperatura) sobre la fisiología de las tres especies de algas coralinas:
 - 1.3.1. Determinar el efecto individual y combinado de una reducción del pH de 0.2 unidades (8.1 a 7.9) y un nivel de estrés térmico (32°C) equivalente a +2°C sobre el promedio local máximo de verano, $MMM=30^{\circ}C$, sobre las tasas de fotosíntesis máximas (P_{max}), calcificación (G_{max}), respiración post iluminación (R_L) y la razón $P_{max} : R_L$; en exposiciones experimentales en mesocosmos de 10 días.
 - 1.3.2. Cuantificar la magnitud del fotodaño acumulado a través del monitoreo continuo de la eficiencia cuántica máxima (F_v/F_m), debido a la exposición de los organismos experimentales a una reducción del pH de 0.2 unidades (8.1 a 7.9) y un nivel de estrés térmico de +2°C sobre la temperatura de aclimatación que coincide con el *MMM* local.

1.5. Materiales y métodos

1.5.1. Colecta y manipulación

Se seleccionaron tres especies de algas coralinas representativas de las tres formas de crecimiento de este grupo (Fig. 2) en el arrecife de Puerto Morelos, Quintana Roo, atendiendo a su abundancia (Fig. 3) en comparación a otras especies de algas coralinas. (1) El rodolito *Neogoniolithon* sp., de crecimiento fruticoso (Woelkerling *et al.*, 1993). Este morfotipo se encuentra en la laguna arrecifal a una profundidad promedio de 2-3 m en la zona desprovista de vegetación (sustrato arenoso, no consolidado) o dentro de la pradera submarina de *Thalassia testudinum*. Los rodolitos se colectaron por medio de buceo libre (snorkeling). (2) El alga articulada *Amphiroa tribulus*, con genículas semiaplanadas que habita principalmente en el arrecife posterior a 4-5 m de profundidad y fue particularmente colectada en la Bocana chica. Esta alga se encuentra principalmente adherida a los espacios libres de las colonias del coral de *Agaricia agaricites* por lo que su campo lumínico está también afectado por la absorción de luz del coral y recibe quizás menos cantidad de luz de lo que la columna de agua a 4-5 m indicaría. Las genículas de este morfotipo presentan dos coloraciones distintivas: una pigmentada de color morado oscuro y otra color rosado. Ambas se incluyeron en el análisis funcional que se realizó en este estudio. La colecta de este morfotipo fue hecha por medio de buceo libre SCUBA. (3) Un alga incrustante, *Lithothamnion* sp., de forma de crecimiento costroso simple ya que crece en dos dimensiones y adopta la forma del sustrato que ocupa. Este morfotipo fue colectado también en la Bocana chica, a 5-6 m de profundidad. La peculiaridad de su colecta es que crece sobre el esqueleto de las colonias de las especies de coral *Orbicella faveolata* y *O. annularis*, ya sea por debajo o a un lado, en la zona no ocupada por el tejido vivo del coral, por lo que nunca recibe luz solar directa y que la intensidad lumínica de su entorno es probablemente muy baja (Fig. 2). Todas las colectas del alga incrustante fueron hechas por medio de buceo SCUBA. En comparación de estas últimas morfologías de algas coralinas, el campo lumínico natural de los rodolitos, es mucho más variable dada su condición de vida libre (no adherida a un sustrato) y porque habitan una zona más somera que esta expuesta a una mayor intensidad lumínica dentro la laguna arrecifal. Todos los organismos recolectados se trasladaron en bolsas zip-loc a las instalaciones de la Unidad Académica de Sistemas Arrecifales, Puerto Morelos, UASA, cubiertos con una bolsa negra para evitar sobreexponerlos a fuerte estrés

lumínico en superficie. Las muestras fueron colocadas en estanques exteriores en las instalaciones de la UASA, las cuales cuentan con flujo continuo y directo de agua de mar de la laguna arrecifal. Antes de las determinaciones subsecuentes los organismos experimentales fueron limpiados de epifitos visibles a simple vista. Las determinaciones de las propiedades de absorción de luz de las algas coralinas fueron realizadas uno o dos días después de la colecta mientras que las determinaciones fisiológicas requirieron mantener los organismos en los estanques por un tiempo máximo de una semana. La excepción a este protocolo se produjo con las algas incrustantes debido a que se observó una alta sensibilidad a la luz y a la temperatura. Para confirmar la óptima condición fisiológica de estos organismos a los estanques se realizaron los experimentos y las determinaciones fisiológicas cuando se observaron marcas de crecimiento lateral (3 semanas después de la colecta).



Figura 3. Área de colecta en el Arrecife de Puerto Morelos, Quintana Roo, México.

Los símbolos representan las zonas de colecta de rodolitos (círculos), algas articuladas (estrellas) y algas incrustantes (rectángulos). Imagen: Internet, Google Earth.

1.5.2. Descriptores estructurales del talo

1.5.2.1. Peso seco, contenido de CaCO_3 y materia orgánica.

Las secciones apicales de rodolitos y del alga articulada y secciones transversales del alga incrustante se secaron con una toalla absorbente para remover el exceso de agua y se pesaron en una balanza electrónica para determinar su peso húmedo (PH). Los mismos segmentos se secaron en una estufa a 60°C hasta obtener un peso constante ($\approx 48\text{h}$) para determinar el peso seco total (PS). A las muestras secas se les agregó HCl al 10% para eliminar el CaCO_3 . El exceso de ácido fue eliminado por decantación y el material orgánico se enjuagó con agua destilada para determinar de nuevo su peso seco. La cantidad de CaCO_3 presente en la estructura se calculó como la diferencia entre el peso seco total PS y el peso seco orgánico.

1.5.2.2. Área del talo, Masa específica (TMA) y grosor

La sección transversal (área proyectada) de los rodolitos y las algas articuladas se determinó digitalmente utilizando el software ImageJTM, mientras que para las algas incrustantes se utilizó el método del papel aluminio (Marsh, 1970). La masa específica del talo, TMA (por sus siglas en inglés, Thallus Mass Area \approx Leaf Mass Area, LMA) fue determinado como la razón entre el peso seco total y el área proyectada del segmento del talo analizado. Se determinó también la asociación de variación entre el peso seco y el peso húmedo del talo de cada especie (R^2 0.99, ANEXO A, sección 6.1). El grosor del talo se estimó indirectamente por medio de la relación TMA y su densidad (g PS volumen, en cm^{-3}). La densidad fue determinada como la relación entre el peso de una muestra suspendida en agua destilada y el peso de la muestra en el fondo del mismo recipiente. Con el valor de la masa específica y la densidad del talo, el grosor fue calculado como G (mm) = TMA/densidad). Los grosores de los diferentes organismos se estimaron a partir de la ecuación que describe su asociación de variación con la TMA ($P < 0.05$, $y = 5.96 * \text{TMA} + 0.0331$, $R^2 = 0.90$, $n = 32$). Esta relación ya ha sido descrita en la literatura para diferentes organismos (Witkosky & Lamont, 1991; Niinemets, 1999; Enríquez & Sand-Jensen, 2003). El grosor del talo no fue incluido directamente en ningún análisis estadístico pues se utilizó preferentemente el descriptor TMA, pero permitió ilustrar diferencias significativas entre morfologías.

1.5.2.3. Contenido de pigmentos: densidad y contenido por unidad de peso

El contenido de pigmento fue determinado espectrofotométricamente en los mismos segmentos utilizados para las determinaciones de absorción de luz. Las muestras se maceraron con un homogeneizador manual y se colocaron en tubos Ependorf (1ml). Para la extracción de las ficobiliproteínas se utilizó un buffer de fosfato de potasio (1ml, 0.1 M, pH 6.8) que se añadió al macerado. El extracto y el precipitado se dejaron reposar por dos horas en oscuridad a 4°C y se centrifugaron a 2 min a 130000 RPM. El sobrenadante se colocó en celdas de cristal y se diluyó para llevarlo a 3ml para su lectura. Al precipitado restante se le agregó acetona al 80% (1 ml) para extraer la clorofila *a* y se dejó reposar una noche en oscuridad a 4°C. Posteriormente se siguieron las mismas indicaciones descritas anteriormente para la lectura espectrofotométrica de la clorofila *a*. El contenido de ficobiliproteínas se determinó de acuerdo a las ecuaciones de Kursar *et al.* (1983) y el de clorofila *a* con las de

Lichtenthaler & Wellburn (1983). Todas las lecturas de pigmentos fueron realizadas en un espectrofotómetro convencional (Elyptica, Ensenada, México). El contenido de pigmentos fue normalizado por unidad de área proyectada y peso seco.

1.5.3. Descriptores del organismo: Índice de Área foliar (LAI)

El índice de área foliar LAI, Leaf Area Index por sus siglas en inglés, es un descriptor cuantitativo del grado de “empaquetamiento” del dosel de las comunidades vegetales (área foliar total referida a área ocupada por el dosel en su proyección vertical, $LAI \leq 1$ =dosel monocapa; $LAI > 1$ = dosel multicapa). Este índice fue desarrollado por Watson (1947) en agronomía con el fin de determinar el valor óptimo de LAI para un cultivo que conseguía maximizar la producción. Valores por debajo y por encima de ese valor óptimo conllevaban una pérdida significativa de producción. El parámetro LAI es utilizado comúnmente en ecología vegetal terrestre como un importante descriptor de procesos asociados a la producción primaria de comunidades vegetales (Gower *et al.*, 1999; Asner *et al.*, 2003; Hirose, 2005; Kitajima *et al.*, 2005). Sólo recientemente se ha introducido en estudios de ecología acuática de macrófitas bentónicas para analizar por ejemplo: (i) la respuesta a la profundidad de la morfología de un alga coralina articulada, *Jania adhaerens* (Enríquez *et al.*, 2009); (ii) el efecto de la variación de LAI en el campo lumínico del interior del dosel de la pradera submarina (Enríquez & Pantoja-Reyes, 2005); y (iii) la importancia de LAI como mecanismo de fotoprotección en ambientes altamente iluminados (Schubert *et al.*, 2015). En este estudio se utilizó el LAI, para cuantificar la complejidad morfológica de la estructura tridimensional de cada forma de crecimiento de las algas coralinas. Para ello se seleccionaron organismos con tamaño distintos para ampliar el rango de variación de LAI en cada morfotipo. El LAI se determinó de la siguiente forma: los talos completos de las algas coralinas se colocaron en un fondo blanco y se les fotografió desde la visión vertical para determinar su área proyectada. Posteriormente, en algas articuladas y rodolitos, se separaron las ramas de los individuos para calcular el área total del talo (por una cara) de la misma forma que se determinó el área proyectada. El valor de LAI se calculó como la razón del área total del talo relativa al área proyectada sobre el sedimento.

1.5.4. Determinaciones ópticas del talo: absorción de luz

Las propiedades ópticas del tejido intacto de algas coralinas fueron determinadas espectrofotométricamente, mediante la combinación de diferentes técnicas según fueran diferentes de 0, los valores de transmisión y reflectancia de talo.

1.5.4.1. Espectros de transmisión

Medidas directas de transmisión (T) fueron realizadas utilizando el método del “opal glass” (Shibata, 1959). Estas determinaciones fueron realizadas en aquellos segmentos capaces de transmitir luz ($T \neq 0$; grosor $<$ de ≈ 1 mm, en algas incrustantes y articuladas). La absorción de luz fue determinada entre 400 y 750nm (PAR) cada 0.5 nm utilizando un espectrofotómetro de doble haz AMINCO DW2, controlado por un sistema de adquisición de datos Olis (USA). Los segmentos de las algas se colocaron en celdas de plástico de 1cm^2 cubiertas con agua de mar filtrada ($50\ \mu\text{M}$) y sujetas con un soporte de plástico para mantener fija la posición de la muestra durante las determinaciones. Una muestra similar pero con tejido blanqueado (cloro comercial al 15%) se utilizó para cada determinación como *blanco* de acuerdo a las indicaciones de Enríquez *et al.* (1994), para corregir por la absorción de componentes no fotosintéticos y dispersión de luz residual. La técnica del “opal glass” tiende a sobreestimar la absorción de luz si la dispersión residual y la reflectancia (backscattering) son altas, lo que se evaluó en los valores de absorbancia a 725-750 nm ($D_{725-750}$).

1.5.4.2. Espectros de reflectancia

Las algas coralinas por lo general presentan a menudo valores de reflectancia $>$ 6-10%, lo que indica que las pérdidas por back scattering en las determinaciones de transmisión son significativas. Por tal motivo determinaciones de reflectancia (R) se hicieron entre los 400 y 750 nm con una resolución de 0.5 nm, utilizando un espectroradiómetro Ocean Optics USB2000 (USA) de acuerdo al protocolo descrito por Enríquez (2005) y Enríquez *et al.* (2005). Los segmentos de alga se colocaron en un contenedor negro con agua de mar filtrada. La muestra se iluminó de forma homogénea por medio de una fuente de luz comercial (HomeMart, 45W) situada a 25 cm del tejido y en un ángulo de 45° con respecto a la muestra. La luz reflejada por el tejido fue colectada por una fibra óptica de 2 mm de diámetro conectada al espectrómetro y situada a menos de 2 cm del tejido. La reflectancia se estimó como la razón de la

radiancia reflejada por la superficie del alga relativa a la reflejada por una superficie 100% reflejante de luz (p. ej. teflón). La reflectancia final fue corregida por la reflectancia de un tejido blanqueado del mismo organismo. Como criterio para validar la calidad de los espectros de reflectancia se utilizó también el valor a los 750nm, que debía aproximarse lo más posible al 100% de la luz reflejada, o en su caso estar por encima del 90% de luz reflejada para no aceptar en las determinaciones pérdidas de luz por dispersión residual superiores al 10%. La referencia del valor a 725-750 nm es la más conveniente para hacer la validación de las determinaciones ópticas, tanto de transmisión como de reflectancia, porque a esta longitud de onda no existe absorción de luz por el aparato fotosintético, es mínima por el tejido no fotosintético y la mayor parte de este valor refleja las pérdidas de luz debidas a dispersión residual. Los espectros de reflectancia fueron transformados como $D^* = \log(1/R)$, siguiendo las indicaciones de Shibata (1969) y Enríquez *et al.* (2005) para hacerlos comparables con los espectros de absorción (D), derivados de las determinaciones directas de transmisión.

1.5.4.3. Descriptores ópticos

Se utilizaron tres descriptores funcionales para describir la absorción de luz en las algas coralinas. La capacidad de absorción fue descrita por medio de la absorptancia como (i) el valor promedio entre 400-700 nm (PAR); y (ii) para el pico de absorción en el rojo de la clorofila a (680nm). La absorptancia fue calculada de acuerdo:

$$A=1-R-10^{-D}$$

Ecuación 1. Determinación de la absorptancia (A)

en donde R es la reflectancia y 10^{-D} es la atenuación de luz determinada mediante el modo de transmisión. Solo para el caso de los rodolitos la absorptancia fue calculada como:

$$A=1-R$$

Ecuación 2. Determinación de la absorptancia (A), si la transmisión T, es igual a 0

dado que su transmisión se demostró que era cercana a cero. En experimentos previos se determinó que esqueletos y muestras pigmentadas de rodolitos ($\approx 1.4 \pm 0.21$ mm de grosor) transmitían 1.7 ± 0.68 y $1.2 \pm 0.21\%$ de la luz respectivamente, por lo que la transmisión de la luz podía considerarse dentro del error de la determinación (1-2%) (Enríquez *et al.*, 2005). La eficiencia de absorción de luz se cuantificó utilizando dos

descriptores: la absorción específica de los pigmentos (a^*_{pigm}) y la absorción específica de la biomasa (a^*_M):

$$a^*_{\text{pigm}} = \frac{D}{\rho} * \ln 10 \text{ y } a^*_M = \frac{D}{TMA} * \ln 10$$

Ecuación 3. Determinación del coeficiente específico de absorción de luz de los pigmentos y la masa (a^*_{pigm} y a^*_M)

en donde D es la absorción de luz a una longitud de onda dada, ρ es la sección transversal de pigmentos en mg m^{-2} y TMA es la masa específica en gPS m^{-2} . Las absorbancias (PAR y 680nm) se estimaron como $-\log(1-A)$, para las algas articuladas e incrustantes y como $\log(1/R)$ para los rodolitos. Ambas se estimaron tanto para el PAR como para el pico de la clorofila a , a 680 nm. Los descriptores de la clorofila a , son comparables entre especies de algas coralinas y algas no coralinas, pues la clorofila a esta presente en todos los organismos fotosintéticos y en esta región existe mínima interferencia con los pigmentos accesorios. Son, por tanto, descriptores cuantitativos y universales lo que permite extender esta comparación a un rango muy amplio de estructuras fotosintéticas.

1.5.5. Determinaciones fisiológicas

1.5.5.1. Fluorescencia de la clorofila a

La fluorescencia de la clorofila a es una propiedad de los organismos fotosintéticos que puede ser medida en estructuras vivas y funcionales sin interferir en su actividad fotosintética. Por lo tanto, su determinación se considera una técnica no destructiva muy poderosa para monitorear la variabilidad espacio-temporal de la eficiencia fotoquímica del fotosistema II y la capacidad del aparato fotosintético de inducir mecanismos no fotoquímicos de disipación de calor, procesos que compiten entre sí cuando la luz se absorbe y no toda puede ser transformada en energía química. En oscuridad, cuando todos los centros de reacción se encuentran abiertos u oxidados, se puede determinar una fluorescencia mínima basal (F_o) mediante una excitación muy débil del aparato fotosintético que es incapaz de inducir alguna reacción fotoquímica en el fotosistema II (PSII). Si se aplica un pulso de luz saturante ($>4000 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 1.2s) se reducen todos los centros de reacción y se induce una fluorescencia máxima (F_m), cuando todos los PSII están cerrados y antes de que se inicie el transporte de electrones entre los dos fotosistemas a través de su primer transportador móvil, la plastoquinona. Dependiendo de las condiciones de iluminación del organismo (luz u

oscuridad) así como de su historia previa de luz se puede obtener información acerca de la condición fisiológica del sistema y del grado de impacto de la luz en él, a través de la acumulación de fotodaño. Dos importantes parámetros que se utilizan comúnmente en el seguimiento de la variación de la señal de fluorescencia son la eficiencia fotoquímica máxima (F_v/F_m , $F_v = F_m - F_o$), y la eficiencia fotoquímica efectiva a una determinada condición lumínica ($\Delta F_v/F_m'$). Dado que en oscuridad se relajan todos los procesos que compiten con la actividad fotoquímica de los centros de reacción, el primer parámetro (F_v/F_m) es un descriptor de la eficiencia máxima del PSII para transformar químicamente la energía lumínica que llega al centro de reacción. Todos los organismos tienen un valor máximo, mayor en las algas verdes y plantas superiores (0.85-0.88) que en algas rojas (<0.70), pero cambios relativos sobre este valor máximo indican acumulación de fotodaño.

La fluorescencia de la clorofila *a* fue estimada con dos instrumentos independientes. Primero se utilizó un fluorómetro portátil de alta resolución temporal (*Plant Efficiency Analyzer*; PEA; Hansatech Int., UK) para determinar la variabilidad de la curva de inducción de la señal de fluorescencia desde 1 a 5 segundos, con una resolución temporal de milisegundos (ms) durante el primer segundo. En este primer segundo es donde ocurren los mayores cambios en las cinéticas de los procesos fotoquímicos que se reflejan en la variación de la inducción de la emisión de fluorescencia. La alta resolución temporal del PEA permite determinar la secuencia O-J-I-P (Strasser *et al.*, 1995), que aporta información sobre los cambios en las cinéticas de los procesos y permite reconocer si hay problemas fisiológicos en la parte donadora y/o receptora de electrones del PSII comparando la señal con inhibidores específicos de cada lado de actividad de este fotosistema (Achnine *et al.*, 1996; Achnine *et al.*, 1998). Por ejemplo, el uso de un herbicida DCMU (3-(3,4-diclorofenol)-1,1-dimetilurea), que bloquea el transporte de electrones porque impide la reducción del segundo aceptor estable de electrones Q_B , permite evaluar la cinética de llenado del primer aceptor estable de electrones Q_A (single turnover, Strasser *et al.*, 1995; Strasser, 1997). La secuencia O-J-I-P en la curva de inducción de la señal de fluorescencia de la clorofila *a* fue determinada colocando el alga en un soporte ajustado para acoplarse al sensor de luz del PEA. Una vez en el sensor, se aplicaba un pulso de luz saturante con la intensidad máxima del instrumento y una duración de 2 segundos. Pruebas previas permitieron determinar la intensidad de luz necesaria para saturar los centros de reacción y determinar F_m (100% de acuerdo al instrumento). Información adicional y la secuencia

O-I-J-P obtenida para las algas coralinas se presenta en el ANEXO A, Sección 6.1. Además, este instrumento (PEA) se utilizó para determinar una correcta infiltración del DCMU en el talo coralino (ANEXO A, Sección 6.1), para posteriormente determinar el efecto de la inhibición de la fotosíntesis sobre las tasas de calcificación (ver acoplamientos metabólicos).

En este estudio también se utilizó un fluorómetro sumergible de pulso de amplitud modulada (Diving-PAM Walz, Effeltrich, Germany). Con este instrumento se monitoreó la variabilidad diurna de F_v/F_m en organismos experimentales durante el desarrollo del experimento de estrés térmico y reducción de pH para determinar la acumulación diferencial de fotodaño en cada tratamiento. También se utilizó para monitorear el proceso de aclimatación de los mismos organismos a las condiciones experimentales, antes de iniciar el experimento, ya que se asume que el proceso ha sido exitoso cuando los valores de F_v/F_m se mantienen constantes. Con este fluorómetro la fluorescencia basal (F_o) se determina al fijar el valor de la luz modulada, y el pulso de luz saturante ($>3000 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$) se aplica instantáneamente tanto para determinar F_v/F_m si la muestra ha estado previamente expuesta a oscuridad, o si se determina en el momento del día que alcanza este máximo (al amanecer y al anochecer (Enríquez *et al.*, 2002; Fitt *et al.*, 2009). Si la muestra está iluminada, este fluorómetro permite discriminar entre la luz ambiental (actínica) y la fluorescencia modulada por el fluorómetro y se puede determinar la eficiencia fotoquímica efectiva ($\Delta F/F_m$). Estos descriptores se determinaron con ayuda de un dispositivo que permitió mantener la misma distancia entre la fibra óptica y el tejido algal (2mm).

1.5.5.2. Fotosíntesis y respiración

Las tasas de fotosíntesis y de respiración se determinaron polarográficamente utilizando electrodos tipo Clark (Hansatech, Norfolk, UK) y cámaras de incubación provistas de un espacio periférico para recircular agua (DW3 Hansatech Instruments, Norfolk, UK). Este espacio periférico permitía acoplar las cámaras a un baño recirculador con control de temperatura (RTE-100/RTE 101LP; Neslab Instruments Inc., Portsmouth, NH, USA) para mantener la temperatura de incubación constante. Todas las determinaciones fueron hechas en aproximadamente 15-20 ml de agua de mar filtrada ($50\mu\text{M}$). Los datos fueron capturados con un sistema analógico/digital de adquisición de datos conectados a una computadora de escritorio utilizando el software

DATAKAN (Sable Systems, USA). En todas las incubaciones se utilizó una lámpara LS2 de alta intensidad de tungsteno-halógeno (Hansatech Instruments, Norfolk, UK) como fuente de luz. Para este tipo de determinaciones se utilizó aproximadamente 1.5-2 cm² de área viva de muestra para rodolitos y algas articuladas, y aproximadamente 3 cm² para algas incrustantes que mostraron una menor actividad por área. La respiración fue determinada en oscuridad (R_D) antes de las incubaciones en luz para posteriormente aplicar diferentes condiciones de iluminación para determinar la tasa de fotosíntesis neta a esa intensidad (NPS). Una vez que se había determinado la tasa de fotosíntesis en condiciones de saturación (E_k , ver más adelante) se determinó de nuevo en oscuridad la tasa de respiración del tejido, lo que se denominó respiración post-iluminación (R_L). Estas tasas respiratorias determinadas después de haber sido inducida la tasa de fotosíntesis en saturación de luz, son mejor proxy para la descripción del efecto de la temperatura sobre la respiración y en general, puesto que la limitación de la actividad mitocondrial por disponibilidad de sustrato y/o oxígeno es mínima en comparación de las tasas respiratorias en oscuridad (Colombo-Pallotta *et al.*, 2010).

1.5.5.3. Curvas fotosíntesis-irradiancia (P-E)

Se realizaron de 4-6 curvas fotosíntesis irradiancia (P-E) independientes en cada una de las tres morfologías de algas coralinas, de acuerdo a la metodología descrita en Enríquez *et al.* (2002) y Cayabyab & Enríquez (2007). Las muestras de algas coralinas fueron incubadas en las cámaras descritas previamente y expuestas a una secuencia de oscuridad (15 minutos, R_D) para posteriormente incrementar progresivamente la luz usando de 12 a 13 distintas intensidades lumínicas (8-10 min) mientras se monitoreaba la evolución de oxígeno dentro de la cámara. Al término de la última incubación la muestra se volvió a incubar en oscuridad para determinar la respiración post-iluminación (R_L). Las tasas de fotosíntesis neta se transformaron en tasas de fotosíntesis bruta corrigiendo por las pérdidas por respiración (Fotosíntesis bruta = Fotosíntesis neta + Respiración, GPS). Las tasas de fotosíntesis se normalizaron al área y al peso seco de cada muestra. Para cada curva independiente fotosíntesis vs irradiancia se determinó: 1) la tasa máxima de fotosíntesis (P_{max}) estimada como el promedio de los valores máximos obtenidos en cada curva a saturación lumínica; 2) la pendiente inicial de la curva o alfa (α) en la fase lineal de incremento, calculada como la pendiente de una regresión lineal (por lo general para valores de irradiancia < 80 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$); y

3) la irradiancia de saturación (E_k , irradiancia a la que satura la fotosíntesis) y de compensación (E_c , irradiancia a la cual la fotosíntesis compensa la respiración) calculadas por medio de las razones $E_k = P_{max} : \alpha$ y $E_c = R_D : \alpha$. Utilizando el valor de la absorptancia estimado para muestra (A_{PAR}) se determinó la eficiencia cuántica de la fotosíntesis (Φ_{max} ; mol de oxígeno evolucionado por mol de fotones absorbido) como $\Phi_{max} = \alpha / A_{PAR}$, para posteriormente determinar los requerimientos mínimos cuánticos de la fotosíntesis ($1/\Phi_{max}$; número de fotones requerido para la evolución de una molécula de oxígeno). La irradiancia dentro de las cámaras se midió con ayuda de sensor plano miniatura corregido por coseno conectado a el fluorómetro sumergible (PAR Fiber quantum sensor, Diving PAM, Walz, Effeltrich, Germany), previamente calibrado contra los valores determinados con un sensor plano corregido por coseno (LI193-SAR, LiCOR; Lincoln, NE, USA) conectado a un Data Logger sensor (LI-COR 1400, Lincoln, NE, USA).

1.5.5.4. Calcificación

La tasa de calcificación se determinó indirectamente por medio de la técnica de la anomalía de alcalinidad (Chisholm & Gattuso, 1991). El principio de esta técnica comúnmente usada para determinar tasas de calcificación de corales simbióticos y algas calcáreas (Chisholm & Gattuso, 1991; Chisholm, 2000; Martin *et al.*, 2006; Colombo-Pallotta *et al.*, 2010), se basa en que la precipitación/disolución de 1 mol de $CaCO_3$ reduce/incrementa la alcalinidad total del agua de mar (A_T) por dos equivalente molares. Atendiendo a este principio, los cambios en la A_T de una muestra de agua de mar en presencia de organismos con habilidad para calcificar y minimizando cualquier otro proceso que involucre flujo de iones divalentes (por ej. PO_4^{3-}) serán debidos a la precipitación/disolución de $CaCO_3$. La calcificación de las algas coralinas por lo tanto, se estimó mediante la determinación de la variación de la A_T del agua de mar, comparando la A_T previa a la incubación y después de ser incubada en presencia de algas coralinas. Las determinaciones de A_T se realizaron espectrofotométricamente de acuerdo al método descrito en Yao & Byrne (1998). Esta técnica se basa en la en que la alcalinidad total es determinada a través de la determinación del pH de una muestra que ha sido titulada con un ácido fuerte y a la cual, le fue agregado previamente el colorante bromocresol púrpura (BCP). La determinación del pH final de la muestra era determinada de acuerdo a la lectura espectrofotométrica de las absorbancias a 432 y 589 nm de dicha muestra de agua de mar. Conociendo la cantidad de ácido agregado, el

volumen de la muestra (o peso) y la normalidad del ácido es posible calcular la alcalinidad total de la muestra de acuerdo a:

$$A_T = \frac{(-[H^+]_T V_{SA} + N_A V_A)}{V_s}$$

Ecuación 4. Determinación de la alcalinidad total (AT)

en donde: $[H^+]_T$ es la concentración de protones estimada directamente del pH final, N_A es la normalidad del ácido y V son los volúmenes de agua (s) y ácido (A) y su suma (V_{SA}). Las titulaciones se realizaron con un microtitulador automático (SD Scientific) y con HCl 0.1N, en un volumen aproximado de 20ml de agua de mar. Las lecturas espectrofotométricas se realizaron en tiempo real durante la titulación por medio de un espectroradiómetro miniatura (Ocean Optics USB 2000) conectado a una computadora portátil. Durante toda la titulación fue necesario burbujear N_2 para suprimir el intercambio de CO_2 atmosférico con la muestra durante la determinación. El cambio total en la A_T permitió calcular la tasa de calcificación de acuerdo a la siguiente ecuación:

$$\text{Calcificación } (G, \mu\text{mol CaCO}_3 \text{cm}^{-2} \text{h}^{-1}) = \Delta A_T \cdot v \cdot (2 a t)^{-1}$$

Ecuación 5. Determinación de la tasa de la calcificación a través de la técnica de la anomalía de alcalinidad

en donde: ΔA_T es la diferencia entre la alcalinidad del agua de mar control (no tratada) y el agua de mar incubada al final de la incubación; v es el volumen de la muestra (L), a es el área de la muestra en cm^2 ; y T es el tiempo de incubación (h). Se cuantificó, para el método utilizado, una desviación de $2.1 \mu\text{mol kg}^{-1}$ cuando se comparó la alcalinidad total de agua estándar del laboratorio de Andrew Dickson (SCRIPS Oceanography Institute, Batch 98). Las determinaciones de alcalinidad mostraron una precisión alrededor de $5.3 \mu\text{mol kg}^{-1}$ en determinaciones de la misma muestra de agua de mar ($n=4$). Incubaciones previas para determinar las tasas de calcificación en algas coralinas mostraron que una hora fue suficiente para determinar cambios significativos en la alcalinidad de alrededor de los $50 \mu\text{mol kg}^{-1}$, valores mucho mayores que el error de la determinación. Por lo tanto, se considero que una hora era suficiente para determinar las tasas de calcificación. Todas las determinaciones de alcalinidad fueron hechas con agua de mar filtrada ($50\mu\text{m}$) procedente de la zona exterior a la laguna arrecifal de Puerto Morelos, agua oceánica de la corriente de Yucatán con mínima presencia de nutrientes que pudieran interferir en estas determinaciones (ver Enríquez & Schubert, 2014). Las

muestras se analizaron en un tiempo no superior a 1 semana después de la incubación correspondiente.

1.5.5.5. Acoplamiento metabólico entre Fotosíntesis, Calcificación y Respiración

El estudio del acoplamiento entre la fotosíntesis y la calcificación se abordó utilizando dos aproximaciones distintas. Primeramente, se determinaron los cambios de la fotosíntesis y la calcificación a distintos niveles de irradiancia atendiendo a las determinaciones de las curvas P-E para cada especie por medio de determinaciones simultáneas de evolución de oxígeno y de anomalía de alcalinidad. Las determinaciones fisiológicas se realizaron en cámaras de incubación de 15-20ml (DW3 Hansatech Instruments, Norfolk, UK) con agua de mar filtrada a 30°C, temperatura de aclimatación de los organismos en verano (Rodríguez-Martínez *et al.*, 2010) cuando el experimento se realizó. Las muestras se incubaron por una 1h a cada nivel de irradiancia. Los niveles de irradiancia que se utilizaron fueron: 28, 40, 105, 202 y 600 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para rodolitos; 38, 60, 105, 160 y 512 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para algas articuladas; y 11, 20, 37, 150 y 250 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$, para algas incrustantes. Se utilizaron filtros de densidad neutra para ajustar la intensidad lumínica al valor deseado, que fueron colocados en la ventana de las cámaras. La irradiancia dentro de las cámaras se determinó como se señaló previamente. El tiempo de incubación para la determinación de cada curva experimental fue de $\approx 6-7$ h. Al terminar cada irradiancia experimental el agua de mar era almacenada y reemplazada, para su posterior determinación de alcalinidad. Del agua de mar filtrada inicial se seleccionó una muestra para realizar las determinaciones de alcalinidad control. Se realizaron 4 determinaciones por especie para cada curva fotosíntesis vs irradiancia (P-E), y los datos se normalizaron por área y peso seco de cada muestra. El acoplamiento metabólico se analizó considerando a la calcificación (y) como el proceso dependiente, y a la fotosíntesis como el parámetro independiente (x).

También se utilizaron diferentes inhibidores para determinar el grado de dependencia entre ambos procesos fotosíntesis y calcificación, así como para reconocer la presencia de enzimas específicas relacionadas con cada proceso. Para ello se utilizó: i) el herbicida DCMU (3-(3,4-diclorofenol)-1,1-dimetilurea) para bloquear el transporte de electrones y con ello la fotosíntesis sin afectar directamente a la actividad de calcificación; ii) el verapamilo ((RS)-2-(3,4-dimetoxifenil)-5-2[2-(3,4-dimetoxifenil)etil-metil-amino]-2-(1-metiletil)pentanenitrilo) para bloquear los canales

de calcio e inhibir la calcificación sin afectar directamente a la fotosíntesis; y iii) la acetazolamida (N-(5-(aminosulfonil)-1,3,4-tiadiazol-2-il)-acetamida) para bloquear la actividad externa de la enzima anhidrasa carbónica externa, o la presencia de actividad extracelular de una enzima con un sitio activo similar a ella y sensible al mismo inhibidor. Esta enzima tiene un papel fundamental como mecanismo de enriquecimiento de carbono para minimizar la limitación de la fotosíntesis a luz saturante en muchos organismos marinos, pero también se ha identificado su presencia en el proceso de calcificación mediado por actividad biológica (Allemand *et al.*, 1998; Furla *et al.*, 2000; Hofmann *et al.*, 2012; Enríquez & Schubert, 2014). Dado que el herbicida DCMU, actúa directamente sobre el aceptor primario de electrones (Q_B), se utilizó el análisis de la curva de inducción de la señal de fluorescencia, y el fluorómetro de alta resolución temporal (PEA) para determinar el éxito en la infiltración (ANEXO A, sección 6.1). Los rodolitos son las estructuras más gruesas de algas coralinas examinadas, por lo que fueron utilizados como modelo para determinar el éxito de la infiltración con DCMU. Se determinó que el tiempo adecuado para una infiltración correcta era de 30 min y se utilizó una concentración final de $10\mu\text{M}$ (Schubert, 2008). La aplicación del verapamilo y del inhibidor de la anhidrasa carbónica externa se utilizó únicamente en los rodolitos. Similar al DCMU, estos inhibidores se aplicaron por 30 minutos y ambos a una concentración de $10\mu\text{M}$. Todas las determinaciones que se hicieron para evaluar el efecto de cada inhibidor sobre la fotosíntesis y la calcificación fueron hechas para secciones apicales de las ramas de los rodolitos y de algas articuladas que se expusieron a condiciones de luz saturantes de aproximadamente $600\ \mu\text{mol quanta m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$. Para las algas incrustantes se utilizaron sus secciones transversales una intensidad de luz de $100\ \mu\text{mol quanta m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$ atendiendo a los resultados de las curvas P-E y utilizando el sensor plano corregido por coseno descrito previamente para medir la irradiancia. Todas las incubaciones fueron hechas con agua de mar filtrada ($45\mu\text{m}$). Del mismo set de muestras iniciales, se hicieron también determinaciones sobre organismos control a los que no se les había aplicado el inhibidor. Los cambios observados fueron expresados relativos al valor control.

1.5.5.6. Respuesta de las tasas metabólicas a la temperatura, determinación del factor de escala (Q_{10})

Las respuesta a los cambios en la temperatura de las tasas metabólicas, P_{max} , R_L y

G_{max} se determinó utilizando 5 tratamientos: 24°C, 26°C, 28°C, 30°C y 32°C. Este intervalo de temperatura representa la fluctuación estacional de la temperatura superficial del agua de mar en la laguna arrecifal de Puerto Morelos, la cual muestra un máximo de verano de 29.9°C ± 0.1 (Agosto) y un mínimo en invierno de 25.7°C ± 0.1 en Enero-Febrero (promedio del periodo 1993-2005, Rodríguez-Martínez *et al.*, 2010). Todas las muestras fueron aclimatadas por 30 minutos a la temperatura deseada previo a cada determinación fisiológica (incubaciones de 45 minutos) y se utilizaron de 6-8 réplicas independientes por morfotipo y tratamiento. Todas las determinaciones fueron realizadas a la luz saturante para cada especie. A diferencia de las determinaciones de evolución de oxígeno (fotosíntesis y respiración), las incubaciones para determinar las tasas de calcificación se realizaron en cámaras cilíndricas de acrílico de 20 ml de volumen colocadas en un recipiente de 3L conectado a un baño termocirculador con control de temperatura para mantener la temperatura constante de incubación. El agua de cada incubación fue almacenada para su posterior análisis de alcalinidad, así como una muestra control de agua de mar sin actividad orgánica. Los análisis de alcalinidad se hicieron en un tiempo no superior a una semana después de la incubación correspondiente. Se utilizaron lámparas de halógeno comerciales (50 W) como fuentes de luz. Una vez hechas las determinaciones fisiológicas a cada temperatura se determinó el cociente metabólico, Q_{10} (ver análisis de datos). De igual forma, la irradiancia dentro de éstas cámaras se midió con el sensor plano corregido por coseno descrito con anterioridad.

1.5.6. Desarrollo experimental

1.5.6.1. Descripción del sistema de mesocosmos

Todos los experimentos para evaluar el efecto del pH y temperatura sobre el desempeño coralino fueron realizados en el sistema de mesocosmos de la UASA-UNAM en Puerto Morelos. El sistema de mesocosmos consiste en 16 tanques de 30 L alimentados constantemente con agua de mar que proviene directamente de la laguna arrecifal pero que es almacenada primero, en tanques reservorios de 1000L en donde se ajustan las condiciones experimentales deseadas. La tasa de flujo del agua de los tanques experimentales (30L) fue de 0.33 L s⁻¹ y se mantuvo una tasa de recambio de 90s. El sistema de mesocosmos también cuenta con un control automático de pH y temperatura. El primero es mediante un sistema de válvulas electrónicas (Sierra

Instruments, INC, Smart-Track 2) que enriquecían de CO₂ a los reservorios conectadas a electrodos de pH (Thermo Scientific). Estos electrodos monitoreaban el pH del agua de mar del reservorio y, si este valor subía del deseado, se enviaba una señal al sistema para abrir la válvula y, para cerrarse, una vez que el pH experimental se alcanzaba. Los electrodos se calibraron con buffers NBS (pH_{NBS}) al inicio del experimento. La temperatura por otro lado, se controló por medio de calentadores comerciales para acuario (Process Technology, USA) localizados en los tanques reservorio, conectados a sensores termocople (tipo J, TEI Ingeniería, México). Las condiciones controladas de pH y temperatura del sistema de mesocosmos, pueden ser monitoreadas utilizando un sistema digital e inalámbrico de adquisición de datos (National Instruments, USA), con una resolución de 0.1°C para la temperatura y de 0.01 unidades de pH.

1.5.6.2. Diseño experimental y descripción de tratamientos

Todos los experimentos fueron hechos en condiciones de verano, Agosto-Septiembre 2013 (MMM local de 30°, Rodríguez-Martínez *et al.*, 2010). Después de una aclimatación inicial a las condiciones control (\approx 1 semana, hasta que los valores de F_v/F_m alcanzaron un valor constante), organismos de los tres morfotipos se expusieron durante diez días a cuatro tratamientos en un diseño ortogonal completo de dos factores: 1) tratamiento control: 30°C (MMM de verano) y pH ambiente (laguna \approx 8.1); 2) tratamiento pH bajo: temperatura control, 30°C) + pH controlado de 7.9 (escenario B2 de acuerdo al IPCC (Solomon *et al.*, 2007); 3) estrés térmico (anomalía térmica de +2°C por encima del MMM local) y pH ambiente 32°C (promedio verano + 2°C de estrés térmico) + pH ambiente (8.1); y 4) tratamiento interacción: estrés térmico (32°C) y pH bajo (7.9). Estas condiciones de pH y temperatura fueron controladas durante los diez días experimentales y monitoreadas cada 10 minutos. Se colocaron de 8-10 individuos por especie en cada tanque (16-20 por tratamiento) y se utilizaron dos tanques de 30L distintos para cada tratamiento. Las algas articuladas y las incrustantes fueron colocadas en los mismos tanques, pero los rodolitos en tanques independientes, atendiendo a los niveles de luz específicos para cada especie determinados de acuerdo a las descripciones de las curvas P-E y las descripciones de las condiciones lumínicas de cada hábitat. El objetivo de lo anterior fue inducir un estrés lumínico moderado y similar para cada especie (presión moderada sobre el PSII sensu Maxwell *et al.*, 1995). Para determinar las condiciones lumínicas de cada hábitat se utilizó el coeficiente de

atenuación de luz descrito para la laguna arrecifal de Puerto Morelos ($K_d = 0.1 \text{ m}^{-1}$) por (Enríquez & Pantoja-Reyes, 2005) y la profundidad a la que se hizo la colecta de los organismos. Las condiciones lumínicas experimentales finales establecidas para cada morfotipo fueron las siguientes: 53% de atenuación de luz para los rodolitos; 75% para *Amphiroa tribulus*; y $\sim 98\%$ (2% de la irradiancia superficial) para las algas incrustantes, CCA. Los bajos niveles de luz utilizados para las CCA fueron seleccionados después de haber inducido una pérdida severa de pigmentación en sólo unas horas de exposición lumínica a las primeras condiciones experimentales (\approx a las de las algas articuladas). Esta alta susceptibilidad de las algas incrustantes a sufrir fotoinhibición exigieron la gran disminución de las condiciones lumínicas experimentales hasta que se consiguieron similares niveles de presión lumínica sobre esta especie con sólo un 2% de la exposición en superficie. La irradiancia superficial fue monitoreada cada 5 minutos a lo largo del experimento utilizando un sensor de luz plano corregido por coseno (LI193-SAR, LiCOR; Lincoln, NE, USA) conectado a un Data Logger sensor (LI-COR 1400, Lincoln, NE, USA). La variación diurna de la radiación solar se expresó describiendo la variabilidad instantánea en la irradiancia en $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ pero también como cambios en la exposición de luz integrada a lo largo del día ($\text{mol quanta m}^{-2} \text{ día}^{-1}$). Para poder completar las determinaciones fisiológicas de cada tratamiento experimental, y al mismo tiempo mantener todos los organismos en cada tratamiento durante el mismo tiempo, se utilizó un retraso de un día para el inicio de cada tratamiento de tal modo que cada condición experimental terminó al día diez de haber comenzado. De acuerdo a lo anterior, la línea temporal utilizada fue la siguiente): i) inicio el día 0 del tratamiento control; ii) inicio el día 1 del tratamiento de bajo pH; iii) inicio el día 2 del tratamiento de estrés térmico; y iv) inicio el día 3 del tratamiento de interacción. Se utilizaron entre 16-20 organismos por tratamiento. Al iniciar el experimento las muestras fueron distribuidas al azar en los tanques. El sistema de mesocosmos se limpió cada dos días para evitar el crecimiento y acumulación de epífitos sobre los organismos experimentales y los tanques. También, cada dos días, se colectaron muestras de agua de mar de los tanques para estimar la alcalinidad y el pH de las condiciones experimentales a lo largo del tiempo y calcular así, los parámetros químicos del sistema de CO_2 ($T\text{CO}_2$, CO_2 , HCO_3^{-1} , CO_3^{2+} , $p\text{CO}_2$ y Ω_{calc}). Asimismo la eficiencia máxima fotoquímica (F_v/F_m) se monitoreó diariamente al atardecer (19:00 aproximadamente) utilizando un fluorómetro sumergible PAM (Diving PAM). Estas determinaciones (F_v/F_m) se realizaron en 15-20 min después del atardecer ($10 \mu\text{mol}$

quanta $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) cuando todo el decaimiento (quenching) no fotoquímico (NPQ) había sido relajado y la eficiencia fotoquímica del fotosistema II se asume que es máxima. Descripciones de aproximaciones experimentales similares se encuentran disponibles en Enríquez *et al.* (2002), Cayabyab & Enríquez (2007) y Kemp *et al.* (2014). Al iniciar el experimento (día 0) y después de 10 días en cada tratamiento, se determinaron en los organismos experimentales las tasas de P_{max} , R_L y G_{max} en el laboratorio, utilizando las mismas condiciones del experimento (pH y temperatura). Además, al finalizar cada tratamiento experimental a cada organismo se le determinó su concentración de pigmentos (clorofila *a* y antena) y se les fotografió para documentar cambios en su coloración. Se utilizaron de 6-8 réplicas (determinaciones sobre diferentes organismos) por tratamiento para cada determinación. Los resultados finales fueron expresados como cambios relativos al control.

1.5.7. Análisis estadístico de datos

Todos los análisis descritos continuación fueron realizados con el paquete estadístico SPSSTM, a menos que se indique lo contrario. En caso de ser necesario, los datos a analizar fueron transformados (log) para cumplir con los supuestos de normalidad y homocedasticidad necesarios para los análisis paramétricos.

La descripción de la variación de los parámetros estructurales del talo y funcionales se realizó por medio de gráficos de Box. Las asociaciones de variación entre los diferentes descriptores se determinaron por medio de análisis de correlación de Pearson. Particularmente para estos análisis, los datos fueron transformados logarítmicamente para normalizar su distribución de variación. Además, esta transformación permite la descripción de las asociaciones de variación siguiendo funciones alométricas del tipo $y = a * X^b$. Los análisis alométricos o de escala, son herramientas muy útiles para reconocer relaciones forma-función entre dos o más variables biológicas y ofrecen modelos explicativos o hipótesis de partida de modelos biológicos de carácter mecanístico causa-efecto (Niklas, 1994). Se aplicó el modelo de regresión lineal simple a los valores transformados de forma: $\log y = \log \beta + \alpha \log x$, lo que permitió obtener modelos basados en una función de poder con las variables no transformadas: $y = \beta x^\alpha$ y obtener así los factores de escala (α) que describen la magnitud de la dependencia no lineal de un descriptor funcional en función de los cambios de un descriptor estructural. Una vez determinado el factor de escala, se le

aplicó la corrección RMA, “*Reduced Major Axis*” por sus siglas en inglés (Niklas, 1994), que permite una corrección al factor de escala entre las dos variables (x , y) por los errores asociados a sus respectivas determinaciones. Por lo tanto x no se considera como una variable completamente independiente y se asumen dos fuentes de incertidumbre. El factor de escala corregido se calculó por medio de la siguiente ecuación:

$$FE_{RMA} = FE_{LS} / \sqrt{R^2}$$

Ecuación 6. Corrección del factor de escala utilizando el “*Reduced Major Axis, RMA*”

en donde: FE_{RMA} es el factor de escala del análisis RMA; FE_{LS} es el Factor de escala estimado por medio de la regresión lineal simple; y R^2 es el coeficiente de determinación del análisis de regresión. Si el FE es igual a 1, las dos variables están asociadas de forma lineal (y es directamente proporcional a x = relación isométrica o linear). Si FE es > 1 , existe una asociación no lineal entre los dos descriptores de forma que a valores mayores de x , el descriptor y se incrementa proporcionalmente más rápido. Por otro lado si FE es $<$ que 1, la no linearidad indica que a valores mayores de x , el descriptor y se incrementa proporcionalmente, de una manera más lenta. Para determinar diferencias entre la pendientes e interceptos de las asociaciones de variación de los descriptores estructurales y funcionales de cada morfotipo, se utilizó un análisis de covarianza, ANCOVA. Para entender y describir mejor la variación de los descriptores funcionales, se realizaron análisis de regresión múltiple descomponiendo los diferentes descriptores estructurales en sus componentes más básicos. Sin embargo, debido a la colinearidad detectada entre los distintos descriptores se aplicó para algunos casos, un análisis de rutas (*path analysis*) que distingue entre los efectos directos e indirectos de las asociaciones de variación, de acuerdo a la aproximación utiliza por Enríquez *et al.* (1993) y (Enríquez & Sand-Jensen, 2003).

Para determinar el grado de significancia de las diferencias observadas entre morfotipos en los parámetros derivados de las curvas P-E y G-E se realizaron ANOVAS de una vía y comparaciones pareadas a posteriori de HSD Tukey.

El acoplamiento metabólico entre la fotosíntesis bruta y la calcificación se describió con un modelo sigmoideal de 4 parámetros de acuerdo a Seber & Wild (1989):

$$\text{Tasa de calcificación (G, } \mu\text{mol de CaCO}_3 \text{ cm}^{-2}\text{h}^{-1}\text{)} = \frac{A}{1 + e^{-k(x-c)}}$$

Ecuación 7. Modelo sigmoideal usado para describir el acoplamiento metabólico entre las tasas de fotosíntesis y calcificación

en donde: A = amplitud o tasa máxima de calcificación observada, k = es factor de escala de x , c = centroide de la curva o valor de fotosíntesis bruta para obtener la mitad de la amplitud. El parámetro k se utilizó para calcular la tasa máxima de incremento de la calcificación con respecto a la fotosíntesis mediante la siguiente ecuación:

$$\text{Tasa máxima de incremento de } G = \frac{A * k}{4}$$

Ecuación 8. Determinación de la tasa máxima de incremento de calcificación

Este modelo fue calculado en el software KaleidaGraphsTM. De esta asociación se derivó un quinto parámetro, que describe cuantitativamente el valor mínimo de la tasa de fotosíntesis que es necesario para suprimir la descalcificación del alga coralina (valores negativos de la calcificación). Este parámetro se denominó como lo requerimientos fotosintéticos mínimos de la calcificación (MPR, $\mu\text{mol O}_2 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$) y se calculó como el intercepto de x de la regresión lineal de la asociación fotosíntesis-calcificación. Para describir el acoplamiento metabólico entre respiración y calcificación se utilizó una regresión lineal simple y las posibles diferencias entre especies se determinaron con un análisis de la covarianza (ANCOVA).

El impacto de los distintos inhibidores (DCMU, Verapamil y Acetazolmida) sobre las tasa máximas de fotosíntesis y calcificación y las tasas de respiración post-iluminación (P_{max} , G_{max} y R_L) se determinó con pruebas t-student entre los organismos control y los organismos experimentales de cada especie de alga coralina.

La variación en las tasas metabólicas por efecto de los incrementos en la temperatura (24-32°C) se describió por medio de regresiones lineales a la curva de respuesta metabolismo-temperatura y, a través del calculo del factor de escala de la temperatura (Q_{10}) para cada tasa metabólica y morfotipo. El Q_{10} se calculó como la razón entre la tasa metabólica a 33 y 24°C. Para examinar y determinar las posibles diferencias en las pendientes de variación del metabolismo con la temperatura entre especies se realizaron análisis de la covarianza (ANCOVAS).

Para el análisis del efecto diferencial de la temperatura y el pH sobre el metabolismo coralino y la variación del F_v/F_m en las tres especies de algas coralinas examinadas, se utilizó una ANOVA de dos vías con los tratamientos (pH y temperatura) como factores fijos (dos niveles por tratamiento). Además, una ANOVA de una vía se utilizó para establecer diferencias entre el control y cada tratamiento experimental, y entre los días iniciales y final del F_v/F_m de cada tratamiento. La hoja de cálculo $\text{CO}_{2\text{sys}}$ se utilizó para calcular los parámetros del sistema CO_2 -carbonatos Pierrot *et al.* (2006).

1.6. Esquema general

La descripción de este trabajo se ha organizado en tres capítulos experimentales que se describen a continuación. Un último capítulo de discusión general que pone en un contexto general los resultados obtenidos se ha añadido al final.

Capítulo 2, “*Análisis morfo-funcional de las algas coralinas: implicaciones sobre las propiedades de absorción de luz*”, que analiza el objetivo particular 1.1.1 y corresponde a los análisis de las propiedades ópticas de las algas coralinas.

Capítulo 3, “*Caracterización fisiológica de las algas coralinas: fisiología fotosintética, acoplamiento metabólicos entre fotosíntesis, respiración y calcificación, y factor de escala metabólico de la temperatura*” que analiza los objetivos particulares 1.2.1, 1.2.2 y 1.2.3 que corresponden a la descripción de la respuesta fotosintética y de calcificación a la luz, a la descripción del acoplamiento metabólico entre fotosíntesis y calcificación, y, respiración y calcificación, y finalmente, la descripción del factor de escala de estas tasas metabólicas con respecto a la temperatura.

Capítulo 4, “*La luz y la inhibición de la fotosíntesis como factores clave para explicar la diversidad de respuestas fisiológicas de las algas coralinas al estrés térmico y a la reducción de pH*” que analiza los objetivos particulares 1.3.1 y 1.3.2, que corresponden a la descripción del experimento que ha permitido analizar el impacto del estrés térmico y la reducción del pH sobre la fisiología de las algas coralinas.

1.7. Literatura citada

- Achnine L, Mata R, Iglesias-Prieto R, Lotina-Hennsen B (1998) Impairment of photosystem II donor side by the natural product odoratol. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, **46**, 5313-5317.
- Achnine L, Pereda-Miranda R, Iglesias-Prieto R, Moreno-Sánchez R, Lotina-Hennsen B (1996) Tricolorin A, a potent natural uncoupler and inhibitor of photosystem II acceptor side of spinach chloroplasts. *Physiologia Plantarum*, **106**, 246-252.
- Adey WH (1998) Coral reefs: Algal structured and mediated ecosystems in shallow, turbulent, alkaline waters. *Journal of Phycology*, **34**, 393-406.
- Agustí S, Enríquez S, Frost-Christensen H, Sand-Jensen K, Duarte CM (1994) Light harvesting among photosynthetic organisms. *Functional Ecology*, 273-279.
- Algarra P, De La Villa G, Niell J (1991) Effects of light quality and irradiance interactions on short-term pigment response of the red alga *Corallina elongata*. *Marine Ecology Progress Series*, **74**, 27-32.
- Algarra P, Niell FX (1987) Structural Adaptations to Light Reception in Two Morphotypes of *Corallina elongata* ELLIS & SOLAND. *Marine Ecology*, **8**, 253-261.
- Allemand D, Ferrier-Pagès C, Furla P *et al.* (2004) Biomineralisation in reef-building corals: from molecular mechanisms to environmental control. *Comptes Rendus Palevol*, **3**, 453-467.

- Allemand D, Furla P, Bénazet-Tambutté S (1998) Mechanisms of carbon acquisition for endosymbiont photosynthesis in Anthozoa. *Canadian Journal of Botany/Revue Canadienne de Botanique*, **76**, 925-941.
- Amado Filho GM, Moura RL, Bastos AC *et al.* (2012) Rhodolith beds are major CaCO₃ bio-factories in the tropical south west atlantic. *PLoS ONE*, **7**, 1-6.
- Anthony KRN, Kline DI, Díaz-Pulido G, Dove S, Hoegh-Guldberg O (2008) Ocean acidification causes bleaching and productivity loss in coral reef builders. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **105**, 17442-17446.
- Asner GP, Scurlock JMO, A. Hicke J (2003) Global synthesis of leaf area index observations: implications for ecological and remote sensing studies. *Global Ecology and Biogeography*, **12**, 191-205.
- Atkin OK, Tjoelker MG (2003) Thermal acclimation and the dynamic response of plant respiration to temperature. *Trends in Plant Science*, **8**, 343-351.
- Behrenfeld MJ, Prasil O, Kolber ZS, Babin M, Falkowski PG (1998) Compensatory changes in Photosystem II electron turnover rates protect photosynthesis from photoinhibition. *Photosynthesis Research*, **58**, 259-268.
- Bensoussan N, Gattuso J-P (2007) Community primary production and calcification in a NW Mediterranean ecosystem dominated by calcareous macroalgae. *Marine Ecology Progress Series*, **334**, 37-45.
- Bilan MI, Usov AI (2001) Polysaccharides of calcareous algae and their effect on calcification process. *Russian Journal of Bioorganic Chemistry*, **27**, 4-20.
- Björkman O (1981) Responses to Different Quantum Flux Densities. In: *Physiological Plant Ecology I: Responses to the Physical Environment*. (eds Lange OL, Nobel PS, Osmond CB, Ziegler H) pp 57-107. Berlin, Heidelberg, Springer Berlin Heidelberg.
- Blankenship R (2002) *Molecular mechanisms of photosynthesis*, UK, Blackwell Science.
- Borowitzka MA, Larkum AWD (1987) Calcification in algae: Mechanisms and the role of metabolism. *Critical Reviews in Plant Sciences*, **6**, 1-45.
- Buddemeier RW, Kleypas JA, Aronson RB (2004) Coral reefs & global climate change. (ed Ecosystems PCOCCTSOCR), Pew Center on Global Climate Change.
- Büdenbender J, Riebesell U, Form A (2011) Calcification of the Arctic coralline red algae *Lithothamnion glaciale* in response to elevated CO₂. *Marine Ecology Progress Series*, **441**, 79-87.
- Caldeira K, Wickett ME (2003) Anthropogenic carbon and ocean pH. *Nature*, **425**, 365-365.
- Carabias-Lillo J, Provencio E, De La Maza-Elvira J, Guitiérrez-Carbonell D, Gómez-Cruz M (2000) *Programa de manejo Parque Nacional Arrecife Puerto Morelos*, México, Instituto Nacional de Ecología, INE.
- Cayabyab NM, Enriquez S (2007) Leaf photoacclimatory responses of the tropical seagrass *Thalassia testudinum* under mesocosm conditions: a mechanistic scaling-up study. *New Phytologist*, **176**, 108-123.
- Chisholm JRM (2000) Calcification by crustose coralline algae on the northern Great Barrier Reef, Australia. *Limnology and Oceanography*, **45**, 1476-1484.
- Chisholm JRM (2003) Primary productivity of reef-building crustose coralline algae. *Limnology and Oceanography*, **48**, 1376-1387.
- Chisholm JRM, Gattuso J-P (1991) Validation of the Alkalinity Anomaly Technique for Investigating Calcification and Photosynthesis in Coral Reef Communities. *Limnology and Oceanography*, **36**, 1232-1239.
- Chung IK, J. B, Mehta S, Sahoo D, Stojkovic S (2010) Using marine macroalgae for carbon sequestration: a critical appraisal. *Journal of Applied Phycology*.
- Cohen I, Dubinsky Z, Erez J (2016) Light-enhanced calcification in hermatypic corals: new insights from light spectral responses. *Frontiers in Marine Science*, **2**.
- Collado-Vides L, Ortegón-Aznar I, Senties-Granados A, Comba-Barrera L, González-González J (1998) Macroalgae of Puerto Morelos Reef System, Mexican Caribbean. *Hidrobiológica*, **8**, 133-143.
- Colombo-Pallotta MF, Rodríguez-Román A, Iglesias-Prieto R (2010) Calcification in bleached and unbleached *Montastraea faveolata*: evaluating the role of oxygen and glycerol. *Coral Reefs*, **29**, 899-907.
- Comeau S, Carpenter RC, Edmunds PJ (2013) Coral reef calcifiers buffer their response to ocean acidification using both bicarbonate and carbonate. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **280**, 1-8.
- Comeau S, Carpenter RC, Edmunds PJ (2014) Effects of irradiance on the response of the coral *Acropora pulchra* and the calcifying alga *Hydrolithon reinboldii* to temperature elevation and ocean acidification. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **453**, 28-35.

- Cummings ME, Zimmerman RC (2003) Light harvesting and the package effect in the seagrasses *Thalassia testudinum* Banks ex König and *Zostera marina* L.: optical constraints on photoacclimation. *Aquatic Botany*, **75**, 261-274.
- Daume S, Brand-Gardner S, Woelkerling WJ (1999) Preferential settlement of abalone larvae: diatom films vs. non-geniculate coralline red algae. *Aquaculture*, **174**, 243-254.
- Dethier M, Paull K, Woodbury M (1991) Distribution and thickness patterns in subtidal encrusting algae from Washington. *Botanica Marina*, **34**, 201-210.
- Díaz-Pulido G, Anthony K, Kline DI, Dove S, Hoegh-Guldberg O (2012) Interactions between ocean acidification and warming on the mortality and dissolution of coralline algae. *Journal of Phycology*, **48**, 32-39.
- Doney SC, Fabry VJ, Feely RA, Kleypas JA (2009) Ocean Acidification: The Other CO₂ Problem. *Annual Review of Marine Science*, **1**, 169-192.
- Dreckmann KM, Stout I, Senties-Granados A (1996) Lista actualizada de las algas marinas bentónicas de Puerto Morelos, Quintana Roo, Caribe Mexicano. *Polibotánica*, **3**, 1-17.
- Dudgeon SR, Kubler JE, Vadas RL, Davison IR (1995) Physiological-Responses to Environmental Variation in Intertidal Red Algae - Does Thallus Morphology Matter? *Marine Ecology Progress Series*, **117**, 193-206.
- Duffy JE, Hay ME (1990) Seaweed Adaptations to Herbivory - Chemical, Structural, and Morphological Defenses Are Often Adjusted to Spatial or Temporal Patterns of Attack. *Bioscience*, **40**, 368-375.
- Duysens LN (1956) The flattening of the absorption spectrum of suspensions, as compared to that of solutions. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)*, **19**, 1-12.
- Egilsdottir H, Noisette F, Noël LMLJ, Olafsson J, Martin S (2012) Effects of pCO₂ on physiology and skeletal mineralogy in a tidal pool coralline alga *Corallina elongata*. *Marine Biology*, **160**, 2103-2112.
- El Haikali B, Bensoussan N, Romano JC, Bousquet V (2004) Estimation of photosynthesis and calcification rates of *Corallina elongata* Ellis and Solander, 1786, by measurements of dissolved oxygen, pH and total alkalinity. *Scientia Marina*, **68**, 45-56.
- Enríquez S (2005) Light absorption efficiency and the package effect in the leaves of the seagrass *Thalassia testudinum*. *Marine Ecology Progress Series*, **289**, 141-150.
- Enríquez S, Agustí S, Duarte C (1992) Light absorption by seagrass *Posidonia oceanica* leaves. *Marine Ecology Progress Series*, **86**, 201-201.
- Enríquez S, Agustí S, Duarte CM (1994) Light absorption by marine macrophytes. *Oecologia*, **98**, 121-129.
- Enríquez S, Ávila E, Carballo JL (2009) Phenotypic plasticity induced in transplant experiments in a mutualistic association between the red alga *Jania adhaerens* (Rhodophyta, Corallinales) and the sponge (Porifera: Haplosclerida): morphological responses of the alga. *Journal of Phycology*, **45**, 81-90.
- Enríquez S, Duarte CM, Sand-Jensen K (1993) Patterns in decomposition rates among photosynthetic organisms: The importance of detritus C:N:P content. *Oecologia*, **94**, 457-471.
- Enríquez S, Duarte CM, Sand-Jensen K (1995) Patterns in the photosynthetic metabolism of Mediterranean macrophytes. *Marine Ecology Progress Series*, **119**, 243-252.
- Enríquez S, Duarte CM, Sand-Jensen K, Nielsen SL (1996) Broad-scale comparison of photosynthetic rates across phototrophic organisms. *Oecologia*, **108**, 197-206.
- Enríquez S, Méndez ER, Iglesias-Prieto R (2005) Multiple scattering on coral skeletons enhances light absorption by symbiotic algae. *Limnology and Oceanography*, **50**, 1025-1032.
- Enríquez S, Merino M, Iglesias-Prieto R (2002) Variations in the photosynthetic performance along the leaves of the tropical seagrass *Thalassia testudinum*. *Marine Biology*, **140**, 891-900.
- Enríquez S, Pantoja-Reyes N (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, Sand-Jensen K (2003) Variation in light absorption properties of *Mentha aquatica* L. as a function of leaf form: Implications for plant growth. *International Journal of Plant Sciences*, **164**, 125-136.
- Enríquez S, Schubert N (2014) Direct contribution of the seagrass *Thalassia testudinum* to lime mud production. *Nature Communications*, **5**, 3835.
- Falkowski PG, Dubinsky Z, Wyman K (1985) Growth-Irradiance relationships in phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, **30**, 311-321.
- Feely R, Sabine C, Lee K, Berelson W, Kleypas J, Fabry V, Millero F (2004) Impact of anthropogenic CO₂ on the CaCO₃ system in the oceans. *Science*, **305**, 362-366.

- Fitt WK, Brown BE, Warner ME, Dunne RP (2001) Coral bleaching: interpretation of thermal tolerance limits and thermal thresholds in tropical corals. *Coral Reefs*, **20**, 51-65.
- Fitt WK, Gates RD, Hoegh-Guldberg O *et al.* (2009) Response of two species of Indo-Pacific corals, *Porites cylindrica* and *Stylophora pistillata*, to short-term thermal stress: The host does matter in determining the tolerance of corals to bleaching. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **373**, 102-110.
- Foster MS (2001) Rhodoliths: Between rocks and soft places. *Journal of Phycology*, **37**, 659-667.
- Foster MS, Riosmena-Rodríguez R, Steller DL, Woelkerling WJ (1997) Living rhodoliths beds in the Gulf of California and their implications for paleoenvironmental interpretation. *Geological Society of America, Special Paper*, **318**, 127-139.
- Frost-Christensen H, Sand-Jensen K (1992) The quantum efficiency of photosynthesis in macroalgae and submerged angiosperms. *Oecologia*, **91**, 377-384.
- Furla P, Galgani I, Durand I, Allemand D (2000) Sources and mechanisms of inorganic carbon transport for coral calcification and photosynthesis. *Journal of Experimental Biology*, **203**, 3445-3457.
- Gao KS, Zheng YQ (2010) Combined effects of ocean acidification and solar UV radiation on photosynthesis, growth, pigmentation and calcification of the coralline alga *Corallina sessilis* (Rhodophyta). *Global Change Biology*, **16**, 2388-2398.
- Garrabou J, Ballesteros E (2000) Growth of *Mesophyllum alternans* and *Lithophyllum frondosum* (Corallinales, Rhodophyta) in the northwestern Mediterranean. *European Journal of Phycology*, **35**, 1-10.
- Gattuso J-P, Allemand D, Frankignoulle M (1999) Photosynthesis and Calcification at Cellular, Organismal and Community Levels in Coral Reefs: A Review on Interactions and Control by Carbonate Chemistry. *American Zoologist*, **39**, 160-183.
- Geertz-Hansen O, Enríquez S, Duarte CM, Agustí S, Vaqué D, Vidondo B (1994) Functional implications of the form of *Codium bursa*, a balloon-like Mediterranean macroalga. *Marine Ecology Progress Series*, 153-160.
- Geider RJ, Osborne BA (1986) Light absorption, photosynthesis and growth of *Nannochloris atomus* in nutrient saturated cultures. *Marine Biology*, **93**, 351-360.
- Goreau T (1959) The physiology of skeleton formation on corals. I. A method for measuring the rate of calcium deposition by corals under different conditions. *Biological Bulletin*, **116**, 59-75.
- Goreau TF (1963) Calcium carbonate deposition by coralline algae and corals in relation to their roles as reef-builders. *Annals of New York Academy of Sciences*, **109**, 127-167.
- Gower ST, Kucharik CJ, Norman JM (1999) Direct and Indirect Estimation of Leaf Area Index, fAPAR, and Net Primary Production of Terrestrial Ecosystems. *Remote Sensing of Environment*, **70**, 29-51.
- Grime JP (1977) Evidence for the Existence of Three Primary Strategies in Plants and Its Relevance to Ecological and Evolutionary Theory. *The American Naturalist*, **111**, 1169-1194.
- Häder D-P, Lebert M, Flores-Moya A *et al.* (1997) Effects of solar radiation on the photosynthetic activity of the red alga *Corallina elongata* Ellis et Soland. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, **37**, 196-202.
- Häder D-P, Lebert M, Helbling W (2003) Effects of Solar Radiation on the Patagonian Rhodophyte *Corallina officinatis* (L.). *Photosynthesis Research*, **78**, 119-132.
- Harvey AS, Woelkerling WJ, Farr T, Neill K, Nelson W (2005) *Coralline algae of central New Zealand. An identification guide to common 'crustose' species*, Wellington, NIWA.
- Hay ME (1981) The Functional-Morphology of Turf-Forming Seaweeds - Persistence in Stressful Marine Habitats. *Ecology*, **62**, 739-750.
- Hay ME (1986) Functional gemoetry of seaweeds: ecological consequences of thallus layering and shape in contrasting light habitats. In: *On the economy of plant form and function*. (ed Givnish TJ) pp 635-666. U.S.A., Cambirdge University Press.
- Hein M, Pedersen MF, Sand-Jensen K (1995) Size-dependent nitrogen uptake in micro- and macroalgae. *Marine Ecology Progress Series*, **118**, 247-253.
- Henley WJ (1993) Measurement and interpretation of photosynthetic light-response curves in algae in the context of photoinhibition and diel changes. *Journal of Phycology*, **29**, 729-739.
- Herrera-Martínez P, Álvarez-Hernández S, Méndez-Trejo MDC, Riosmena-Rodríguez R (2013) Invertebrates: structure of the community and biodiversity associated to rhodolith-Sponge complex at Magdalena Bay. South Baja California. In: *Invertebrates. Classification, evolution and biodiversity*. (ed Riosmena-Rodríguez R) pp 251. New York, Nova Biomedical.
- Heyward AJ, Negri AP (1999) Natural inducers for coral larval metamorphosis. *Coral Reefs*, **18**, 273-279.

- Hinojosa-Arango G, Riosmena-Rodríguez R (2004) Influence of Rhodolith-Forming Species and Growth-Form on Associated Fauna of Rhodolith Beds in the Central-West Gulf of California, México. *P.S.Z.N. Marine Ecology*, **25**, 109-127.
- Hirose T (2005) Development of the Monsi-Saeki Theory on Canopy Structure and Function. *Annals of Botany*, **95**, 483-494.
- Hoegh-Guldberg O (1999) Climate change, coral bleaching and the future of the world's coral reefs. *Marine & Freshwater Research*, **50**, 839-866
- Hoegh-Guldberg O, Mumby PJ, Hooten AJ *et al.* (2007) Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science*, **318**, 1737-1742.
- Hofmann LC, Yildiz G, Hanelt D, Bischof K (2012) Physiological responses of the calcifying rhodophyte, *Corallina officinalis* (L.), to future CO₂ levels. *Marine Biology*, **159**, 783-792.
- Iglesias-Prieto R, Galindo-Martínez CT, Enríquez S, Carricart-Ganivet JP (2014) Attributing reductions in coral calcification to the saturation state of aragonite, comments on the effects of persistent natural acidification. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **111**, E300-E301.
- Johansen HW (1981) *Coralline Algae, A First Synthesis*, Boca Raton, Florida, U.S.A., CRC Press.
- Johnson MD, Carpenter RC (2012) Ocean acidification and warming decrease calcification in the crustose coralline alga *Hydrolithon onkodes* and increase susceptibility to grazing. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **434**, 94-101.
- Johnson MD, Moriarty VW, Carpenter RC (2014) Acclimatization of the Crustose Coralline Alga *Porolithon onkodes* to Variable pCO₂. *PLoS ONE*, **9**.
- Jokiel PL, Rodgers KS, Kuffner IB, Andersson AJ, Cox EF, Mackenzie FT (2008) Ocean acidification and calcifying reef organisms: a mesocosm investigation. *Coral Reefs*, **27**, 473-483.
- Kato A, Hikami M, Kumagai NH, Suzuki A, Nojiri Y, Sakai K (2014) Negative effects of ocean acidification on two crustose coralline species using genetically homogeneous samples. *Marine Environmental Research*, **94**, 1-6.
- Kemp DW, Hernández-Pech X, Iglesias-Prieto R, Fitt WK, Schmidt GW (2014) Community dynamics and physiology of *Symbiodinium* spp. before, during, and after a coral bleaching event. *Limnology and Oceanography*, **59**, 788-797.
- King RJ, Schramm W (1976) Photosynthetic rates of benthic marine algae in relation to light intensity and seasonal variations. *Marine Biology*, **37**, 215-222.
- King RJ, Schramm W (1982) Calcification in the maerl coralline alga *Phymatolithon calcareum*: Effects of salinity and temperature. *Marine Biology*, **70**, 197-204.
- Kirk JTO (1975) A theoretical analysis of the contribution of algal cells to the attenuation of light within natural water I. General treatment of suspensions of pigmented cells. *New Phytologist*, **75**, 11-20.
- Kirk JTO (2011) *Light and photosynthesis in aquatic ecosystems*, United Kingdom, Cambridge University Press.
- Kitajima K, Mulkey SS, Wright SJ (2005) Variation in Crown Light Utilization Characteristics among Tropical Canopy Trees. *Annals of Botany*, **95**, 535-547.
- Kitano H (2002) Systems Biology. *Science*, **295**, 1662-1664.
- Kitano H (2007) Towards a theory of biological robustness. *Molecular Systems Biology*, **3**, 1-7.
- Kleypas JA, Buddemeier RW, Archer D, Gattuso JP, Langdon C, Opdyke BN (1999) Geochemical consequences of increased atmospheric carbon dioxide on coral reefs. *Science*, **284**, 118-120.
- Kleypas JA, Buddemeier RW, Gattuso JP (2001) The future of coral reefs in an age of global change. *International Journal of Earth Sciences*, **90**, 426-437.
- Konar B, Riosmena-Rodríguez R, Iken K (2006) Rhodolith bed: a newly discovered habitat in the North Pacific Ocean. *Botanica Marina*, **49**.
- Kuffner IB, Andersson AJ, Jokiel PL, Rodgers KUS, Mackenzie FT (2007) Decreased abundance of crustose coralline algae due to ocean acidification. *Nature Geoscience*, **1**, 114-117.
- Kursar T, Van Der Meer J, Alberte R (1983) Light-Harvesting System of the Red Alga *Gracilaria tikvahiae*: I. Biochemical Analyses of Pigment Mutations. *Plant Physiology*, **73**, 353-360.
- Lambers H, Poorter H (1992) Inherent Variation in Growth-Rate between Higher-Plants - a Search for Physiological Causes and Ecological Consequences. *Advances in Ecological Research*, **23**, 187-261.
- Latham H (2008) Temperature stress-induced bleaching of the coralline alga *Corallina officinalis*: a role for the enzyme bromoperoxidase. *Bioscience Horizons*, **1**, 104-113.
- Lavelle JM (1979) Translocation in *Calliarthron tuberculosum* and its role in the light-enhancement of calcification. *Marine Biology*, **55**, 37-44.

- Legaria-Moreno L (2008) Análisis del efecto de la morfología foliar sobre la eficiencia de absorción de luz de las hojas del pasto marino *Thalassia testudinum*. Tesis Maestría, UNAM, México.
- Lesser MP (2011) Coral Bleaching: causes and mechanisms. In: *Coral Reefs: An Ecosystem in Transition*. (eds Dubinsky Z, Stambler N) pp 405-419. Springer Netherlands.
- Libes SM (2009) *Introduction to marine biogeochemistry*, U.S.A., Elsevier.
- Lichtenthaler HK, Wellburn AR (1983) Determination of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents. *Biochemical Society Transactions*, **11**, 591-592.
- Littler M (1976) Calcification and its role among the macroalgae. *Micronesica*, **12**, 27-41.
- Littler MM (1972) The crustose corallinaceae. *Oceanography and Marine Biology*, **10**, 103-120.
- Littler MM (1973a) The Distribution, Abundance, and Communities of Deepwater Hawaiian Crustose Corallinaceae (Rhodophyta, Cryptonemiales). *Pacific Science*, **27**.
- Littler MM (1973b) The population and community structure of Hawaiian fringing-reef crustose Corallinaceae (Rhodophyta, Cryptonemiales). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **11**, 103-120.
- Littler MM (1973c) The productivity of Hawaiian fringing-reef crustose Corallinaceae and an experimental evaluation of production methodology. *Limnology and Oceanography*, **18**, 946-952.
- Littler MM (1980) Morphological form and photosynthetic performances of marine macroalgae: tests of a functional/form hypothesis. *Botanica Marina*, **23**, 161-166.
- Littler MM (1981) The relationship between thallus form and the primary productivity of seaweeds. *Proceedings of the 8th International Seaweed Symposium, Bangor, North Wales, 18-23*, 18-23.
- Littler MM, Kauker B (1984) Heterotrichy and survival strategies in the red alga *Corallina officinalis* L. *Botanica Marina*, **27**, 37-44.
- Littler MM, Littler DS (1980) The evolution of thallus form and survival strategies in benthic marine macroalgae: field and laboratory tests of a functional form model. *American Naturalist*, 25-44.
- Littler MM, Littler DS (1984a) Relationships between macroalgal functional form groups and substrata stability in a subtropical rocky-intertidal system. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **74**, 13-34.
- Littler MM, Littler DS (1984b) A relative-dominance model for biotic sciences. *Proceedings of the Joint Meeting of the Atlantic Reed Committee Society of Reed Studies, Miami, Florida*.
- Littler MM, Littler DS (2007) Assessment of coral reefs using herbivory/nutrient assays and indicator groups of benthic primary producers: a critical synthesis, proposed protocols, and critique of management strategies. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **17**, 195-215.
- Littler MM, Littler DS, Blair SM, Norris JN (1985) Deepest Known Plant Life Discovered on an Uncharted Seamount. *Science*, **227**, 57-59.
- Littler MM, Littler DS, Hanisak MD (1991) Deep-water rhotolith distribution, productivity, and growth history at sites of formation and subsequent degradation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **150**, 163-182.
- Littler MM, Littler DS, Taylor PR (1983) Evolutionary strategies in a tropical barrier reef system: functional - form groups of marine macroalgae. *Journal of Phycology*, **19**, 229-237.
- Littler MM, Murray SN (1974) The primary productivity of marine macrophytes from a rocky intertidal community. *Marine Biology*, **27**, 131-135.
- Lobban CS, Harrison PJ (1994) *Seaweed ecology and physiology*, Cambridge, Cambridge University Press.
- Lough JM (2008) 10th Anniversary review: a changing climate for coral reefs. *Journal of Environmental Monitoring*, **10**, 21-29.
- Lüning K (1990) *Seaweeds: their environment, biogeography and ecophysiology*, Wiley.
- Markager S (1993) Light absorption and quantum yield for growth in five species of marine macroalgae. *Journal of Phycology*, **29**, 54-63.
- Markager S, Sand-Jensen K (1992) Light requirements and depth zonation of marine macroalgae. *Marine Ecology Progress Series*, **88**, 83-83.
- Marsh JA (1970) Primary productivity on reef-building calcareous red algae. *Ecology*, **51**, 255-263.
- Martin S, Castets M-DE, Clavier J (2006) Primary production, respiration and calcification of the temperate free-living coralline alga *Lithothamnion corallioides*. *Aquatic Botany*, **85**, 121-128.
- Martin S, Charnoz A, Gattuso JP (2013a) Photosynthesis, respiration and calcification in the Mediterranean crustose coralline alga *Lithophyllum cabiochae* (Corallinales, Rhodophyta). *European Journal of Phycology*, **48**, 163-172.
- Martin S, Clavier J, Guarini JM et al. (2005) Comparison of *Zostera marina* and maerl community metabolism. *Aquatic Botany*, **83**, 161-174.

- Martin S, Cohu S, Vignot C, Zimmerman G, Gattuso JP (2013b) One-year experiment on the physiological response of the Mediterranean crustose coralline alga, *Lithophyllum cabiochae*, to elevated $p\text{CO}_2$ and temperature. *Ecology and Evolution*, **3**, 676-693.
- Martin S, Gattuso JP (2009) Response of Mediterranean coralline algae to ocean acidification and elevated temperature. *Global Change Biology*, **15**, 2089-2100.
- Maxwell DP, Falk S, Huner NPA (1995) Photosystem II excitation pressure and development of resistance to photoinhibition: I. Light-harvesting complex II abundance and zeaxanthin content in *Chlorella vulgaris*. *Plant Physiology*, **107**, 687-694.
- Mcconnaughey T, Whelan J (1997) Calcification generates protons for nutrient and bicarbonate uptake. *Earth-Science Reviews*, **42**, 95-117.
- Mcgill BJ, Enquist BJ, Weiher E, Westoby M (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, **21**, 178-185.
- McWilliams JP, Cote IM, Gill JA, Sutherland WJ, Watkinson AR (2005) Accelerating impacts of temperature-induced coral bleaching in the Caribbean. *Ecology*, **86**, 2055-2060.
- Mercado JM, Jiménez C, Niell FX, Figueroa FL (1996) Comparison of methods for measuring light absorption by algae and their application to the estimation of the package effect. *Scientia Marina*, **60**, 39-45.
- Moberg F, Folke C (1999) Ecological goods and services of coral reef ecosystems. *Ecological Economics*, **29**, 215-233.
- Morel A, Bricaud A (1981) Theoretical Results Concerning Light-Absorption in a Discrete Medium, and Application to Specific Absorption of Phytoplankton. *Deep-Sea Research Part a-Oceanographic Research Papers*, **28**, 1375-1393.
- Morse ANC (1991) How do planktonic larvae know where to settle? *American Scientist*, **79**, 154-167.
- Morse JW, Andersson AJ, Mackenzie FT (2006) Initial responses of carbonate-rich shelf sediments to rising atmospheric $p\text{CO}_2$ and "ocean acidification": Role of high Mg-calcites. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **70**, 5814-5830.
- Nelson W (2009) Calcified macroalgae—critical to coastal ecosystems and vulnerable to change: a review. *Marine & Freshwater Research*, **60**, 787-801.
- Newell RC, Pye VI (1968) Seasonal variations in the effect of temperature on the respiration of certain intertidal algae. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **48**, 341-348.
- Nielsen S, Jensen KS (1990) Allometric scaling of maximal photosynthetic growth rate to surface/volume ratio. *Limnology and Oceanography*, **35**, 177-181.
- Nielsen SL, Enríquez S, Duarte C, Sand-Jensen K (1996) Scaling maximum growth rates across photosynthetic organisms. *Functional Ecology*, 167-175.
- Niinemets Ü (1999) Research review. Components of leaf dry mass per area—thickness and density—alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants. *New Phytologist*, **144**, 35-47.
- Niklas KJ (1994) *Plant allometry: the scaling of form and process*, USA, University of Chicago Press.
- Niklas KJ, Spatz H-C (2012) *Plant Physics*, USA, The University of Chicago Press.
- Nobel PS (2009) *Physicochemical and Environmental Plant Physiology* San Diego, CA Academic Press/Elsevier.
- Noisette F, Egilisdottir H, Davoult D, Martin S (2013) Physiological responses of three temperate coralline algae from contrasting habitats to near-future ocean acidification. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **448**, 179-187.
- Olesen B, Enríquez S, Duarte CM, Sand-Jensen K (2002) Depth-acclimation of photosynthesis, morphology and demography of *Posidonia oceanica* and *Cymodocea nodosa* in the Spanish Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series*, **236**, 89-97.
- Orr JC, Fabry VJ, Aumont O *et al.* (2005) Anthropogenic ocean acidification over the twenty-first century and its impact on calcifying organisms. *Nature*, **437**, 681-686.
- Osborne BA, Raven JA (1986) Light absorption by plants and its implications for photosynthesis. *Biological Reviews*, **61**, 1-60.
- Padilla DK (1989) Algal structure defenses: form and calcification in resistance to tropical limpets. *Ecology*, 835-842.
- Payri CE, Maritorea S, Bizeau C, Rodière M (2001) Photoacclimation in the tropical coralline alga *Hydrolithon onkodes* (Rhodophyta, Corallinales) from a French Polynesian reef. *Journal of Phycology*, **37**, 223-234.
- Pearse VB (1972) Radioisotopic study of calcification in the articulated coralline alga *Bossiella orbigniana*. *Journal of Phycology*, **8**, 88-97.

- Pérez-Castro MA (2010) Análisis del efecto de la morfología foliar sobre la eficiencia de absorción de luz de las hojas del pasto marino *Syringodium filiforme*. Tesis Licenciatura, Universidad del Mar, México, 106 pp.
- Perry CT, Hepburn LJ (2008) Syn-depositional alteration of coral reef framework through bioerosion, encrustation and cementation: Taphonomic signatures of reef accretion and reef depositional events. *Earth-Science Reviews*, **86**, 106-144.
- Perry CT, Spencer T, Kench PS (2008) Carbonate budgets and reef production states: a geomorphic perspective on the ecological phase-shift concept. *Coral Reefs*, **27**, 853-866.
- Pierrot D, Lewis E, Wallace DWR (2006) MS Excel Program Developed for CO₂ System Calculations. *Carbon Dioxide Information Analysis Center, Oak Ridge National Laboratory, U.S. Department of Energy, Oak Ridge, Tennessee. ORNL/CDIAC-105a*.
- Ragazzola F, Foster LC, Form A, Anderson PS, Hansteen TH, Fietzke J (2012) Ocean acidification weakens the structural integrity of coralline algae. *Global Change Biology*, **18**, 2804-2812.
- Ragazzola F, Foster LC, Form AU, Buscher J, Hansteen TH, Fietzke J (2013) Phenotypic plasticity of coralline algae in a High CO₂ world. *Ecology and Evolution*, **3**, 3436-3446.
- Ramus J (1978) Seaweed anatomy and photosynthetic performance: the ecological significance of light guides, heterogeneous absorption and multiple scatter. *Journal of Phycology*, **14**, 352-362.
- Ramus J (1990) A Form-Function Analysis of Photon Capture for Seaweeds. *Hydrobiologia*, **204**, 65-71.
- Raven J (1988) Temperature and algal growth. *New Phytologist*, **110**, 441-461.
- Ries JB, Cohen AL, Mccorkle DC (2009) Marine calcifiers exhibit mixed responses to CO₂-induced ocean acidification. *Geology*, **37**, 1131-1134.
- Riosmena-Rodríguez R, Woelkerling WJ, Foster MS (1999) Taxonomic reassessment of rhodolith-forming species of *Lithophyllum* (Corallinales, Rhodophyta) in the Gulf of California, Mexico. *Phycologia*, **38**, 401-417.
- Roberts RD, Kühl M, Glud RN, Rysgaard S (2002) Primary production of crustose coralline red algae in a high arctic fjord. *Journal of Phycology*, **38**, 273-283.
- Rodríguez-Martínez RE, Ruiz-Rentería F, Van Tussenbroek B, Barba-Santos G, Escalante-Mancera E, Jordan-Garza G, Jordan-Dahlgren E (2010) Environmental state and tendencies of the Puerto Morelos CARICOMP site, Mexico. *Revista de Biología Tropical*, **58** 23-43.
- Rodríguez-Román A, Hernández-Pech X, Thomé PE, Enríquez S, Iglesias-Prieto R (2006) Photosynthesis and light utilization in the Caribbean coral *Montastraea faveolata* recovering from a bleaching event. *Limnology and Oceanography*, **51**, 2702-2710.
- Rühle W, Wild A (1979) The intensification of absorbance changes in leaves by light-dispersion: differences between high-light and low-light leaves. *Planta*, **146**, 551-557.
- Sand-Jensen K (1988) Photosynthetic responses of *Ulva lactuca* at very low light. *Marine Ecology Progress Series*, **50**, 195-201.
- Schubert N (2008) Mecanismos de fotoprotección en algas rojas. Tesis Doctorado, CICESE, México, 198 pp.
- Schubert N, Colombo-Pallota MF, Enríquez S (2015) Leaf and canopy scale characterization of the photoprotective response to high-light stress of the seagrass *Thalassia testudinum*. *Limnology and Oceanography*, **60**, 286-302.
- Schubert N, García-Mendoza E (2008) Photoinhibition in red algal species with different carotenoid profiles. *Journal of Phycology*, **44**, 1437-1446.
- Schubert N, García-Mendoza E, Enríquez S (2011) Is the photo-acclimatory response of Rhodophyta conditioned by the species carotenoid profile? *Limnology and Oceanography*, **56**, 2347-2361.
- Schwarz A-M, Hawes I, Andrew N, Mercer S, Cummings V, Thrush S (2005) Primary production potential of non-geniculate coralline algae at Cape Evans, Ross Sea, Antarctica. *Marine Ecology Progress Series*, **294**, 131-140.
- Seber GA, Wild CJ (1989) *Nonlinear Regression*, New York, Wiley.
- Semesi I, Beer S, Björk M (2009a) Seagrass photosynthesis controls rates of calcification and photosynthesis of calcareous macroalgae in a tropical seagrass meadow. *Marine Ecology Progress Series*, **382**, 41-48.
- Semesi IS, Kangwe J, Björk M (2009b) Alterations in seawater pH and CO₂ affect calcification and photosynthesis in the tropical coralline alga, *Hydrolithon sp.* (Rhodophyta). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **84**, 337-341.
- Shibata K (1959) Spectrophotometry of translucence biological materials: opal glass transmission method. *Methods of Biochemical Analysis*, **7**, 77-109.
- Shibata K (1969) Pigments and a UV-absorbing substance in corals and a blue-green alga living in the Great Barrier Reef. *Plant & Cell Physiology*, **10**, 325-335.

- Solomon S, Quin D, Manning M *et al.* (eds) (2007) *IPCC. Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, Cambridge University Press.
- Steller D, Hernández-Ayón J, Riosmena-Rodríguez R, Cabello-Pasini A (2007) Effect of temperature on photosynthesis, growth and calcification rates of the free-living coralline alga *Lithophyllum margaritae*. *Ciencias Marinas*, **33**, 441-456.
- Steller DL, Foster MS (1995) Environmental factors influencing distribution and morphology of rhodoliths in Bahía Concepción, B.C.S., México. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **194**, 201-212.
- Steller DL, Riosmena-Rodríguez R, Foster MS, Roberts CA (2003) Rhodolith bed diversity in the Gulf of California: the importance of rhodolith structure and consequences of disturbance. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **13**, S5-S20.
- Steneck R, Dethier M (1994) A functional group approach to the structure of algal-dominated communities. *Oikos*, 476-498.
- Steneck RS (1986) The ecology of coralline algal crusts: convergent patterns and adaptive strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **17**, 273-303.
- Steneck RS, Hacker SD, Dethier MN (1991) Mechanisms of competitive dominance between crustose coralline algae: an herbivore-mediated competitive reversal. *Ecology*, 938-950.
- Steneck RS, Kramer PA, Loreto RM (2003) The Caribbean's western-most algal ridges in Cozumel, México. *Coral Reefs*, **22**, 27-28.
- Steneck RS, Martone P (2007) Algae, calcified. In: *Encyclopedia of tide pools*. (eds Denny MD, Gaines SD), Berkeley, University of California Press.
- Strasser BJ (1997) Donor side capacity of Photosystem II probed by chlorophyll a fluorescence transients. *Photosynthesis Research*, **52**, 147-155.
- Strasser RJ, Srivastava A, Govindjee (1995) Polyphasic chlorophyll a fluorescence transient in plants and cyanobacteria. *Photochemistry and Photobiology*, **61**, 32-42.
- Strong AE, Liu G, Skirving W, Eakin CM (2011) NOAA's Coral Reef Watch program from satellite observations. *Annals of GIS*, **17**, 83-92.
- Suggett DJ, Dong LF, Lawson T, Lawrenz E, Torres L, Smith DJ (2012) Light availability determines susceptibility of reef building corals to ocean acidification. *Coral Reefs*, **32**, 327-337.
- Takahashi T (2004) The fate of industrial carbon dioxide. *Science*, **305**, 352-353.
- Talarico L, Maranzana G (2000) Light and adaptive responses in red macroalgae: an overview. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, **56**, 1-11.
- Terashima I, Sacki T (1983) Light Environment within a Leaf I. Optical Properties of Paradermal Sections of *Camellia* Leaves with Special Reference to Differences in the Optical Properties of Palisade and Spongy Tissues. *Plant & Cell Physiology*, **24**, 1493-1501.
- Torres-Mejía E (1991) Zonación de macroalgas bentónicas en el arrecife de Puerto Morelos, Quintana Roo. Tesis Licenciatura, UNAM, México, D. F., 64 pp.
- Vermaat JE, Sand-Jensen K (1987) Survival, metabolism and growth of *Ulva lactuca* under winter conditions: a laboratory study of bottlenecks in the life cycle. *Marine Biology*, **95**, 55-61.
- Watson DJ (1947) Comparative physiological studies in the growth of field crops. I. Variation in net assimilation rate and leaf area between species and varieties, and within and between years. *Annals of Botany*, **11**, 41-76.
- Webster NS, Soo R, Cobb R, Negri AP (2011) Elevated seawater temperature causes a microbial shift on crustose coralline algae with implications for the recruitment of coral larvae. *The ISME Journal*, **5**, 759-770.
- Williams EA, Craigie A, Yeates A, Degnan SM (2008) Articulated coralline algae of the genus *Amphiroa* are highly effective natural inducers of settlement in the tropical abalone *Haliotis asinina*. *The Biological Bulletin*, **215**, 98-107.
- Witkosky E, Lamont B (1991) Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia*, **88**, 486-493.
- Woelkerling WJ (1988) *The coralline red algae: an analysis of the genera and subfamilies of nongeniculate Corallinaceae* New York, Oxford University Press.
- Woelkerling WJ, Irvine L, Harvey AS (1993) Growth-forms in Non-geniculate Coralline Red Algae (Corallinales, Rhodophyta). *Australian Systematic Botany*, **6**, 277-293.
- Wood R (1998) The ecological evolution of reefs. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 179-206.
- Yao W, Byrne RH (1998) Simplified seawater alkalinity analysis: Use of linear array spectrometers. *Deep Sea Research (Part I, Oceanographic Research Papers)*, **45**, 1383-1392.

Capítulo 2: Análisis morfo-funcional de las algas coralinas: implicaciones sobre las propiedades de absorción de luz

2.1. Resumen

Las propiedades morfo-funcionales de los organismos tienen un papel clave en la determinación de su habilidad competitiva y su respuesta frente al ambiente. Una gran dificultad en ecología funcional es identificar los descriptores estructurales clave de procesos biológicos fundamentales que explican las restricciones funcionales o habilidades especiales de los organismos en su adecuación al ambiente. La alometría funcional es una disciplina de la ecología comparativa que se dedica a encontrar estas relaciones morfo-funcionales y determinar cómo se escala una determinada función a los cambios estructurales. Para ello, un primer requisito es encontrar o definir parámetros cuantitativos y de carácter universal que puedan describir una determinada propiedad estructural o funcional. La capacidad y eficiencia de absorción de luz del tejido fotosintético son dos propiedades funcionales de los organismos fotosintéticos, claves para determinar la dosis de luz que absorbe una estructura fotosintética (capacidad) y los recursos y/o costos estructurales (eficiencia) que necesita un determinado colector de luz para captar el principal recurso de los organismos fotosintéticos, la energía lumínica. El parámetro absorptancia (A), que describe a la fracción de luz incidente que es absorbida por el aparato fotosintético, y los coeficientes de absorción de luz por unidad de pigmento (a^*_{pigm} , $\text{m}^2 \text{ pigm}^{-1}$) o masa (a^*_M ; $\text{m}^2 \text{ g PS}^{-1}$) de tejido o talo, son los descriptores cuantitativos y universales de estas dos propiedades funcionales. Su cálculo deriva de las determinaciones de los espectros de absorción de luz de las estructuras fotosintéticas. Así mismo el contenido de pigmentos, el grosor de la estructura y la masa específica (g PS m^{-2}) son descriptores estructurales directamente implicados en la variación de la capacidad y eficiencia de absorción de luz de los tejidos fotosintéticos. En este capítulo se estudió la dependencia estructural de las propiedades de absorción de luz en tres especies de algas coralinas que representan a las tres formas de crecimiento características de este grupo taxonómico: los rodolitos (de vida libre), algas articuladas y una morfología incrustante simple (dos dimensiones). Este análisis pretende identificar habilidades y limitaciones funcionales de las algas coralinas asociadas a cada una de estas formas de crecimiento, con capacidad predictiva (identificación de mecanismos funcionales) de la segregación de nicho diferencial que cada morfotipo va a experimentar en el hábitat arrecifal. Los resultados de este análisis confirman que la estructura del talo y su masa específica además de los cambios en su contenido en pigmentos, determinan la variación en la absorptancia y en la eficiencia de absorción de luz del talo (a^*_{pigm} y a^*_M). Se evidenció además que la presencia de un esqueleto de carbonato permite incrementar significativamente esta eficiencia de forma similar a lo documentado previamente

para corales simbióticos por Enríquez *et al.* (2005). Mientras que los rodolitos y las algas incrustantes son los morfotipos más eficientes, las algas articuladas son el morfotipo más versátil, pues presentan una capacidad bifacial en lo que respecta a sus propiedades funcionales, es decir presentan características de ambos, los rodolitos y algas incrustante. La mayor eficiencia de absorción por biomasa del alga incrustante, le permite generar a este morfotipo talos muy delgados y virtualmente le permite crecer debajo de colonias de coral (*Orbicella annularis* y *O. faveolata*) en ambientes del arrecife muy limitados por luz. Por otro lado, los rodolitos son el morfotipo más exitoso en ambientes arrecifales que no tienen sustrato consolidado, de mayor iluminación donde puede generar tejidos más gruesos, condiciones donde el alga articulada no puede asentarse. La mayor eficiencia de absorción de los rodolitos y las algas incrustantes les permitiría también ser más exitosos en condiciones de mayor limitación de nutrientes. Aunque parte del éxito de las algas articuladas radique en capacidad bifacial funcional, el mayor éxito y ventaja sobre los otros dos morfotipos probablemente sea su habilidad para formar doseles complejos, lo que le daría mayor productividad por unidad de individuo, siempre y cuando exista un sustrato disponible.

2.2. Introducción

Las propiedades morfo-funcionales de los organismos tienen un papel clave en la determinación de las diferentes habilidades competitivas que ellos tienen para ocupar el espacio y responder así a la variación ambiental y por tanto, a su adecuación. El análisis de las relaciones morfo-funcionales de los organismos fotosintéticos se ha abordado desde diferentes perspectivas y destaca como pionera, la descripción de tres estrategias competitivas en el modelo triangular R-S-C de Grime (1977) para pastos terrestres, y en particular, para macroalgas bentónicas marinas, los grupos funcionales de los Littler (Littler, 1980; Littler & Littler, 1980). Estos modelos explicativos están basados en la descripción de categorías, las cuales no son parametrizables, y por tanto, su análisis es limitado y presentan un poder predictivo menor (Dethier *et al.*, 1991; Dethier, 1994; Steneck & Dethier, 1994; Padilla & Allen, 2000). Las aproximaciones basadas en modelos cualitativos parciales, aunque efectivas para una determinada comunidad o flora, han sido criticadas por su simplicidad y su falta de capacidad de ser aplicables en otras comunidades biológicas. Los descriptores cuantitativos y universales son mucho más útiles pero difíciles de identificar para que puedan reflejar procesos fundamentales en la adecuación de los organismos al ambiente (Dring, 1992; Duarte *et al.*, 1995; Davison & Pearson, 1996; Padilla & Allen, 2000; McGill *et al.*, 2006). La absorción de luz es un proceso fundamental en los organismos fotosintéticos pues determina la energía lumínica que potencialmente puede ser transformada en carbono orgánico, a la vez que determina el fotodaño potencial en el aparato fotosintético si es absorbida en exceso. Los descriptores cuantitativos y universales de las propiedades de absorción de luz son claves para determinar la dosis de luz que absorbe una estructura fotosintética (capacidad, A) y los recursos estructurales que necesita para colectarla (eficiencia, a^*). Las propiedades de absorción de luz varían considerablemente entre individuos de la misma especie, y también entre especies y poblaciones, aunque pueden ser explicadas por la variación de descriptores estructurales del tejido fotosintético como el grosor, la masa específica y el contenido de pigmentos (Ramus, 1978; Sand-Jensen, 1988; Enríquez *et al.*, 1992; Markager, 1993; Enríquez *et al.*, 1994; Geertz-Hansen *et al.*, 1994; Enríquez *et al.*, 1995; Figueroa *et al.*, 1995; Enríquez *et al.*, 1996; Olesen *et al.*, 2002; Enríquez & Sand-Jensen, 2003; Enríquez, 2005). Estas asociaciones que se han documentado previamente proveen de modelos explicativos, como la importante restricción del aumento del grosor (tamaño) de la estructura fotosintética

sobre el metabolismo fotosintético (Nielsen & Jensen, 1990; Enríquez *et al.*, 1996; Nielsen *et al.*, 1996). En este sentido, la alta capacidad (A) y eficiencia de absorción de luz (a^*_{pigm}) de los corales escleractíneos simbióticos y su eficiente uso de esta energía en fijar carbono en el proceso fotosintético se ha explicado por el efecto de la dispersión múltiple de la luz sobre sus esqueletos de CaCO_3 , lo que le confiere una ventaja ecológica muy importante en ambientes oligotróficos arrecifales (Enríquez, 2005; Rodríguez-Román *et al.*, 2006). Así mismo, muchas especies de macrófitas son capaces de habitar en condiciones limitantes de luz gracias a su alta eficiencia de absorción de luz por unidad de biomasa (a^*_M) pues permite generar estructuras delgadas y baratas (Markager & Sand-Jensen, 1992; Enríquez & Sand-Jensen, 2003). Además, en este tipo de organismos con estructuras fotosintéticas delgadas, modificaciones en el contenido de pigmentos, como lo documentado para el algas del género *Ulva*, son claves en su éxito en colonizar áreas con condiciones limitantes de luz para optimizar su capacidad de coleccionar energía lumínica y reducir sus requerimientos fotosintéticos (Sand-Jensen, 1988; Markager, 1993).

Las algas coralinas es un grupo muy amplio de algas rojas capaz de habitar ambientes muy diversos en cuanto a la presencia de herbívoros, y el movimiento de agua. Gran parte de su habilidad competitiva se asocia a la protección que les confiere el esqueleto de CaCO_3 (Littler, 1973a; Littler & Littler, 1980; Littler *et al.*, 1985; Steneck & Dethier, 1994; Steneck & Martone, 2007). Sin embargo, también habitan en contrastantes ambientes lumínicos, lo que tiene implicaciones fisiológicas y ecológicas muy importantes (Littler, 1972; Algarra & Niell, 1987; Payri *et al.*, 2001; Chisholm, 2003; Schubert & García-Mendoza, 2008) que no han sido suficientemente consideradas para explicar su diversificación de nicho y la diferenciación en las habilidades competitivas entre especies. El papel que estos cambios pueden ejercer sobre la habilidad para calcificar de las algas coralinas se desconoce, así como el papel que el esqueleto de CaCO_3 y la forma de crecimiento del organismo, puede tener en modificar la capacidad y eficiencia de la absorción de luz de sus talos. Por ejemplo, de acuerdo a la información disponible, la variación de la intensidad de luz determinaría principalmente cambios en la fisiología fotosintética, en el grosor y el área total de tejido, además de en el contenido de pigmentos del talo, pero se desconoce todavía cuál es su efecto sobre la forma de crecimiento y/o morfología de las algas coralinas (Littler, 1973b; Algarra & Niell, 1987; Dethier, 1994; Steller & Foster, 1995; Enríquez *et al.*,

2009). Describir cómo varían las propiedades de absorción de luz en las distintas formas de crecimiento de las algas coralinas permitirá quizás explicar diferencias entre ellas en su adecuación al ambiente. En este capítulo se realizó un análisis comparativo morfofuncional de las propiedades ópticas en tres especies del arrecife de Puerto Morelos que representan las tres formas de crecimiento típicas de algas coralinas (Fig. 2). El objetivo fundamental de este análisis fue identificar mecanismos que pudiera explicar diferencias funcionales en las habilidades competitivas entre los tres morfotipos. Se examinaron la capacidad (A) y la eficiencia de absorción de luz (a^*_{pigm}) por unidad de pigmento y de biomasa (a^*_M), utilizando a la variación en el contenido de pigmentos y la masa específica del talo (TMA) como variables explicativas.

2.3. Resultados

2.3.1. Descriptores estructurales del talo

2.3.1.1. Peso seco, contenido de CaCO₃ y materia orgánica

El contenido de CaCO₃ del talo varió entre el 91 y 94% del peso seco total y mostró una mayor proporción en rodolitos e incrustantes. La relación entre el peso húmedo y el peso seco pero también la composición relativa de contenido orgánico e inorgánico fueron similares entre los tres morfotipos (Tabla II).

Tabla II. Componentes del peso total de las algas coralinas.

PH:PS razón entre peso húmedo y peso seco total; MOS, materia orgánica seca. Los valores representan la media \pm ES. Los número en paréntesis corresponden a *n*.

	PH:PS	%CaCO ₃	%MOS
Rodolitos (45)	1.2 \pm 0.009	94.3 \pm 0.2	5.7 \pm 0.2
Articuladas (20)	1.1 \pm 0.007	91.6 \pm 0.4	8.4 \pm 0.4
Incrustantes (5)	1.1 \pm 0.03	93.6 \pm 0.8	6.4 \pm 0.3

2.3.1.2. Variación en la masa específica, grosor y contenido de pigmentos

Se observaron diferencias significativas (ANOVA 1 vía, $P < 0.05$, Tukey HSD ANEXO B, sección 6.2) para los descriptores estructurales (masa específica, grosor del tejido y pigmentos) principalmente entre rodolitos e incrustantes. Se observó que la masa específica del talo (TMA, gPS m⁻²) fue menor para las algas incrustantes, ≈ 400 gPS m⁻² y de dos a tres veces mayor, respectivamente, para las algas articuladas y rodolitos, con una moderada variación entre morfotipos (CV = 24-38%; Fig. 4). El

mismo patrón fue observado para el grosor del talo (Fig. 4). La densidad del tejido por otro lado, fue mayor para el alga articulada y menor para las algas incrustantes (≈ 1.5 y 2.5 mg cm^{-3}), con una variación mucho menor a la observada para la TMA y el grosor ($<11\%$). Los talos de las algas articuladas e incrustantes mostraron las mayores secciones transversales y contenido de pigmentos fotosintéticos ($\approx 1000-1500 \text{ mg pigmento m}^{-2}$ y $1.5-2 \text{ mg pigmento gPS}^{-1}$) en comparación de los rodolitos (Fig. 4). La variación de la sección transversal y contenido de clorofila *a* mostró el mismo patrón ($\approx 70 \text{ mg chl } a \text{ m}^{-2}$ y $0.16 \text{ mg chl } a \text{ gPS}^{-1}$). El análisis pigmentario reveló que la ficoeritrina fue el pigmento que se encontró en mayor proporción en el tejido de las tres especies analizadas ($\approx 50\%$) y la clorofila *a* en menor ($<10\%$). En general, la variación observada en los descriptores de pigmentos fue de moderada a media para cada morfotipo (C.V. 35-54%). Al comparar los tres morfotipos, la variación de la sección transversal del contenido total de pigmentos fue de casi tres órdenes de magnitud (Fig. 4).

2.3.2. Determinaciones ópticas del talo: absorción de luz

Los resultados descritos a continuación derivan de las determinaciones de absorción de luz del talo (y su correspondiente análisis estructural) y corresponden a 159 determinaciones espectrofotométricas, de las cuales 111 determinaciones fueron de reflectancia (63 rodolitos, 36 articuladas y 12 incrustantes) y 48 determinaciones de absorción y transmisión (36 articuladas y 12 incrustantes). Estos valores son los número máximos por determinación, pero variaron dado que las determinaciones estructurales son independientes (p. ej. determinación de pigmentos y peso de la muestra).

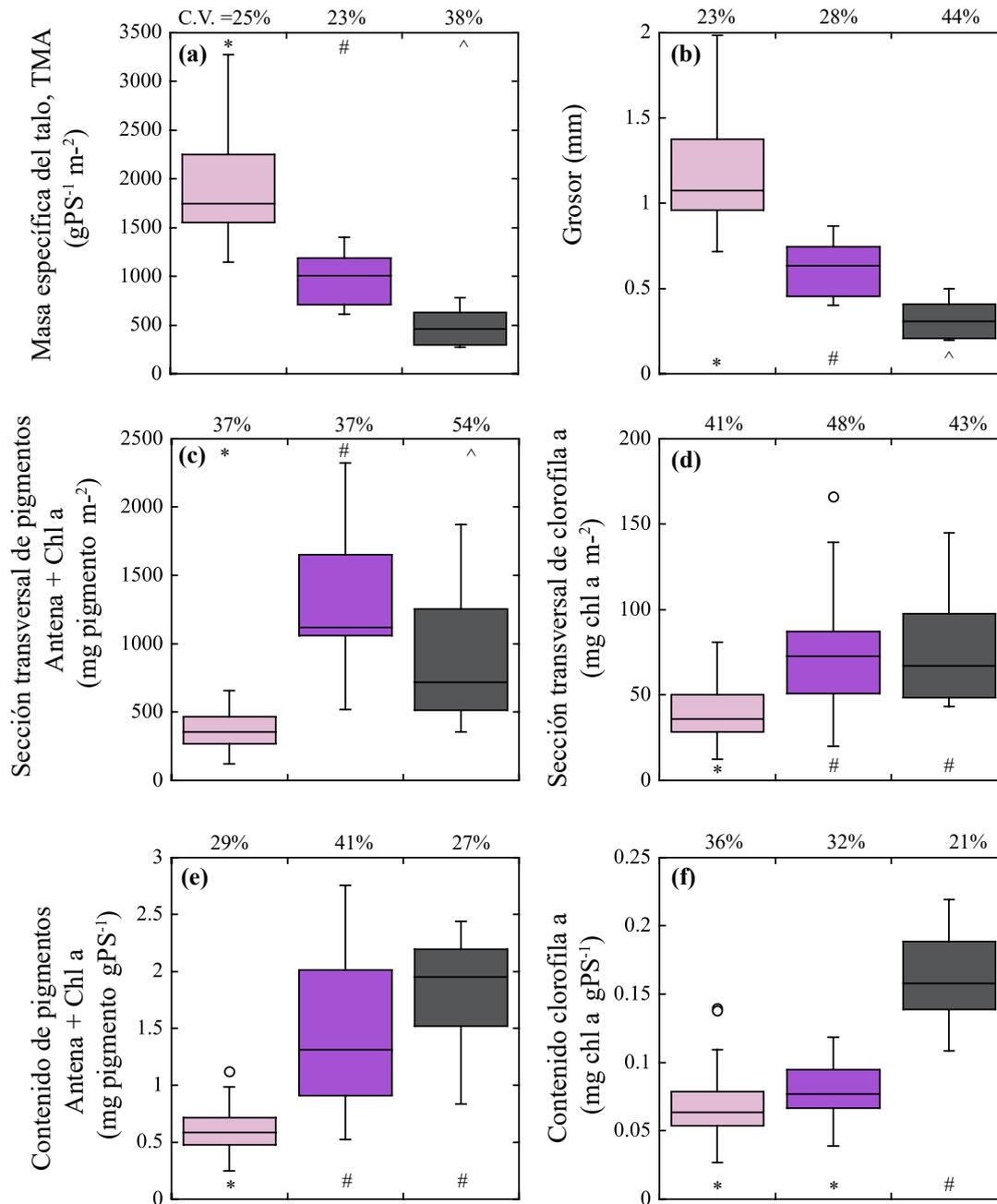


Figura 4. Gráficos de Box para ilustrar la variabilidad de los descriptores estructurales.

(a) y (b) Masa específica del talo (TMA, gPS m⁻²) y grosor (mm); (c) y (d) sección transversal de pigmentos totales (ficoeritrina + ficocianina + aloficocianina + chl a) y de clorofila a (mg pigmento m⁻²) y (e) y (f) contenido de pigmentos totales y clorofila a por peso seco del talo (mg pigmento gPS⁻¹). Las cajas representan los cuartiles del 25 al 75% de los datos y la línea representa la mediana. Las cajas se extienden hasta los límites de confianza del 5 y 95% y los círculos representan observaciones por encima de estos límites. Encima de cada gráfico se muestran los coeficientes de variación de cada especie. Símbolos distintos alineados representan diferencias significativas entre especies (ANOVA 1 vía, P<0.05, HSD Tukey post-hoc, P<0.05). Colores de las cajas: rosa, rodolitos, morado algas articuladas y gris algas incrustantes.

2.3.2.1. Espectros de absorción de luz y reflectancia y variación de los descriptores ópticos funcionales

Los espectros de absorción de luz mostraron las características esperables para las algas rojas (Fig. 5), con los picos de absorción de las ficobiliproteínas, aloficocianina (650nm), ficoeritrina (490, 545 y 576 nm) y ficocianina (620-625nm) y los de la clorofila *a*, a 430 y 680 nm (ver Govindjee & Braun, 1974). En el ANEXO B se muestra un análisis detallado de los picos de absorción. En las determinaciones de transmisión se observó muy poca absorción residual a 750nm ($D_{750} < 0.08$), lo que indica que se consiguió mantener en las determinaciones muy pocas pérdidas por esparcimiento (scattering) a pesar la complejidad que el esqueleto de carbonato de estas algas les confieren. Los espectros de reflectancia obtenidos para los esqueletos blanqueados de las tres morfologías fueron idénticos. Los espectros de reflectancia para los tejidos vivos, muestran aparentemente características diferentes a los espectros de absorción por su menor resolución, pero al hacerlos comparables ($\log 1/R$) se pueden reconocer mejor las características espectrales de las algas coralinas (Fig. 5). De los descriptores funcionales ópticos derivados de las determinaciones de transmisión y reflectancia, se encontraron diferencias significativas entre morfotipos. También se observaron diferencias muy importantes en las características ópticas entre los dos lados del talo del alga articulada (Fig. 6, ANOVA 1 vía, $P < 0.05$, Tukey HSD $P < 0.05$, ANEXO B, sección 6.2). La capacidad de absorción de luz del talo (absorptancia, A) mostró un patrón similar al de la TMA por morfotipo, pero con mucha menor variación (C. V. 6-12%, Fig. 6a, b). Se estimaron valores entre 0.7-0.8 y 0.8-0.9 para el promedio del PAR, A_{PAR} y el pico en el rojo de la clorofila *a*, A_{680} respectivamente para los rodolitos y el lado de alta pigmentación del alga articulada. Para el lado de baja pigmentación del alga articulada y las algas incrustantes, se estimaron respectivamente, valores de 0.6 y 0.7 para la A_{PAR} y A_{680} (Fig. 6a, b). El coeficiente específico de absorción de los pigmentos (a^*_{PAR} y a^*_{680}) fue también mayor para los rodolitos y menor para los morfotipos restantes dos lados del alga articulada y las algas incrustantes Fig. 6c, d), pero con diferencias entre morfotipos mucho mayores para este descriptor (30-40%) si se compara con lo observado para la absorptancia. Los mayores valores promedio para a^*_{PAR} y a^*_{680} respectivamente fueron en rodolitos de 0.004 ± 0.001 y 0.050 ± 0.01 m² mg pigmento⁻¹; y los menores en incrustantes de 0.001 ± 0.0006 y 0.016 ± 0.0045 m² mg pigmento⁻¹. Contrario a estas tendencias, los valores del coeficiente específico de absorción de la biomasa ($a^*_{M PAR}$ y $a^*_{M 680}$) fueron mayores

para el alga incrustante y el lado de alta pigmentación del alga articulada y, menor para los rodolitos y el lado de menor pigmentación del alga articulada (Fig. Fig. 6d, e). La a^*_M mostró una variación similar pero con el patrón inverso a la a^*_{pigm} . Los mayores valores promedio se estimaron para las algas incrustantes (0.0026 ± 0.001 y $0.0018 \pm 0.0006 \text{ m}^2 \text{ g PS}^{-1}$ para $a^*_{M \text{ PAR}}$ y $a^*_{M 680}$ respectivamente) y los menores para los rodolitos (0.00084 ± 0.0001 y $0.0011 \pm 0.0002 \text{ m}^2 \text{ g PS}^{-1}$). La variación de los descriptores ópticos de la eficiencia de absorción de luz para las algas coralinas fue mucho mayor (40-70% para a^*_{PAR} y a^*_M) que la variación observada en la absorptancia.

2.3.3. Análisis de las asociaciones de variación entre descriptores ópticos y estructurales

Se encontraron asociaciones de variación no lineares ($P < 0.05$) entre los distintos descriptores estructurales del talo y funcionales que fueron específicas para cada morfotipo (ANEXO B, sección 6.2). Los rodolitos presentaron las asociaciones de variación con mayor poder explicativo, en especial para las eficiencias de absorción (a^*_{pigm} y a^*_M). De manera general, se observó que los talos más pigmentados y los de mayor TMA o grosor, son los que absorben más luz (capacidad), pero también los menos eficientes en hacerlo ($<a^*_{pigm}$ y a^*_M). En este sentido la variación del contenido de pigmentos del talo y de la masa específica, TMA, pueden explicar un porcentaje muy importante de la variación de la capacidad y eficiencia de absorción de luz de los talos de las algas coralinas (Figs. 7, 9). Dado que también se observó una colinearidad entre los descriptores TMA/grosor y pigmentos del talo, que presentaron una correlación negativa ($r = -0.40$ y -0.71 , $P < 0.05$ para TMA vs densidad y contenido de pigmento totales por peso seco respectivamente y, de -0.31 y -0.61 , $P < 0.05$, para los descriptores análogos de la clorofila a), el aumento del TMA o del grosor del talo no conlleva en algas coralinas un incremento en el contenido de pigmentos del talo sino todo lo contrario (ANEXO B, sección 6.2).

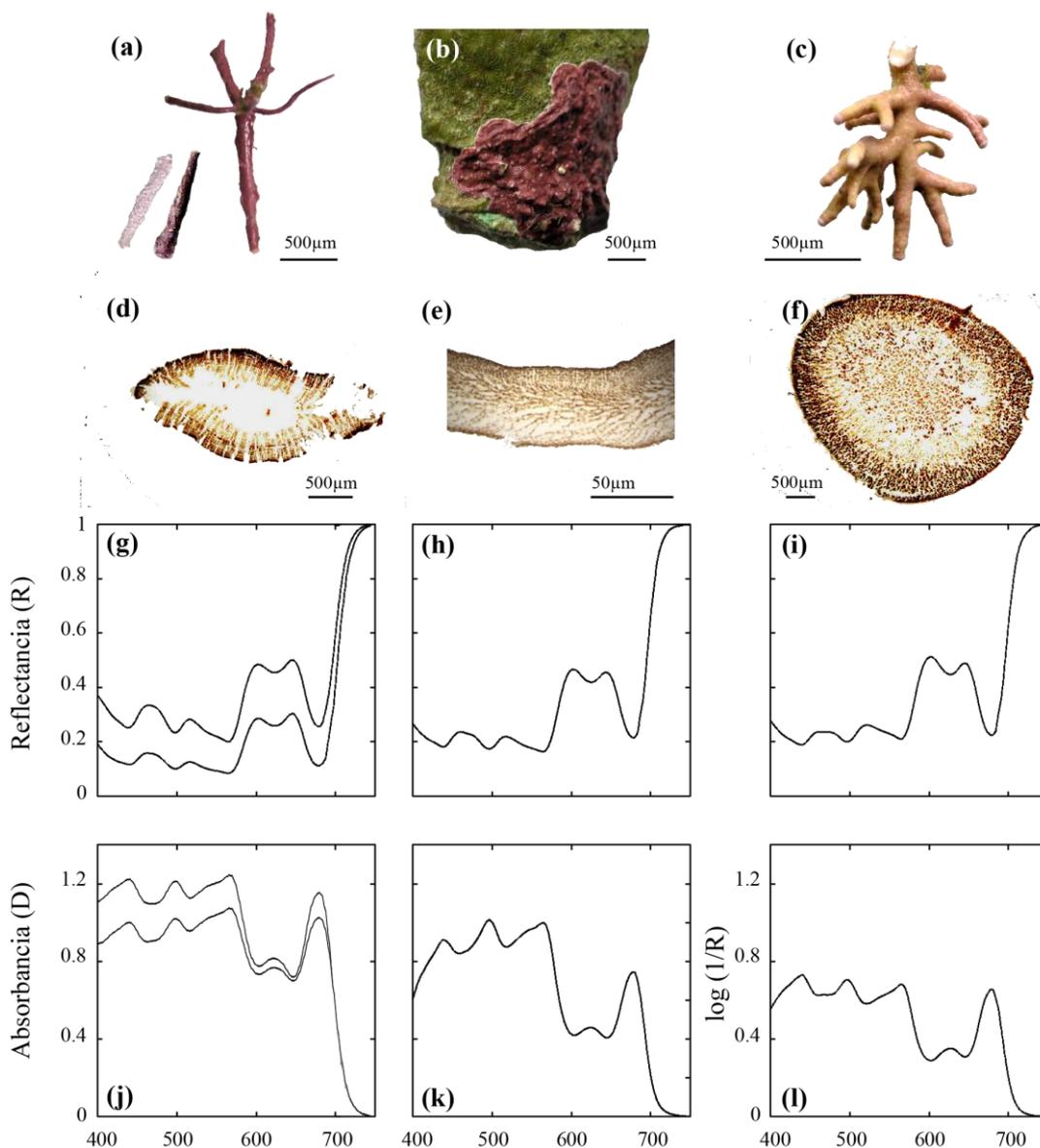


Figura 5. Espectros de absorción, reflectancia y $\log(1/R)$ de las algas coralinas estudiadas.

Se muestran en los paneles superiores los morfotipos utilizados para este estudio: algas articuladas, rodolitos y algas incrustantes (a, b y c respectivamente) y su correspondiente sección transversal (d, e y f). Los paneles posteriores muestran espectros de reflectancia (R) y de absorción de luz (modo de transmisión) (D). Nótese en (a) la diferencia de pigmentación de ambos lados del alga articulada. Paneles posteriores (g, h, i) representan las determinaciones directas de los espectros de reflectancia en los tres morfotipos. En panel g, la mayor reflectancia corresponde al lado de menor pigmentación del alga articulada. Paneles inferiores (j, k): determinaciones directas de los espectros de absorción. En panel j, el espectro de mayor absorción corresponde al lado de mayor pigmentación del alga articulada. Panel (l) espectro de absorción de luz de rodolitos estimado y expresado como $\log(1/R)$. Los ejemplos corresponden a talos con contenido de pigmentos de aproximadamente 79, 78 y 48 mg *chl a* m⁻² para algas articuladas, rodolitos e incrustantes respectivamente. Los picos de absorción observados en j, k e i corresponden a: *chl a*, 436 y 680nm; ficobiliproteínas, ficoeritrina (FE o PE), 490, 545, 576; ficocianina (AC o PC), 620-625 y aloficocianina (AFC o APC), 650 nm (ANEXO B y (Govindjee & Braun, 1974).

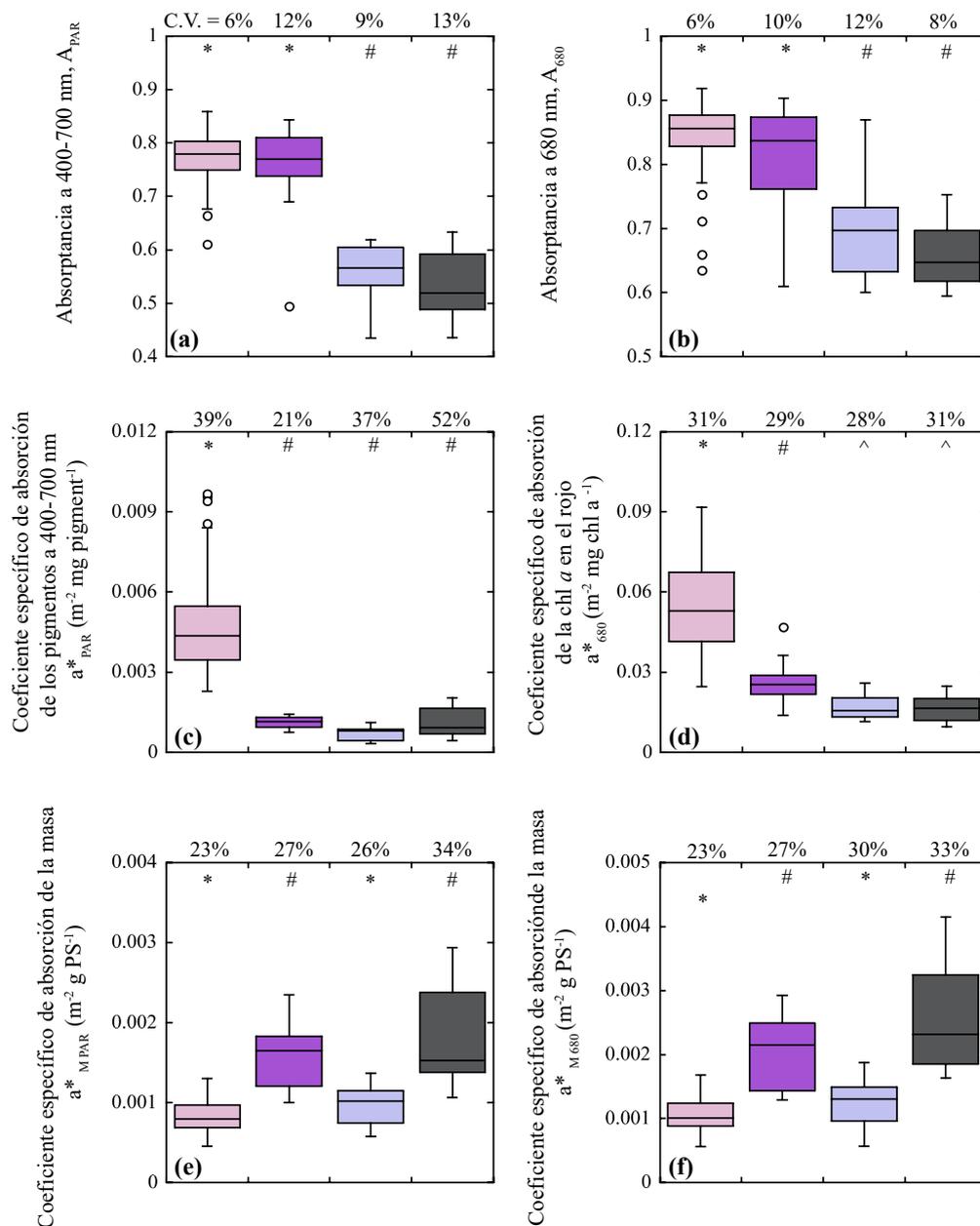


Figura 6. Gráficos de Box para ilustrar la variabilidad de los descriptores funcionales.

(a) y (b) absorbancia promedio en el espectro visible (PAR) y en el pico de la clorofila *a* en el rojo a 680nm (A_{PAR} y A_{680}); (c) y (d) coeficientes específicos de absorción promedio en el espectro visible (PAR) y en el pico de la clorofila *a* en el rojo a 680nm (a^*_{PAR} y a^*_{680}) y (d) y (e) coeficientes específicos de absorción promedio de la masa del talo en el espectro visible (PAR) y en el pico de la clorofila *a* en el rojo a 680 nm ($a^*_{M PAR}$ y $a^*_{M 680}$). Las cajas representan los cuartiles del 25 al 75% de los datos y la línea representa la mediana. Las cajas se extienden hasta los límites de confianza del 5 y 95% y los círculos representan observaciones por encima de estos límites. Encima de cada gráfico de muestran los coeficientes de variación de cada especie. Símbolos distintos alineados representan diferencias significativas entre especies (ANOVA 1 vía, $P < 0.05$, HSD Tukey post-hoc, $P < 0.05$). Colores de las cajas: rosa, rodolitos, morado oscuro y azul claro: lado de alta y baja pigmentación del alga articulada (*A. ap* y *A. bp* respectivamente), y gris algas incrustantes.

2.3.3.1. Análisis de la variación de la capacidad de absorción de luz de los pigmentos y su asociación con los cambios en la estructura del talo

Las algas coralinas mostraron una débil pero significativa relación positiva no lineal entre la absorptancia ($P < 0.05$, A_{PAR} y A_{680}) y la sección transversal de pigmentos (totales y para la chl *a*). En esta asociación se observa una mínima variación de la absorptancia (menos del doble) con respecto a la variación de la sección transversal del contenido de pigmentos fotosintéticos (un orden de magnitud; Fig. 7). En la siguiente figura se describen estas asociaciones de variación y en la Tabla III sus ecuaciones:

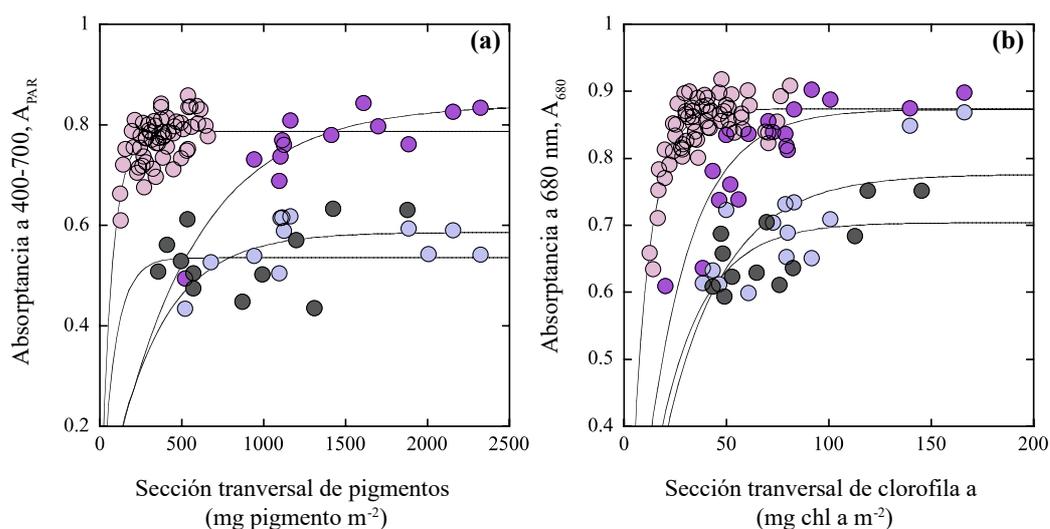


Figura 7. Asociaciones de variación entre la absorptancia y la sección transversal de pigmentos.

(a) Absorptancia en el espectro visible (A_{PAR}) y sección transversal de pigmentos totales y (b) absorptancia en el pico de la clorofila *a* en el rojo a 680nm (A_{680}) y sección transversal del contenido de clorofila *a*. Las líneas representan un modelo de ajuste exponencial (ver texto para detalles). Colores de los símbolos: rosa, rodolitos, morado oscuro y azul claro: lado de alta y baja pigmentación del alga articulada (*A. ap* y *A. bp* respectivamente), y gris algas incrustantes.

Tabla III. Ecuaciones del ajuste alométrico para describir la asociación entre la absorptancia (A) y la sección transversal de pigmentos.

En ambos casos, pigmentos y chl *a* se refieren a su sección transversal (totales y chl *a*, mg pigmento m^{-2}).

		Ecuación	R ²	n	ES	P
A_{PAR}	Rodolitos	$10^{-0.34 \pm 0.04} * \text{Pigmentos}^{0.15 \pm 0.01}$	0.34	57	0.022	<0.001
	<i>A. ap.</i>	$10^{-1.0 \pm 0.17} * \text{Pigmentos}^{0.34 \pm 0.05}$	0.70	13	0.034	<0.001
A_{680}	Rodolitos	$10^{-0.24 \pm 0.02} * \text{chl } a^{0.15 \pm 0.01}$	0.47	62	0.021	<0.001
	<i>A. ap</i>	$10^{-0.45 \pm 0.05} * \text{chl } a^{0.22 \pm 0.02}$	0.74	18	0.025	<0.001
	<i>A. bp</i>	$10^{-0.56 \pm 0.08} * \text{chl } a^{0.26 \pm 0.04}$	0.65	14	0.030	<0.001
	Incrustantes	$10^{-0.43 \pm 0.08} * \text{chl } a^{0.19 \pm 0.04}$	0.48	12	0.026	<0.001

Solo se muestran ecuaciones significativas ($P < 0.05$). Prueba t para los factores de escala de cada morfotipo significativa ($P < 0.05$).

Estos resultados indican que la capacidad de absorción de luz del talo es mayor en los rodolitos (se incrementa muy rápidamente a poca pigmentación), así como también en el lado más de alta pigmentación de las algas articuladas, que en el lado menos pigmentado de este mismo morfotipo y, que en el morfotipo incrustante (Fig. 7). Se realizó un ajuste exponencial con saturación para describir mejor esta asociación no lineal considerando tres parámetros: Absorptancia máxima en saturación, A_{max} ; tasa de incremento lineal y pigmentos necesarios para llegar a la saturación (A_{max} /tasa de incremento, Tabla IV). Este análisis mostró que las mayores A_{max} las alcanzaron los talos de los rodolitos y el lado de alta pigmentación de las articuladas, mientras que las algas incrustantes mostraron las menores absorptancias promedio (Tabla IV). Es importante también señalar que los rodolitos alcanzan A_{max} con poca inversión de pigmentos (< de 50 mg de pigmento total o chl *a* por m⁻²) dos o tres veces menos que los demás morfotipos.

Tabla IV. Parámetros descriptivos de la asociación de variación entre absorptancia y pigmentos.

A_{max} : absorptancia máxima, Sat: saturación, cantidad de pigmentos necesarios para alcanzar A_{max} (en mg pigmento total o chl *a* m⁻²).

		R^2	A_{max}	Incremento lineal	Sat.
A_{PAR}	Rodolitos	0.33	0.78 ± 0.006	0.014 ± 0.001	55.7
	A. ap	0.85	0.84 ± 0.02	0.0019 ± 0.0002	442.1
	A. bp	0.5	0.58 ± 0.01	0.003 ± 0.0006	193.3
	Incrustantes	<20	0.53 ± 0.02	0.01 ± 0.02	53
A_{680}	Rodolitos	0.72	0.87 ± 0.004	0.11 ± 0.005	7.9
	A. ap	0.74	0.87 ± 0.017	0.04 ± 0.004	21.7
	A. bp	0.43	0.77 ± 0.03	0.03 ± 0.006	25.6
	Incrustantes	0.32	0.7 ± 0.02	0.04 ± 0.008	17.5

2.3.3.2. Análisis de la variación de la eficiencia de absorción de luz de los pigmentos (a^*_{pigm}) y su asociación con los cambios en la estructura del talo

Las algas coralinas mostraron fuertes, negativas y significativas asociaciones no lineales de variación, entre el coeficiente específico de absorción de los pigmentos (a^*_{pigm}) y la sección transversal de los mismos ($P < 0.05$, $R^2 > 0.80$) descritas en la siguiente figura (Fig. 8) y por el conjunto de ecuaciones de la Tabla V:

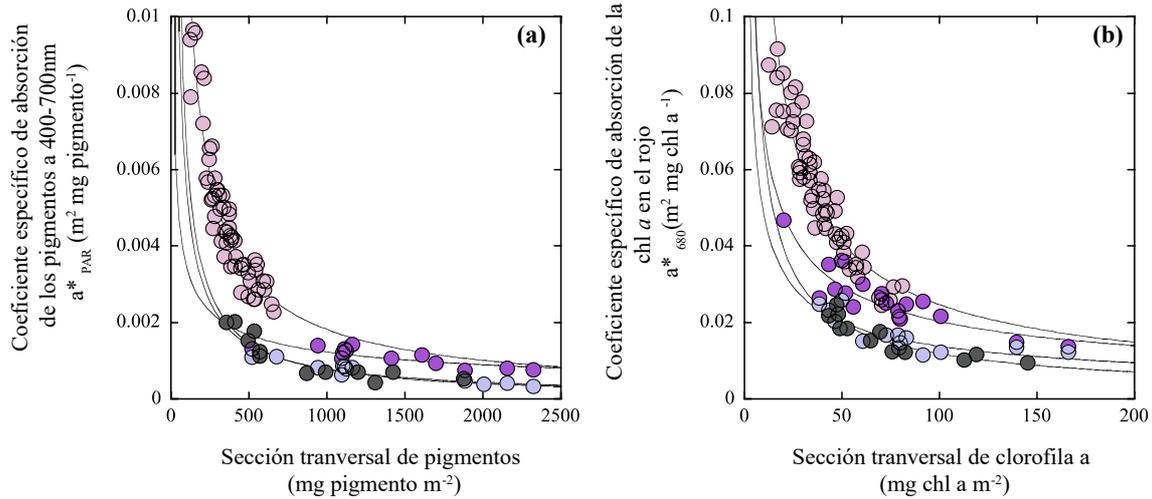


Figura 8. Asociación de variación entre la $a^*_{\text{pig}} y la sección transversal de los pigmentos.$

(a) asociación entre la absorción específica (a^*_{PAR}) sección transversal de los pigmentos totales y (b) asociación entre la absorción específica (a^*_{680}) y la sección transversal de clorofila a . Las líneas representan un ajuste de poder (ver texto). Colores de los símbolos: rosa, rodolitos, morado oscuro y azul claro: lado de alta y baja pigmentación del alga articulada (A. ap y A. bp respectivamente), y gris algas incrustantes. Valores de R^2 del ajuste: 0.88, 0.54, 0.83 y 0.90 (a^*_{PAR}) y 0.80, 0.80, 0.77 y 0.87 (a^*_{680}) para rodolitos, lado de alta y baja pigmentación del alga articulada y algas incrustantes respectivamente.

Tabla V. Ecuaciones del ajuste alométrico para describir la asociación entre a^*_{pig} y la sección transversal de pigmentos.

En ambos casos, pigmentos y chl a se refieren a su correspondiente sección transversal (totales y chl a , $\text{mg pigmento m}^{-2}$). Pigmentos totales: suma de la ficoeritrina, ficocianina, aloficocianina, y clorofila a .

		Ecuación	R^2	n	E.S.	P
a^*_{PAR}	Rodolitos	$10^{-0.22 \pm 0.09} * \text{Pigmentos}^{-0.88 \pm 0.03}$	0.89	57	0.051	<0.001
	A. ap	$10^{-1.56 \pm 0.10} * \text{Pigmentos}^{-0.55 \pm 0.10}$	0.64	13	0.067	0.001
	A. bp	$10^{-0.62 \pm 0.07} * \text{Pigmentos}^{-0.86 \pm 0.10}$	0.91	13	0.059	<0.001
	Incrustantes	$10^{-0.36 \pm 0.10} * \text{Pigmentos}^{-0.97 \pm 0.04}$	0.87	13	0.081	<0.001
a^*_{680}	Rodolitos	$10^{-0.14 \pm 0.05} * \text{chl } a^{-0.78 \pm 0.03}$	0.86	62	0.055	<0.001
	A. ap	$10^{-0.61 \pm 0.11} * \text{chl } a^{-0.59 \pm 0.06}$	0.81	18	0.055	<0.001
	A. bp	$10^{-0.77 \pm 0.17} * \text{chl } a^{-0.63 \pm 0.09}$	0.73	14	0.063	<0.001
	Incrustantes	$10^{-0.44 \pm 0.15} * \text{chl } a^{-0.78 \pm 0.08}$	0.89	12	0.048	<0.001

En todos los casos prueba t para los factores de escala de cada morfotipo significativa ($P < 0.05$).

Los resultados de este análisis comparativo confirman la dependencia de la eficiencia de absorción de luz de los pigmentos de la variación de la sección transversal de pigmentos, que fue capaz de explicar el 70% de esta variación. Se confirma también que esta relación es específica para cada morfotipo y/o especie ya que se observaron mayores a^*_{pig} a menores contenidos de pigmentos en los talos de los rodolitos que

nunca alcanzaron contenidos tan altos como las especies restantes (Fig. 8). Con respecto a la clorofila *a*, el lado de alta pigmentación del talo del alga articulada tiene valores similares de a^*_{680} al talo de los rodolitos (Fig. 8), aunque a una misma pigmentación, los rodolitos mostraron valores mayores (interceptos menores, Tabla V). Estos resultados indican que los pigmentos fotosintéticos también sufren pérdida de eficiencia de absorción (empaquetamiento) en los talos de las algas coralinas, a pesar de su mayor capacidad de incrementar la dispersión de luz dentro del tejido gracias a su esqueleto de carbonato de calcio. La magnitud de este empaquetamiento, sin embargo, es variable entre especies. Por ejemplo, las pérdidas de eficiencia de absorción, a^*_{pig} , al aumentar el contenido de pigmentos y clorofila *a* por área, fueron mayores para las algas incrustantes y rodolitos, que mostraron por lo general las pendientes más negativas y que difirieron del lado de alta pigmentación del alga articulada, que presentó las pendientes menos negativa (ANCOVA de los descriptores transformados log/log, $P > 0.05$, ANEXO B, sección 6.2). Así mismo, la mínima pigmentación de los rodolitos y su alta eficiencia de absorción indican que este morfotipo es muy sensible a sufrir cambios muy importantes en a^*_{pig} con pequeñas variaciones de su contenido en pigmentos. Las algas coralinas también mostraron asociaciones de variación negativas y significativas entre la TMA y la a^*_{pig} aunque débiles; las mayores se encontraron en rodolitos y en algas incrustantes: $r = 0.65$ en ambos para a^*_{PAR} y $r = 0.46$ y 0.81 en rodolitos e incrustantes respectivamente, para a^*_{680} . Estas asociaciones indican que la eficiencia de absorción de los pigmentos (a^*_{pig}) en algas coralinas se reduce a medida que se incrementa el peso específico del talo, TMA. Esta asociación de variación puede ser indirecta, consecuencia de la colinearidad encontrada entre TMA y el contenido de pigmentos, o pudiera tener también un componente directo que implicaría que el incremento del volumen celular y/o la disminución de la densidad del talo facilitaría la absorción de luz y reduciría el empaquetamiento de los pigmentos.

2.3.3.3. Análisis de la variación de la eficiencia de absorción de luz de la masa (a^*_M) y su asociación con los cambios en estructura del talo

En este análisis se observó una relación no lineal negativa y significativa entre el coeficiente específico de absorción de luz de la biomasa (a^*_M) y la masa específica del talo (TMA) de todos los morfotipos. Esta relación se ilustra en la siguiente figura y las ecuaciones de la Tabla VI:

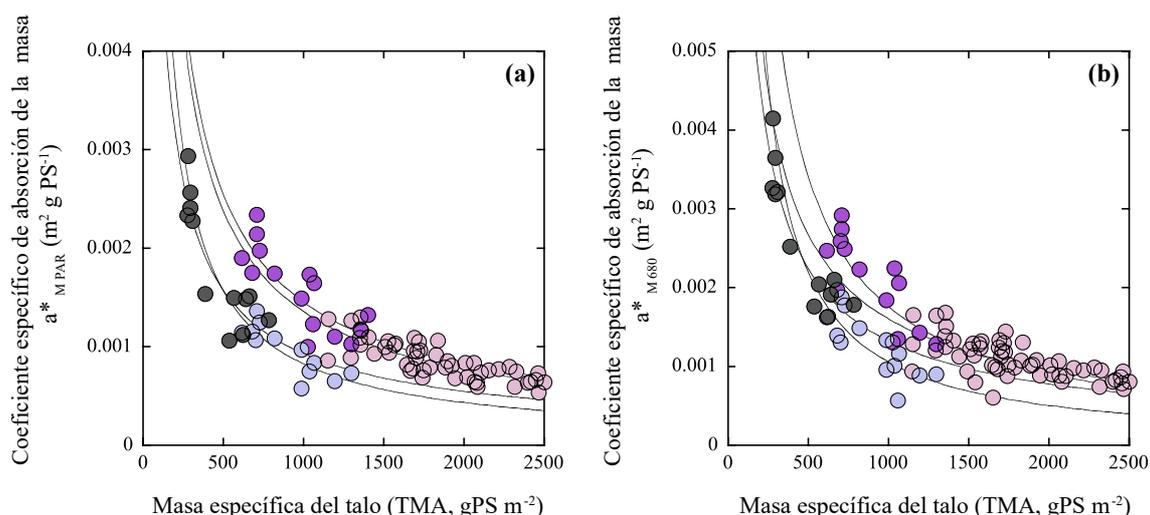


Figura 9. Asociación de variación entre la a^*_M y la masa específica del talo (TMA).

(a) Asociación de variación entre el coeficiente específico de absorción de luz de la biomasa, a^*_M , para el promedio en el PAR en función de la variación de la TMA; y (b) asociación de variación entre a el coeficiente específico de absorción de luz de la biomasa para el pico de absorción a la clorofila a en el rojo a 680 nm de a en función de la variación de la TMA. Las líneas representan un modelo de ajuste de poder (ver texto para detalles). Colores de los símbolos: rosa, rodolitos, morado oscuro y azul claro: lado de alta y baja pigmentación del alga articulada (A. ap y A. bp respectivamente), y gris algas incrustantes. Valores de R^2 del ajuste: 0.53, 0.62, 0.63 y 0.87 ($a^*_{M PAR}$) y 0.66, 0.66, 0.70 y 0.82 ($a^*_{M 680}$) para rodolitos, lado de alta y baja pigmentación del alga articulada y algas incrustantes respectivamente.

Tabla VI. Ecuaciones del ajuste alométrico para describir la asociación entre la a^*_M y la TMA.

		Ecuación	R^2	n	S.E.	P
$a^*_{M PAR}$	Rodolitos	$10^{-0.44 \pm 0.23} * TMA_{PS}^{-0.97 \pm 0.07}$	0.69	57	0.05	<0.001
	A. ap	$10^{-0.41 \pm 0.48} * TMA_{PS}^{-1.002 \pm 0.16}$	0.65	15	0.07	0.001
	A. bp	$10^{-0.31 \pm 0.058} * TMA_{PS}^{-1.11 \pm 0.19}$	0.68	12	0.07	0.001
	Incrustantes	$10^{-0.75 \pm 0.34} * TMA_{PS}^{-0.86 \pm 0.13}$	0.76	12	0.07	<0.001
$a^*_{M 680}$	Rodolitos	$10^{-0.58 \pm 0.27} * TMA_{PS}^{-0.99 \pm 0.08}$	0.54	63	0.07	<0.001
	A. ap	$10^{-0.10 \pm 0.59} * TMA_{PS}^{-1.18 \pm 0.20}$	0.64	14	0.07	0.001
	A. bp	$10^{-0.18 \pm 0.78} * TMA_{PS}^{-1.37 \pm 0.26}$	0.59	13	0.09	0.002
	Incrustantes	$10^{-0.59 \pm 0.24} * TMA_{PS}^{-0.81 \pm 0.09}$	0.87	12	0.05	<0.001

En todos los casos prueba t para los factores de escala de cada morfotipo significativa ($P < 0.05$).

Estos resultados indican que la pérdida de a^*_M es casi proporcional a los cambios en la masa específica del talo, TMA (factor de escala, $FE \approx 1$) que fundamentalmente está determinado por el esqueleto de calcita de las algas coralinas (Tabla VI, Fig. 9), aunque la pérdida de a^*_M fue ligeramente mayor para el lado de baja

pigmentación del alga articulada (ANCOVA $P < 0.05$, ANEXO B, sección 6.2). Al contrario de lo observado para a^*_{pig} , el grupo que presenta los mayores valores de a^*_M y los menores de TMA fueron las algas incrustantes (Fig. 9). Estos patrones de variación indican que la estructura del talo de las algas coralinas, en concreto el grosor de su esqueleto de carbonato que condiciona su peso por área proyectada (TMA, g PS cm^{-2}), también produce talos estructuralmente más caros y menos eficientes por unidad de peso o carbono para absorber luz. Es importante mencionar que tanto algas incrustantes y rodolitos mostraron los interceptos mas pequeños. Por contraste se observó también una relación positiva y significativa, entre a^*_M y la cantidad de pigmentos por peso seco (Tabla VII).

Tabla VII. Ecuaciones del ajuste alométrico para describir la asociación entre la a^*_M y contenido de pigmentos por unidad de peso seco.

El contenido de pigmentos se refiere a la suma de la ficoeritrina, ficocianina, aloficocianina, y clorofila *a*. En ambos casos pigmentos y clorofila *a*, unidades en $\text{mg pigmento gPS}^{-1}$

		Ecuación	R ²	n	S.E.	P
$a^*_{M \text{ PAR}}$	A. ap	$10^{-2.8 \pm 0.04} * \text{Pigmentos PS}^{0.68 \pm 0.15}$	0.32	15	0.10	0.026
	A. bp	$10^{-3.07 \pm 0.03} * \text{Pigmentos PS}^{0.51 \pm 0.12}$	0.41	12	0.095	0.023
$a^*_{M 680}$	Rodolitos	$10^{-2.65 \pm 0.09} * \text{chl } a \text{ PS}^{0.65 \pm 0.07}$	0.18	63	0.094	0.001
	A. ap	$10^{-1.63 \pm 0.22} * \text{chl } a \text{ PS}^{1.17 \pm 0.20}$	0.65	14	0.076	<0.001
	A. bp	$10^{-2.12 \pm 0.31} * \text{chl } a \text{ PS}^{1.14 \pm 0.27}$	0.36	13	0.119	0.028

Solo se muestran relaciones significativas. En todos los casos prueba *t* para los factores de escala de cada morfotipo significativas.

2.3.3.4. Análisis conjunto del efecto de la variación estructural del talo sobre la capacidad y eficiencia de absorción de luz en las algas coralinas

No se observó una relación común para las tres especies entre los cambios en el contenido de pigmentos y la absorptancia (ANEXO B, sección 6.2), pero sí se observó una asociación significativa y positiva entre el TMA y/o el grosor del tejido y la absorptancia. En esta asociación la variación de la TMA fue capaz de explicar $\approx 50\%$ de la variación observada en la absorptancia. Este resultado es muy relevante pues evidencia que la presencia del esqueleto de CaCO_3 facilita un incremento en la capacidad de absorción de luz del talo mayor, que la que da la inversión en pigmentos. Este incremento, similar a lo demostrado para corales simbióticos ha de ir asociado al efecto del esparcimiento múltiple de la luz sobre los cristales del esqueleto del alga, que permite incrementar su paso óptico, y por ello la probabilidad de ser absorbida por un

pigmento. Este efecto fue mayor para la A_{PAR} en comparación a A_{680} , descrito en las siguientes ecuaciones y gráficos:

$$Absorptancia_{PAR} = 10^{-0.85 \pm 0.06} * TMA_{PS}^{0.30 \pm 0.02}$$

(log/log, $R^2 = 0.55$, $n = 94$, S.E. = 0.051, $p < 0.001$)

Ecuación 9. Cambios en la absorptancia en el espectro visible (A_{PAR}) debido a cambios en la masa específica del talo (TMA)

$$Absorptancia_{680} = 10^{-0.59 \pm 0.04} * TMA_{PS}^{0.22 \pm 0.01}$$

(log/log, $R^2 = 0.51$, $n = 94$, S.E. = 0.037, $p < 0.001$)

Ecuación 10. Cambios en la absorptancia de la chl *a* en el rojo (A_{680}) debido a cambios en la masa específica del talo (TMA) (prueba t para los factores de escala significativa $P < 0.05$ en ambos casos)

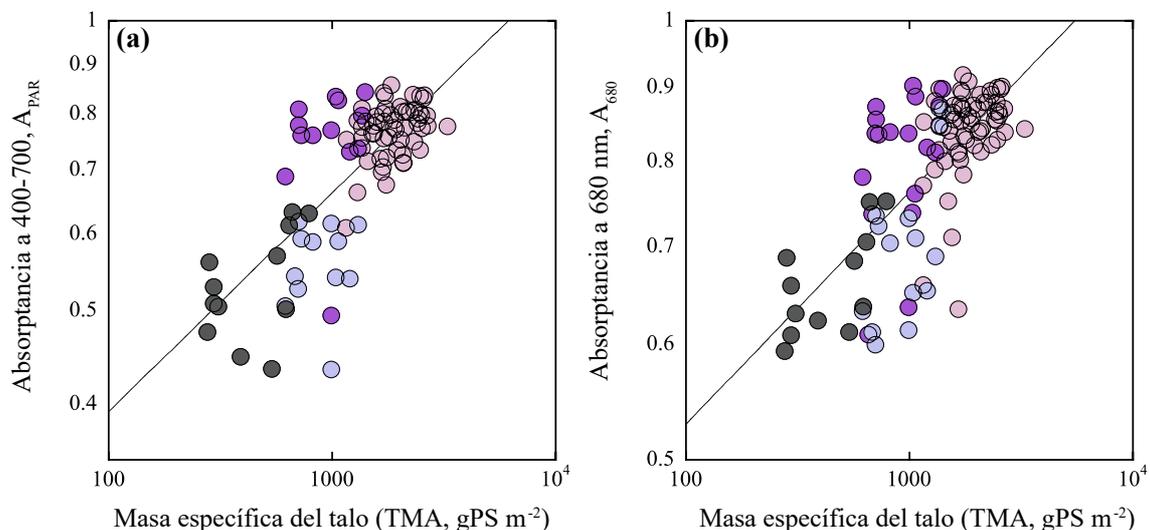


Figura 10. Asociación de variación entre la absorptancia (A) y la masa específica del talo (TMA) en las algas coralinas.

Asociación de variación entre la absorptancia en el espectro visible, A_{PAR} (a) o absorptancia en el pico de la clorofila *a* en el rojo a 680nm, A_{680} (b) y la masa específica del talo (TMA). Las líneas representan un modelo de ajuste de poder (ver texto para detalles, $R^2 = 0.54$ y 0.50 , $P < 0.05$ para la A_{PAR} y A_{680} respectivamente). Colores de los símbolos: rosa, rodolitos, morado oscuro y azul claro: lado de alta y baja pigmentación del alga articulada (*A. ap* y *A. bp* respectivamente), y gris algas incrustantes.

Estas relaciones sin embargo, presentan un cierto grado de incertidumbre, pues solo son capaces de explicar el 50% de la variabilidad de la A_{PAR} y A_{680} (Fig. 10). Es probable que las características estructurales de la anatomía del talo y/o la distribución de los pigmentos puedan contribuir también a explicar la variación documentada en este estudio en la capacidad de absorción de luz de las algas coralinas (ANEXO B, sección 6.2). El modelo múltiple permitió incrementar en un 9% más la capacidad explicativa

del modelo simple basado en TMA incorporando la variación del contenido de pigmentos de acuerdo a la siguiente ecuación:

$$\text{Absorptancia}_{680} = 10^{-0.61 \pm 0.04} * \text{contenido chl } a \text{ PS}^{0.10 \pm 0.02} * \text{TMA}_{\text{PS}}^{0.20 \pm 0.01}$$

(log/log, $R^2 = 0.60$, $n = 104$, S.E. = 0.0339, $p < 0.001$)

Ecuación 11. Análisis de regresión múltiple para explicar la absorptancia de la chl *a* en el rojo (A_{680}) debido a cambios en el contenido de chl *a* por peso seco del talo y la masa específica del mismo (TMA)

El análisis de rutas (Fig. 11) permitió diferenciar entre los efectos directos e indirectos de cada componente de este modelo múltiple, considerando su colinearidad, confirmando la presencia de un efecto directo significativo en cada uno de ellos. El modelo indica que la TMA ejerce el efecto directo mayor sobre la capacidad de absorción de luz de las algas coralinas y que la colinearidad negativa entre el contenido de pigmentos del talo y su grosor o TMA enmascaraba un efecto directo positivo de los pigmentos sobre la capacidad de absorción de luz del talo.

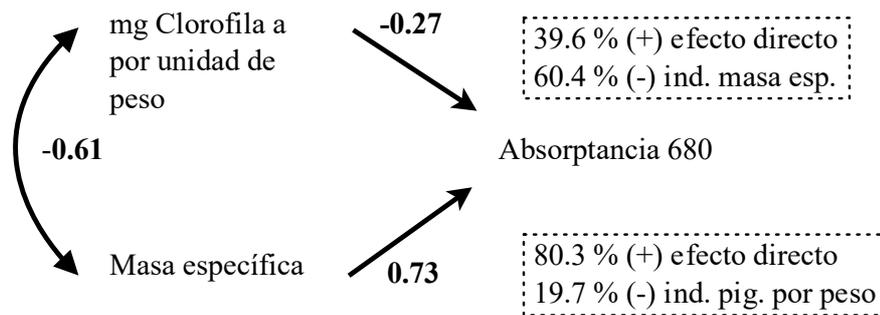


Figura 11. Análisis de rutas del modelo de múltiple de la absorptancia de la clorofila a A_{680} .

Los cambios en la eficiencia de absorción de luz por unidad de pigmento ($a^*_{\text{pig}})$ de las algas coralinas se explican mejor, sin embargo, por el modelo simple (sección transversal de pigmentos):

Coefficiente específico de absorción de los pigmentos;

$$a^*_{\text{PAR}} = 10^{-0.49 \pm 0.12} * \text{sección transversal pigmentos}^{-1.22 \pm 0.045}$$

(log/log, $R^2 = 0.87$, $n = 94$, S.E. = 0.136, $p < 0.001$)

Ecuación 12. Cambios en a^*_{pig} debido a cambios en la sección transversal de pigmentos totales

$$a^*_{680} = 10^{0.17 \pm 0.08} * \text{sección transversal chl } a^{-1.113 \pm 0.051}$$

(log/log, $R^2 = 0.77$, $n = 106$, S.E. = 0.1239, $p < 0.001$)

Ecuación 13. Cambios en la a^*_{680} debido a cambios en la sección transversal de chl *a* (prueba t para los factores de escala significativa $P < 0.05$ en ambos casos)

estas ecuaciones indican que el grado de empaquetamiento es mayor para el contenido total de pigmentos y a^*_{PAR} que para la clorofila a , a^*_{680} (FE de -1.22 y -1.12 respectivamente).

Contrario a lo observado en la comparación específica para cada morfotipo se observó que en la comparación conjunta de las algas coralinas existe una relación significativa y positiva entre a^*_{pig} y TMA, descrita por la siguientes ecuaciones y gráficos:

Coefficiente específico de absorción de los pigmentos;

$$a^*_{PAR} = 10^{-5.09 \pm 0.37} * TMA^{1.37 \pm 0.12}$$

(log/log, $R^2 = 0.35$, $n=84$, S.E. = 0.280, $p < 0.001$)

Ecuación 14. Cambios en a^*_{PAR} debido a cambios en la masa específica del talo (TMA)

$$a^*_{680} = 10^{-3.24 \pm 0.28} * TMA^{1.03 \pm 0.09}$$

(log/log, $R^2 = 0.31$, $n=91$, S.E. = 0.210, $p < 0.001$)

Ecuación 15. Cambios en a^*_{680} debido a cambios en la masa específica del talo (TMA)
(prueba t para los factores de escala significativa $P < 0.05$ en ambos casos)

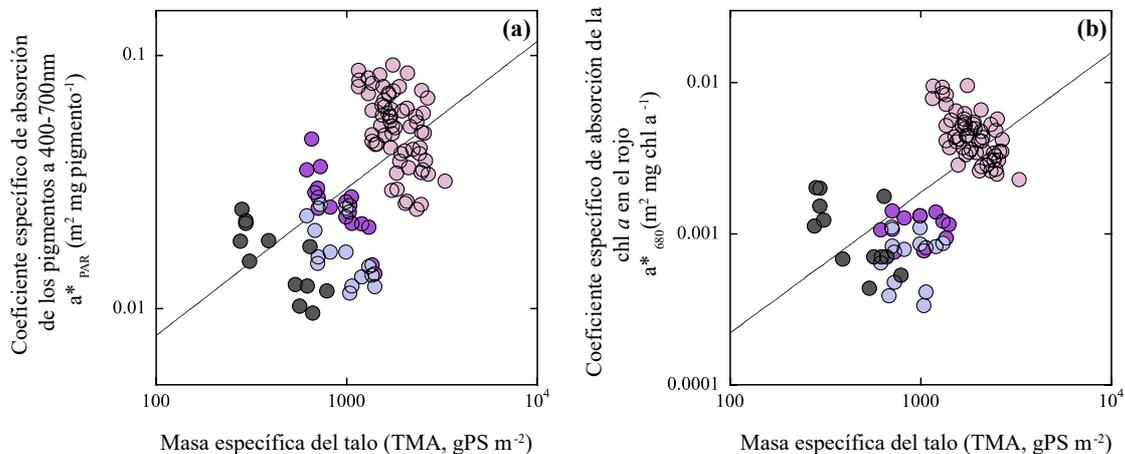


Figura 12. Asociación de variación entre a^*_{pig} y la masa específica del talo (TMA) en las algas coralinas.

(a) Asociación para el absorción específica de los pigmentos (a^*_{PAR}) y la masa específica del talo y (b) asociación de la absorción específica de la clorofila a (a^*_{680}) y la masa específica del talo. La línea representan un modelo de ajuste de poder (ver texto para detalles, R^2 0.19 y 0.21, $P < 0.05$ para a^*_{PAR} y a^*_{680} respectivamente). Colores de los símbolos: rosa, rodolitos, morado oscuro y azul claro: lado de alta y baja pigmentación del alga articulada (A. ap y A. bp respectivamente), y gris algas incrustantes.

Aunque el poder explicativo de esta asociación de variación no es muy alto (<40%) ya que sólo se compara la variabilidad natural contenida en tres especies, si confirma la importancia del esqueleto de carbonato de las algas coralinas en mejorar la capacidad de absorción de luz del talo y, por tanto también, la eficiencia de absorción de los pigmentos fotosintéticos (a^*_{PAR} y a^*_{680} , Fig. 12). Los resultados del modelo múltiple en el análisis de la variación conjunta de a^*_{pig} de las algas coralinas, fue significativo solo para a^*_{680} ($P < 0.05$), pero no para el promedio de absorción de luz en el PAR. Este modelo múltiple indica que el aumento del contenido de pigmentos reduce fuertemente su eficiencia de absorción de luz (los empaqueta, efecto negativo, coeficiente = -0.79 ± 0.1 ; Ecuación 16): pero que el aumento de la presencia del esqueleto de carbonato, descrito por TMA, consigue contrarrestar ese efecto de empaquetamiento y mejorar la eficiencia de absorción del talo (efecto positivo, coeficiente = 0.25 ± 0.08 ; Ecuación 16):

Coefficiente específico de la clorofila a;

$$a^*_{680} = 10^{-3.13 \pm 0.22} * \text{contenido chl } a \text{ PS}^{-0.78 \pm 0.10} * \text{TMA}_{PS}^{0.25 \pm 0.08}$$

(log/log, $R^2 = 0.54$, $n = 104$, S.E. = 0.1774, $p = < 0.0001$)

Ecuación 16. Análisis de regresión múltiple para explicar la a^*_{680} debido a cambios en el contenido de chl *a* por peso seco del talo y la masa específica del mismo (TMA)

La variación de la eficiencia de absorción de luz por unidad biomasa (a^*_M) de las algas coralinas de nuevo, se explica mejor a través del modelo simple (a^*_M vs TMA), descrito por medio de las siguientes ecuaciones:

Coefficiente específico de absorción de luz de la biomasa del talo;

$$a^*_{M PAR} = 10^{-1.19 \pm 0.16} * \text{TMA}^{-0.68 \pm 0.03}$$

(log/log, $R^2 = 0.71$, $n = 96$, S.E. = 0.0912, $p = < 0.001$)

Ecuación 17. Cambios en la $a^*_{M PAR}$ debido a cambios en la masa específica del talo (TMA)

$$a^*_{M 680} = 10^{-0.89 \pm 0.11} * \text{TMA}^{-0.74 \pm 0.03}$$

(log/log, $R^2 = 0.74$, $n = 102$, S.E. = 0.0937, $p = < 0.001$)

Ecuación 18. Cambios en la $a^*_{M 680}$ debido a cambios en la masa específica del talo (TMA)
(prueba t para los factores de escala significativa $P < 0.05$ en ambos casos)

El análisis comparativo conjunto de las tres especies volvió a mostrar una asociación positiva entre a^*_M y el contenido de pigmentos por peso seco (totales y chl *a*, Fig. 13):

Coefficiente específico de absorción de luz de la biomasa del talo;

$$a^*_{M PAR} = 10^{-2.97 \pm 0.01} * \text{contenido pigmentos PS}^{0.64 \pm 0.05}$$

(log/log, $R^2 = 0.41$, $n=96$, S.E. = 0.1317, $p < 0.001$)

Ecuación 19. Cambios en la $a^*_{M PAR}$ debido a cambios en el contenido de pigmentos totales por peso seco del talo

$$a^*_{M 680} = 10^{-2.15 \pm 0.08} * \text{contenido chl } a \text{ PS}^{0.96 \pm 0.07}$$

(log/log, $R^2 = 0.45$, $n=102$, S.E. = 0.1372, $p < 0.001$)

Ecuación 20. Cambios en la $a^*_{M 680}$ debido a cambios en el contenido de chl *a* por peso seco del talo (pruebas t para los factores de escala significativas en ambos casos)

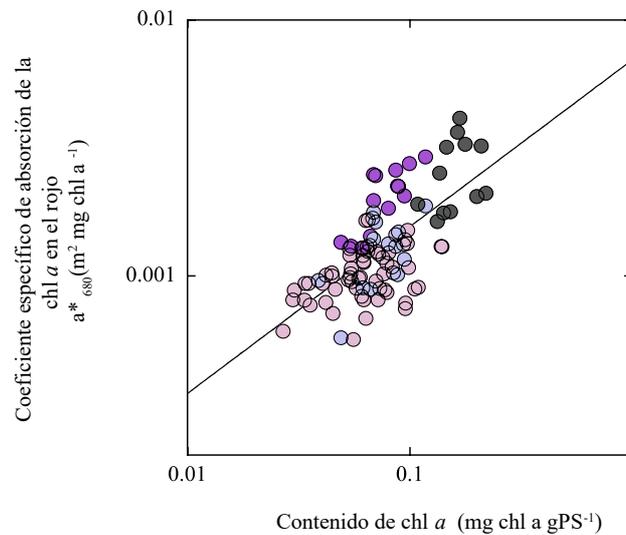


Figura 13. Asociación de variación entre la $a^*_{M 680}$ y el contenido de clorofila *a* por peso seco del talo en las algas coralinas.

La línea representa un modelo de ajuste de poder (ver texto para detalles, $R^2 = 0.65$, $P < 0.05$). Colores de los símbolos: rosa, rodolitos, morado oscuro y azul claro: lado de alta y baja pigmentación del alga articulada (A. ap y A. bp respectivamente), y gris algas incrustantes.

Finalmente, el modelo múltiple mostró un poder explicativo mayor, evidenciando los efectos contrarios de ambos parámetros: el contenido de pigmentos (+) y de la TMA (-), sobre la a^*_{M} (Ecuación 21), pero sobre todo, un modelo opuesto al encontrado para a^*_{680} (Ecuación 16):

Coefficiente específico de absorción de luz de la biomasa a 680nm;

$$a^*_{M 680} = 10^{-0.95 \pm 0.10} * \text{contenido chl } a \text{ PS}^{0.24 \pm 0.05} * \text{TMA}^{-0.53 \pm 0.04}$$

(log/log, $R^2 = 0.78$, $n= 99$, S.E. = 0.0862, $p < 0.001$)

Ecuación 21. Análisis de regresión múltiple para explicar cambios en la $a^*_{M 680}$ debido a cambios en el contenido de chl *a* por peso seco y la masa específica del mismo (TMA)

2.4. Discusión

Este estudio demostró que el grosor y masa específica de la estructura del talo del alga coralina, que depende fundamentalmente de su esqueleto de calcita, y el contenido de pigmentos del talo, determinan fuertemente sus propiedades ópticas (p. ej. Enríquez *et al.*, 1992; Enríquez *et al.*, 1994; Olesen *et al.*, 2002; Enríquez & Sand-Jensen, 2003; Enríquez, 2005; Enríquez *et al.*, 2005; Pérez-Castro, 2010). La variabilidad del peso específico del talo, TMA (gPS m^{-2}), tiene una mayor resolución que el grosor del talo junto con la variación del contenido de pigmentos para explicar cómo varía la capacidad (A) y eficiencia de absorción de luz por pigmento (a^*_{pigm}) y por masa (a^*_M) del talo de las algas coralinas. Las diferencias entre especies en su habilidad para coleccionar un recurso fundamental como es la luz, permiten explicar diferencias en su adecuación al ambiente y segregación de nicho arrecifal (Fig. 2), pero también en su habilidad competitiva con otras especies por el espacio, dadas las implicaciones funcionales sobre la tasa de crecimiento del organismo. Una alta capacidad para coleccionar la energía lumínica y alta eficiencia del colector de luz (A, a^* y a^*_M) permiten al organismo no sólo fijar más carbono en el proceso fotosintético, sino optimizar el retorno de la inversión de recursos metabólicos (nitrógeno) y/o estructurales (carbono) en la construcción del colector. Por ejemplo, la mayor eficiencia estructural, a^*_M , documentada en este estudio para el talo delgado del alga incrustante *Lithothamnion sp.*, le permite alcanzar balances de carbono positivos, en condiciones de muy baja iluminación y alta limitación del crecimiento de la mayoría de las especies por luz. Esto sólo es posible para una fisiología fotosintética que tenga maximizada su eficiencia cuántica, y que sea capaz de mantener producciones fotosintéticas positivas a muy baja irradiancia. En contraste, el rodolito *Neogoniolithon sp.* que habita en condiciones de mucha mayor iluminación en la laguna arrecifal, tiene características morfo-funcionales que le aportan una alta eficiencia metabólica a su colector de luz (a^*_{pigm}) pero la más baja estructural de las tres especies analizadas (a^*_M). Lo anterior implica mayores requerimientos de luz para asegurar balances positivos de carbono, aunque una alta competitividad en condiciones de limitación de nutrientes como las arrecifales. Por otro lado, el alga articulada *A. tribulus* presenta las dos características ópticas determinadas para el rodolito y el alga incrustante, es decir por una cara, una alta a^*_{pigm} y por el otro una alta a^*_M . Esta especialización bifacial es característica de hojas de plantas terrestres, pero no se había descrito todavía en macroalgas. Es más,

monocotiledóneas adaptadas de nuevo al ambiente marino como los pastos marinos, han perdido esta característica y muestran un comportamiento homogéneo entre el haz y el envés de sus hojas (Tomilson, 1982; Enríquez, 2005). Esta propiedad bifacial en *A. tribulus* es capaz de minimizar pérdidas en a^*_{pigm} , dándole una ventaja competitiva, aunque requiere de disponibilidad de sustrato fijo. A nivel individual, puede que *A. tribulus* tenga otra ventaja sobre los morfotipos restantes, dada su capacidad de formar doseles complejos, lo que le daría una mayor productividad por individuo (Fig. 2). Estas observaciones se abordarán más a detalle en el siguiente capítulo.

La especial complejidad de las determinaciones ópticas en estructuras que presentan una alta dispersión de luz como las algas coralinas no ha permitido hasta ahora, afrontar el reto del estudio de sus propiedades ópticas de manera adecuada. En este estudio se han podido resolver exitosamente estos problemas metodológicos, y documentar que los talos de algas coralinas también están afectados por el "efecto paquete" (Fig. 8). La tasa de incremento del "empaquetamiento de los pigmentos fotosintéticos" cuando aumenta la pigmentación del talo en las tres especies de algas coralinas analizadas (Fig. 7 y 8, Tabla IV) se encuentra dentro del rango estimado ya para otras estructuras multicelulares y corales escleractíneos (Mercado et al., 1996; Enríquez & Sand-Jensen, 2003; Enríquez, 2005; Enríquez et al., 2005) pero es mayor a la descrita para el fitoplancton (Morel & Bricaud, 1981). Aún así, el mecanismo exacto de esparcimiento múltiple de la luz e incremento de éste, que es promovido por el esqueleto de CaCO_3 de las algas coralinas en el interior de sus talos se desconoce a diferencia de los corales escleractíneos, en donde se sabe que su esqueleto de aragonita funciona como un reflector y permite incrementar el paso óptico de la luz y aumentar la probabilidad de encontrar un pigmento fotosintético y ser absorbido (Enríquez et al., 2005). Comparando las características ópticas de las tres especies de algas coralinas analizadas con talos de otras especies de algas arrecifales y también con otras descripciones documentadas en la literatura para corales escleractíneos (Enríquez et al., 2005) y hojas de pastos marinos (Enríquez, 2005), se observa que los talos de los rodolitos junto a los del alga roja *Euchema isiforme* son especialmente eficientes para absorber la luz, aunque menos eficientes que el coral *Porites branneri* (Fig. 14). El alga articulada y el alga incrustante, presentan eficiencias de absorción promedio, por debajo de los rodolitos, pero por encima de macroalgas verdes gruesas y solo comparables con las de *T. testudinum* (Fig. 14). El rodolito es entre las tres especies de algas coralinas analizadas, el morfotipo que construye los talos más gruesos y con mayor TMA

(>CaCO₃). Este morfotipo es además en contraste, el que presenta el menor grosor del tejido fotosintético, pues en algas coralinas (y muchas Rhodophyta) este tejido corresponde a una capa celular exterior del talo (el tejido medular restante es sin pigmentación) a excepción del alga incrustante en donde todo el grosor del talo es pigmentado. Este estudio documentó un grosor del tejido fotosintético de 125 ± 8.1 (n=10) μm para el rodolito y de 200 ± 3.7 μm (n=12) para el alga articulada, equivalentes a un 9.2 ± 0.8 % y 13.5 ± 1.2 % del grosor total de sus ramas (Fig. 5a-c). Comparativamente, el grosor del tejido fotosintético coralino es tres veces mayor al grosor de *Ulva sp.* de $\approx 70\mu\text{m}$ (todo el grosor del talo es fotosintético) que además presenta una absorción variable (20-80%) de acuerdo a su pigmentación y grosor (Ramus, 1978). Según estos resultados, por lo tanto la presencia de un esqueleto de CaCO₃ suficientemente grueso es determinante para generar la magnitud suficiente de esparcimiento múltiple de la luz (p. ej. Terán et al., 2010) para que tenga un efecto significativo sobre la mejora de la eficiencia de la absorción de luz de los pigmentos fotosintéticos en el tejido (Enríquez et al., 2005).

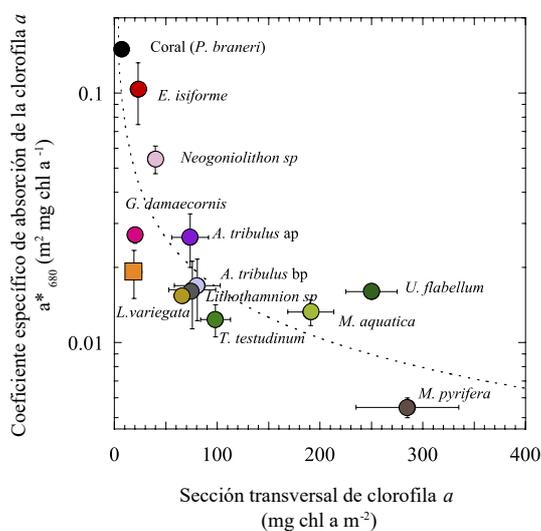


Figura 14. Valores promedio (\pm SE) de a^*_{680} en distintos organismos arrecifales y no arrecifales. Datos: coral *Porites braneri*: Enríquez et al. (2005); Macrófitas: *Euchema isiforme* y *Gracilaria damaecornis* Schubert et al. (2011); *Macrocystis pyrifera* Colombo-Pallotta et al. (2006); angiospermas *T. Testudinum* y *Mentha aquatica* Enríquez (2005) y Enríquez & Sand-Jensen (2003); Algas coralinas, *Lobophora variegata* y *Udotea flabellum*: este estudio. La línea discontinua muestra un ajuste de poder y en cuadro naranja un promedio del fitoplancton Morel & Bricaud (1986).

Sin embargo, no sólo el grosor del esqueleto de CaCO₃ explica este efecto, pues las diferencias documentadas entre los dos lados del talo del alga articulada reflejan también la importancia de la anatomía del talo en la determinación de sus propiedades ópticas (Fig. 14). La parte más pigmentada del talo de *A. tribulus* es capaz de incrementar 2 veces su eficiencia de absorción con respecto a la de menor pigmentación, aunque la mayor parte de estas diferencias se explican por cambios en la reflectancia del talo. Sólo el alga incrustante tiene valores de a^*_{680} comparables con los

documentados para otras estructuras de macrófitas bentónicas mucho menores que los rodolitos (Fig. 14). Es importante mencionar, por otro lado, el alto grado de empaquetamiento de todos los pigmentos fotosintéticos, no sólo de la clorofila *a* de las algas coralinas, descrito con el coeficiente específico de absorción promedio en el PAR y referido al contenido total de pigmentos, a^*_{PAR} (Fig 8b). El valor de este coeficiente es un orden de magnitud menor si se compara con los valores reportados para las hojas de *T. testudinum* de menor grosor (200-500 μm) y pigmentación (Enríquez, 2005). Este elevado empaquetamiento puede ser ventajoso. El grupo de algas rojas, Rhodophyta, tiene una particularidad estructural en sus membranas fotosintéticas pues forma antenas muy grandes, donde los ficobilisomas se mueven de una forma libre entre los dos fotosistemas y tienen también la habilidad de desconectarse. Estas antenas de gran tamaño pueden fungir como reservorio de nitrógeno pues son complejos ricos en este elemento (Raven & Hurd, 2012), que puede ser movilizado y hacerlo disponible al metabolismo celular cuando éste escasee. Además, al ser capaces de desacoplarse rápidamente de los fotosistemas pueden reducir rápidamente la sección transversal de absorción de los centros de reacción (PSII y PSI) y protegerlos de sufrir altos niveles de fotodaño (Algarra et al., 1991; Beach & Smith, 1996). Sin embargo, el esparcimiento múltiple de la luz al interactuar con el esqueleto de CaCO_3 amplifica la sección transversal de absorción del tejido fotosintético. Por ello, aunque tiene un efecto positivo en condiciones de limitación de nutrientes para producir colectores de luz baratos y muy eficientes, podría tener también un efecto negativo en condiciones de alto estrés lumínico (Enríquez *et al.*, 2005).

La importancia del grosor del esqueleto de carbonato en la mejora de la capacidad y eficiencia de absorción de luz es una clara ventaja ecológica para un morfotipo de talo grueso como el de los rodolitos, morfología que debe ir acompañada de una fisiología fotosintética capaz de soportar niveles altos de fotodaño. En este estudio se ha evidenciado que un incremento de tres veces la masa específica del talo, TMA, puede aumentar un 20% la capacidad de absorción de luz (A_{680}), aumento que no se consigue con un incremento de un orden de magnitud en el contenido de clorofila *a* (Fig. 15). Incrementos significativos en la capacidad de absorción de luz también se han documentado para la estructura del talo del alga verde codiácea *Codium* sp. que presenta estructuras internas llamadas *utriculos* capaces de actuar como fibras ópticas y dejar penetrar eficientemente la luz dentro del tejido (Ramus, 1978; Ramus, 1990), y en corales simbióticos gracias al esparcimiento múltiple que ocurre sobre su esqueleto de

CaCO₃ (Enríquez *et al.*, 2005). En hojas del pasto marino *T. testudinum* se ha reportado la presencia de cristales internos de CaCO₃, tanto de oxalato de calcio (Dobbs *et al.*, 2004) como de aragonita (Enríquez & Schubert, 2014), pero todavía no sus posibles implicaciones sobre las propiedades de absorción de luz de la hoja, aunque sí se ha documentado una gran eficiencia de absorción de luz de estas hojas a baja pigmentación (Enríquez, 2005). Comparativamente, talos del alga café *Macrocystis pyrifera* absorben la misma luz incidente que los rodolitos en el pico de absorción de la clorofila *a* a 680nm pero necesitan cuatro veces más clorofila *a* para conseguirlo (Colombo-Pallotta *et al.*, 2006). La morfología cilíndrica de las ramas del rodolito o la capacidad de crecer en tres dimensiones (rodolito y alga articulada) pudiera tener implicaciones positivas en su absorción de luz (sumado al efecto ya demostrado por efecto de su esqueleto), pues al iluminar ambas con un laser la dispersión de luz es completa y homogénea en un plano tridimensional a diferencia del segmento iluminado en el talo delgado y de dos dimensiones del alga incrustante. Si esto es correcto y, al menos, el cilindro tuviera un efecto promotor del esparcimiento múltiple en tejidos multicelulares, explicaría parte del porqué, esta morfología cilíndrica tiende a ser un patrón convergente en muchas macrofitas. Dilucidar estas especulaciones requieren sin embargo, de análisis cuantitativos y comparativos con información muchísimo más detallada que la presentada en la figura 14, información que al menos para el pasto marino *Syringodiun filiforme* (Pérez-Castro, 2010) ya existe y se esta determinando recientemente para la macroalga *G. damaecornis*.

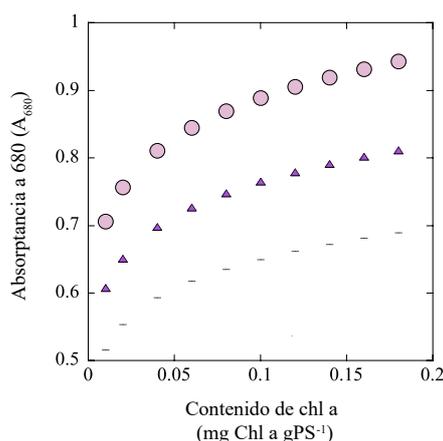


Figura 15. Simulación de la A₆₈₀ en función del contenido de chl a y TMA en las algas coralinas.

La simulación se basó en la Ecuación 16 y utilizó los siguientes TMA: 1900, 900 y 400 mgPS m⁻² para rodolitos, articuladas e incrustantes, representados respectivamente por círculos, triángulos y guiones. Los TMA representan ≈2, 1 y 0.5 mm. Intervalo del contenido de chl a: 0.01-0.12 (rodolitos y articuladas) y 0.12-0.22 (incrustantes) mg chl a gPS⁻¹.

La mejora en la absorción de luz por incremento del grosor del esqueleto de CaCO₃ de las algas coralinas como parte fundamental de su estructura, debe de tener una fuerte condicionante biológica pues la formación de sus esqueletos requieren de una cantidad sustancial de energía. Por lo tanto, el incremento en la precipitación y

acumulación de este mineral debe condicionar fuertemente al metabolismo así como lo hace el incremento de biomasa orgánica y grosor del tejido fotosintético en un gran número de macrófitas (Enríquez *et al.*, 1995; Enríquez *et al.*, 1996). Las algas coralinas, al igual que la planta anfibia *Mentha aquatica*, presentan una reducción no lineal de la eficiencia de absorción de la masa, a^*_M a medida que la TMA se incrementa (Fig. 9), asociación que explica la relación existente entre la tasa de crecimiento relativo (RGR por sus siglas en inglés) y la SLA (Enríquez & Sand-Jensen, 2003). Markager & Sand-Jensen (1992) basándose en los requerimientos lumínicos para el crecimiento y absorción de luz de diversas macroalgas, determinaron un modelo empírico que describe una asociación negativa entre la tasa de crecimiento específico ($\text{mmol C mol C}^{-1} \text{d}^{-1}$) y el carbono específico del talo (mol C m^{-2}). Esta asociación se utilizó como parte del modelo explicativo para comprender la mayor abundancia de especies de menor carbono específico del talo en limitación de luz (<10% de la luz incidente), pues las morfologías de estas especies aún cuando absorben poca luz, son fáciles y baratas de mantener cuando la radiación solar es limitante. Estas dos observaciones indican que las mayores TMA ($> \text{CaCO}_3$), principalmente en los rodolitos, resultan en bajas a^*_M y reflejan una menor renovación de carbono y/o tejido estructural pues más energía se requiere para duplicar una rama o un talo. Por lo tanto, la mayor limitante de los talos de mayor grosor aún cuando mejoren su capacidad y eficiencia de absorción de luz de los pigmentos, sería un decremento en sus tasas de crecimiento. No obstante la ocupación del espacio a lo largo del tiempo sería más robusta. Además, esta asociación también explica que al reducir la TMA, las algas coralinas (como el alga incrustante *Lithothamnion* sp), crecen rápido para ocupar el espacio y subsistirían en condiciones limitantes de luz. La especie anfibia *Mentha aquatica*, es capaz de producir hojas poco densas y de menor LMA (=TMA) y grosor, bajo limitación de nutrientes (Enríquez & Sand-Jensen, 2003). Por lo tanto una alta eficiencia de absorción de la biomasa, a^*_M , es también sería particularmente importante en limitación de nutrientes y/o luz como estrategia de supervivencia. Inclusive, bajo de limitación de luz, un incremento de clorofila a que necesario como mecanismo fotoaclimatativo a estas condiciones (Ramus *et al.*, 1976a; 1976b; Lobban & Harrison, 1994) e incrementa el empaquetamiento de los pigmentos (a^*_{pigmen}), aumentaría la a^*_M (Enríquez *et al.*, 1992; Olesen *et al.*, 2002; Enríquez & Sand-Jensen, 2003). Enríquez *et al.* (1994) confirmó las observaciones de Falkowski *et al.* (1985) y Ramus (1990) al destacar la importancia de los descriptores de la absorción de luz referidos a la biomasa, por sus implicaciones en el crecimiento. Las

macrófitas de mayor grosor aunque absorben más luz, su tasa de retorno de carbono es limitada y tienen requerimientos lumínicos mayores para el crecimiento (Markager & Sand-Jensen, 1992; Enríquez *et al.*, 1994). En este mismo sentido las a^*_M aquí determinadas reflejarían los costos del CaCO_3 de las algas coralinas, pues al igual que sus TMA, son tres ordenes de magnitud menores si se comparan a los documentados para *M. aquatica* (≈ 0.15 mm, TMA de < 50 gPS m^{-2}) o los pastos marinos *P. oceanica* y *Cynodosea nodosa* (Olesen *et al.*, 2002; Enríquez & Sand-Jensen, 2003), independiente de su alta capacidad de absorción y pigmentación. Esta diferencias tan grandes pudieran explicar las bajas tasas de crecimiento reportadas en la literatura para muchas algas coralinas que van del orden de $0.3 \text{ mm}^{-2} \text{ mes}^{-1}$ para algunas algas incrustantes (Garrabou & Ballesteros, 2000); de $\text{mm} \text{ mes}^{-1}$ para extensiones apicales o laterales de algas articuladas (Andrake & Johansen, 1980; Johansen, 1981) o $\text{mm} \text{ año}^{-1}$ para incrustantes o rodolitos (Steneck *et al.*, 1991; Bosence & Wilson, 2003; Rivera *et al.*, 2004; Bôas *et al.*, 2005) si se comparan con las tasas de crecimiento mucho mayores de un macrófitas que no calcifican (Markager & Sand-Jensen, 1992; Nielsen *et al.*, 1996).

Las algas coralinas en el arrecife de Puerto Morelos presentan una segregación de nicho que se explicó describiendo sus propiedades ópticas, las cuales están limitadas por la estructura del talo. El resultado, son distintas estrategias competitivas que las hacen ser exitosas en sus hábitats particulares. El CaCO_3 presente como parte integra de sus talos y que es fundamental para su supervivencia, también tiene un papel importante en la mejora de las propiedades ópticas, sobre todo a medida que su grosor aumenta. Este trabajo indica además, que un valor categórico no describe adecuadamente las habilidades competitivas de las especies, mucho menos si de esto dependiera, la descripción de un mecanismo funcional. Si, sin embargo, lo hacen descriptores asociados a su estructura fotosintética que determinan funciones particulares. Por lo tanto, un alga coralina definida por una categoría no se restringe un ambiente o nicho particular, pero si supone ciertas habilidades y limitaciones funcionales. Es importante mencionar que otros factores como el sustrato, la presencia de herbívoros y el movimiento de agua, tienen también un valor determinante en la diversificación de nicho y adecuación de las algas coralinas, pero no se relacionan directamente con una propiedad funcional tan importante como la colecta de la luz. Corroborar y complementar la información aquí generada, pero también entender la adecuación al ambiente y la respuesta de las algas coralinas al ambiente, es necesario describir su respuesta frente a la luz desde un punto de vista fisiológico.

2.5. Literatura citada

- Algarra P, De La Villa G, Niell J (1991) Effects of light quality and irradiance interactions on short-term pigment response of the red alga *Corallina elongata*. *Marine Ecology Progress Series*, **74**, 27-32.
- Algarra P, Niell FX (1987) Structural Adaptations to Light Reception in Two Morphotypes of *Corallina elongata* ELLIS & SOLAND. *Marine Ecology*, **8**, 253-261.
- Andrake W, Johansen HW (1980) Alizarin red dye as a marker for measuring growth in *Corallina officinalis* L. (Corallinaceae, Rhodophyta). *Journal of Phycology*, **16**, 620-622.
- Beach KS, Smith CM (1996) Ecophysiology of tropical rhodophytes. II. Microscale acclimation in photosynthesis. *Journal of Phycology*, **32**, 710-718.
- Bôas V, Bigio A, Figueiredo MaDO, Villaça RC (2005) Colonization and growth of crustose coralline algae (Corallinales, Rhodophyta) on the Rocas Atoll. *Brazilian Journal of Oceanography*, **53**, 147-156.
- Bosence D, Wilson J (2003) Mäerl growth, carbonate production rates and accumulation rates in the northeast Atlantic. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **13**, S21-S31.
- Chisholm JRM (2003) Primary productivity of reef-building crustose coralline algae. *Limnology and Oceanography*, **48**, 1376-1387.
- Colombo-Pallotta MF, García-Mendoza E, Ladah LB (2006) Photosynthetic performance, light absorption, and pigment composition of *Macrocystis pyrifera* (Laminariales, Phaeophyceae) blades from different depths. *Journal of Phycology*, **42**, 1225-1234.
- Davison IR, Pearson GA (1996) Stress tolerance in intertidal seaweeds. *Journal of Phycology*, **32**, 197-211.
- Dethier M, Paull K, Woodbury M (1991) Distribution and thickness patterns in subtidal encrusting algae from Washington. *Botanica Marina*, **34**, 201-210.
- Dethier MN (1994) The ecology of intertidal algal crusts: variation within a functional group. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **177**, 37-71.
- Dobbs FC, Zimmerman RC, Drake LA (2004) Occurrence of intracellular crystals in leaves of *Thalassia testudinum*. *Aquatic Botany*, **80**, 23-28.
- Dring MJ (1992) *The Biology of marine plants*, Cambridge University Press.
- Duarte CM, Sand-Jensen K, Nielsen SL, Enríquez S, Agustí S (1995) Comparative functional plant ecology: rationale and potentials. *Trends in Ecology & Evolution*, **10**, 418-421.
- Enríquez S (2005) Light absorption efficiency and the package effect in the leaves of the seagrass *Thalassia testudinum*. *Marine Ecology Progress Series*, **289**, 141-150.
- Enríquez S, Agustí S, Duarte C (1992) Light absorption by seagrass *Posidonia oceanica* leaves. *Marine Ecology Progress Series*, **86**, 201-201.
- Enríquez S, Agustí S, Duarte CM (1994) Light absorption by marine macrophytes. *Oecologia*, **98**, 121-129.
- Enríquez S, Ávila E, Carballo JL (2009) Phenotypic plasticity induced in transplant experiments in a mutualistic association between the red alga *Jania adhaerens* (Rhodophyta, Corallinales) and the sponge (Porifera: Haplosclerida): morphological responses of the alga. *Journal of Phycology*, **45**, 81-90.
- Enríquez S, Duarte CM, Sand-Jensen K (1995) Patterns in the photosynthetic metabolism of Mediterranean macrophytes. *Marine Ecology Progress Series*, **119**, 243-252.
- Enríquez S, Duarte CM, Sand-Jensen K, Nielsen SL (1996) Broad-scale comparison of photosynthetic rates across phototrophic organisms. *Oecologia*, **108**, 197-206.
- Enríquez S, Méndez ER, Iglesias-Prieto R (2005) Multiple scattering on coral skeletons enhances light absorption by symbiotic algae. *Limnology and Oceanography*, **50**, 1025-1032.
- Enríquez S, Sand-Jensen K (2003) Variation in light absorption properties of *Mentha aquatica* L. as a function of leaf form: Implications for plant growth. *International Journal of Plant Sciences*, **164**, 125-136.
- Enríquez S, Schubert N (2014) Direct contribution of the seagrass *Thalassia testudinum* to lime mud production. *Nature Communications*, **5**, 3835.
- Falkowski PG, Dubinsky Z, Wyman K (1985) Growth-Irradiance relationships in phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, **30**, 311-321.
- Figuerola FL, Aguilera J, Jiménez C, Vergara JJ, Robles D, Niell FX (1995) Growth, pigment synthesis and nitrogen assimilation in the red alga *Porphyra* sp. (Bangiales, Rhodophyta) under blue and red light. *Scientia Marina*, **59**, 9-20.

- Garrabou J, Ballesteros E (2000) Growth of *Mesophyllum alternans* and *Lithophyllum frondosum* (Corallinales, Rhodophyta) in the northwestern Mediterranean. *European Journal of Phycology*, **35**, 1-10.
- Geertz-Hansen O, Enríquez S, Duarte CM, Agusti S, Vaque D, Vidondo B (1994) Functional implications of the form of *Codium bursa*, a balloon-like Mediterranean macroalga. *Marine Ecology Progress Series*, 153-160.
- Govindjee, Braun BZ (1974) Light absorption, emission and photosynthesis. In: *Algal physiology and biochemistry*. (ed Stewart WDP) pp 346-390. Oxford, U.S.A., Blackwell Scientific Publication, Ltd.
- Grime JP (1977) Evidence for the Existence of Three Primary Strategies in Plants and Its Relevance to Ecological and Evolutionary Theory. *The American Naturalist*, **111**, 1169-1194.
- Johansen HW (1981) *Coralline Algae, A First Synthesis*, Boca Raton, Florida, U.S.A., CRC Press.
- Littler MM (1972) The crustose corallinaceae. *Oceanography and Marine Biology*, **10**, 103-120.
- Littler MM (1973a) The Distribution, Abundance, and Communities of Deepwater Hawaiian Crustose Corallinaceae (Rhodophyta, Cryptonemiales). *Pacific Science*, **27**.
- Littler MM (1973b) The population and community structure of Hawaiian fringing-reef crustose Corallinaceae (Rhodophyta, Cryptonemiales). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **11**, 103-120.
- Littler MM (1980) Morphological form and photosynthetic performances of marine macroalgae: tests of a functional/form hypothesis. *Botanica Marina*, **23**, 161-166.
- Littler MM, Littler DS (1980) The evolution of thallus form and survival strategies in benthic marine macroalgae: field and laboratory tests of a functional form model. *American Naturalist*, 25-44.
- Littler MM, Littler DS, Blair SM, Norris JN (1985) Deepest Known Plant Life Discovered on an Uncharted Seamount. *Science*, **227**, 57-59.
- Lobban CS, Harrison PJ (1994) *Seaweed ecology and physiology*, Cambridge, Cambridge University Press.
- Markager S (1993) Light absorption and quantum yield for growth in five species of marine macroalgae. *Journal of Phycology*, **29**, 54-63.
- Markager S, Sand-Jensen K (1992) Light requirements and depth zonation of marine macroalgae. *Marine Ecology Progress Series*, **88**, 83-83.
- Mcgill BJ, Enquist BJ, Weiher E, Westoby M (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, **21**, 178-185.
- Mercado JM, Jiménez C, Niell FX, Figueroa FL (1996) Comparison of methods for measuring light absorption by algae and their application to the estimation of the package effect. *Scientia Marina*, **60**, 39-45.
- Morel A, Bricaud A (1981) Theoretical Results Concerning Light-Absorption in a Discrete Medium, and Application to Specific Absorption of Phytoplankton. *Deep-Sea Research Part a-Oceanographic Research Papers*, **28**, 1375-1393.
- Morel A, Bricaud A (1986) Inherent optical properties of algal cells including picoplankton: Theoretical and experimental results. *Canadian Bulletin Fisheries and Aquatic Sciences*, **214**, 521-559.
- Nielsen S, Jensen KS (1990) Allometric scaling of maximal photosynthetic growth rate to surface/volume ratio. *Limnology and Oceanography*, **35**, 177-181.
- Nielsen SL, Enríquez S, Duarte C, Sand-Jensen K (1996) Scaling maximum growth rates across photosynthetic organisms. *Functional Ecology*, 167-175.
- Olesen B, Enríquez S, Duarte CM, Sand-Jensen K (2002) Depth-acclimation of photosynthesis, morphology and demography of *Posidonia oceanica* and *Cymodocea nodosa* in the Spanish Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series*, **236**, 89-97.
- Padilla DK, Allen BJ (2000) Paradigm lost: reconsidering functional form and group hypotheses in marine ecology. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **250**, 207-221.
- Payri CE, Maritorea S, Bizeau C, Rodière M (2001) Photoacclimation in the tropical coralline alga *Hydrolithon onkodes* (Rhodophyta, Corallinaceae) from a French Polynesian reef. *Journal of Phycology*, **37**, 223-234.
- Pérez-Castro MA (2010) Análisis del efecto de la morfología foliar sobre la eficiencia de absorción de luz de las hojas del pasto marino *Syringodium filiforme*. Tesis Licenciatura, Universidad del Mar, México, 106 pp.
- Ramus J (1978) Seaweed anatomy and photosynthetic performance: the ecological significance of light guides, heterogeneous absorption and multiple scatter. *Journal of Phycology*, **14**, 352-362.
- Ramus J (1990) A Form-Function Analysis of Photon Capture for Seaweeds. *Hydrobiologia*, **204**, 65-71.
- Ramus J, Beale S, Mauzerall D (1976a) Correlation of changes in pigment content with photosynthetic capacity of seaweeds as a function of water depth. *Marine Biology*, **37**, 231-238.

- Ramus J, Beale S, Mauzerall D, Howard K (1976b) Changes in photosynthetic pigment concentration in seaweeds as a function of water depth. *Marine Biology*, **37**, 223-229.
- Raven JA, Hurd CL (2012) Ecophysiology of photosynthesis in macroalgae. *Photosynthesis Research*, **113**, 105-125.
- Rivera MG, Riosmena-Rodríguez R, Foster MS (2004) Age and growth of Lithothamnion muelleri (Corallinales, Rhodophyta) in the southwestern Gulf of California, Mexico. *Ciencias Marinas*, **30**, 235-249.
- Rodríguez-Román A, Hernández-Pech X, Thomé PE, Enríquez S, Iglesias-Prieto R (2006) Photosynthesis and light utilization in the Caribbean coral *Montastraea faveolata* recovering from a bleaching event. *Limnology and Oceanography*, **51**, 2702-2710.
- Sand-Jensen K (1988) Photosynthetic responses of *Ulva lactuca* at very low light. *Marine Ecology Progress Series*, **50**, 195-201.
- Schubert N, García-Mendoza E (2008) Photoinhibition in red algal species with different carotenoid profiles. *Journal of Phycology*, **44**, 1437-1446.
- Schubert N, García-Mendoza E, Enríquez S (2011) Is the photo-acclimatory response of Rhodophyta conditioned by the species carotenoid profile? *Limnology and Oceanography*, **56**, 2347-2361.
- Steller DL, Foster MS (1995) Environmental factors influencing distribution and morphology of rhodoliths in Bahía Concepción, B.C.S., México. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **194**, 201-212.
- Steneck R, Dethier M (1994) A functional group approach to the structure of algal-dominated communities. *Oikos*, 476-498.
- Steneck RS, Hacker SD, Dethier MN (1991) Mechanisms of competitive dominance between crustose coralline algae: an herbivore-mediated competitive reversal. *Ecology*, 938-950.
- Steneck RS, Martone P (2007) Algae, calcified. In: *Encyclopedia of tide pools*. (eds Denny MD, Gaines SD), Berkeley, University of California Press.
- Terán E, Mendez ER, Enríquez S, Iglesias-Prieto R (2010) Multiple light scattering and absorption in reef-building corals. *Applied Optics*, **49**, 5032-5042.
- Tomilson P (1982) *Anatomy of the monocotyledons: VII. Helobiae (Alismatidae)*, UK, Clarendon Press, Oxford.

Capítulo 3: Caracterización fisiológica de las algas coralinas: fisiología fotosintética, acoplamientos metabólicos entre fotosíntesis, respiración y calcificación, y factor de escala metabólico de la temperatura

3.1. Resumen

Las tres formas de crecimiento más representativas de algas coralinas del arrecife de Puerto Morelos, Q. Roo, el rodolito *Neogoniolithon* sp., el alga articulada *Amphiroa tribulus* y el alga incrustante, *Lithothamnion* sp., presentan una segregación de nicho en este hábitat somero arrecifal. Mientras que la primera habita en ambientes altamente iluminados de la laguna arrecifal, el alga incrustante y el alga articulada colonizan áreas con menor iluminación en el arrecife posterior. Los talos de estas especies difieren además en sus características estructurales, lo que condiciona importantes diferencias en sus propiedades ópticas, por lo que es necesario evaluar también sus implicaciones sobre su fisiología fotosintética. Este análisis permitirá quizás encontrar una base fisiológica para explicar parcialmente esta segregación de nicho arrecifal, a la vez que permitirá realizar por primera vez una descripción fisiológica completa de las tres formas de crecimiento de las algas coralinas. Identificar asociaciones morfo-funcionales claves en este grupo taxonómico de amplia distribución en los ecosistemas marinos, podría establecer una primera pauta para entender la base mecánica/fisiológica de su adecuación al ambiente. Además, esta identificación podría aportar también información muy valiosa para esclarecer las contrastantes respuestas que se han documentado hasta ahora en las algas coralinas frente al cambio global, un grupo considerado especialmente sensible a estos cambios. En esta caracterización fisiológica, es importante también considerar la actividad de calcificación de estas algas y su dependencia del metabolismo fotosintético y respiratorio, por tanto, los acoplamientos metabólicos entre la fotosíntesis, calcificación y respiración, así como sus factores de escala frente a la temperatura serán descritos. En este capítulo se describe esta caracterización fisiológica comparativa basándose en: 1) la descripción de la fisiología fotosintética (P , $\mu\text{mol O}_2 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$) y de calcificación (G , $\mu\text{mol CaCO}_3 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$) de cada especie por medio de curvas fotosíntesis-irradiancia (P - E) y de calcificación-irradiancia (G - E); 2) la descripción del acoplamiento metabólico entre la fotosíntesis, calcificación y respiración; y 3) la caracterización del efecto de la temperatura sobre el metabolismo de estas tres especies de algas coralinas, determinando los factores de escala de cada tasa metabólica (Q_{10}) y la presencia de posibles umbrales térmicos que señalan la presencia de un efecto adverso de temperaturas elevadas sobre esa actividad metabólica. Los resultados mostraron que la forma de crecimiento de las algas coralinas y sus características estructurales condicionan importantes diferencias en

su fisiología fotosintética, capaces de explicar su particular distribución de nicho en el hábitat arrecifal. Por ejemplo, se determinó una condición de alta luz para el rodolito *Neogoniolithon* sp., pero de baja luz para el alga articulada *Amphiroa tribulus*, sobre todo para el alga incrustante *Lithothamnion* sp. Este estudio demostró además, que el alga articulada es la que presenta los mayores LAI, (Índice de Área Foliar), que es una manera de cuantificar lo complejo de los doseles que forma. Esta capacidad de *A. tribulus* le confiere una mayor capacidad de extender su superficie fotosintética y por lo tanto, una mayor producción por individuo, pues a pesar de que sus tasas fotosintéticas por unidad de área de talo se encuentran por debajo de los rodolitos, no se ven reducidas como las de *Lithothamnion* sp. Así mismo, se confirmó la dependencia metabólica de la calcificación, de la capacidad fotosintética del talo. Esta relación se describió por medio de un modelo no lineal, común para las tres especies examinadas. Por lo tanto, se propone como un modelo cuantitativo único para describir la asociación metabólica entre la fotosíntesis y la capacidad de calcificación de las algas coralinas, que es además específica para cada especie. De este acoplamiento se estimó también la actividad fotosintética mínima que necesita el talo para calcificar, y que probablemente está condicionada por la cantidad mínima de O₂ y otros metabolitos fotosintéticos que la actividad biomineralizadora requiere. Este parámetro que denominamos *los requerimientos fotosintéticos mínimos de la calcificación* ($MPR \mu\text{mol O}_2 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$) tiene una relevancia fundamental para entender el impacto ambiental de cualquier estrés sobre la calcificación de las algas coralinas, a través del impacto que causa sobre la actividad fotosintética. Este análisis también encontró diferencias significativas en los *MPR* entre especies y también en el factor de escala (Q_{10}) del metabolismo (fotosíntesis, respiración y calcificación) frente a la temperatura. De estas últimas determinaciones, destacan también la presencia diferencial de umbrales térmicos: los rodolitos fueron los menos sensibles al estrés térmico e incrementan su producción por área (P_{max}) mucho más rápido al aumentar la luz y la temperatura. Las especies más sensibles a la temperatura presentan incrementos respiratorios mayores (R_L) y decrementos en la actividad metabólica al acercarse a temperaturas estresantes. Esta información en conjunto ofrece una base mecánica/fisiológica para entender las diferentes habilidades competitivas de las algas coralinas en su aclimatación/adaptación al ambiente, en particular a gradientes ambientales de luz y/o de temperatura, pero también diferencias en su sensibilidad frente al cambio global.

3.2. Introducción

En organismos fotoautótrofos, el análisis de la respuesta del desempeño fotosintético frente al cambio global y sus variables asociadas (p. ej. temperatura y pH) es fundamental y requiere como punto de partida, de una caracterización fisiológica apropiada de su respuesta a factores ambientales claves como la luz y la temperatura (p. ej., Newell & Pye, 1968; King & Schramm, 1976; Lüning, 1990; Enríquez *et al.*, 2002; Chisholm, 2003; Cayabyab & Enríquez, 2007). Es imposible entender el cambio global, si se desconoce la regulación del metabolismo fotosintético de la especie así como su sensibilidad al estrés lumínico y a la temperatura (Raven, 1988; Iglesias-Prieto *et al.*, 1992; Iglesias-Prieto, 1997; Payri *et al.*, 2001; Enríquez & Pantoja-Reyes, 2005; Cayabyab & Enríquez, 2007; Enríquez *et al.*, 2009). Esta información es clave para interpretar las respuestas de los organismos a los cambios ambientales y a las condiciones experimentales. Si se desconoce la base fisiológica que puede explicar estas respuestas, se pueden hacer atribuciones erróneas, con el consiguiente perjuicio sobre los esfuerzos que la comunidad científica en general está haciendo para entender el impacto del cambio global sobre los ecosistemas marinos (Iglesias-Prieto *et al.*, 2014).

Las algas coralinas no forman parte de un ambiente lumínico específico sino que son capaces de colonizar una gran variedad de ambientes (Sección 1.1.2). La información disponible sobre su fisiología fotosintética es escasa a pesar de que es información fundamental para entender la diversificación de nichos de este grupo en particular (Littler *et al.*, 1991; Chisholm, 2000; Payri *et al.*, 2001; Chisholm, 2003; Martin *et al.*, 2006). Por ejemplo, la presencia de distintos morfotipos del alga incrustante *Hidrolithon* (= *Porolithon*) *onkodes* en distintas zonas arrecifales con contrastante iluminación, se explica parcialmente por la expresión de distintas fisiologías fotosintéticas asociadas a cada uno de los morfotipos, que afectan a características como el contenido de pigmentos del talo y los requerimientos lumínicos mínimos de cada morfotipo (Payri *et al.*, 2001). Este tipo de información ha servido de base para explorar las respuestas de este grupo de productores primarios calcificadores al cambio global (p. ej. Anthony *et al.*, 2008; Martin *et al.*, 2013b). Profundizar en el conocimiento de las respuestas y procesos fotoaclimatativos de las algas coralinas podrían explicar diferencias entre especies en su adecuación al ambiente, sus límites de tolerancia, y, por tanto, su capacidad de regular su distribución y abundancia (Newell & Pye, 1968; King & Schramm, 1976; Sand-Jensen, 1988; Markager & Sand-Jensen,

1992; Anthony & Hoegh-Guldberg, 2003; Iglesias-Prieto *et al.*, 2004; Rodríguez-Román *et al.*, 2006; Cayabyab & Enríquez, 2007; Enríquez *et al.*, 2009).

La calcificación en las algas coralinas, que de acuerdo a la corriente mayoritaria es uno de los “blancos” principales de la acidificación, representa evolutivamente un componente importante de la adecuación de estas algas al ambiente (Sección 1.1.1 y Capítulo II). No obstante, es un proceso que fisiológicamente sigue sin comprenderse en su totalidad. Análisis descriptivos indican que este grupo produce componentes orgánicos específicos (xilogalactanos sulfatados) para conformar una matriz orgánica en sus paredes celulares (Bilan & Usov, 2001). Esta matriz orgánica actúa como template para el anclaje de iones Ca^{+2} y carbono inorgánico, lo que su vez acelera la nucleación y determina el tipo, tamaño y orientación de los cristales de carbonato que se precipitan (Borowitzka, 1982; Borowitzka & Larkum, 1987; Mann, 1988; Bilan & Usov, 2001). Esto requiere un estricto control metabólico, es decir, se trata de un proceso de biomineralización (calcificación) biológicamente controlado, donde el *biomineral* que se forma presenta un componente inorgánico pero también uno orgánico característico, que es común en invertebrados y algunas algas (Borowitzka & Larkum, 1987; Marin *et al.*, 1996). Aunado esto, se sabe que existe una asociación biológica entre el proceso de biomineralización, la calcificación, y la actividad fotosintética. Como la fotosíntesis depende de la irradiancia, a esta asociación por sus siglas en inglés, se le ha denominado “*Light-enhanced / stimulated calcification*” (Goreau, 1959; Goreau, 1963; Borowitzka & Larkum, 1987). Goreau (1963) fue el primero en determinar esta asociación en algas coralinas, ya que encontró que en condiciones de iluminación las tasas de calcificación de especies de algas incrustantes y articuladas eran hasta tres veces más altas que las medidas en oscuridad. Estas primeras observaciones fueron corroboradas posteriormente para otras especies y/o formas de crecimiento (Pentecost, 1978; Borowitzka, 1979; LaVelle, 1979; Borowitzka, 1981; Chisholm, 2000; El Haïkali *et al.*, 2004; Bensoussan & Gattuso, 2007; Steller *et al.*, 2007). Estudios más recientes han descrito una respuesta similar de la calcificación a la respuesta fotosintética frente a la irradiancia (Chisholm, 2000; Martin *et al.*, 2013a). Esto indica que la calcificación debe de responder de una manera coordinada con la fotosíntesis a la presión ambiental, aunque es necesario la descripción de este acoplamiento metabólico. Lo anterior también aplica a la respiración mitocondrial, pues representa una fuente de energía alterna para la calcificación. Por lo tanto la descripción y entendimiento de estos acoplamientos y su disociación resultado de una determinada presión ambiental, son

fundamentales para entender las respuestas del desempeño de las algas coralinas frente a la variación ambiental.

En este capítulo se realizó una caracterización fisiológica comparativa de las respuesta fotosintéticas y de actividad de calcificación a la luz, en las tres especies de algas coralinas descritas previamente. El objetivo fundamental de esta descripción es identificar características fisiológicas claves que puedan explicar diferencias entre morfotipos en su segregación de nicho en el arrecife, complementando el análisis morfo-funcional previo. Los objetivos específicos de este capítulo para la caracterización fisiológica de las tres especies de algas coralinas es describir: 1) la fisiología fotosintética y de calcificación; 2) los acoplamientos metabólicos entre fotosíntesis, calcificación y respiración para determinar los requerimientos lumínicos y fotosintéticos de cada especie y que mantienen su actividad fotosintética y de calcificación; y 3) el factor de escala Q_{10} de la temperatura sobre el metabolismo de estas algas coralinas seleccionadas. El primer objetivo se va a abordar a través de la determinación de curvas fotosíntesis-irradiancia y calcificación-irradiancia (P-E y G-E). Para abordar el segundo se utilizarán determinaciones simultáneas de las tasas metabólicas en diferentes condiciones de luz y de temperatura, pero también mediante el uso de inhibidores para determinar el grado de dependencia funcional entre la fotosíntesis y la calcificación. Por último, el factor de escala, Q_{10} para cada tasa metabólica y especie, se determinará por medio de incubaciones cortas a distintas temperaturas. La información que se genere servirá para entender un poco mejor la adecuación de estas especies al ambiente arrecifal y el grado de impacto que va a ejercer el cambio global sobre ellas.

3.3. Resultados

3.3.1. Fisiología fotosintética: Curvas Fotosíntesis irradiancia (P-E)

Las algas coralinas mostraron la respuesta típica de la fotosíntesis con la irradiancia (Fig. 16). Primero, un incremento lineal al incrementarse la luz, que va perdiendo la linealidad hasta que se alcanza un valor máximo que se mantiene constante, P_{max} , aunque la irradiancia siga incrementando. Se observaron también diferencias claras entre las tres especies examinadas en esta respuesta (Fig. 16) y en los distintos parámetros derivados de estas curvas (Tabla VIII). Por ejemplo la tasa de fotosíntesis máxima (P_{max} ; $\mu\text{mol O}_2 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$) fue mayor en los rodolitos y en el alga articulada, 2.6 y 1.7 $\mu\text{mol de O}_2 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ respectivamente, valores de dos a tres veces mayores que la P_{max} del alga

incrustante. La pendiente inicial de la curva (α ; $(\mu\text{mol O}_2 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}) (\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1})^{-1}$), mostró un patrón inverso: mayores valores para el alga incrustante, *Lithothamnion* sp. y el alga articulada, *Amphiroa tribulus* a los estimados para los rodolitos (Tabla VIII). Las irradiancias de compensación y de saturación, E_C y E_K ($\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), mostraron la tendencia similar entre especies a las documentadas para la P_{max} . No se observaron diferencias significativas entre especies en la tasa de respiración del talo en oscuridad (R_D ; $\mu\text{mol O}_2 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$), pero sí en la tasa determinada después de la exposición a luz saturante y denominada, respiración post-iluminación, R_L , pues los rodolitos y el alga articulada mostraron valores de R_L promedio dos veces mayores ($\approx 0.77 \mu\text{mol de O}_2 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$) que el estimado para el alga incrustante. Los valores estimados para R_L fueron en general, dos veces mayores que los estimados para R_D . El análisis previo de las propiedades ópticas del talo de estas tres especies permitió también calcular la eficiencia cuántica máxima de la fotosíntesis (Φ_{max} ; en moles de oxígeno evolucionado por moles de fotones absorbidos) a partir de la determinación de α en cada curva y considerando no la irradiancia incidente sino la absorbida por el talo. Se calcularon también los requerimientos mínimos cuánticos de la fotosíntesis como el valor inverso de la eficiencia cuántica máxima de este proceso para cada especie ($1/\Phi_{max}$; número de fotones requerido para producir una molécula de oxígeno en el proceso fotosintético). Los valores estimados para $1/\Phi_{max}$ fueron cercanos al máximo teórico de 8 fotones para el alga incrustante, un poco mayor para el alga articulada y tres veces mayor al teórico de 8 para el rodolito (Tabla VIII). Al expresar las tasas metabólicas por unidad de peso, se observó un patrón inverso al descrito para las tasas normalizadas al área proyectada. Los valores mayores se estimaron para el morfotipo con un talo menos pesado, el incrustante. El alga articulada mostró valores intermedios, y, finalmente, el morfotipo con un talo más grueso, el rodolito, mostró los valores menores (Tabla VIII). Los demás parámetros calculados permanecieron sin ningún cambio aparente. Estos resultados indican que los rodolitos presentan una fisiología fotosintética de alta luz (altos E_k , P_{max} , E_c , RCM y α bajas) en comparación con las algas incrustantes (fisiología de baja luz). Es interesante la observación de que las algas articuladas presentaron características de ambos morfotipos: una respuesta fotosintética muy eficiente a baja luz, pero su metabolismo no está comprometido a alta luz como el de las algas incrustantes.

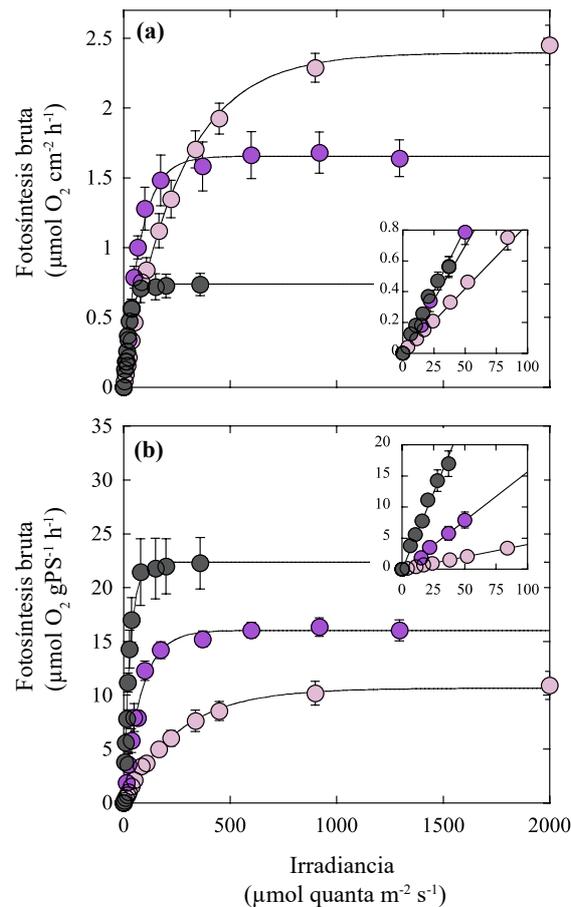


Figura 16. Curvas fotosíntesis irradiancia (P-E) para las algas coralinas estudiadas.

(a) tasa fotosintética normalizada por la sección transversal del talo ($\mu\text{mol O}_2 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$) y (b) tasa fotosintética normalizada por unidad de peso seco de talo ($\mu\text{mol O}_2 \text{ gPS}^{-1} \text{ h}^{-1}$). Cada punto representa la media (\pm ES) de al menos 5 muestras independientes y las líneas representan un ajuste exponencial con saturación para fines demostrativos ($y = (P_{max} * x) / (E_k + x)$). Los recuadros miniatura de la derecha en ambos paneles corresponden a la parte limitada por luz. Colores de los símbolos: círculos rosas, rodolitos, círculos morados, alga articulada y círculos grises, alga incrustante.

3.3.1.1. Diferencias intraespecíficas: *Amphiroa tribulus*

El alga articulada *Amphiroa tribulus* mostró diferencias significativas en sus propiedades ópticas entre los dos lados del talo. Para determinar las posibles implicaciones de estas diferencias estructurales (talo bifacial) sobre su actividad fotosintética se analizó la respuesta de la fotosíntesis en esta especie iluminado diferencialmente por cada lado de su talo. Se observaron diferencias significativas en la tasa de fotosíntesis máxima, alcanzándose valores 0.5 veces mayores al iluminar el lado más pigmentado (Fig. 17). La pendiente inicial de la curva (α), y las irradiancias E_k , E_c fueron, sin embargo, similares al iluminar diferencialmente por cada lado.

Consecuentemente las diferencias encontradas en las propiedades ópticas de cada lado del talo de *A. tribulus* no tienen implicaciones sobre la eficiencia cuántica de la fotosíntesis y/o las condiciones en las que se compensa o satura la actividad fotosintética del talo, pero sí sobre la capacidad máxima fotosintética, por lo que el lado de mayor pigmentación debe permitir una mejor iluminación del tejido fotosintético y facilitar el incremento de la fotosíntesis integrada por área. El mayor desempaquetamiento de los pigmentos fotosintéticos que se había documentado en el capítulo anterior para el lado más pigmentado de esta especie, con el análisis de sus propiedades ópticas, apoyaría esta interpretación (Tabla IX).

Tabla VIII Parámetros que describen la relación fotosíntesis-irradiancia en las algas coralinas.

Símbolos indican diferencias significativas por especie (ANOVA 1 vía, HSD Tukey post-hoc, $P < 0.05$). Cada valor representa la media (\pm ES) de 5 o más muestras independientes. Unidades y abreviaciones por sección transversal: Tasa de fotosíntesis máxima, respiración en oscuridad y post-iluminación (P_{max} , R_D y R_L) en $\mu\text{mol O}_2 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$; Pendiente inicial de la curva, α ($\mu\text{mol O}_2 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$) ($\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) $^{-1}$); Irradiancia de saturación y compensación E_k y E_c ($\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); Requerimientos mínimos cuánticos de la fotosíntesis: $1/\Phi_{max}$. Por unidad de peso seco (PS): Tasa de fotosíntesis máxima, Respiración en oscuridad y post-iluminación (P_{max} , R_D y R_L) en $\mu\text{mol O}_2 \text{ gPS}^{-1} \text{ h}^{-1}$; Pendiente inicial de la curva P-E, α ($\mu\text{mol O}_2 \text{ gPS}^{-1} \text{ h}^{-1}$) ($\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) $^{-1}$.

	Rodolitos	Articuladas	Incrustantes
Por sección transversal			
P_{max}	2.32 \pm 0.11 *	1.73 \pm 0.16 #	0.75 \pm 0.08 •
α	0.009 \pm 0003 *	0.0153 \pm 0001	0.0162 \pm 0001
R_D	0.22 \pm 0.02	0.24 \pm 0.12	0.38 \pm 0.04
R_L	0.76 \pm 0.12 *	0.77 \pm 0.10 *	0.43 \pm 0.06
E_k	255.6 \pm 9.3 *	118 \pm 15.9 #	46.3 \pm 1.9 •
E_c	24.7 \pm 2.8	17.1 \pm 9.4	24.5 \pm 3.08
$1/\Phi_{max}$	25.4 \pm 1.1 *	12.7 \pm 1.5 *	9.5 \pm 0.88 #
Por biomasa			
P_{max}	10.3 \pm 1.02 *	16.7 \pm 0.76 #	22.8 \pm 2.6 #
α	0.039 \pm 003 *	0.1568 \pm 029 *	0.473 \pm 047 #
R_D	1.001 \pm 0.15 *	3.22 \pm 1.75 *	11.5 \pm 1.4 #
R_L	3.3 \pm 0.63 *	7.33 \pm 0.51 *	13.1 \pm 2.02 #

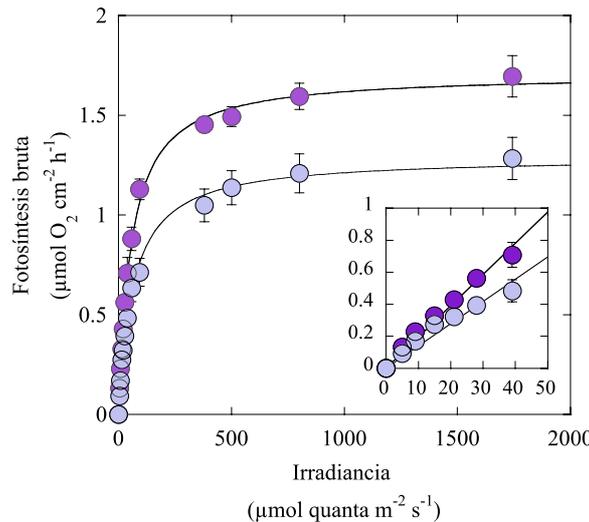


Figura 17. Curvas fotosíntesis irradiancia (P-E) para cada lado del alga articulada *A. tribulus*.

Cada punto representa la media (\pm ES) de 6 muestras independientes y las líneas representan un ajuste a un modelo exponencial ($y = (P_{max} * x) / (E_k + x)$). Círculos morados describen el lado de alta pigmentación y los círculos azul claro al lado de baja pigmentación el alga articulada *A. tribulus*.

Tabla IX Parámetros que describen la relación fotosíntesis-irradiancia (Curva P-E) para ambos lados del alga articulada *A. tribulus*.

Símbolos diferentes entre morfotipos indican diferencias significativas (ANOVA 1 vía $P < 0.05$, HSD Tukey post-hoc, $P < 0.05$). Cada valor representa la media (\pm ES) 6 muestras independientes. La diferencia relativa es en función del lado pigmentado. Unidades y abreviaciones: Tasa de fotosíntesis máxima y respiración en oscuridad y post-iluminación P_{max} , R_D y R_L ($\mu\text{mol O}_2 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$); pendiente inicial de la curva, α ($\mu\text{mol O}_2 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$) ($\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)⁻¹; Irradiancia de saturación y compensación E_K y E_C ($\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); Requerimientos mínimos cuánticos de la fotosíntesis: $1/\Phi_{max}$

	Lado alta pigmentación	Lado baja pigmentación	Diferencia relativa
P_{max}	$1.29 \pm 0.10^*$	$1.49 \pm 0.09^\#$	$1.541.04 \pm 0.07$
α	0.012 ± 0.001	0.014 ± 0.001	1.18 ± 0.07
R_D	0.11 ± 0.05	0.10 ± 0.04	1.04 ± 0.17
R_L	0.51 ± 0.02	0.56 ± 0.03	1.09 ± 0.04
E_k	103.6 ± 7.9	103.1 ± 8.1	1.0001 ± 0.12
E_c	8.9 ± 3.7	6.7 ± 2.4	0.88 ± 0.04
$1/\Phi_{max}$	18.2 ± 2	17.06 ± 1.2	0.96 ± 0.06

3.3.2. Descripciones estructurales del organismo: variación de la estructura 3D: Índice de Área Foliar y su relación con la productividad

Los valores promedio de LAI estimados en este estudio por primera vez para cada morfotipo fueron para los rodolitos, articuladas y algas incrustantes de 1.27 ± 0.11 , 1.95 ± 0.17 y 1.15 ± 0.01 respectivamente. Los valores por encima de 1 estimados en un morfotipo en dos dimensiones (2D) como el del alga incrustantes son el resultado de pequeñas protuberancias en la superficie de sus talos que modifican levemente esta razón. Se observó también un incremento positivo del LAI al incrementarse el tamaño

del individuo, descrito como el incremento del peso seco (Fig. 18). La tasa de aumento de LAI con el tamaño fue también la mayor en algas articuladas (Fig. 18a). Se recalculó el LAI considerando que ambos lados del alga articulada y el cilindro del rodolito son funcionales para la actividad fotosintética (en la definición de LAI para estructuras planas de 2D como hojas terrestres sólo se considera una cara de la hoja, Watson, 1947) resultando que el rodolito incrementa su LAI a 4.0 ± 0.21 y supera al del alga articulada (3.91 ± 0.35) para organismos de ≈ 2 g PS (Fig. 18b). Estos resultados indican que tanto el alga articulada como el rodolito son capaces de incrementar su producción por individuo significativamente a diferencia del alga incrustante. La fisiología fotosintética estimada previamente indica además, que el alga articulada al tener una tasa fotosintética no comprometida, tiene una ventaja los otros dos morfotipos pues puede igualar la producción del rodolito por individuo, el morfotipo que presenta la mayor producción por unidad de talo.

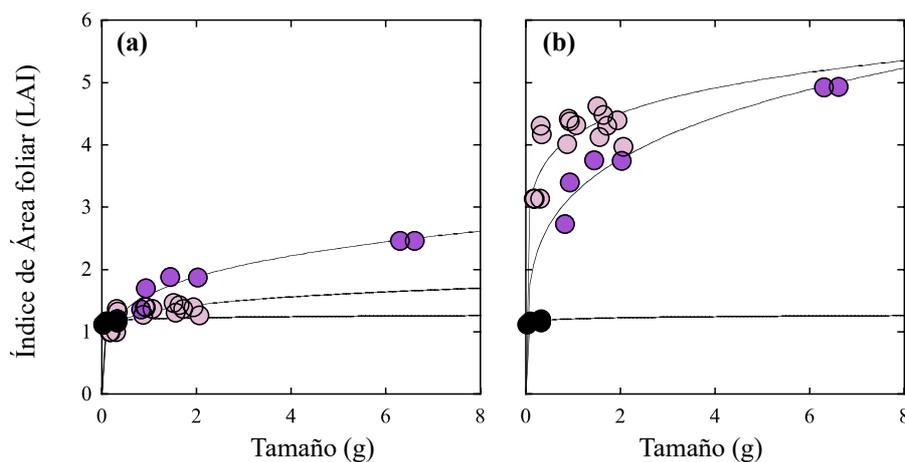


Figura 18. Asociación de variación entre el índice de área foliar y tamaño en las algas coralinas.

Se muestra la asociación de variación entre el tamaño y el LAI calculado por un lado de cada organismo (a), estructura 2D y estimado como el área total del talo (b): ambos lados para el alga articulada y un cilindro para rodolitos. Colores de los símbolos: rosa, rodolitos, morado algas articuladas y gris algas incrustantes. La línea representa un ajuste de poder.

3.3.3. Acoplamiento metabólico: Curvas Calcificación irradiancia (G-E) y asociaciones de variación entre fotosíntesis – calcificación – respiración.

En las determinaciones simultáneas de fotosíntesis y calcificación para determinar su acoplamiento mecánico, las tasas de fotosíntesis de los tres morfotipos mostraron una respuesta variable en función de la irradiancia similar a la ya descrita entre las tasas de fotosíntesis e irradiancia. Asimismo, se encontraron diferencias entre los morfotipos, confirmando la fotobiología contrastante entre especies/morfotipos. De

manera similar a la respuesta fotosintética, las tasas de calcificación de las algas coralinas estudiadas mostraron un incremento lineal al incrementarse la luz, una pérdida de la linealidad hasta que se alcanza un valor máximo constante (G_{max} , $\mu\text{mol CaCO}_3 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$) independiente de los incrementos en la irradiancia (Fig. 19a). A diferencia de las tasas fotosintéticas, la saturación de la calcificación ocurre a irradiancias mucho menores, pues se observa entre los 100-200 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en algas articuladas e incrustantes y a los 400 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para el rodolito *Neogoniolithon* sp. (Fig. 19a). De forma similar a la respuesta fotosintética, existieron diferencias entre las tres especies examinadas y en los distintos parámetros derivados de esta curvas, que fueron consistentes con la fotobiología de cada una de ellas (ANOVA 1 vía, Tukey post-hoc, $P < 0.05$ Tabla X). El análisis de estas asociaciones entre especies reveló que las tasas de fotosíntesis (P_{max} , $\mu\text{mol O}_2 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$) y calcificación (G_{max} ; $\mu\text{mol CaCO}_3 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$) fueron mayores para rodolitos y algas articuladas, claramente por encima de las algas incrustantes. En general, las G_{max} de las algas coralinas fueron 3, 4 o hasta 5 veces menores que las respectivas tasas de fotosíntesis máxima P_{max} para los rodolitos, algas articuladas e incrustantes respectivamente (Tabla X). A excepción del $E_k \text{ calc}$ que fue significativamente mayor para el rodolito *Neogoniolithon* sp., no se observaron diferencias significativas en el resto de los parámetros derivados de esta asociación.

Tabla X. Parámetros que describen la asociaciones fotosíntesis y calcificación vs irradiancia (Curvas P-E y G-E) en las algas coralinas.

Cada valor representa la media estimado de 4 curvas independientes (\pm SE). Símbolos diferentes entre morfotipos indican diferencias significativas (ANOVA 1 vía, HSD Tukey post-hoc, $P < 0.05$). Unidades y símbolos como en Tabla IX, excepto: G_{max} , Calcificación máxima bajo saturación de luz, $\mu\text{mol CaCO}_3 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$, α calcificación ($\mu\text{mol CaCO}_3 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$) ($\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)⁻¹.

	Rodolitos	Articuladas	Incrustantes
P_{max}	3.2 \pm 0.07*	2.56 \pm 0.12#	1.06 \pm 0.06°
G_{max}	1.1 \pm 0.10*	0.60 \pm 0.07#	0.19 \pm 0.01°
α (P)	0.01 \pm 0002	0.017 \pm 0009	0.019 \pm 001
α (G)	0.007 \pm 0006	0.012 \pm 001	0.012 \pm 0.002
E_k (P)	297.4 \pm 56.7*	149.2 \pm 15.5#	58.2 \pm 10.6#
E_k (G)	146.9 \pm 15*	50.7 \pm 10.9#	20.5 \pm 5.22#

Las algas coralinas mostraron una relación sigmoideal positiva entre las tasas de calcificación y fotosíntesis bruta ($R^2 > 0.85$, Fig. 19b). En esta relación se observa un

ligero retardo en el incremento de la calcificación y un posterior incremento exponencial hasta la saturación. Durante y posterior al retardo, a baja actividad fotosintética ($<0.5 \mu\text{mol O}_2 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$) los tres morfotipos mostraron tasas de calcificación negativas, es decir, actividad de descalcificación que fue mayor en los rodolitos (Fig. 19b). Esto indica que a baja luz las algas coralinas descalcifican, y que es necesario sobrepasar un umbral fotosintético para inducir el proceso de biomineralización (calcificación positiva diferente de cero). Este umbral se puede caracterizar cuantitativamente a través de esta asociación. Este umbral se denominó como *los requerimientos fotosintéticos mínimos de la calcificación (MPR)*, por sus siglas en inglés, “*Minimum Photosynthetic Requirements*” y que fue específico para cada especie. Los rodolitos por ejemplo, necesitaron casi tres veces más actividad fotosintética para sobrepasar este umbral en comparación de las algas incrustantes (Tabla XI). Una vez sobrepasado este umbral, la calcificación se incrementa exponencialmente en función de la fotosíntesis, por lo que también se determinó *la tasa de calcificación estimulada por la luz* ($r_{G:P}$; mol CaCO_3 producido por mol O_2 evolucionado; Tabla XI) Esta tasa fue mayor en los rodolitos y menor en las algas incrustantes. Posterior a este incremento, se observa una saturación de la tasa de calcificación a un valor constante lo que soporta además el uso del modelo sigmoideal para describir esta asociación en lugar del modelo lineal hasta ahora utilizado. En saturación las G_{max} calculadas como la amplitud de esta función fueron de 1.21, 0.62 y $0.27 \mu\text{mol de CaCO}_3 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ para los rodolitos, algas articuladas e incrustantes respectivamente. El último parámetro determinado a través de este modelo fue el centroide, que expresa la cantidad necesaria de actividad fotosintética requerida para alcanzar la mitad de la amplitud máxima ($A/2$), y que permite estimar la actividad fotosintética necesaria para saturar la calcificación (centroide $\times 2$). Los valores estimados para este descriptor fueron consistentes con la fotobiología coralina, mayor para los rodolitos ($\approx 3 \mu\text{mol de O}_2 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$) y menor en las incrustantes (Tabla XI).

El análisis del factor de escala metabólico (Q_{10} , ver más adelante) permitió generar suficiente variación para analizar el acoplamiento entre las tasas de respiración post-iluminación (R_L) y la calcificación máxima (G_{max}). Se encontró una asociación lineal y positiva significativa entre estas dos tasas metabólicas ($P < 0.05$, Fig. 20). En esta asociación, el rodolito y el alga incrustante mostraron una pendiente similar (0.573 ± 0.028 , $F(1,6) = 0.84$, $P = 0.39$) en comparación al alga articulada, que mostró una pendiente menor (0.363 ± 0.045 , $F(1,14) = 10.2$, $P = 0.009$, ANEXO C, Sección 6.3

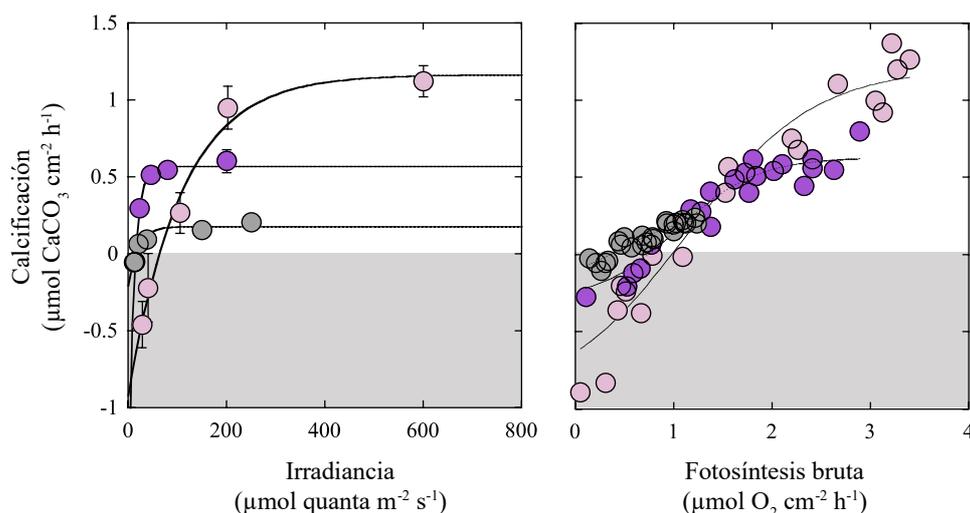


Figura 19. Acoplamiento entre calcificación-irradiancia-fotosíntesis en las algas coralinas.

(a) Curva calcificación-irradiancia (G-E) y (b) Relación fotosíntesis bruta y calcificación. Las líneas continuas en (a) representan un ajuste exponencial con saturación y en (b) un ajuste sigmoideal de tres parámetros (ver texto para detalles). El recuadro gris indica actividad de descalcificación ($G, <0$). Colores de los símbolos: círculos rosas, rodolitos, círculos morados, alga articulada y círculos grises, alga incrustante. Los valores de R^2 del ajuste corresponden a: 0.93, 0.91 y 0.86 para los rodolitos, el alga articulada e incrustantes respectivamente.

Tabla XI. Descriptores del acoplamiento entre la fotosíntesis y calcificación en algas coralinas.

Unidades y abreviaciones: G_{max} , MPR^1 tasa máxima de calcificación y requerimientos fotosintéticos mínimos en $\mu\text{mol CaCO}_3 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$; centroide en $\mu\text{mol O}_2 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$; $r_{G:P}$ tasa máxima de incremento de calcificación en función de la actividad fotosintética $(\mu\text{mol CaCO}_3)(\mu\text{mol O}_2)^{-1}$.

<i>Acoplamiento entre fotosíntesis y calcificación</i>	Rodolitos	Articuladas	Incrustantes
G_{max}	1.21 ± 0.12	0.62 ± 0.04	0.27 ± 0.06
MPR^1	1.007 ± 0.12	0.46 ± 0.10	0.34 ± 0.06
Centroide	1.13 ± 0.13	1.04 ± 0.08	0.47 ± 0.11
$r_{G:P}$, calcificación estimulada por luz	0.46 ± 0.07	0.38 ± 0.05	0.27 ± 0.05

¹Valor de fotosíntesis (x) cuando la calcificación (y) es = 0 (sin actividad) de la regresión lineal entre fotosíntesis y calcificación.

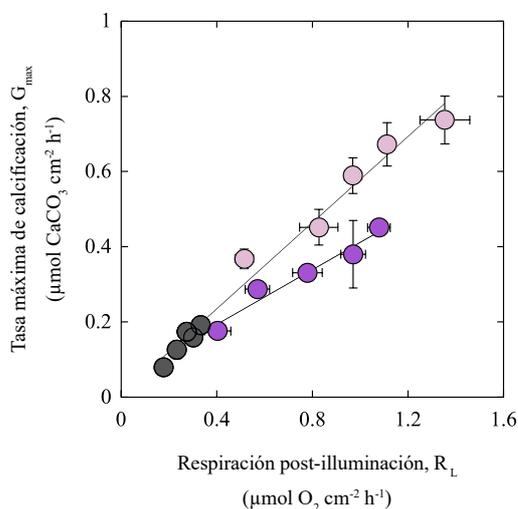


Figura 20. Relación calcificación (G_{max}) y respiración post-iluminación (R_L) en las algas coralinas.

Cada símbolo representa la media (\pm SE) de la tasa de calcificación (G_{max}) y respiración post iluminación (R_L). Cada valor corresponde a un incremento en la temperatura de dos grados desde 24°C a 32°C (ver texto para detalles). Las líneas representan un ajuste lineal ($P < 0.05$). Colores de los símbolos: círculos rosas, rodolitos, círculos morados, alga articulada y círculos grises, alga incrustante.

3.3.4. Acoplamientos metabólicos: uso de inhibidores

El DCMU es un inhibidor de la actividad fotosintética (P_{max}) y su aplicación en algas coralinas presenta una cierta dificultad para su penetración en el tejido por la presencia del esqueleto de carbonato. Aún así, el uso del DCMU indujo una inhibición de la fotosíntesis en las especies investigadas en un 80-100%, producto de diferencias mínimas en el grosor de las muestras experimentales. Esta inhibición fotosintética también indujo tasas de descalcificación en el rodolito *Neogoniolithon* sp. y en el alga incrustante *Lithothamnion* sp. pero también se estimó una reducción del 85% de las tasas control del alga articulada *A. tribulus* pero no actividad de descalcificación (Fig. 21). En este mismo experimento, las tasas de respiración post-iluminación (R_L) se mantuvieron sin ningún cambio significativo después de aplicar el herbicida, lo que descarta un efecto negativo directo o indirecto de la respiración sobre la G_{max} (Fig. 21).

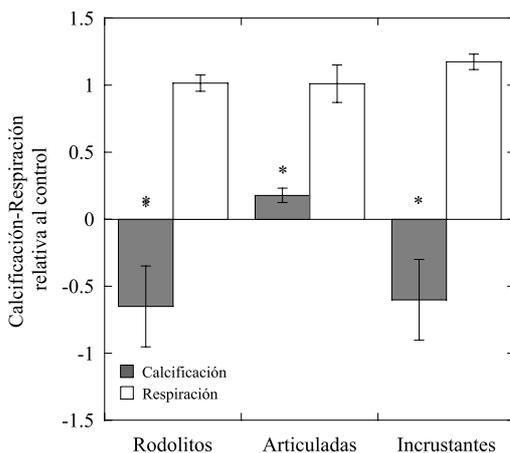


Figura 21. Efecto del herbicida DCMU sobre las tasas metabólicas de las algas coralinas

Barras grises: Tasa máxima de calcificación, G_{max} ; barras blancas: Respiración post-iluminación, R_L . Los símbolos denotan diferencias significativas frente al control (t -student $P < 0.05$).

Por otro lado, el bloqueo de los canales de calcio con el inhibidor verapamilo disminuyó la actividad fotosintética hasta en un 90% e indujo tasas de disolución de CaCO_3 en los rodolitos (Fig. 22) sin ningún efecto significativo sobre las tasas de respiración, R_L . El verapamilo es un fenilalkilamino prototípico (PAA) y fue el primer bloqueador de los canales de calcio que se utilizó clínicamente. Bloquea los canales de calcio tipo L en el poro interno de células animales con una afinidad micromolar (Verret *et al.*, 2010) e incrementa esta afinidad con potenciales de membrana despolarizados. También se ha demostrado su efecto bloqueador sobre los canales tipo T pero con un modesto incremento de su afinidad con potenciales de membrana despolarizados (Bergson *et al.*, 2011). Aunque no se conoce tan detalladamente su efecto sobre organismos fotosintéticos, este estudio encontró una actividad inhibitoria significativa tanto para la actividad fotosintética como para la capacidad de calcificación de las algas coralinas,

sin ningún efecto adverso sobre las tasas de respiración, R_L . Al utilizar el inhibidor de la anhidrasa carbónica externa (azetazolamida AZ, ver métodos), solo la tasa de respiración de los rodolitos mostró un incremento significativo (Fig. 22). En este mismo experimento, los organismos control no calcificaron por razones desconocidas, pero se observó un incremento del doble de los valores de descalcificación.

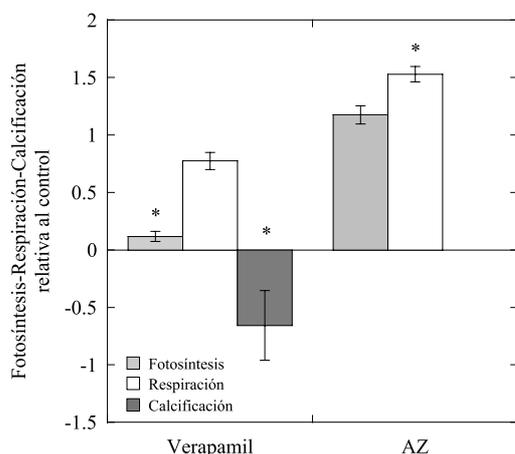


Figura 22. Efecto del inhibidor Verapamil (VPM) y azetazolamida (AZ) sobre el metabolismo de los rodolitos.

Etiquetas y especificaciones como figura anterior, excepto barra gris claro: Tasa de fotosíntesis máxima, P_{max} .

3.3.5. Análisis de la respuesta del metabolismo de las algas coralinas a los incrementos de temperatura: determinación del factor de escala Q_{10}

Las incubaciones cortas a diferentes temperaturas permitieron describir el factor de incremento de las tasas metabólicas de las algas coralinas, dentro del rango de variación de la temperatura del agua en su hábitat natural (24°C-32°C). Se observaron diferencias significativas entre especies y entre las respectivas tasas metabólicas (Fig. 23, Tabla XII, ANEXO C; Sección 6.3). De manera general, los rodolitos y las algas articuladas mostraron siempre las mayores tasas metabólicas referidas a área; aproximadamente el doble de los valores estimados para las algas incrustantes. La tasa de fotosíntesis máxima, P_{max} se incrementó linealmente desde los 24°C hasta los 30°C en los tres morfotipos (Fig. 23a), con valores mínimos a 24°C alrededor de $1.5 \text{ O}_2 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ para rodolitos y algas articuladas y de $0.4 \mu\text{mol de O}_2 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ para algas incrustantes. Sin embargo, se observó una caída de la tasa fotosintética después de los 30°C (Fig. 23), indicativo de la presencia de un umbral fisiológico subóptimo a temperaturas por encima de los 30-31°C para el desempeño de la actividad fotosintética. Las tasas respiratorias post-iluminación (R_L) y de calcificación máxima (G_{max}) mostraron un incremento lineal con respecto a la temperatura, hasta los 32°C en los rodolitos y en las algas articuladas, pero hasta los 30°C en las algas incrustantes (Fig. 23b,c), por lo que sólo en éstas últimas se detectó un umbral térmico subóptimo para la actividad

respiratoria. Esta descripción se realizó para organismos que estaban aclimatados en la laguna arrecifal de Puerto Morelos, en agosto de 2013, a una temperatura de 30°C, que corresponde con el valor máximo promedio del agua de la laguna para el verano (MMM o *maximum monthly mean* según la NOAA (Rodríguez-Martínez *et al.*, 2010; Strong *et al.*, 2011), lo que explica que se registraran a esta temperatura los máximos valores en P_{max} para todas las especies y, para las algas incrustantes, en todas las tasas metabólicas. La razón $P_{max}:R_L$ disminuyó moderadamente en función de los incrementos en la temperatura (Fig. 23d) en las tres especies estudiadas ($P<0.05$, Tabla XII), particularmente al acercarse a 32°C. El alga articulada *A. tribulus*, que mostró la variación más grande de P_{max} relativo a R_L por efecto de la temperatura, fue la especie que presentó el impacto más adverso de la temperatura sobre el $P_{max}:R_L$, a diferencia de lo encontrado para el rodolito *Neogoniolithon* sp. Los cocientes metabólicos (Q_{10}) estimados variaron entre valores de 2 y 3 de acuerdo al morfotipo y la tasa metabólica (Tabla XIII). Por ejemplo, el Q_{10} de la P_{max} fue mayor en los rodolitos y menor para el alga incrustante, mientras que la G_{max} mostró el patrón inverso. En contraste, la Q_{10} mayor de la R_L se estimó para las algas articuladas (≈ 3) y la menor para el alga incrustante.

Tabla XII. Pendiente lineal de las relaciones temperatura-metabolismo de las algas coralinas.

Análisis de datos: R_L y G_{max} 24-32°C (rodolitos y articuladas) y 24-30°C (incrustantes); P_{max} , 24-30°C; y $P_{max}:R_L$: 24-32°C. Los subíndices denotan diferencias significativas entre las pendientes de los diferentes morfotipos (ANCOVA, $P<0.05$).

	Morfotipo	Pendiente	SE	R ²	P	n
R_L	Rodolitos	0.098 ± 0.010	0.157	0.76	<0.001	30
	Articuladas	0.088 ± 0.008	0.126	0.79	<0.001	30
	Incrustantes	0.027 ± 0.004 ^a	0.039	0.69	<0.001	24
G_{max}	Rodolitos	0.040 ± 0.008	0.127	0.46	<0.001	27
	Articuladas	0.033 ± 0.007	0.092	0.49	<0.001	23
	Incrustantes	0.018 ± 0.003	0.033	0.60	<0.001	21
P_{max}	Rodolitos	0.276 ± 0.032 ^a	0.346	0.77	<0.001	23
	Articuladas	0.150 ± 0.058 ^b	0.303	0.55	<0.001	24
	Incrustantes	0.057 ± 0.004 ^c	0.079	0.72	<0.001	24
$P_{max}:R_L$	Rodolitos	-0.098 ± 0.028	0.434	0.77	0.002	29
	Articuladas	-0.221 ± 0.044	0.303	0.67	0.001	30
	Incrustantes	-	-	-	0.203	30

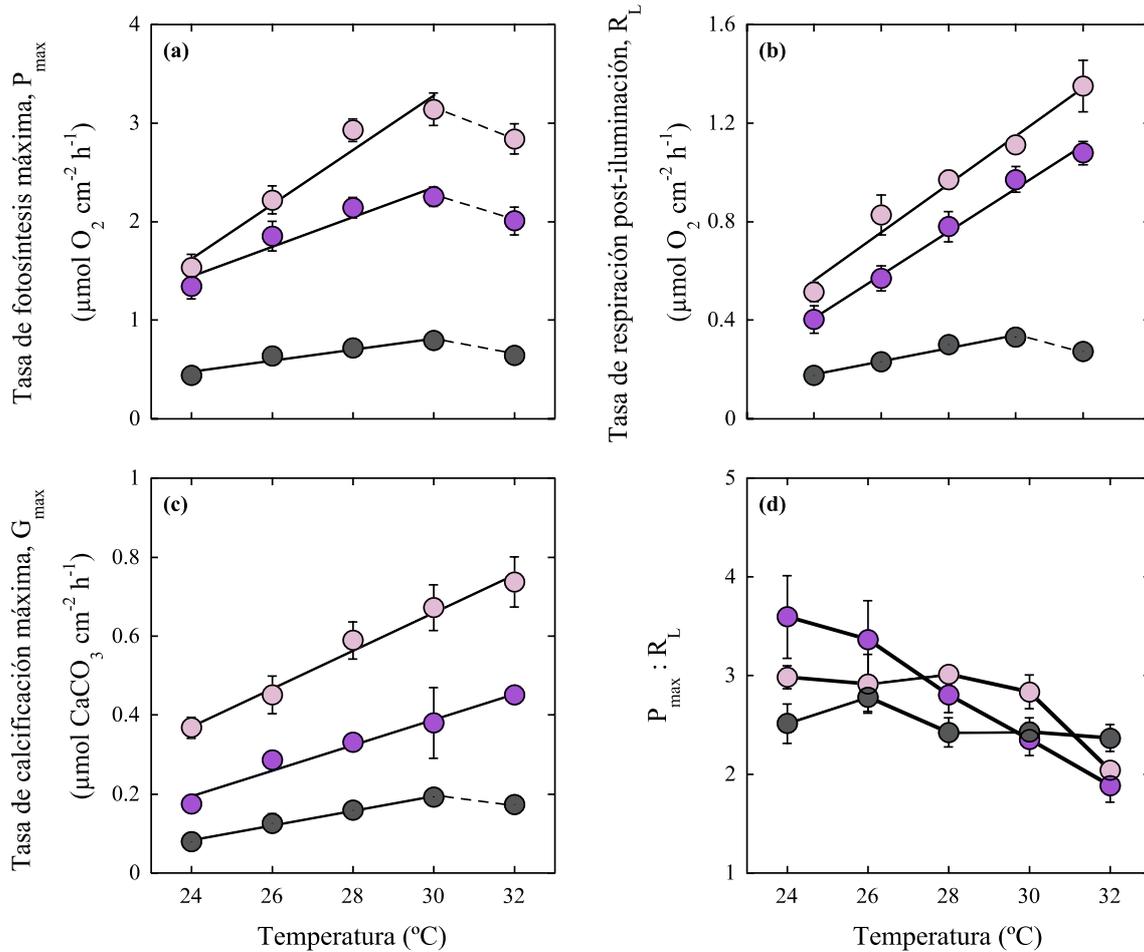


Figura 23. Respuesta instantánea del metabolismo a la temperatura en las algas coralinas.

Tasas de fotosíntesis máxima (P_{max}); (b) respiración post-iluminación (R_L); (c) calcificación máxima (G_{max}) y d) razón $P_{max} : R_L$. Las líneas continuas representan un ajuste lineal ($P < 0.05$) a excepción de la $P_{max} : R_L$ donde solo representan las tendencias. Colores de los símbolos: círculos rosas, rodolitos, círculos morados, alga articulada y círculos grises, alga incrustante.

Tabla XIII. Factores de escala del metabolismo a la temperatura (Q_{10}) determinados en las algas coralinas para las algas coralinas.

Cociente metabólico (Q_{10})	Rodolitos	Articuladas	Incrustantes
P_{max}	2.53	2.29	2.06
R_L	2.57	2.91	2.31
G_{max}	2.16	2.51	2.97

3.4. Discusión

La caracterización fisiológica realizada permitió reconocer una asociación de variación muy clara entre el contrastante hábitat natural de las especies de algas coralinas examinadas en la laguna arrecifal de Puerto Morelos y su fisiología fotosintética y de calcificación. Esta información es clave para entender su abundancia local. La especie formadora de rodolitos en la comunidad arrecifal de Puerto Morelos *Neogoniolithon* sp., habita entre las praderas de *Thalassia testudinum* a 2-3 m de profundidad, zonas típicas de alta y variable iluminación (Torres-Mejía, 1991; Enríquez & Pantoja-Reyes, 2005). Este estudio corroboró una fisiología fotosintética de alta luz para esta especie, lo que explica su adaptación a estos ambientes altamente iluminados, y estimó sus mayores requerimientos de luz para asegurar balances positivos de carbono. Esta especie por tanto, es la que presenta mayor competitividad en condiciones someras y de alta iluminación. Pero también, atendiendo al análisis de sus propiedades ópticas lo es en condiciones de limitación de nutrientes, por su mayor eficiencia como colector de luz. Las propiedades ópticas del talo de esta especie se reflejan además en su condición fisiológica: es capaz de absorber más energía para transformarla en estructural. La condición fisiológica de alta luz del rodolito además implica que es la especie que debe presentar los mecanismos más eficientes de fotoprotección en comparación con especies adaptadas a baja luz (p. ej., Schubert, 2008; Burdett *et al.*, 2014). Lo anterior también necesario para tolerar cambios en la exposición de luz de manera rápida al rodar en el sedimento dada su naturaleza libre, no sujeta a un sustrato. En contraste, el alga incrustante *Lithothamnion* sp. y el alga articulada *Amphiroa tribulus* habitan en condiciones de menor iluminación que el rodolito, a 5-7 m de profundidad en el arrecife posterior (Torres-Mejía, 1991). De acuerdo a este estudio, las dos especies presentan una condición fisiológica de baja luz, pero es mucho más limitada para el alga incrustante. Esta caracterización confirmó que *Lithothamnion* sp., mantiene balances de carbono positivos en condiciones de alta limitación de luz para la mayoría de los productores primarios arrecifales. Esto, gracias a una fisiología fotosintética que además de reducir las pérdidas por respiración tiene maximizada su eficiencia cuántica para mantener así, producciones fotosintéticas positivas a muy bajas irradiancias (Tabla VIII). La fisiología fotosintética de esta especie, pero también su estructura delgada y sus propiedades ópticas, explican su ubicación particular en el arrecife de coral. Estas características también explican el incremento de su abundancia

a mayor profundidad, entre los 30 y 80 m, para los Flower Bank Gardens del Golfo de México (Minnery, 1990 en ; Perry & Hepburn, 2008). Esta combinación de características, ya han sido documentadas previamente para otras especies de organismos fotosintéticos adaptados a muy baja iluminación (Lüning & Dring, 1985; Vermaat & Sand-Jensen, 1987; Sand-Jensen, 1988; Markager, 1993; Cayabyab & Enríquez, 2007). Para corales simbióticos también se han documentado requerimientos lumínicos muy bajos (Rodríguez-Román *et al.*, 2006), gracias a su extraordinaria eficiencia de absorción de luz (Enríquez *et al.*, 2005). Esta es la primera vez que se hace un estudio morfo-funcional tan detallado para las algas coralinas. El modelo general de zonación vertical de algas coralinas de arrecifes de coral de Braga (2011), que compara información del registro fósil con datos recientes, se confirma que especies incrustantes del género *Lithothamnion* y otros géneros como *Mesophyllum*, *Litophyllum* e *Hydrolithon*, incrementan su abundancia con la profundidad en la estructural arrecifal. Estas especies también pueden ser comunes en zonas someras como las examinadas en este estudio, pero su hábitat se restringe a condiciones mínimas de luz, en cavidades y debajo de las colonias de corales. En la misma revisión de Perry & Hepburn (2008) en donde se describen diferentes indicadores de procesos de erosión, incrustación y cementación en la estructura primaria del arrecife de coral, se indica que el género *Neogoniolithon* sp., según Adey *et al.* (1982) es más abundante en los arrecifes de Hawaii en zonas más someras. Esta distribución es consistente con las características fisiológicas encontradas en este estudio y coinciden además con la mayor abundancia de rodolitos de este mismo género descrita por el mismo modelo de zonación (Braga, 2011). Por otro lado, el alga articulada *A. tribulus*, aunque presenta características fisiológicas de especies muy eficientes a baja luz, sus características fotosintéticas difieren de las del alga incrustante (Tabla VIII). Esta diferencias son en parte debidas a las propiedades ópticas contrastantes entre los dos lados del talo del alga articulada, que le confieren a *A. tribulus* la facultad de incrementar su productividad en ambientes lumínicos heterogéneos sin sufrir pérdidas significativas de producción por autosombra, como por ejemplo, los que construye un mismo individuo al formar doseles complejos. Su mayor capacidad para extender su superficie total de colecta de energía lumínica de un mismo organismo, descrita por el parámetro LAI (Fig. 18) le confieren una habilidad competitiva mayor, pues le permiten incrementar fuertemente su producción fotosintética y crecimiento, siempre que haya suficiente iluminación y siempre que exista un sustrato firme consolidado donde fijarse. Esta última razón puede explicar su

modesta abundancia en la laguna arrecifal dentro de la pradera submarina. Sin embargo, en el arrecife otros factores físicos como la limitación por nutrientes, sustrato disponible, o la fuerte abrasión por hidrodinamismo; o biológicos, como la herbivoría o la mayor habilidad competitiva por el espacio de otros organismos fotosintéticos como los corales escleractíneos, podrían explicar la menor presencia de este morfotipo en condiciones oligotróficas arrecifales (Torres-Mejía, 1991; Díaz-Púlido & Garzón-Ferreira, 2002; Can-Moo, 2003). Estos mismos factores explicarían un incremento de su abundancia así como la de otras especies articuladas en condiciones más mesotróficas, de menor energía, y/o de menor cobertura coralina y/o herbivoría. Su habilidad competitiva le permiten coexistir con corales escleractíneos demostrado por su presencia significativa dentro de colonias de coral del género *Agaricia*.

La fisiología fotosintética de las algas coralinas pero también las características de su morfotipo explican, por lo tanto, su distribución en el hábitat arrecifal en función de gradientes ambientales en la intensidad de luz, de forma similar a lo reportado para la distribución de otras especies coralinas (Payri *et al.*, 2001; Chisholm, 2003). Estas observaciones coinciden también con descripciones alométricas previas que han señalado la importancia del grosor del tejido y el TMA en las tasas fotosintéticas de un grupo muy diverso de organismos marinos (P_{max} y α ; Enríquez *et al.*, 1995). A pesar de la limitación de este estudio comparativo a tres especies, pero con morfologías muy contrastantes, nuestros resultados sugieren también la existencia de una relación positiva entre los requerimientos mínimos de la fotosíntesis ($1/\Phi_{max}$) y el grosor del tejido o el TMA. Es decir, tejidos más gruesos como el de los rodolitos, tendrán mayores requerimientos de luz, que tejidos más delgados (ver Ramus, 1990). Esta relación general, explicable por el incremento del “efecto paquete” y la autosombra de los pigmentos fotosintéticos dentro del tejido (Enríquez *et al.*, 1994; Enríquez & Sand-Jensen, 2003), también se observa dentro de un grupo de organismos como las algas coralinas que gracias a su esqueleto de carbonato pueden presentar un menor efecto paquete que tejidos con un menor componente de esparcimiento de luz. El menor costo estructural y de mantenimiento de estructuras delgadas puede explicar también entre las algas coralinas, por qué la estructuras delgadas sobreviven mejor en condiciones de limitación de luz. Por otro lado, un mayor empaquetamiento de los pigmentos fotosintéticos en estructuras más gruesas, también podría ser una “opción estructural adaptativa” a condiciones de mayor iluminación, ya que una mayor parte del aparato fotosintético podría estar protegido de los niveles altos de luz externos y sostener así la

producción del tejido y la capacidad de reparación de los niveles más expuestos. Este tipo de “estrategia” no se ha descrito todavía para los tejidos fotosintéticos, pero sí para los doseles del pasto marino *T. testudinum* (Enríquez *et al.*, 1992; Schubert *et al.*, 2015). De este análisis se puede concluir, por tanto, que la variación de las tasas fotosintéticas de las algas coralinas responden al mismo patrón general alométrico descrito previamente para un diverso grupo de macrófitas, ya que la producción fotosintética pero también las tasas de respiración y de calcificación, normalizado a la biomasa estructural, disminuye si el grosor del tejido fotosintético incrementa (Enríquez *et al.*, 1995; Enríquez *et al.*, 1996).

La capacidad de formar doseles para crear un colector de luz complejo, que sea capaz de explorar un mayor volumen de la columna de agua, puede ser descrito cuantitativamente por medio del índice de área foliar (LAI). Este trabajo exploró de manera muy general el análisis de variación de el LAI en función del tamaño del talo coralino y es el primer trabajo en determinar este descriptor en este tipo de algas (sin embargo se recomienda ver Algarra & Niell, 1987). Una de las primeras observaciones en relación a este parámetro y su importancia ecológica le corresponden a Olesen *et al.* (2002) en donde se describió a grandes rasgos la capacidad de los pastos marinos *Posidonia oceanica* y *Cynodosea nodosa*, de expandir las hojas de sus praderas para permitir un balance fotosíntesis-respiración óptimo a medida que la radiación solar disminuye con la profundidad, lo que permite la supervivencia a profundidad de las praderas de estas especies, similar a encontrado aquí para el alga *Lithothamnion* sp. y muchas otras algas incrustantes profundas o colonias de coral (Markager & Sand-Jensen, 1992; Anthony *et al.*, 2005; Braga, 2011). Del mismo modo Chisholm (2003) y Adey (1998) sugirieron la importancia la modificación de la estructura 2D a 3D de distintas algas incrustantes para la estimación de la producción orgánica e inorgánica de zonas arrecifales someras ya que esto incrementa su área de colecta de luz. Recientemente, la complejidad morfo-funcional de diversas praderas de *T. testudinum* se explicó con base a el LAI, así como la influencia de la complejidad de estos doseles en la fisiología del pasto marino y su producción orgánica e inorgánica (Enríquez *et al.*, 2002; Enríquez & Pantoja-Reyes, 2005; Enríquez & Schubert, 2014). Finalmente, la capacidad de reducción del LAI al incrementar la profundidad en el complejo mutualista esponja-alga coralina (*Jania adhaerens*) fue utilizado como parte de el modelo explicativo de su presencia a mayor profundidad (Enríquez *et al.*, 2009). En este estudio se encontró que el alga articulada tiene la mayor capacidad de formar doseles en

función de su tamaño, gracias a sus articulaciones, escapando de la estructura de dos dimensiones, lo que el alga incrustante es incapaz de hacer (Fig. 18). Esta capacidad se observa claramente en los doseles complejos que llega a formar en su hábitat natural (Fig. 2). La capacidad de formar estos doseles de este morfotipo articulado, en comparación a los morfotipos restantes le da una habilidad competitiva importante pues le permite incrementar su producción por individuo y su tasa de crecimiento.

La actividad de calcificación de las algas coralinas para construir su esqueleto de carbonato es un proceso muy demandante de energía. Junto al mineral precipitado se necesita una parte orgánica fundamental para su construcción (Chisholm, 2000, 2003), por lo que la fotosíntesis pudiera ser el proceso que provee la mayor parte de esta energía para la formación de los esqueletos coralinos. La fotosíntesis también provee oxígeno para sostener la respiración mitocondrial, que a su vez es una fuente alternativa de energía para la calcificación. Por ello, la fotosíntesis estimula a la calcificación y a la respiración como fuente de fotosintetatos y de oxígeno. La calcificación también pudiera estimular a la fotosíntesis si actúa, como se ha propuesto, como mecanismo de concentración de carbono (McConnaughey & Whelan, 1997; McConnaughey, 1998). En este sentido, las tres tasas metabólicas deben de acoplarse metabólicamente y variar coordinadamente en respuesta a los cambios ambientales. Se han descrito en el pasado asociaciones lineares entre la fotosíntesis y la calcificación (cf., Pearse, 1972; Pentecost, 1978; Borowitzka, 1982). En este estudio se encontró una asociación lineal entre la respiración y la calcificación (Fig. 20) pero no para la calcificación y la fotosíntesis, ya que se observó una saturación de G_{max} antes de alcanzar P_{max} , pero también un cierto retraso en la respuesta de la actividad de descalcificación a baja iluminación. Por ello, el mejor modelo explicativo de esta respuesta es el modelo sigmoide (Fig. 19). Goreau (1963) sugirió para corales escleractíneos que la actividad de calcificación estaba vinculada a la fotosíntesis indirectamente, propiciada por la incorporación de $[\text{HCO}_3^-]$ para la fotosíntesis o bien, vinculada energéticamente (Goreau, 1963; Johansen, 1981). Por tanto, una discusión con poca base biológica ha centrado el interés de los investigadores para esclarecer si es la fotosíntesis la que estimula la calcificación (indirectamente) o es la calcificación un mecanismo de concentración de carbono y, por tanto, estimula la actividad fotosintética. La realidad es que se necesita mucha más información sobre la base fisiológica celular que favorece el mecanismo de calcificación y que permite que especies como el pasto marino *Thalassia testudinum*, puedan también desarrollar esta facultad en el ambiente arrecifal (Enríquez & Schubert,

2014). La escasa y limitada información a nivel celular disponible sobre este proceso argumenta que en condiciones de limitación por luz u oscuridad, los cambios locales de pH generados por la mayor actividad respiratoria, mantienen la calcificación en valores mínimos o incluso inducen actividad de descalcificación (Borowitzka & Larkum, 1987; El Haïkali *et al.*, 2004; Steller *et al.*, 2007; Comeau *et al.*, 2013). En estas condiciones también hay limitación de sustrato para respirar y O₂ en el talo, por lo que este déficit de energía limita la actividad de calcificación hasta un umbral mínimo que es determinado por la actividad fotosintética (Fig. 19b). En este estudio este umbral importante se denominó, el *mínimo requerimiento fotosintético* de la calcificación, *MPR*, y se propone como un descriptor fisiológico clave en algas coralinas para explicar las pérdidas de producción de carbonatos que se detectan en un determinado hábitat, ya sea por variabilidad natural o del impacto de un determinado estrés ambiental. La dependencia energética de la calcificación de las algas coralinas con respecto a la fotosíntesis se confirmó en este estudio, ya que la actividad de calcificación cesó completamente al suprimir parcial o totalmente la fotosíntesis (Fig. 21). Con una aproximación distinta, resultados que demuestran un fuerte acoplamiento metabólico entre la calcificación y la fotosíntesis, se han reportado para el coral escleractíneo *Porites branerii* (Colombo-Pallotta *et al.*, 2010). Según estos autores, la presencia de O₂ y glicerol en oscuridad en especímenes blanqueados promueve una actividad de calcificación similar a la de un coral sano, confirmando que el simbionte aporta hasta un 90% de la energía necesaria para la calcificación (Muscatine *et al.*, 1981; Colombo-Pallotta *et al.*, 2010). En este análisis para algas coralinas se observaron diferencias importantes entre especies, que pueden ser atribuibles a una regulación y distribución de energía diferencial (Tabla XI). Por ejemplo, el rodolito requiere más energía para activar su calcificación y presenta los mayores valores de *MPR*, consistente con su fisiología fotosintética de alta luz. Por otro lado puede alcanzar más rápido valores más altos de *G_{max}*. En limitación de luz (y energía) es fundamental generar y activar rápido suficiente actividad de calcificación que asegure la producción de un esqueleto, por muy delgado que este sea (p ej. incrustantes). Por tanto, los valores de *MPR* deben ser mínimos. En contraste, la habilidad competitiva de *A. tribulus* le permite tener *G_{max}* elevados para generar estructuras estructuralmente fuertes con *MPR* bajos, pero también sus requerimientos estructurales de carbonato son mucho menores.

Todo el metabolismo, fotosíntesis, respiración y calcificación, responde positivamente al incremento de la temperatura, ya que favorece la actividad enzimática

y la disponibilidad de sustrato (cf. Ecuación de Arrhenius, Arrhenius, 1889). En este capítulo se encontraron variaciones significativas entre especies y entre las diferentes tasas metabólicas de las algas coralinas al analizar la respuesta de su metabolismo a los incrementos de temperatura, utilizando el factor de escala Q_{10} (cf. Nobel, 2009), como descriptor de este efecto. Además, se encontraron umbrales térmicos específicos para cada especie y proceso metabólico. Por ejemplo la fotosíntesis máxima (P_{max}) se vio comprometida por encima de los 30°C para todas las especies, pero no la R_L y/o G_{max} salvo, para el alga incrustante (Fig. 23a). Este análisis también reveló que *A. tribulus* y *Lithotamnion* sp. (las especies más sensibles al estrés lumínico) presentan una tasa respiratoria (R_L) más sensible a la temperatura en comparación al rodolito. Esta sensibilidad se confirmó en el decremento de la razón fotosíntesis y respiración ($P_{max}:R_L$) al incrementar la temperatura. Todas estas observaciones son fundamentales para entender los efectos directos de la temperatura sobre la fisiología de estos organismos. La supervivencia de los organismos autótrofos depende del mantenimiento de un $P:R > 1$, por lo que el metabolismo de las estructuras fotosintéticas debe reajustarse si es que existen pérdidas de actividad fotosintética para evitar mantener balances negativos o $P:R < 1$ por largos periodos de tiempo. Por tanto es fundamental ajustar el incremento diferencial de la R_L con respecto a la P_{max} que inducen los incrementos de temperatura, pero también disminuir las tasa respiratorias fuertemente, si existen fuertes caídas de P_{max} , de lo contrario la supervivencia algal estaría comprometida. Estos ajustes también implican a la calcificación ya que también depende de la variación en la fotosíntesis y respiración.

La utilidad de la información generada para entender la respuesta de las algas coralinas al ambiente, y poder así atribuir las observaciones naturales o experimentales al efecto directo de un determinado factor, como la temperatura o la luz, es quizás la parte más importante de esta caracterización fisiológica. Por ejemplo, la asociación descrita entre la calcificación y la fotosíntesis, específica para cada especie, indica que impactos negativos sobre la tasa fotosintética ocasionarían un déficit de energía y/o oxígeno para calcificar. Procesos que induzcan una limitación por luz o inhibición fotosintética, como deterioros de la calidad del agua o estrés lumínico severo, respectivamente, conducirán a reducciones importantes de la producción fotosintética (Fabricius & De'ath, 2001; Harrington *et al.*, 2005; Cayabyab & Enríquez, 2007; Schubert & García-Mendoza, 2008), pero también de carbonatos. La inhibición fotosintética por lo tanto, compromete el desempeño coralino y pone en riesgo la

formación de los esqueletos, especialmente si la actividad fotosintética disminuye por debajo del MPR. Esta información fisiológica cuantitativa es por tanto crítica para implementar modelos de producción y de impacto ambiental, especialmente en aquellas especies o hábitats más susceptibles al estrés lumínico o a pérdidas de transparencia del agua. Aunque el modelo fotosíntesis-calcificación presentado permitiría la implementación de modelos bio-ópticos para la estima de la producción de carbonatos (ver Chisholm, 2000), existen otros factores que también pueden tener relevancia para entender el impacto del cambio global sobre las algas coralinas, como es el efecto de una reducción en el pH sobre la calcificación. Desafortunadamente, no existe todavía un modelo fisiológico para explicar el efecto directo de la reducción del pH sobre la combinación de procesos/mecanismos que regulan la biomineralización en algas coralinas (p. ej. Comeau *et al.*, 2013).

3.5. Literatura citada

- Adey W, Townsend RA, Boykins WT (1982) *The crustose coralline algae (Rhodophyta: Corallinaceae) of the Hawaiian Islands*.
- Adey WH (1998) Coral reefs: Algal structured and mediated ecosystems in shallow, turbulent, alkaline waters. *Journal of Phycology*, **34**, 393-406.
- Algarra P, Niell FX (1987) Structural Adaptations to Light Reception in Two Morphotypes of *Corallina elongata* ELLIS & SOLAND. *Marine Ecology*, **8**, 253-261.
- Anthony KRN, Hoegh-Guldberg O (2003) Variation in Coral Photosynthesis, Respiration and Growth Characteristics in Contrasting Light Microhabitats: An Analogue to Plants in Forest Gaps and Understoreys? *Functional Ecology*, **17**, 246-259.
- Anthony KRN, Hoogenboom MO, Connolly SR (2005) Adaptive variation in coral geometry and the optimization of internal colony light climates. *Functional Ecology*, **19**, 17-26.
- Anthony KRN, Kline DI, Díaz-Pulido G, Dove S, Hoegh-Guldberg O (2008) Ocean acidification causes bleaching and productivity loss in coral reef builders. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **105**, 17442-17446.
- Arrhenius SA (1889) Über die Reaktionsgeschwindigkeit bei der Inversion von Rohrzucker durch Säuren. *Ibid*, **4**, 226-248.
- Bensoussan N, Gattuso J-P (2007) Community primary production and calcification in a NW Mediterranean ecosystem dominated by calcareous macroalgae. *Marine Ecology Progress Series*, **334**, 37-45.
- Bergson P, Lipkind G, Lee SE, Duban ME, Hanck DA (2011) Verapamil block of T-type calcium channels. *Molecular Pharmaceutics*, **79**, 411-419.
- Bilan MI, Usov AI (2001) Polysaccharides of calcareous algae and their effect on calcification process. *Russian Journal of Bioorganic Chemistry*, **27**, 4-20.
- Borowitzka MA (1979) Calcium exchange and the measurement of calcification in the calcareous coralline red alga *Amphiroa foliacea*. *Marine Biology*, **50**, 339-347.
- Borowitzka MA (1981) Photosynthesis and calcification in the articulated coralline red algae *Amphiroa anceps* and *A. foliacea*. *Marine Biology*, **62**, 17-23.
- Borowitzka MA (1982) Morphological and cytological aspects of algal calcification. *International Review of Cytology*, **74**, 127-162.
- Borowitzka MA, Larkum AWD (1987) Calcification in algae: Mechanisms and the role of metabolism. *Critical Reviews in Plant Sciences*, **6**, 1-45.
- Braga JC (2011) Fossil coralline algae. In: *Encyclopedia of Modern Coral Reefs*. (ed Hupley D) pp 423-427, Springer.
- Burdett HL, Keddie V, Macarthur N *et al.* (2014) Dynamic photoinhibition exhibited by red coralline algae in the red sea. *BMC Plant Biology*, **14**.

- Can-Moo A (2003) Manejo de recursos costeros en Mahahual. Reporte final. Periodo Octubre 2002-Septiembre 2003. pp 42, Quintana Roo, México, Amigos de Sian Ka'an.
- Cayabyab NM, Enriquez S (2007) Leaf photoacclimatory responses of the tropical seagrass *Thalassia testudinum* under mesocosm conditions: a mechanistic scaling-up study. *New Phytologist*, **176**, 108-123.
- Chisholm JRM (2000) Calcification by crustose coralline algae on the northern Great Barrier Reef, Australia. *Limnology and Oceanography*, **45**, 1476-1484.
- Chisholm JRM (2003) Primary productivity of reef-building crustose coralline algae. *Limnology and Oceanography*, **48**, 1376-1387.
- Colombo-Pallotta MF, Rodríguez-Román A, Iglesias-Prieto R (2010) Calcification in bleached and unbleached *Montastraea faveolata*: evaluating the role of oxygen and glycerol. *Coral Reefs*, **29**, 899-907.
- Comeau S, Carpenter RC, Edmunds PJ (2013) Coral reef calcifiers buffer their response to ocean acidification using both bicarbonate and carbonate. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **280**, 1-8.
- Díaz-Púlido G, Garzón-Ferreira J (2002) Seasonality in algal assemblages on upwelling-influenced coral reefs in the colombian caribbean. *Botanica Marina*, **45**, 284-292.
- El Haikali B, Bensoussan N, Romano JC, Bousquet V (2004) Estimation of photosynthesis and calcification rates of *Corallina elongata* Ellis and Solander, 1786, by measurements of dissolved oxygen, pH and total alkalinity. *Scientia Marina*, **68**, 45-56.
- Enriquez S, Agustí S, Duarte C (1992) Light absorption by seagrass *Posidonia oceanica* leaves. *Marine Ecology Progress Series*, **86**, 201-201.
- Enriquez S, Agustí S, Duarte CM (1994) Light absorption by marine macrophytes. *Oecologia*, **98**, 121-129.
- Enriquez S, Ávila E, Carballo JL (2009) Phenotypic plasticity induced in transplant experiments in a mutualistic association between the red alga *Jania adhaerens* (Rhodophyta, Corallinales) and the sponge (Porifera: Haplosclerida): morphological responses of the alga. *Journal of Phycology*, **45**, 81-90.
- Enriquez S, Duarte CM, Sand-Jensen K (1995) Patterns in the photosynthetic metabolism of Mediterranean macrophytes. *Marine Ecology Progress Series*, **119**, 243-252.
- Enriquez S, Duarte CM, Sand-Jensen K, Nielsen SL (1996) Broad-scale comparison of photosynthetic rates across phototrophic organisms. *Oecologia*, **108**, 197-206.
- Enriquez S, Méndez ER, Iglesias-Prieto R (2005) Multiple scattering on coral skeletons enhances light absorption by symbiotic algae. *Limnology and Oceanography*, **50**, 1025-1032.
- Enriquez S, Merino M, Iglesias-Prieto R (2002) Variations in the photosynthetic performance along the leaves of the tropical seagrass *Thalassia testudinum*. *Marine Biology*, **140**, 891-900.
- Enriquez S, Pantoja-Reyes N (2005) Form-function analysis of the effect of canopy morphology on leaf self-shading in the seagrass *Thalassia testudinum*. *Oecologia*, **145**, 235-243.
- Enriquez S, Sand-Jensen K (2003) Variation in light absorption properties of *Mentha aquatica* L. as a function of leaf form: Implications for plant growth. *International Journal of Plant Sciences*, **164**, 125-136.
- Enriquez S, Schubert N (2014) Direct contribution of the seagrass *Thalassia testudinum* to lime mud production. *Nature Communications*, **5**, 3835.
- Fabricius KE, De'ath G (2001) Environmental factors associated with the spatial distribution of crustose coralline algae on the Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, **19**, 303-309.
- Goreau T (1959) The physiology of skeleton formation on corals. I. A method for measuring the rate of calcium deposition by corals under different conditions. *Biological Bulletin*, **116**, 59-75.
- Goreau TF (1963) Calcium carbonate deposition by coralline algae and corals in relation to their roles as reef-builders. *Annals of New York Academy of Sciences*, **109**, 127-167.
- Harrington L, Fabricius K, Eaglesham G, Negri A (2005) Synergistic effects of diuron and sedimentation on photosynthesis and survival of crustose coralline algae. *Marine Pollution Bulletin*, **51**, 415-427.
- Iglesias-Prieto R (1997) Temperature-dependent inactivation of photosystem II in symbiotic dinoflagellates. *Proceedings of the 8th International Coral Reef Symposium*, **2**, 1313-1318.
- Iglesias-Prieto R, Beltran V, Lajeunesse T, Reyes-Bonilla H, Thome P (2004) Different algal symbionts explain the vertical distribution of dominant reef corals in the eastern Pacific. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, **271**, 1757-1763.
- Iglesias-Prieto R, Galindo-Martinez CT, Enriquez S, Carricart-Ganivet JP (2014) Attributing reductions in coral calcification to the saturation state of aragonite, comments on the effects of persistent

- natural acidification. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **111**, E300-E301.
- Iglesias-Prieto R, Matta JL, Robins WA, Trench RK (1992) Photosynthetic response to elevated temperature in the symbiotic dinoflagellate *Symbiodinium microadriaticum* in culture. *Proceedings of the national Academy of Sciences*, **89**, 10302-10305.
- Johansen HW (1981) *Coralline Algae, A First Synthesis*, Boca Raton, Florida, U.S.A., CRC Press.
- King RJ, Schramm W (1976) Photosynthetic rates of benthic marine algae in relation to light intensity and seasonal variations. *Marine Biology*, **37**, 215-222.
- Lavelle JM (1979) Translocation in *Calliarthron tuberculosum* and its role in the light-enhancement of calcification. *Marine Biology*, **55**, 37-44.
- Littler MM, Littler DS, Hanisak MD (1991) Deep-water rhotolith distribution, productivity, and growth history at sites of formation and subsequent degradation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **150**, 163-182.
- Lüning K (1990) *Seaweeds: their environment, biogeography and ecophysiology*, Wiley.
- Lüning K, Dring MJ (1985) Action spectra and spectral quantum yield in marine macroalgae with thin and thick thalli. *Marine Biology*, **87**, 119-129.
- Mann S (1988) Molecular recognition in biomineralization. *Nature*, **332**, 119-124.
- Marin F, Smith M, Isa Y, Muyzer G, Westbroek P (1996) Skeletal matrices, mucin, and the origin of invertebrate calcification. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **93**, 1554-1559.
- Markager S (1993) Light absorption and quantum yield for growth in five species of marine macroalgae. *Journal of Phycology*, **29**, 54-63.
- Markager S, Sand-Jensen K (1992) Light requirements and depth zonation of marine macroalgae. *Marine Ecology Progress Series*, **88**, 83-83.
- Martin S, Castets M-DE, Clavier J (2006) Primary production, respiration and calcification of the temperate free-living coralline alga *Lithothamnion corallioides*. *Aquatic Botany*, **85**, 121-128.
- Martin S, Charnoz A, Gattuso JP (2013a) Photosynthesis, respiration and calcification in the Mediterranean crustose coralline alga *Lithophyllum cabiochae* (Corallinales, Rhodophyta). *European Journal of Phycology*, **48**, 163-172.
- Martin S, Cohu S, Vignot C, Zimmerman G, Gattuso JP (2013b) One-year experiment on the physiological response of the Mediterranean crustose coralline alga, *Lithophyllum cabiochae*, to elevated $p\text{CO}_2$ and temperature. *Ecology and Evolution*, **3**, 676-693.
- Mcconnaughey T (1998) Acid secretion, calcification, and photosynthetic carbon concentrating mechanisms. *Canadian journal of botany*, **76**, 1119-1126.
- Mcconnaughey T, Whelan J (1997) Calcification generates protons for nutrient and bicarbonate uptake. *Earth-Science Reviews*, **42**, 95-117.
- Minnery GA (1990) Crustose coralline algae from the Flower Garden Banks, northwestern Gulf of Mexico: controls on distribution and growth morphology. *Journal of Sedimentary Petrology*, **60**, 992-1007.
- Muscantine L, Mccloskey L, Marian RE (1981) Estimating the daily contribution of carbon from zooxanthellae to coral animal respiration. *Limnology and Oceanography*, **26**, 601-611.
- Newell RC, Pye VI (1968) Seasonal variations in the effect of temperature on the respiration of certain intertidal algae. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **48**, 341-348.
- Nobel PS (2009) *Physicochemical and Environmental Plant Physiology* San Diego, CA Academic Press/Elsevier.
- Olesen B, Enríquez S, Duarte CM, Sand-Jensen K (2002) Depth-acclimation of photosynthesis, morphology and demography of *Posidonia oceanica* and *Cymodocea nodosa* in the Spanish Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series*, **236**, 89-97.
- Payri CE, Maritorea S, Bizeau C, Rodière M (2001) Photoacclimation in the tropical coralline alga *Hydrolithon onkodes* (Rhodophyta, Corallinales) from a French Polynesian reef. *Journal of Phycology*, **37**, 223-234.
- Pearse VB (1972) Radioisotopic study of calcification in the articulated coralline alga *Bossiella orbigniana*. *Journal of Phycology*, **8**, 88-97.
- Pentecost A (1978) Calcification and photosynthesis in *Corallina officinalis* L. using the $^{14}\text{CO}_2$ method. *British Phycological Journal*, **13**, 383-390.
- Perry CT, Hepburn LJ (2008) Syn-depositional alteration of coral reef framework through bioerosion, encrustation and cementation: Taphonomic signatures of reef accretion and reef depositional events. *Earth-Science Reviews*, **86**, 106-144.
- Ramus J (1990) A Form-Function Analysis of Photon Capture for Seaweeds. *Hydrobiologia*, **204**, 65-71.

- Raven J (1988) Temperature and algal growth. *New Phytologist*, **110**, 441-461.
- Rodríguez-Martínez RE, Ruiz-Rentería F, Van Tussenbroek B, Barba-Santos G, Escalante-Mancera E, Jordan-Garza G, Jordan-Dahlgren E (2010) Environmental state and tendencies of the Puerto Morelos CARICOMP site, Mexico. *Revista de Biología Tropical*, **58** 23-43.
- Rodríguez-Román A, Hernández-Pech X, Thomé PE, Enríquez S, Iglesias-Prieto R (2006) Photosynthesis and light utilization in the Caribbean coral *Montastraea faveolata* recovering from a bleaching event. *Limnology and Oceanography*, **51**, 2702-2710.
- Sand-Jensen K (1988) Photosynthetic responses of *Ulva lactuca* at very low light. *Marine Ecology Progress Series*, **50**, 195-201.
- Schubert N (2008) Mecanismos de fotoprotección en algas rojas. Tesis Doctorado, CICESE, México, 198 pp.
- Schubert N, Colombo-Pallota MF, Enríquez S (2015) Leaf and canopy scale characterization of the photoprotective response to high-light stress of the seagrass *Thalassia testudinum*. *Limnology and Oceanography*, **60**, 286-302.
- Schubert N, García-Mendoza E (2008) Photoinhibition in red algal species with different carotenoid profiles. *Journal of Phycology*, **44**, 1437-1446.
- Steller D, Hernández-Ayón J, Riosmena-Rodríguez R, Cabello-Pasini A (2007) Effect of temperature on photosynthesis, growth and calcification rates of the free-living coralline alga *Lithophyllum margaritae*. *Ciencias Marinas*, **33**, 441-456.
- Strong AE, Liu G, Skirving W, Eakin CM (2011) NOAA's Coral Reef Watch program from satellite observations. *Annals of GIS*, **17**, 83-92.
- Torres-Mejía E (1991) Zonación de macroalgas bentónicas en el arrecife de Puerto Morelos, Quintana Roo. Tesis Licenciatura, UNAM, México, D. F., 64 pp.
- Vermaat JE, Sand-Jensen K (1987) Survival, metabolism and growth of *Ulva lactuca* under winter conditions: a laboratory study of bottlenecks in the life cycle. *Marine Biology*, **95**, 55-61.
- Verret F, Wheeler G, Taylor AR, Farnham G, Brownlee C (2010) Calcium channels in photosynthetic eukaryotes: implications for evolution of calcium-based signalling. *New Phytologist*, **187**, 23-43.
- Watson DJ (1947) Comparative physiological studies in the growth of field crops. I. Variation in net assimilation rate and leaf area between species and varieties, and within and between years. *Annals of Botany*, **11**, 41-76.

Capítulo 4: La luz y la inhibición de la fotosíntesis como factores clave para explicar la diversidad de respuestas fisiológicas de las algas coralinas al estrés térmico y a la reducción de pH

4.1. Resumen

En este capítulo se analizó la respuesta de la fisiología de las algas coralinas a la acidificación del océano (OA) y a su calentamiento (OW), a través de una aproximación experimental en donde se expuso a las tres especies, representantes de las tres formas de crecimiento de las algas coralinas, a un pH reducido y a temperatura elevada. El objetivo de esta análisis fue discernir entre los efectos directos de cada factor ambiental y el efecto combinado, a la vez que entender un poco mejor el papel de la luz y la inhibición de la fotosíntesis en la respuesta fisiológica de las algas coralinas. Esta aproximación experimental evidenció la alta sensibilidad de las algas coralinas al fotodaño durante el estrés térmico y sus dramáticas consecuencias sobre las tasas de fotosíntesis y de calcificación del talo. También permitió explicar diferencias entre las especies en su sensibilidad al estrés térmico a través de su diferente sensibilidad al estrés lumínico y al fotodaño. Los niveles moderados de estrés lumínico similares al control experimental durante la exposición a pH reducido, no indujeron ningún fotodaño, por lo que no se observó ningún impacto sobre la fotosíntesis aunque si se observó un moderado efecto adverso sobre la tasas de calcificación. De las tres especies analizadas los rodolitos, que presentan una fisiología de alta luz y mecanismos de fotoprotección eficientes, fueron el morfotipo/especie más robusto frente a las condiciones experimentales. Los resultados de este estudio permiten concluir que el calentamiento global es una amenaza mucho mayor sobre la fisiología de las algas coralinas que la acidificación del océano, en particular para hábitats muy iluminados como el arrecife de coral. Además de demostrar la importancia relativa de estas dos amenazas globales sobre las algas coralinas, en este capítulo también se hace una integración entre los resultados experimentales y la descripción de la fotobiología de estas especies realizada en el capítulo anterior, desarrollando por primera vez un modelo fisiológico cuantitativo para estimar el impacto del estrés térmico en la producción de carbonato de las algas coralinas. Este modelo permitirá predecir el impacto del calentamiento global sobre la contribución de las algas coralinas a los balances de carbono del hábitat del que forman parte, incluido el arrecife de coral, pero también a todos los importantes procesos en los que este grupo taxonómico está implicado, como por ejemplo, el proceso de cementación del arrecife de coral, el mantenimiento de la tasa de reclutamiento de los corales escleractíneos y, en definitiva, el mantenimiento de la biodiversidad del hábitat arrecifal. Este modelo sin embargo, todavía no puede describir el impacto moderado observado del bajo pH sobre la producción de carbonatos de las algas coralinas.

4.2. Introducción

El calentamiento global y la acidificación del océano son dos amenazas globales que afectan distintos aspectos del planeta que se relacionan principalmente al mantenimiento de las comunidades biológicas, los servicios que los ecosistemas proporcionan al ser humano y a la estabilidad de muchas poblaciones humanas. Por lo tanto, ambas amenazas son preocupaciones primordiales en la investigación de las ciencias marinas y en particular, su efecto sobre los organismos y comunidades con habilidad para calcificar (Kleypas *et al.*, 1999; Feely *et al.*, 2004; Hoegh-Guldberg *et al.*, 2007; Lough, 2008; Hofmann *et al.*, 2010; Gattuso *et al.*, 2015). De estas amenazas, la acidificación del océano ha recibido mayor atención que el incremento de temperatura superficial del mismo, que es producto del calentamiento global. Lo anterior es debido a que se ha incrementado considerablemente el número de estudios que han concluido que el decremento en el estado de saturación del carbonato de calcio, Ω , tiene un impacto significativo negativo en muchos organismos calcificadores (Riebesell *et al.*, 2000; Anthony *et al.*, 2008; Hofmann *et al.*, 2010; Kroeker *et al.*, 2013). Algunos meta-análisis inicialmente cuestionaron la significancia de la acidificación del océano como una amenaza mayor para estas comunidades, pero la evidencia actual sugiere que el incremento de temperatura aumenta la sensibilidad que los organismos tienen frente a la acidificación del océano y que tiene como resultado, declives en la supervivencia, tasas de calcificación y de crecimiento y abundancia en un gran número de organismos marinos (Kroeker *et al.*, 2013).

Las algas coralinas rojas, productores primarios y calcificadores clave que están presentes en la mayoría de los ecosistemas costeros (Sección 1.1.2), son considerados uno de los grupos más sensibles a la acidificación del océano ((Díaz-Pulido *et al.*, 2012). La sensibilidad frente al aumento de temperatura sin embargo, sigue estando sin resolver ya que estudios recientes han documentado resultados contradictorios (Martin *et al.*, 2013; Comeau *et al.*, 2014). Los esqueletos de estas algas están formados por Mg-CaCO₃, la forma más soluble de este mineral, pero comprende más del 80% de su estructura seca, y les otorga características únicas a estas algas para su adecuación al ambiente (Sección 1.1.1, Capítulo II). Dada la significancia ecológica de estas algas en muchos ecosistemas costeros, así como la de cada una de sus distintas formas de crecimiento (Sección 1.1.2), un impacto adverso del cambio global sobre este grupo

clave, comprometería una gran variedad de procesos ecosistémicos (Hoegh-Guldberg *et al.*, 2007; Díaz-Pulido *et al.*, 2012; Johnson & Carpenter, 2012).

El análisis de la respuesta de las algas coralinas frente a la acidificación del océano aunque en un principio había sido concluyente (Kuffner *et al.*, 2007; Jokiel *et al.*, 2008; Martin *et al.*, 2008; Andersson *et al.*, 2009), la tendencia actual indica que existen respuestas contradictorias. Mientras que algunos estudios han reportado que la acidificación reduce el grosor y dureza de la pared celular (Ragazzola *et al.*, 2012; McCoy & Ragazzola, 2014) las tasas de calcificación (Anthony *et al.*, 2008; Semesi *et al.*, 2009; Gao & Zheng, 2010), fotosíntesis (Anthony *et al.*, 2008; Gao & Zheng, 2010; Martin *et al.*, 2013) y crecimiento (Hofmann *et al.*, 2012; Ragazzola *et al.*, 2012), algunos otros estudios no han encontrado un efecto claro sobre el metabolismo y desempeño coralino (Martin & Gattuso, 2009; Semesi *et al.*, 2009; Egilsdottir *et al.*, 2012; Hofmann *et al.*, 2012; Noisette *et al.*, 2013; Comeau *et al.*, 2014; Johnson *et al.*, 2014). El análisis del efecto del estrés térmico sobre estas algas también ha generado distintos resultados que van desde un efecto nulo (Martin & Gattuso, 2009; Martin *et al.*, 2013; Comeau *et al.*, 2014)) hasta decrementos significativos en las tasas de fotosíntesis y calcificación (Anthony *et al.*, 2008). Algunos autores han concluido además, que el estrés térmico es capaz de exacerbar el efecto negativo de la acidificación del océano en la calcificación coralina (Anthony *et al.*, 2008; Martin & Gattuso, 2009; Martin *et al.*, 2013). Más aún, se ha documentado que el estrés térmico puede ser un detonante de efectos deletéreos en las algas coralinas, y como resultado una reducción en la capacidad de inducir metamorfosis de larvas de coral, una inducción de un blanqueamiento coralino y mortalidad de tejido en distintas especies de algas incrustantes (Anthony *et al.*, 2008; Martin & Gattuso, 2009; Webster *et al.*, 2011). Esta información ha sido interpretada como resultado de un componente especie-dependiente importante en la sensibilidad de la respuesta de las algas coralinas al cambio global.

El estrés lumínico y la inhibición de la fotosíntesis son fundamentales en el análisis de la respuesta disfuncional de las algas coralinas como respuesta frente a las presiones ambientales, dadas las asociaciones metabólicas entre la fotosíntesis, calcificación y respiración (Capítulo III) aunque, han recibido una mínima atención en los análisis experimentales de las respuestas de algas coralinas frente al cambio global. Estudios recientes que han tratado de elucidar el efecto de la temperatura y $p\text{CO}_2$ sobre el desempeño coralino, han provisto sin embargo, de evidencia importante de la

dependencia de la calcificación a la luz y fotosíntesis. Por ejemplo, Comeau *et al.* (2014) demostró que la irradiancia fue el único parámetro que impactó significativamente las tasas de calcificación del alga incrustante *Hydrolithon reinboldii*. Así mismo, el alga incrustante *Lithophyllum cabiochae* presenta una acoplamiento lineal entre las tasas máximas de calcificación y fotosíntesis (Martin *et al.* (2013). Estas observaciones así como la descripción de una asociación no lineal entre la fotosíntesis y calcificación y, la presencia de los requerimientos mínimos para calcificar (Capítulo III), son fundamentales para analizar la respuesta metabólica coralina frente al cambio global.

El objetivo principal de este capítulo fue contribuir al entendimiento de las respuestas fisiológicas de las algas coralinas frente a una reducción de pH y un incremento de temperatura, analizando los efectos directos y combinados de la acidificación del océano (pH 7.9) y un estrés térmico, +2°C por encima de MMM local de verano, 30°C (Rodríguez-Martínez *et al.*, 2010) sobre la fisiología del talo coralino de las tres especies previamente utilizadas. Para esto, se dio un énfasis particular al análisis del estrés lumínico sobre estas respuestas, utilizando información previa (Capítulo III) para seleccionar los campos lumínicos experimentales adecuados para las especies de acuerdo a su fotobiología particular. Además, se monitoreó la variación diurna de la irradiancia solar y el impacto causado en la eficiencia máxima fotoquímica del fotosistema II (PSII). Las especies coralinas trabajadas representan soluciones ecológicas y/o evolutivas distintas por lo que las distintas habilidades para responder al cambio global pudieran esperarse. Específicamente, se determinó el efecto directo y combinado de el pH y la temperatura sobre las tasas de fotosíntesis y calcificación máxima (P_{max} y G_{max}) y sobre la respiración post-iluminación (R_L), enfocándose en sus acoplamientos y, en el rol del estrés lumínico y la inhibición de la fotosíntesis en la ruptura los mismos. La importancia de estas algas para el funcionamiento y mantenimiento de los arrecifes de coral, hace imperativo entender y atribuir los efectos del cambio climático apropiadamente, que es necesario para proveer modelos explicativos que permitan una predicción correcta y con ello, generar políticas de mitigación y conservación efectivas (Hoegh-Guldberg *et al.*, 2007; Alvarez-Filip *et al.*, 2013; Iglesias-Prieto *et al.*, 2014).

4.3. Resultados

4.3.1. Experimento de estrés térmico y reducción de pH

4.3.1.1 Condiciones experimentales de luz y variables controladas

Los organismos experimentales fueron expuestos a variaciones solares diurnas en tres regímenes lumínicos distintos. En estas condiciones, durante 14 días experimentales (Agosto 18-31, 2013) la radiación solar mostró una variación mínima a excepción del día 5, en donde se registró una disminución de aproximadamente el 50% de la exposición solar, debido a una nubosidad intensa. Los valores promedio en superficie mostraron picos máximos de irradiancia de $\approx 1700 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ al medio día local (13:00, Fig. 24a) así como una exposición de luz diaria integrada ($\text{mol quanta día}^{-1} \text{ m}^{-2}$) de $\approx 35.2 \pm 7.4 \text{ mol quanta m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ (Fig. 24b). Los tres regímenes lumínicos distintos utilizados en este experimento fueron seleccionados para inducir una presión moderada de luz (estrés lumínico) de acuerdo a la fotobiología particular de cada especie y condiciones lumínicas de acuerdo a su hábitat (Capítulo III, Curvas P-E, Fig. 16, Tabla VIII). Así, por ejemplo, los rodolitos colectados a una profundidad de 3 m presentaron, en comparación del alga articulada e incrustante, una fotobiología de alta luz (Fig. 16, Tabla VIII). No obstante, aún cuando el alga incrustante mostró características de baja luz en experimentos previo al utilizar condiciones similares a su hábitat (37% de irradiancia superficial, E_s , con un K_d 0.198 m^{-1} (ver Materiales y métodos) esta alga mostró un blanqueamiento y mortalidad masiva del 100% después de un día de exponer los organismos experimentales a estas condiciones. Esto, de acuerdo a su hábitat particular y requerimientos lumínicos, nos forzó a utilizar condiciones mucho más bajas de luz ($\approx 2\% E_s$) en donde no existieron cambios notorios o síntomas de blanqueamiento. Las condiciones óptimas de luz así como la inducción de una presión similar de ésta, fueron similares entre los morfotipos, lo que se confirmó al observar una variación mínima del F_v/F_m en los organismos experimentales control (Fig. 25). Reducciones en este parámetro, reflejan una acumulación de fotosistemas II fotoinactivados debido a un fotodaño, mientras que una recuperación del F_v/F_m indica una reparación del PSII exitosa. Al finalizar el experimento, los valores promedio correspondientes a las condiciones experimentales por morfotipo de acuerdo a las observaciones iniciales fueron de 16.4 ± 0.91 , 12.3 ± 0.68 y $0.35 \pm 0.01 \text{ mol quanta m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, para los rodolitos, algas articuladas e incrustantes respectivamente.

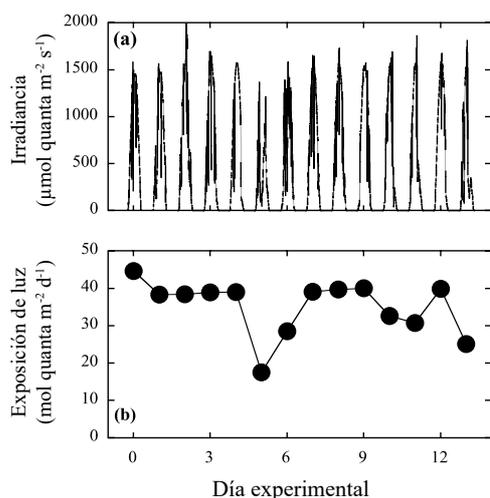


Figura 24. Irradiancia superficial durante el experimento estrés térmico y reducción de pH.

(a) Irradiancia superficial ($\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y (b) exposición superficial ($\text{mol quanta m}^{-2} \text{día}^{-1}$).

Las variables controladas (temperatura y pH) mostraron una mínima variación durante los días experimentales lo que demuestra una alta calidad en el sistema de mesocosmos utilizado (Tabla XIV). Los parámetros químicos derivados del sistema CO_2 -carbonatos se muestran en la Tabla XIV, en donde es posible observar la variación mínima en todos los tratamientos de la alcalinidad total del agua de mar ($2304\text{-}2317 \mu\text{mol kg}^{-1}$) y como el pH y no la temperatura, modificó los parámetros restantes del sistema ($[\text{CO}_3^{2-}]$, Ω , $p\text{CO}_2$, y $[\text{TCO}_2]$).

Tabla XIV. Sistema CO_2 -carbonatos del experimento de estrés térmico y reducción pH.

Temperatura y pH n=7, parámetros restantes n=14.

	Temperatura (°C)	pH _{NBS}	Alcalinidad total (TA, $\mu\text{mol kg}^{-1}$)	$p\text{CO}_2$ (μatm)	TCO_2 ($\mu\text{mol kg}^{-1}$)	Ω cal	CO_3 ($\mu\text{mol kg}^{-1}$)
pH amb + 30°C	29.98 ± 0.07	8.12 ± 0.004	2333.3 ± 8.9	488.1 ± 7.1	2029.2 ± 9.7	5.32 ± 0.03	218.8 ± 1.4
pH bajo + 30°C	30 ± 0.04	7.89 ± 0.001	2315 ± 13.1	902.4 ± 7.8	2133.3 ± 13.1	3.45 ± 0.01	141.9 ± 0.6
pH amb + 32°C	31.95 ± 0.06	8.18 ± 0.01	2317 ± 17.8	415.2 ± 16.9	1962.8 ± 23	6.12 ± 0.07	250.9 ± 3
pH bajo + 32°C	32 ± 0.03	7.9 ± 0.0004	2304.5 ± 17.8	895 ± 7.1	2109.2 ± 16.8	3.66 ± 0.02	150.1 ± 1.2

4.3.1.2 Fluorescencia de la clorofila, pigmentación y tasas metabólicas.

La variación del F_v/F_m durante el experimento fue mínima en el tratamiento control en los organismos experimentales de las tres especies estudiadas (Fig. 25), lo que confirma que los regímenes lumínicos seleccionados indujeron una presión similar sobre el aparato fotosintético de las especies. También se observó un declive inicial del F_v/F_m hasta el día tres, que fue de magnitud similar para los morfotipos ($\approx 15\%$), seguido de una recuperación completa o parcial del F_v/F_m para el día 5-6 (Fig. 25) para los tres morfotipos, cuando se registro la exposición mínima del experimento. Estas

observaciones indican i) la estrecha dependencia de la variación solar diurna sobre el F_v/F_m ; ii) que el estrés lumínico inducido en cada tratamiento lumínico experimental fue moderado y similar para cada especie y iii) la habilidad para fotoaclimatarse y manejar el estrés lumínico experimental en los organismos control de las tres especies. Al finalizar el experimento, los organismos experimentales control, no mostraron cambios significativos en el F_v/F_m , pero si existieron reducciones significativas en este parámetro y en el contenido de pigmentos en los organismos expuestos a estrés térmico de 32°C (ANOVA dos vías $P < 0.05$, Fig. 25, ANEXO C, Sección 6.3), indicando que en estas condiciones existió una acumulación de fotodaño. Al finalizar el experimento, la mayor acumulación de fotodaño se observó en el alga articulada e incrustante, *A. tribulus* y *Lithothamnion* sp. respectivamente y en menor medida para el rodolito *Neogoniolithon* sp. (Fig. 25). Se contabilizaron pérdidas de ≈ 45 , 30 y 20% del valor inicial del F_v/F_m (día 10) en función del control para algas articuladas, incrustantes y rodolitos respectivamente. Bajo estas mismas condiciones (estrés térmico), también se observaron reducciones significativas en las secciones transversales de pigmentos totales y clorofila *a*, principalmente en algas articuladas e incrustantes (ANOVA 1 vía, Tukey post hoc, $P < 0.05$, Tabla XV, Fig. 26). Información adicional se encuentra en el ANEXO C, Sección 6.3. Las tasas metabólicas de los organismos control al finalizar el periodo experimental no mostraron cambios significativos con respecto a las estimadas al inicio del mismo, confirmando un mínimo efecto-tanque en la fisiología coralina (ANEXO C, Sección 6.3). Sin embargo, si ocurrieron cambios significativos entre tratamientos experimentales y morfotipos (Tabla XVI). El estrés térmico tuvo un efecto significativo sobre la P_{max} y R_L de los tres morfotipos (ANOVA dos vías, $P < 0.05$, Fig. 27, Tabla XVI). Se estimaron reducciones relativas al control del 40% para rodolitos y entre el 60-70% para las algas articuladas e incrustantes (Tukey HSD, $P < 0.05$; (Fig. 27a,b). No se observó ningún efecto del pH en la P_{max} y R_L pero esta reducción de pH si ocasionó reducciones significativas en las tasas de calcificación (G_{max}): se observó un remanente cercano al 50% del control para rodolitos y algas incrustantes y hasta un tercio del mismo para las algas articuladas (Fig. 27c). Asimismo, el estrés térmico causó reducciones similares en los rodolitos (50% del control) pero una inhibición total de la actividad de calcificación en las algas incrustantes y tasas de descalcificación significativas en el alga articulada (Fig. 27c). El efecto combinado (pH + 32°C) sobre P_{max} y R_L no mostró ningún efecto estadísticamente interactivo (ANOVA dos vías $P > 0.05$, Tabla XVI), pero si mostró reducciones relativas al control similares a las

observadas bajo estrés térmico (Fig. 27a,b). Este mismo tratamiento (pH + 32°C) tuvo un efecto aditivo pero no interactivo ($P > 0,05$ ANOVA dos vías, Tabla XVI), sobre la G_{max} , por lo que el efecto final fue un cese de la actividad de calcificación en rodolitos, pero altas tasas de descalcificación en las algas incrustantes y articuladas, que fueron significativamente distintas al control (Tukey HSD, $P < 0,05$). Para todos los casos (morfotipos y tratamientos) la $P_{max} \cdot R_L$ permaneció constante y sin variación significativa (Fig. 27d).

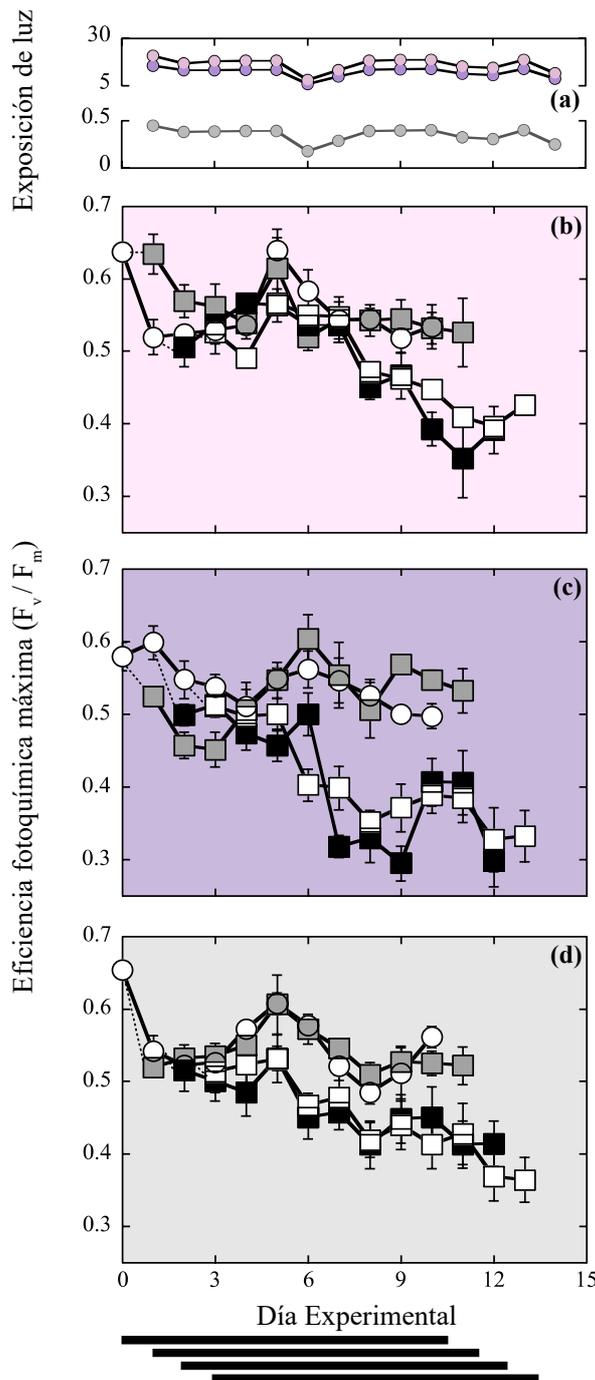


Figura 25. Exposición de luz y eficiencia fotoquímica máxima (F_v/F_m) del PSII durante el experimento de estrés térmico y reducción de pH.

(a) Exposición de luz durante las condiciones experimentales por morfotipo; variación de la eficiencia fotoquímica máxima en rodolitos (b); algas articuladas (c) y algas incrustantes (d). Color de los símbolos en (a): rosa rodolitos, morado algas articuladas y gris algas incrustantes. Símbolos en paneles b, c y d: círculos, tratamiento control (pH ambiente + 30°C); cuadros tratamientos experimentales: gris: pH 7.9 + 30°C, negro: pH ambiente + 32°C; blanco: pH 7.9 + 32°C. Las líneas punteadas al inicio del experimento en cada morfotipo representan la condición de F_v/F_m anterior al inicio de cada tratamiento experimental. Las barras negras horizontales en la parte inferior indican el inicio y finalización de cada condición experimental (ver métodos para detalles). Los colores de fondo en cada gráfico representan los colores de cada morfotipos: rosa rodolitos, morado algas articuladas y gris algas incrustantes.

Tabla XV. Pigmentos fotosintéticos de las algas coralinas expuestas por 10 días a las distintas condiciones experimentales de estrés térmico y reducción de pH.

Clorofila *a* y antena (ficoeritrina +ficocianina + aloficocianina) en mg pigmento m². Los datos para el tratamiento de pH bajo, pH + 30°C se perdieron debido aun fallo en los refrigeradores durante los experimentos. Los datos representan la media ±SE de 6-8 muestras independientes. Las distintas letras indican diferencias significativas entre tratamientos, ANOVA 1 vía Tukey HSD, P<0.05 (ver también ANEXO C).

	pH amb. + 30°C	pH bajo + 30°C	pH amb. + 32°C	pH bajo + 32°C
<i>Chl a</i>				
Rodolitos	20.8± 2.2	19.3± 1.6	15.5± 1.7	15.1± 1.6
Articuladas	72.9± 5.3 ^{ab}	76± 5.3 ^a	31.6± 3.6 ^c	55± 2.1 ^b
Incrustantes	88.6± 9.4 ^a	ND	55.6± 4 ^b	63.1± 10.6 ^b
<i>Antena</i>				
Rodolitos	81.9± 5.8	81.5± 6.7	67.2± 10.9	73.5± 5.1
Articuladas	492.6± 36.7 ^a	495.9± 22.1 ^a	319.3± 30.5 ^b	394.6± 19.4 ^a
Incrustantes	674.1± 92.9 ^a	ND	348.8± 46.3 ^b	432.9± 60.7 ^a

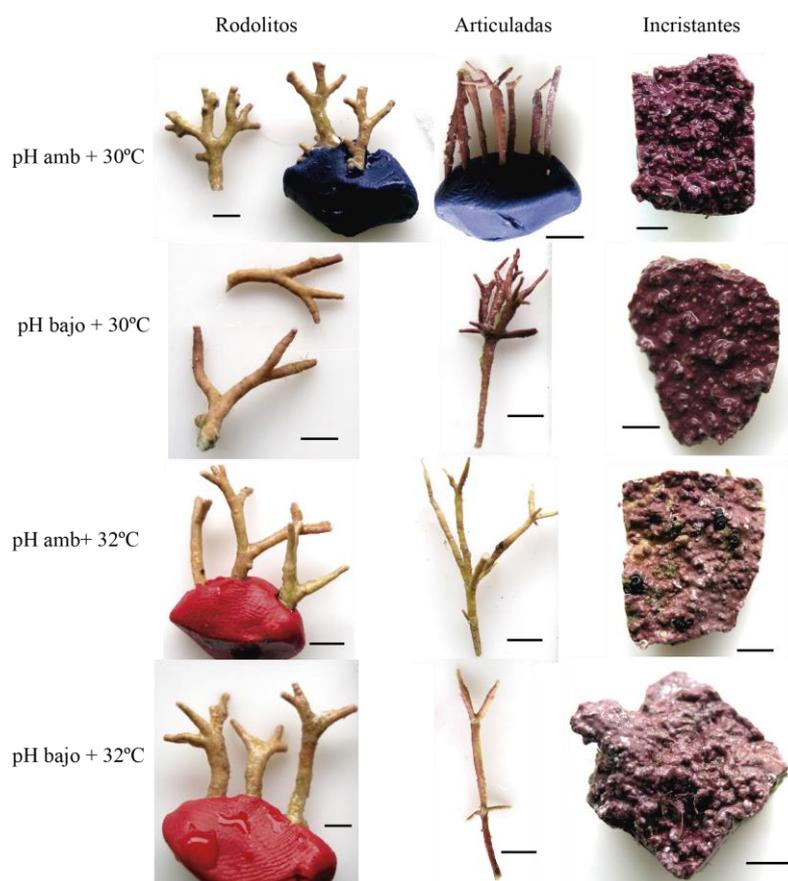


Figura 26. Cambios en la coloración (pigmentación) de las algas coralinas al finalizar el experimento de estrés térmico y reducción de pH .

Tabla XVI. Resultados del análisis ANOVA dos vía para determinar los efectos principales e interactivos durante el experimento de estrés térmico y reducción de pH.

Fuente de variación	Rodolitos				Articuladas				Incrustantes			
	df	MS	F	P	df	MS	F	P	df	MS	F	P
<i>P_{max}</i>												
pH	1	0.564	3.3	0.08	1	0.255	1.75	0.199	1	<0.001	0.001	0.981
Temp.	1	5.319	31.5	<0.05*	1	6.298	43.44	<0.05*	1	0.603	83.01	<0.05*
pH*temp.	1	0.254	1.5	0.232	1	0.001	0.009	0.926	25	0.003	0.428	0.519
Error	24	0.168			21	0.145				0.007		
<i>R_L</i>												
pH	1	0.07	1.80	0.192	1	0.012	0.677	0.419	1	0.005	1.522	0.229
Temp.	1	1.173	30.39	<0.05*	1	1.478	84.27	<0.05*	1	0.112	36.563	<0.05*
pH*temp.	1	0.005	0.13	0.72	1	0.028	1.619	0.216	1	<0.001	0.023	0.882
Error	24	0.039			21	0.018			25	0.003		
<i>G_{max}</i>												
pH	1	0.308	19.1	<0.05*	1	0.074	29.6	<0.05*	1	0.029	18.235	<0.05*
Temp.	1	0.59	36.6	<0.05*	1	1.207	483.14	<0.05*	1	0.111	69.57	<0.05*
pH*temp.	1	0.001	0.05	0.816	1	0.089	35.58	<0.05*	1	<0.001	0.074	0.788
Error	16	0.016			22	0.002			23	0.002		

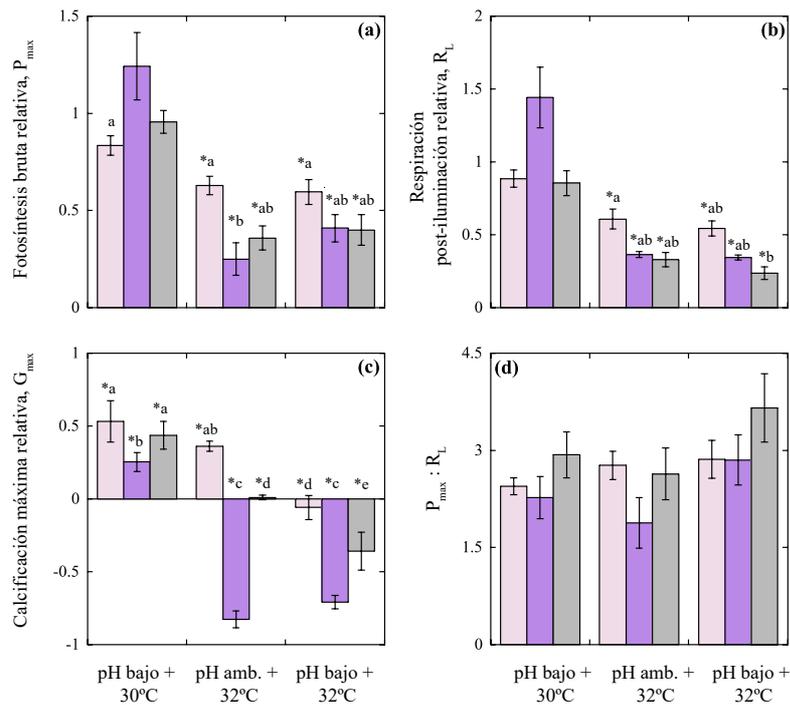


Figura 27. Respuesta del metabolismo coralino a los tratamientos experimentales al finalizar el experimento de estrés térmico y reducción de pH.

(a) cambios relativos en la tasa fotosíntesis máxima (P_{max}); (b) cambios relativos en la tasa respiración post-iluminación (R_L); (c) cambios relativos en la tasa de calcificación máxima (G_{max}); (d) cambios en la razón $P_{max}:R_L$. Los asteriscos representan diferencias significativas con respecto al control y las letras, diferencias significativas entre morfotipos (ANOVA 1 vía $P<0.05$, HSD, Tukey post hoc $P< 0.05$). Los colores de las barras representan a los diferentes morfotipos: rosa rodolitos, morado alga articulada y gris algas incrustantes.

4.4. Discusión

Los resultados de este estudio experimental mostraron efectos significativos del estrés térmico y reducción del pH sobre la fisiología coralina, pero también diferencias profundas en el grado impacto fisiológico de estos estresores sobre las especies examinadas. El aumento de temperatura causó una acumulación progresiva de un fotodaño en las tres algas coralinas estudiadas, que se expresó como una reducción continua del F_V/F_M durante el experimento. Esta acumulación de fotodaño no se observó en los tratamientos control, indicando que las condiciones lumínicas experimentales fueron óptimas y las tres especies estaban aclimatadas adecuadamente a estas condiciones lumínicas (Fig. 25). Después de la exposición al estrés térmico (32°C), ocurrieron pérdidas significativas en las tasas de fotosíntesis máxima y calcificación del talo de las algas coralinas y, que en conjunto con el acrecentamiento

del fotodaño observado, fueron particularmente pronunciadas para el alga articulada *Amphiroa tribulus* (Fig. 27). Estos resultados indican que el fotodaño inducido por la luz, es exacerbado bajo estrés térmico en las tres especies de algas coralinas estudiadas, a pesar de su fotobiología contrastante, condición fotoaclimatativa y/o forma de crecimiento. Estos hallazgos por tanto, destacan el papel central del estrés lumínico para determinar el grado de impacto del estrés térmico en el desempeño coralino. Esto es consistente con resultados ya documentados para algas incrustantes (Webster *et al.*, 2011) y revelan una respuesta similar de las algas coralinas a la ya documentada para corales escleractíneos (Iglesias-Prieto *et al.*, 1992; Iglesias-Prieto, 1997; Jones *et al.*, 1998; Warner *et al.*, 1999).

La mínima atención que se le ha dado al estrés lumínico en el análisis de la respuesta de las algas coralinas frente al incremento de temperatura y acidificación del océano, puede explicar resultados contrastantes y conclusiones documentadas previamente (e.g., Anthony *et al.*, 2008; Egilsdottir *et al.*, 2012; Martin *et al.*, 2013; Noisette *et al.*, 2013). Por ejemplo, la falta de impacto del estrés térmico sobre la fotosíntesis neta del alga incrustante de aguas profundas *L. cabiochae*, documentado por Martin *et al.* (2013), pudo ser el resultado de los niveles de luz mínimos, que fueron insuficientes para generar estrés lumínico utilizados al simular las condiciones naturales de esta especie en su aproximación experimental. En contraste, la fuerte reducción de las tasas de fotosíntesis neta bajo condiciones de estrés térmico reportadas para el alga incrustante *Porolithon onkodes* de alta luz por Anthony *et al.* (2008), pudieron haber sido resultado el resultado de una iluminación excesiva en dichas condiciones experimentales, induciendo un estrés lumínico severo en los organismos experimentales. Estos últimos autores sin embargo, atribuyeron a la acidificación del océano la capacidad de desencadenar un blanqueamiento de coral y coralino, lo que ha dado sustento a la noción de que la acidificación del océano es una amenaza mayor en comparación al estrés térmico en ambos grupos de organismos (Veron *et al.*, 2009; Anthony *et al.*, 2011). Este estudio no respalda esta interpretación, ya que se observó un impacto mínimo de la reducción del pH en los descriptores fotosintéticos (F_v/F_m , P_{max} , y pigmentación, Figs. 25.-27) bajo los niveles moderados de estrés lumínico empleados. Además, el impacto directo del pH sobre las tasas de calcificación del talo (G_{max}) fue menor que el causado por efecto de la temperatura, en específico, para aquellas especies mas sensibles al estrés lumínico, las cuales mostraron también las reducciones más fuertes en las tasas fotosintéticas (Fig. 27).

El rodolito *Neogoniolithon* sp. fue la especie que mostró una respuesta más robusta frente al estrés térmico y lumínico, mientras que el alga articulada e incrustante, fueron particularmente sensibles. En la caracterización fisiológica realizada, el rodolito estudiado mostró una condición o adaptación de alta luz (Capítulo III), a diferencia del alga incrustante *Lithothamnion* sp., que presentó características fisiológicas de un alga adaptada condiciones lumínica muy bajas, que se reflejaron principalmente por los niveles tan bajos de irradiancia requeridos para inducir una presión de excitación similar en las membranas fotosintéticas (Fig. 25). Esta misma caracterización indicó que el hábitat natural de las especies puede explicar la fisiologías fotosintéticas contrastantes entre las especies y sugiere que el rodolito *Neogoniolithon* sp. debe de tener mecanismos de fotoprotección eficientes para contrarrestar el estrés lumínico. Lo anterior en contraste a la mínima capacidad de, por ejemplo, especies adaptadas/aclimatadas a baja luz como el alga incrustante *Lithothamnion* sp. Esto último se confirmó cuando esta misma alga incrustante presentó un blanqueamiento intensivo y posterior mortalidad cuando organismos experimentales fueron expuestos a condiciones similares de luz a las encontradas en su hábitat natural a 5-6 m (30-37% de la irradiancia superficial, *E_s*). Esta fotoadaptación, por lo tanto, forzó a que las condiciones experimentales para esta especie fueran extremadamente reducidas (2% *E_s*). La alta sensibilidad observada para el alga articulada al estrés térmico, por otro lado, no responde necesariamente a su fisiología de baja luz (Capítulo III), ya que esta especie requirió de niveles de luz solo un poco menores que los requeridos para el rodolito para mantener una condición fotosintética óptima en los tratamientos control (Figs. 25 y Fig. 27). Por lo tanto, los incrementos en el estrés lumínico por efecto de las altas temperaturas y la habilidad diferencial de las especies para hacer frente al mismo, pueden explicar la alta acumulación de fotodaño y las pérdidas notorias de actividad fotosintética y de calcificación observadas en *Amphiroa tribulus* bajo estrés térmico (Fig. 27). Estas características probablemente tengan un papel fundamental para explicar el componente especie-dependiente ya documentado para algas coralinas al evaluar el efecto del estrés térmico sobre su desempeño (Anthony *et al.*, 2008; Martin & Gattuso, 2009; Webster *et al.*, 2011; Johnson & Carpenter, 2012; Martin *et al.*, 2013; Comeau *et al.*, 2014).

En el capítulo anterior se realizó una caracterización fisiológica de las algas coralinas a la temperatura, en la que se encontraron umbrales térmicos específicos para cada especie y además, se determinó el factor de escala (Q_{10}) para cada especie y cada

tasa metabólica (Fig. 23 y Tabla XIII). Esta información es capaz de explicar parcialmente el declive de las tasas fotosintéticas a 32°C que mostraron las tres especies estudiadas después 10 días de exposición al estrés térmico, así como también al incremento en la acumulación del fotodaño observado. No obstante, estos mismos umbrales térmicos no son capaces de explicar las reducciones observadas en las tasas respiratorias y/o de calcificación en el mismo experimento, particularmente en los rodolitos y el alga articulada, ya que éstas mismas tasas metabólicas no fueron afectadas al utilizar la misma temperatura en dicha caracterización fisiológica (Capítulo III). Esto indica que las reducciones metabólicas encontradas en el experimento de estrés térmico (Fig. 27) para estas especies no son exclusivamente un resultado del efecto directo de la temperatura sobre una tasa metabólica en particular, si no también, de respuestas indirectas asociadas a la fuerte reducción de las tasas fotosintéticas. Un balance de carbono negativo compromete la supervivencia de los organismos, por lo que reajustes metabólicos para modificar condiciones subóptimas ($P_{\max} : R_L \leq 1$) explicarían también estas respuestas. Aunado a esto, periodos prolongados de hipoxia en los talos pudieran limitar la respiración aeróbica. Por lo tanto, la reducción observada en las tasas respiratorias puede ser también una respuesta del alga para minimizar la magnitud de las pérdidas de carbono y/o el impacto de la hipoxia consecuencia del declive significativo de la producción fotosintética. Estas respuestas a nivel del tejido/talo puede ser análoga a la respuesta de adelgazamiento (*self-thinning*) observada en los doseles de plantas terrestres en condiciones subóptimas (White, 1977).

El origen de la variación significativa encontrada sobre las tasas de calcificación es sin embargo, menos clara, aunque las pérdidas observadas sobre éstas tasas son similares a lo encontrado para otras especies de algas coralinas en condiciones similares (p. ej. Gao & Zheng, 2010; Díaz-Pulido *et al.*, 2012; Johnson & Carpenter, 2012). Los cambios observados pueden ser resultado de un impacto directo de los tratamientos experimentales sobre la fotosíntesis, aunque otros procesos celulares no necesariamente relacionados a la actividad fotosintética pudieron también verse afectados. La calcificación es un proceso que demanda energía y es la fotosíntesis la que provee de materia prima para la generación de los esqueletos coralinos, por lo que la calcificación responde también a las variaciones en las tasas de fotosíntesis. Asimismo, la respiración mitocondrial es una fuente alternativa de energía que puede sustentar la calcificación coralina, que requiere de oxígeno y los sustratos liberados durante la fotosíntesis (Fig. 20). Así la fotosíntesis estimula ambos, la calcificación y la respiración, y puede en un

momento dado utilizar el CO₂ liberado durante la respiración. Estas evidencias en conjunto a lo generado en el capítulo anterior, indican que las tres tasas metabólicas estudiadas están acopladas y, que es necesario que varíen de una manera coordinada en respuesta a los cambios ambientales. De acuerdo al modelo establecido en la caracterización fisiológica previa (Capítulo III) existe un *MPR* que necesita ser superado generar una calcificación neta. En este sentido, los *MPR* calculados ayudaron a entender el impacto diferencial observado en las tres especies de algas coralinas, después exponerlas a temperaturas elevadas; después de 10 días en estas condiciones las tasas fotosintéticas fueron i) cercanas, pero por encima de a su *MPR* en los rodolitos; ii) igual a su *MPR* en algas incrustantes y iii) por debajo sus *MPR* para el alga articulada (Tabla XI, Fig. 28). Esto explicaría las reducciones encontradas sobre las tasas de calcificación (Fig. 27).

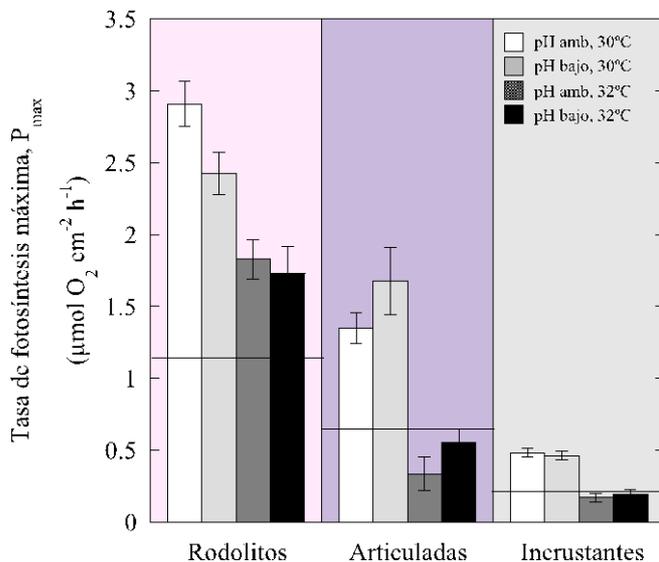


Figura 28. Tasas de fotosíntesis máxima (P_{max}) después de 10 días de estrés térmico y reducción de pH en las algas coralinas estudiadas.

Los colores representan a cada morfotipo para una mejor visualización. Las líneas horizontales representan los requerimientos fotosintéticos mínimos (*MPR*) de cada morfotipo (ver Tabla XI). Los colores de fondo varían de acuerdo al morfotipo (ver figura anterior)

De tal modo que, la caracterización fisiológica descrita previamente, y en específico, la referida a los acoplamientos metabólicos entre la fotosíntesis y calcificación, provee un modelo cuantitativo capaz de explicar el grado impacto que el estrés térmico tiene sobre la calcificación coralina, basado en la estimación del impacto sobre la fotosíntesis. Este modelo permitiría además estimar la magnitud de las pérdidas de carbonato a través de la descripción de la variación en la actividad de descalcificación (Fig. 19). Este modelo sin embargo, todavía no considera el efecto fisiológico directo del pH sobre la calcificación coralina ni ningún otro efecto de la acidificación del océano en los acoplamientos de las tres tasas metabólicas. Un

entendimiento más a fondo de las asociaciones mecánicas ya establecidas entre la fotosíntesis, respiración y calcificación algal mejoraría considerablemente la interpretación de las observaciones experimentales y naturales que el cambio global tiene sobre estas algas.

Con la información generada en este estudio se puede concluir que la vulnerabilidad de las algas coralinas al cambio global esta relacionada primariamente a la alta sensibilidad que presentan al estrés lumínico bajo condiciones de temperaturas altas y, al efecto directo adverso y moderado que la reducción del pH tiene sobre su calcificación. Esta evidencia sustenta conclusiones previas que afirman que la acidificación del océano puede exacerbar los efectos negativos del cambio climático sobre muchos organismos marinos (Kroeker *et al.*, 2013). Dada la significancia ecológica de las algas coralinas en muchos ecosistemas costeros, el impacto del cambio global sobre estas comunidades afectará a una gran diversidad de procesos asociados. Sin embargo, más caracterizaciones fisiológicas adicionales de especies clave siguen siendo necesarias para evaluar el grado de impacto del cambio global en distintas comunidades coralinas. Estas caracterizaciones permitirán el desarrollo de un modelo fisiológico común para el entendimiento del impacto del calentamiento global y acidificación del océano en muchas comunidades marinas. Las respuestas especie-dependientes son consideradas actualmente una limitación importante para el entendimiento del impacto del calentamiento global y la acidificación del océano en las comunidades marinas. Lo anterior ha llevado a la conclusión de que las únicas herramientas efectivas para identificar patrones y tendencias generales en dichas respuestas, son los meta-análisis y los experimentos a largo plazo (meses-años). A pesar de que en este estudio se reconoce la utilidad de estas aproximaciones creemos que únicamente, a través del entendimiento de los procesos que son afectados por cada variable ambiental se puede permitir la integración de las distintas observaciones naturales y de campo en un modelo explicativo en común. Nuestro estudio y aproximación provee un primer modelo cuantitativo para las algas coralinas en el entendimiento del cambio global, aunque se necesita incorporar todavía el efecto directo de la reducción de pH sobre la calcificación algal. Más investigaciones y posterior información generada sigue siendo necesaria para elucidar el/los mecanismo(s) y/o proceso(s) que pueden ser afectados en la fisiología coralina como resultado de una reducción de pH. Aún así, nuestros resultados están en desacuerdo con la atribución de que la acidificación del océano es un detonante para el blanqueamiento coralinos, y con

la idea de que la acidificación del océano representa una amenaza mayor para las algas coralinas en comparación al estrés térmico. Si, sin embargo, nuestro estudio destaca la extraordinaria fragilidad de las comunidades coralinas en ambientes altamente iluminados como los arrecifes coralinos. Los efectos adversos reportados en este estudio pueden tener consecuencias profundas y muy negativas en estos ecosistemas, ya que pueden comprometer la contribución de las algas coralinas a los balances de carbonos, la cementación arrecifal, el reclutamiento de coral y finalmente, el mantenimiento de la biodiversidad.

4.5. Literatura citada

- Alvarez-Filip L, Carricart-Ganivet JP, Horta-Puga G, Iglesias-Prieto R (2013) Shifts in coral-assemblage composition do not ensure persistence of reef functionality. *Scientific Reports*, **3**, 1-5.
- Andersson AJ, Kuffner IB, Mackenzie FT, Jokiel PL, Rodgers KS, Tan A (2009) Net Loss of CaCO₃ from a subtropical calcifying community due to seawater acidification: mesocosm-scale experimental evidence. *Biogeosciences*, **6**, 1811-1823.
- Anthony KRN, Kline DI, Díaz-Pulido G, Dove S, Hoegh-Guldberg O (2008) Ocean acidification causes bleaching and productivity loss in coral reef builders. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **105**, 17442-17446.
- Anthony KRN, Maynard JA, Diaz-Pulido G, Mumby PJ, Marshall PA, Cao L, Hoegh-Guldberg O (2011) Ocean acidification and warming will lower coral reef resilience. *Global Change Biology*, **17**, 1798-1808.
- Comeau S, Carpenter RC, Edmunds PJ (2014) Effects of irradiance on the response of the coral *Acropora pulchra* and the calcifying alga *Hydrolithon reinboldii* to temperature elevation and ocean acidification. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **453**, 28-35.
- Diaz-Pulido G, Anthony K, Kline DI, Dove S, Hoegh-Guldberg O (2012) Interactions between ocean acidification and warming on the mortality and dissolution of coralline algae. *Journal of Phycology*, **48**, 32-39.
- Egilsdottir H, Noisette F, Noël LMLJ, Olafsson J, Martin S (2012) Effects of pCO₂ on physiology and skeletal mineralogy in a tidal pool coralline alga *Corallina elongata*. *Marine Biology*, **160**, 2103-2112.
- Feely R, Sabine C, Lee K, Berelson W, Kleypas J, Fabry V, Millero F (2004) Impact of anthropogenic CO₂ on the CaCO₃ system in the oceans. *Science*, **305**, 362-366.
- Gao KS, Zheng YQ (2010) Combined effects of ocean acidification and solar UV radiation on photosynthesis, growth, pigmentation and calcification of the coralline alga *Corallina sessilis* (Rhodophyta). *Global Change Biology*, **16**, 2388-2398.
- Gattuso J-P, Magnan A, Billé R *et al.* (2015) Contrasting futures for ocean and society from different anthropogenic CO₂ emissions scenarios. *Science*, **349**.
- Hoegh-Guldberg O, Mumby PJ, Hooten AJ *et al.* (2007) Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science*, **318**, 1737-1742.
- Hofmann GE, Barry JP, Edmunds PJ, Gates RD, Hutchins DA, Klinger T, Sewell MA (2010) The effect of ocean acidification on calcifying organisms in marine ecosystems: An organism-to-ecosystem perspective. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **41**, 127-147.
- Hofmann LC, Yildiz G, Hanelt D, Bischof K (2012) Physiological responses of the calcifying rhodophyte, *Corallina officinalis* (L.), to future CO₂ levels. *Marine Biology*, **159**, 783-792.
- Iglesias-Prieto R (1997) Temperature-dependent inactivation of photosystem II in symbiotic dinoflagellates. *Proceedings of the 8th International Coral Reef Symposium*, **2**, 1313-1318.
- Iglesias-Prieto R, Galindo-Martinez CT, Enríquez S, Carricart-Ganivet JP (2014) Attributing reductions in coral calcification to the saturation state of aragonite, comments on the effects of persistent natural acidification. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **111**, E300-E301.
- Iglesias-Prieto R, Matta JL, Robins WA, Trench RK (1992) Photosynthetic response to elevated temperature in the symbiotic dinoflagellate *Symbiodinium microadriaticum* in culture. *Proceedings of the national Academy of Sciences*, **89**, 10302-10305.

- Johnson MD, Carpenter RC (2012) Ocean acidification and warming decrease calcification in the crustose coralline alga *Hydrolithon onkodes* and increase susceptibility to grazing. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **434**, 94-101.
- Johnson MD, Moriarty VW, Carpenter RC (2014) Acclimatization of the Crustose Coralline Alga *Porolithon onkodes* to Variable pCO₂. *PLoS ONE*, **9**.
- Jokiel PL, Rodgers KS, Kuffner IB, Andersson AJ, Cox EF, Mackenzie FT (2008) Ocean acidification and calcifying reef organisms: a mesocosm investigation. *Coral Reefs*, **27**, 473-483.
- Jones RJ, Hoegh-Guldberg O, Larkum AWD, Schreiber U (1998) Temperature - induced bleaching of corals begins with impairment of the CO₂ fixation mechanism in zooxanthellae. *Plant, Cell & Environment*, **21**, 1219-1230.
- Kleypas JA, Buddemeier RW, Archer D, Gattuso JP, Langdon C, Opdyke BN (1999) Geochemical consequences of increased atmospheric carbon dioxide on coral reefs. *Science*, **284**, 118-120.
- Kroeker KJ, Kordas RL, Crim R *et al.* (2013) Impacts of ocean acidification on marine organisms: quantifying sensitivities and interaction with warming. *Global Change Biology*, **19**, 1884-1896.
- Kuffner IB, Andersson AJ, Jokiel PL, Rodgers KUS, Mackenzie FT (2007) Decreased abundance of crustose coralline algae due to ocean acidification. *Nature Geoscience*, **1**, 114-117.
- Lough JM (2008) 10th Anniversary review: a changing climate for coral reefs. *Journal of Environmental Monitoring*, **10**, 21-29.
- Martin S, Cohu S, Vignot C, Zimmerman G, Gattuso JP (2013) One-year experiment on the physiological response of the Mediterranean crustose coralline alga, *Lithophyllum cabiochae*, to elevated pCO₂ and temperature. *Ecology and Evolution*, **3**, 676-693.
- Martin S, Gattuso JP (2009) Response of Mediterranean coralline algae to ocean acidification and elevated temperature. *Global Change Biology*, **15**, 2089-2100.
- Martin S, Rodolfo-Metalpa R, Ransome E, Rowley S, Buia MC, Gattuso JP, Hall-Spencer J (2008) Effects of naturally acidified seawater on seagrass calcareous epibionts. *Biology Letters*, **4**, 689-692.
- Mccoy S, Ragazzola F (2014) Skeletal trade-offs in coralline algae in response to ocean acidification. *Nature Climate Change*, **4**, 719-723.
- Noisette F, Egilisdottir H, Davoult D, Martin S (2013) Physiological responses of three temperate coralline algae from contrasting habitats to near-future ocean acidification. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **448**, 179-187.
- Ragazzola F, Foster LC, Form A, Anderson PS, Hansteen TH, Fietzke J (2012) Ocean acidification weakens the structural integrity of coralline algae. *Global Change Biology*, **18**, 2804-2812.
- Riebesell U, Zondervan I, Rost B, Tortell PD, Zeebe RE, Morel FM (2000) Reduced calcification of marine plankton in response to increased atmospheric CO₂. *Nature*, **407**, 364-367.
- Rodriguez-Martinez RE, Ruiz-Renteria F, Van Tussenbroek B, Barba-Santos G, Escalante-Mancera E, Jordan-Garza G, Jordan-Dahlgren E (2010) Environmental state and tendencies of the Puerto Morelos CARICOMP site, Mexico. *Revista de Biología Tropical*, **58** 23-43.
- Semesi IS, Kangwe J, Björk M (2009) Alterations in seawater pH and CO₂ affect calcification and photosynthesis in the tropical coralline alga, *Hydrolithon sp.* (Rhodophyta). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **84**, 337-341.
- Veron JE, Hoegh-Guldberg O, Lenton TM *et al.* (2009) The coral reef crisis: the critical importance of <350 ppm CO₂. *Marine Pollution Bulletin*, **58**, 1428-1436.
- Warner ME, Fitt WK, Schmidt GW (1999) Damage to photosystem II in symbiotic dinoflagellates: a determinant of coral bleaching. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **96**, 8007-8012.
- Webster NS, Soo R, Cobb R, Negri AP (2011) Elevated seawater temperature causes a microbial shift on crustose coralline algae with implications for the recruitment of coral larvae. *The ISME Journal*, **5**, 759-770.
- White J (1977) Generalisation of self-thinning of plant populations. *Science*, **278**, 373.

Capítulo 5: Discusión general y conclusiones

La abundancia y permanencia de cada una de las especies de una comunidad a largo del tiempo depende: i) de su capacidad competitiva para utilizar los recursos disponibles; ii) de la eficiencia con la que los utilizan para construir su propia estructura y iii) de la capacidad de la fisiología de cada especie para responder exitosamente y tolerar diferentes perturbaciones ambientales (p. ej. Littler & Littler, 1980, 1984a; Kubler & Davison, 1993; Dudgeon *et al.*, 1995; Davison & Pearson, 1996; Hanelt *et al.*, 1997). En este estudio se pudieron determinar y, sobre todo, cuantificar habilidades competitivas diferenciales en tres especies de algas coralinas que representan las tres formas de crecimiento que las caracterizan, rodolitos, morfotipo incrustante y morfotipo articulado. Se encontraron asociadas a cada morfotipo habilidades competitivas muy contrastantes, en especial con respecto a la eficiencia con la que colectan y usan la luz que tienen implicaciones muy relevantes para entender su segregación de nicho, lo que ha de ser considerado cuando se está tratando de describir la expresión de las características particulares de cada especie (p. ej., Vermaat & Sand-Jensen, 1987; Paine, 1990; Ramus, 1990; Huisman *et al.*, 1999; Cayabyab & Enríquez, 2007). Este estudio fue abordado específicamente en el contexto de cambio climático, con el fin de determinar una base morfo-funcional común en las algas coralinas, que pudiera explicar para este grupo el compromiso evolutivo general (*trade-off*) entre robustez y fragilidad indicado previamente por Kitano (2002, 2007). “Apostar” por ser robusto permitiría una mayor dominancia y competitividad en la comunidad a largo plazo, en otras palabras, una apuesta por el tiempo, pero implicaría una pérdida de “eficiencia”, pues los organismos requerirían construir estructuras más costosas y con mayor capacidad de regulación. Un diseño eficiente, por otro lado, permitiría construir estructuras más “baratas” pero también más frágiles, por lo que experimentarían mayor mortalidad frente al disturbio, pero también capaces de una rápida recuperación después de que éste cese (Kitano, 2002, 2004). Por ejemplo, la simbiosis se considera un sistema robusto ya que incrementa la capacidad adaptativa de la asociación hospedero y simbiote: un coral simbiótico tendría una capacidad de respuesta mayor que sus contrapartes en el ambiente oligotrófico arrecifal y se potenciaría su presencia y abundancia en este nicho (Iglesias-Prieto & Trench, 1997; Iglesias-Prieto *et al.*, 2004).

El esqueleto de CaCO₃ les confiere a las algas coralinas ciertas habilidades competitivas que las hace más robustas frente a la herbívora y la fuerte abrasión del

movimiento de agua. Estas habilidades contribuyeron a que se diversificara su nicho, por lo que las encontramos formando estructuras incrustantes simples, resistentes a la herbívora pero oportunistas, y formas masivas de gran resistencia al impacto de agua. El estilo de *vida libre* (rodolitos) permite colonizar ambientes de menor energía, y la aparición de genículas permitió una mayor flexibilidad del talo, sin perder dureza, y una mayor capacidad de formar doseles e incrementar la productividad en diferentes ambientes (Borowitzka, 1982; Algarra & Niell, 1987; Cabioch, 1988; Bailey & Chapman, 1998; Martone, 2006; Steneck & Martone, 2007; Aguirre *et al.*, 2010; Denny *et al.*, 2013). El esqueleto de CaCO_3 sin embargo también debe ser visto como un diseño biológico resultado de un esfuerzo metabólico que además, presenta estructura y organización funcional. En este estudio demostramos también por primera vez, que éste esqueleto de las algas coralinas también juega un papel muy importante en la determinación de las propiedades de absorción de luz de este grupo. Aunque las tres especies estudiadas producen un esqueleto de calcita enriquecida en magnesio, es el rodolito *Neogoniolithon* sp., la especie que construye talos de mayor masa específica (TMA), de mayor grosor y la que presenta una mayor capacidad y eficiencia de absorción de luz de los pigmentos fotosintéticos (A y a^*_{pigm}). Estas características le darían mayor robustez a este morfotipo en condiciones de limitación por nutrientes (oligotróficas) y no muy alto hidrodinamismo (Fig. 27). Por otro lado, en condiciones de alta iluminación como es la somera laguna arrecifal de Puerto Morelos, la especie examinada debe estar caracterizada también por una alta capacidad de fotoprotección y de fotoaclimatación a cambios rápidos y drásticos de las condiciones lumínicas, según “ruede” y cambie de posición en la laguna. Por ello, una rápida respuesta a cambios en el campo lumínico que incluye re-ajustes metabólicos bajo condiciones de estrés lumínico y térmico, permitiría a esta especie minimizar la inhibición fotosintética y maximizar la producción. En este estudio, pudimos demostrar la mayor robustez de este morfotipo al incremento del estrés térmico y lumínico, pues fue capaz de mantener un desempeño fotosintético mínimo, sub-óptimo pero funcional, durante y después del estrés experimental que se le aplicó, manteniendo sus tasas fotosintéticas por encima de los *MPR*, y, por tanto, manteniendo también su capacidad de calcificar (Fig. 27, 29). Al ser la especie/morfotipo más eficiente para absorber la luz solar de las tres analizadas, los recursos disponibles podrían ser canalizados a otros procesos permitiéndole, por ejemplo, incrementar su capacidad de regular el estrés oxidativo y neutralizar las especies reactivas de oxígeno acumuladas por el fotodaño (Latham, 2008; Lesser,

2011). Por lo tanto, podríamos concluir que incrementar el tamaño del talo y la TMA permitiría no sólo ser más robusto estructuralmente, sino mejorar la a^*_{pig} e incrementar así la habilidad de la especie para optimizar el uso de los recursos disponibles. Los rodolitos podrían basar su mayor robustez en las condiciones oligotróficas de áreas tropicales someras, en esta relación morfo-funcional TMA y a^*_{pig} , pero no se puede descartar la contribución de una fisiología fotosintética especializada de alta luz, con alta capacidad de fotoprotección y de reparación, que deber ser analizada en el futuro. Nuestros resultados indican que la búsqueda de patrones y tendencias universales en el entendimiento de las comunidades marinas puede aportar información muy útil para generar nuevas hipótesis de trabajo para entender cómo se organizan y desorganizan las comunidades vegetales, según varíen las características morfo-funcionales de las especies dominantes, en función de los cambios ambientales. Nuevos estudios o re-evaluaciones de modelos ya desarrollados anteriormente como el de los grupos funcionales (Littler & Littler, 1980) y el Top-down vs. Bottom-up (Littler & Littler, 1984b) siguen siendo necesarios, pero es esencial el uso de descriptores cuantitativos funcionales y morfológicos para incrementar la significancia biológica de dichos modelos. Además, contar con descriptores universales cuantitativos, tanto funcionales como morfológicos, permite robustecer significativamente los modelos explicativos, incrementar su significancia biológica y extenderlos para comprobar su utilidad, en un grupo muy diverso de organismos.

A pesar de la robustez mostrada por el rodolito, este estudio también puso en evidencia que las algas coralinas son muy sensibles al estrés térmico, ya que se incrementa fuertemente el daño por luz, de forma similar a lo que ocurre con los corales escleractíneos (Warner *et al.*, 1999; Fitt *et al.*, 2001). Esta fuerte acumulación de fotodaño en *Symbiodinium* durante los eventos de estrés térmico, es lo que explica el blanqueamiento de coral (Jones *et al.*, 1998; Hoegh-Guldberg, 1999) y también el blanqueamiento de las algas coralinas (cf. Anthony *et al.*, 2008; Latham, 2008). El blanqueamiento de coral implica una ruptura de la simbiosis y, por tanto, la pérdida de su robustez funcional. El blanqueamiento o empalidecimiento de las algas coralinas es debido a una pérdida excesiva de pigmentación y, de acuerdo este estudio, también de funcionalidad. La sensibilidad común que se ha encontrado en ambos grupos al estrés térmico y lumínico, puede estar en relación con sus particulares características ópticas, en los dos casos relacionadas con el incremento del esparcimiento múltiple generado por el esqueleto de CaCO_3 , lo que permite un incremento significativo de la capacidad y

eficiencia de absorción de luz de los pigmentos fotosintéticos. Mientras que en condiciones óptimas este incremento permite mejorar la producción fotosintética del talo, en condiciones subóptimas de alta luz, también se acentúa el fotodaño y los niveles de estrés oxidativo del talo (Enríquez *et al.*, 2005). Por lo tanto, altas eficiencias de absorción de luz, a^*_{pigm} , explican la robustez de las algas coralinas y de los corales simbióticos en condiciones oligotróficas, pero también su mayor sensibilidad al estrés térmico y lumínico.

El modelo morfo-funcional representado por la variación del grosor, TMA del talo y eficiencia de absorción de luz sirvió, sumado a la descripción de la fisiología coralina, sirvió para entender la segregación de nicho observada para los tres morfotipos estudiados y que potencialmente puede extenderse a otras especies representadas por morfotipos similares (Fig. 29). Este análisis puede concluir que las algas incrustantes tendrían el desempeño menor de los tres morfotipos, pero homogéneo a lo largo de un variado ambiente lumínico, y su mayor abundancia sería explicable en los nichos donde los otros morfotipos pierdan habilidad competitiva, por ejemplo, en los ambientes arrecifales muy poco iluminados (alta profundidad, o huecos entre las colonias o restos de esqueletos y organismos del arrecife). Esto sería complementado por la adaptación a alta limitación por luz que *Lithothamnion* sp. presenta para mantener balances de carbono positivos y es consistente con la mayor abundancia reportada extensivamente de muchas algas incrustantes similares en zonas profundas (ver Braga, 2011). Otras especies de algas incrustantes con modificaciones en su estructura y fisiología son capaces de habitar en zonas de alto estrés lumínico y fuerte oleaje como muchas en crestas arrecifales (Littler, 1972, 1973c, b; Littler & Doty, 1975; Steneck, 1986; Dethier *et al.*, 1991; Steneck & Dethier, 1994; Chisholm, 2003). De modo que la menor capacidad competitiva en general de algas las incrustantes las lleva a dominar donde las demás especies no pueden competir con ellas. Las algas incrustantes son por tanto, especialistas de baja luz o de alta luz, aunque es importante hacer notar que muchas de estas especies crecen también como epífitas de numerosos sustratos inertes y vivos. De acuerdo a este análisis los rodolitos que son exitosos en ambientes oligotróficos gracias a la posibilidad de reducir los costos estructurales de sus sistemas colectores de luz ($>a^*_{\text{pigm}}$) pero presentan un costo estructural del talo elevado ($>\text{TMA}$) que no los hace competitivos frente al morfotipo incrustante, pero si los hace presentar un desempeño mayor y un éxito en condiciones de mayor iluminación (áreas someras del arrecife) y ausencia de sustrato estable (laguna). Presentan por ello una fisiología adaptada a alta

luz y la mayor producción por unidad de área. La abundancia de muchos rodolitos similares en zonas someras lagunares también soporta estas afirmaciones (Braga, 2011). El morfotipo rodolito de (vida libre) sin embargo también presenta una gran variabilidad morfo-estructural (Littler *et al.*, 1991; Steller & Foster, 1995; Foster, 2001; Littler & Littler, 2008) y también se ha desarrollado en limitación de luz en zonas muy profundas (morfologías muy diferentes a *Neogoniolithon* sp). Ambas plasticidades de los rodolitos e incrustantes refuerzan e indican lo valioso de nuestro análisis morfo-funcional ya que utiliza variables cuantitativas como la TMA y el grosor para describir la variabilidad en la habilidad competitiva y no la categoría. Las algas articuladas por otro lado tendrían un mayor desempeño en un número mucho mayor de ambientes de moderada a baja iluminación siempre y cuando exista un sustrato disponible donde fijarse, esto se refleja en que el grupo articulado en general tiene una distribución a nivel global más cosmopolita que los demás grupos, pero menos plástico estructuralmente hablando (Johansen, 1981).

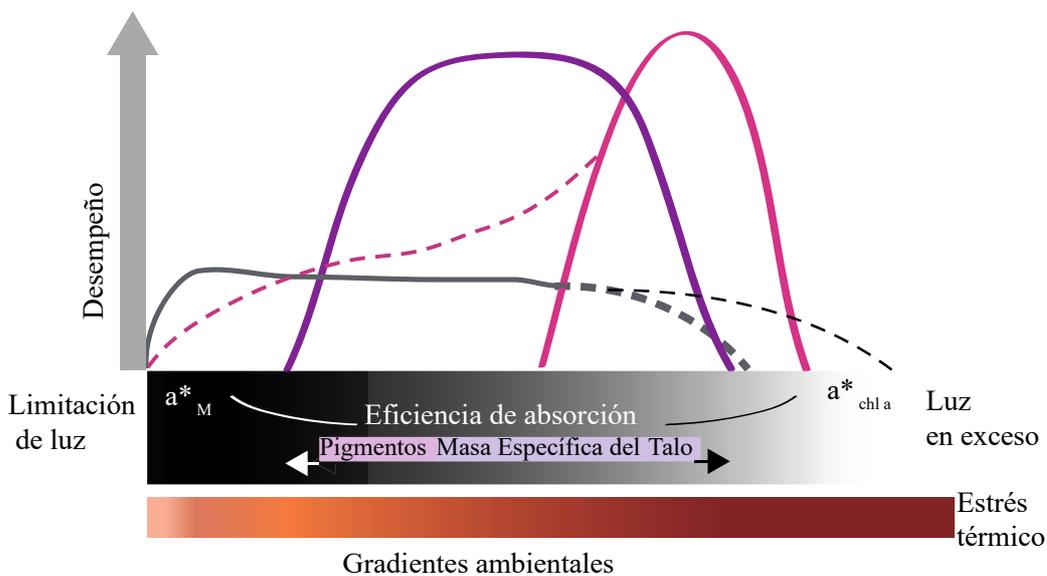


Figura 29. Diagrama idealizado de la segregación de nicho y robustez de las algas coralinas

La segregación de nicho y robustez de las algas coralinas se explica atendiendo a las diferentes propiedades morfo-funcionales aquí determinadas como la masa específica (TMA) y la eficiencia de absorción de luz de los pigmentos y biomasa ($a^*_{\text{pig}} y a^*_{\text{M}}$), descriptores que sumados a la descripción de la fisiología fotosintética y de calcificación, son capaces de explicar la robustez del rodolito. Se incluyen un gradiente lumínico y térmico para representar la funcionalidad de estas algas. Línea continua rosa, rodolito *Neogoniolithon* sp., la línea continua gris, alga incrustante *Lithothamnion* sp. y la línea morada continua alga articulada *Amphiroa tribulus*. Las líneas discontinuas corresponden a una potencial extensión de nicho. La línea discontinua gruesa en incrustantes ilustra comparativamente su desempeño frente al estrés térmico.

Este estudio también evidenció importantes diferencias entre especies de algas coralinas en su sensibilidad para acumular fotodaño bajo condiciones de estrés térmico. Muy probablemente estas diferencias están relacionadas con la capacidad de fotoprotección y reparación del fotodaño de cada especie. La variabilidad fisiológica en la capacidad de fotoprotección y sus implicaciones sobre la sensibilidad de la especie al fotodaño también pueden explicar parte de las diferencias previamente reportadas en la respuesta de las algas coralinas al estrés térmico que involucran tanto observaciones de campo como experimentales. Por ejemplo, Foster *et al.* (1997) reportaron la presencia frecuente de talos blanqueados de rodolitos en distintas localidades del Golfo de California durante el verano, cuando la temperatura del agua alcanza sus valores máximos. El blanqueamiento de organismos de especies de algas articuladas intermareales y/o incrustantes tropicales, está relacionado también con el estrés térmico (Latham, 2008; Martin & Gattuso, 2009; Martone *et al.*, 2010; Webster *et al.*, 2011). Observaciones personales de blanqueamiento en *A. tribulus* y los rodolitos en las zonas de colecta de la laguna arrecifal de Puerto Morelos coinciden con eventos prolongados de estrés térmico (32-33°C, dos semanas) durante el verano. En contraste, sólo se observó en este estudio una moderada sensibilidad de la calcificación de las tres especies de algas coralinas arrecifales investigadas, a la reducción del pH. Este efecto, aunque esperado, fue en términos generales, de menor magnitud que el que la comunidad científica que estudia el efecto de la acidificación del océano sobre los ecosistemas marinos pronostica y asume como cierta. Estos resultados, por tanto, contradicen el paradigma actual, que explica el alto componente específico en la sensibilidad de las algas coralinas al pH que se ha documentado en la literatura (McCoy & Ragazzola, 2014; McCoy & Kamenos, 2015) como producto de: 1) variación en el grosor del epitelio no calcificado que “aisla” el tejido del medio circundante (Burdett *et al.*, 2012); 2) un desbalance energético en el tejido bajo estrés térmico, área poco explorada (Hendriks *et al.*, 2010) y 3) una variación en la cantidad de Mg de los esqueletos coralinos (Johansen, 1981; Borowitzka & Larkum, 1987; Kamenos *et al.*, 2009). De acuerdo a las consideraciones de Iglesias-Prieto *et al.* (2014) una 4ª explicación puede añadirse, que involucraría atribuciones incorrectas a la reducción del pH, de las observaciones que se reportan, tanto experimentales como naturales. Así, el uso de condiciones experimentales sub-óptimas y el desconocimiento de los mecanismos fisiológicos involucrados en la respuesta al estrés, conduce a interpretaciones no siempre bien sustentadas de los resultados reportados. De este

estudio se pudo concluir que la sensibilidad de las algas coralinas al cambio climático está más determinada por el aumento de temperatura que por la acidificación del océano, y que el mecanismo que explica la mayor susceptibilidad de la temperatura es el fuerte incremento del estrés lumínico y el fotodaño durante el estrés térmico. Se desconoce todavía el efecto directo del pH reducido sobre el proceso de calcificación de este grupo, aunque nuestros resultados permiten concluir que este efecto no involucra al proceso de fotosíntesis.

Las consecuencias ambientales de la susceptibilidad de las algas coralinas al cambio climático son múltiples y se pueden analizar a diferentes escalas (p. ej., Webster *et al.*, 2011; Díaz-Pulido *et al.*, 2012; Egilsdottir *et al.*, 2012; Ragazzola *et al.*, 2012; Martin *et al.*, 2013a; Ragazzola *et al.*, 2013; McCoy & Ragazzola, 2014). Es muy probable que el cambio global disminuya las tasas de crecimiento de estas especies, que se encuentran prácticamente en todos los ecosistemas marinos. Los efectos adversos sobre sus tasas respiratorias y fotosintéticas pueden afectar la capacidad y la energía para el mantenimiento celular, y, por lo tanto, incrementar su susceptibilidad frente a otros factores de estrés. Pérdidas de calcificación pueden provocar reducciones en la densidad y grosor de la pared celular con o sin modificación significativa de las tasas de crecimiento (Ragazzola *et al.*, 2012; Ragazzola *et al.*, 2013; McCoy & Ragazzola, 2014) lo que tiene implicaciones biológicas muy importantes ya que se incrementa la fragilidad de su estructura de soporte, su esqueleto de calcita, pero también para sus propiedades ópticas y su capacidad de absorción de luz. A nivel individuo, talos más delgados o de menor densidad son más susceptibles a la erosión física o biológica (Johnson & Carpenter, 2012; Ragazzola *et al.*, 2012). En experimentos de mesocosmos a largo plazo, los eventos de blanqueamiento del talo de algas coralinas reportados, resultan en una grave pérdida de tejido funcional que tienen como consecuencia mortalidades masivas de estas algas (Anthony *et al.*, 2008; Martin & Gattuso, 2009; Díaz-Pulido *et al.*, 2012; Martin *et al.*, 2013b). A largo plazo, las implicaciones para los ecosistemas marinos de esta pérdida de abundancia y funcionalidad masiva de algas coralinas serían muy graves, con consecuencias importantes no sólo para las poblaciones de algas coralinas sino para todos los procesos en los que estas están implicadas en el ecosistema (p. ej., Johnson & Carpenter, 2012; Ragazzola *et al.*, 2012; McCoy & Ragazzola, 2014). Un primer impacto podría reflejarse en la dinámica y composición de especies, en donde se seleccionarían en principio las más robustas al estrés térmico y lumínico y que tendría potencialmente graves consecuencias para los

flujos de carbono del arrecife de coral (p. ej., Alvarez-Filip *et al.*, 2013). Otros efectos indirectos como pérdida de la capacidad de las algas incrustantes de inducción de la metamorfosis de larvas de coral, o de producir el sustrato adecuado para su asentamiento tendrían implicaciones muy importantes sobre la comunidad coralina y condicionaría los posibles cambios de fase de su comunidad (Littler & Littler, 1984b; Hoegh-Guldberg *et al.*, 2007; Diaz-Pulido *et al.*, 2009; Mumby, 2009; Webster *et al.*, 2011). La capacidad de este estudio para predecir los cambios que se van a producir en la comunidad arrecifal de Puerto Morelos, es no obstante, muy limitada. De acuerdo a la información disponible se sabe que el rodolito *Negoniolithon* sp. y el alga *A. tribulus* presentan una cobertura de un 5% en este arrecife (Torres-Mejia, 1991). Datos similares (7%) se han reportado para *A. tribulus* en Mahahual así como una biomasa de 0.5g m^{-2} ($\approx 9\text{ cm}^{-2}$ de alga por m^{-2} suelo) para *Neogoniolithon* sp. en Xahuayxol, ambos arrecifes localizados en Quintana Roo (Ruiz-Zárata *et al.*, 2000; Can-Moo, 2003). La información acerca del alga incrustante sin embargo, es sólo de presencia/ausencia (Dreckmann *et al.*, 1996; Collado-Vides *et al.*, 1998) pero su hábitat particular indica que cualquier estimación no exhaustiva pudiera subestimar su abundancia. Esta información se puede complementar con la mínima cobertura de algas coralinas (posiblemente incrustantes) del 10% reportada por Jordán-Dahlgren & Rodríguez-Martínez (2003) solo para la cresta arrecifal del arrecife de Puerto Morelos, aunque este mismo autor reportó un incremento de hasta un 35% para Banco Chinchorro. La presencia de especies más competitivas en la pradera submarina de la laguna arrecifal y comunidad coralina arrecifal como los pastos marinos *T. testudinum* y *Syringodium filiforme* y algas verdes calcificadoras de los géneros *Halimeda* y *Udotea*, y especies de corales escleractíneos como *Montastrea cavernosa*, *Orbicella annularis*, *O. faveolata*, y *Agaricia agaricites* (Alvarez-Filip *et al.*, 2013; Naumann *et al.*, 2013; Enríquez & Schubert, 2014) explicaría la pobre cobertura coralina de este grupo en el sistema arrecifal. Esta información sin embargo no refleja la realidad y la exitosa diversificación de nicho de este grupo, ni tampoco su importancia. Las algas incrustantes tienen una abundancia considerable y contribuyen fuertemente a la producción de carbonato en el arrecife como epífitas del pasto marino *T. testudinum* (Neumann & Land, 1975; Corlett & Jones, 2007), aunque su presencia pasa a menudo desapercibida en la comunidad. En zonas someras del Golfo de California los rodolitos forman mantos extensos ($\approx 1\text{ Km}$ paralelos a la costa) que cubren 100% el sustrato disponible con densidades de ≈ 11000 individuos m^{-2} (Steller & Foster, 1995; Foster *et al.*, 1997; Steller *et al.*, 2003). En

arrecifes de Panamá y Brasil donde ocurren las mayores comunidades de rodolitos (20 902 km²), diversas especies cubren entre un 50-90% del piso submarino con densidades desde 50 a 5000 individuos m⁻² (Littler *et al.*, 1991; Amado-Filho *et al.*, 2007; Bahia *et al.*, 2010; Amado Filho *et al.*, 2012). El morfotipo incrustante, además de constituir una importante comunidad epífita, en el Pacífico Oriental y zonas profundas del Caribe cubre desde el 5 al 100% del sustrato (Littler, 1973c, b, a; Littler *et al.*, 1991; Perry & Hepburn, 2008; Perry *et al.*, 2008) o forman los “*algal ridges*”, que son crestas arrecifales mono o multiespecíficas con una amplia cobertura de estas algas coralinas (90%) (Adey, 1998; Chisholm, 2000, 2003; Steneck *et al.*, 2003). Las algas articuladas tienen una distribución universal. Su presencia es más significativa en ecosistemas templados como en zonas costeras del Pacífico de Norte América y el Mar Mediterráneo (Johansen, 1981; Abbott & Hollenberg, 1992; Canals & Ballesteros, 1997). En este último por ejemplo, se han estimado biomásas de hasta 1- 4 Kg m⁻² en 1- 2 km paralelos a la costa (El Haïkali *et al.*, 2004; Bensoussan & Gattuso, 2007). La pobre cobertura coralina observada para el arrecife de Puerto Morelos, indica que su potencial contribución orgánica e inorgánica a los flujos de carbono del arrecife es limitada y opacada por especies de mayor abundancia y producción como el pasto marino *Thalassia testudinum*, a la que recientemente se le ha estimado un producción de limo de carbonato máxima de hasta 21.7 g CaCO₃ m⁻² d⁻¹ (Enríquez & Schubert, 2014). Para cuantificar la producción de carbonatos estos mismos autores consideraron los efectos del cambio del Leaf Area Index (LAI), como descriptor del dosel de la pradera submarina. Por los incrementos de el LAI (estructura 3D, cilindro para los rodolitos y ambas caras del talo para el alga articulada) también pudiera afectar la diferencial contribución de cada morfotipo de algas coralinas a la producción de carbonato, pero no para *Lithothamnion* sp. No obstante otras algas incrustantes si lo podrían hacer indirectamente al utilizar de sustrato, por ejemplo, las hojas de los pastos marinos (Cebrián *et al.*, 1999; Enríquez & Pantoja-Reyes, 2005). Finalmente, para determinar en este arrecife el efecto adverso del cambio global sobre la comunidad de algas coralinas, además de cuantificar las posibles implicaciones sobre la producción de carbonatos, habría también que investigar la pérdida de funcionalidad de éstas algas en el ecosistema. Estos efectos adversos pudieran verse reflejados en pérdida de biodiversidad en el mantenimiento de la micro-flora y fauna asociada a los rodolitos y también a las algas articuladas, las dos especies que forman doseles más complejos en tres dimensiones, y en donde ambos tamaño del talo y especie determinan la

biodiversidad (Steller *et al.*, 2003; Hinojosa-Arango *et al.*, 2009). El rodolito *Neogoniolithon* sp. tiene su hábitat en la pradera submarina y podría tener un vínculo funcional con su especie constructora *T. testudinum* no conocido todavía, y que pudiera verse afectado por los cambios que está experimentando este hábitat. Esta especie además tiene un papel modesto en el reclutamiento de corales (Ruiz-Zárate *et al.*, 2000). Las algas incrustantes tienen además una función fundamental en el arrecife: primero como cementadoras y constructoras secundarias (Perry & Hepburn, 2008; Perry *et al.*, 2008) y segundo, como sustrato para el asentamiento de larvas y juveniles de coral, ambas funciones vitales para el mantenimiento de la estructura primaria del arrecife (Hoegh-Guldberg *et al.*, 2007; Perry & Hepburn, 2008). Según nuestros resultados, *Lithothamnion* sp. es una de las especies más sensibles al cambio global y de menor desempeño, por lo que pérdidas funcionales asociadas a la presencia de esta especie en este arrecife, son de esperarse bajo diferentes escenarios de cambio global. Todas estas consecuencias negativas sobre el arrecife de coral promoverían su deterioro y tendrían graves repercusiones para las sociedades humanas costeras, reflejadas en la pérdida de servicios arrecifales fundamentales (Moberg & Folke, 1999; Hoegh-Guldberg *et al.*, 2007; Perry & Hepburn, 2008; McCoy & Kamenos, 2015).

5.1. Comentarios finales y conclusiones

Este trabajo representa la primera descripción exhaustiva de la fotobiología de las algas coralinas, pues además de la descripción fisiológica, es el primer estudio que incluye una caracterización completa de la variación de sus propiedades ópticas. La información generada permitió determinar las bases fisiológicas de las respuestas de las algas coralinas frente al cambio climático, al menos las del estrés térmico y lumínico, utilizando modelos cuantitativos que pueden ser extensibles a cualquier estrés y cualquier organismo fotosintético. Por ello, este trabajo es también es una invitación a incrementar los análisis fisiológicos, pues son fundamentales para conocer los procesos fisiológicos afectados y evitar así, hacer atribuciones incorrectas a las respuestas que se observan de los organismos marinos al ambiente, como por ejemplo, la atribución de que la acidificación del océano posee la capacidad de inducir blanqueamiento en corales simbióticos y algas coralinas, y/o la idea generalizada que la acidificación del océano es la mayor amenaza a la que se enfrentan estos grupos en el contexto del cambio climático (Veron *et al.*, 2009; Anthony *et al.*, 2011), idea que ha sido apoyada por

estudios pioneros que reportaron resultados catastróficos (Kuffner *et al.*, 2007; Jokiel *et al.*, 2008) pero completamente cuestionada en nuestro estudio para las algas coralinas.

Más información es todavía necesaria para esclarecer el efecto fisiológico de la acidificación del océano sobre la calcificación, y el posible efecto sinérgico o antagónico con otros factores ambientales como la limitación por luz (profundidad) y la fertilización, por mencionar algunos. Lo que se puede concluir claramente de este estudio es que las comunidades coralinas son muy frágiles frente al cambio global, y que su interacción con otros factores asociados, puede llegar a amenazar seriamente la estabilidad de estas comunidades que se encuentran en la mayoría de los ecosistemas costeros del planeta. Por tanto se requiere de un mayor esfuerzo de investigación y, sobre todo, de colaboración entre diferentes grupos y disciplinas, que permita comparar las respuestas de comunidades de ambientes muy contrastantes, utilizando una metodología común, y poder así evaluar de manera cuantitativa y con mayor soporte científico la magnitud del impacto del cambio climático sobre los organismos marinos. Esta necesidad de consolidar y unificar esfuerzos de investigación para otros ambientes costeros e incluso para otros grupos taxonómicos, se hace en el contexto de reivindicar la utilidad y necesidad de incrementar esfuerzos en la aproximación fisiológica, no tan popular actualmente e incluso marginal en muchos estudios, o bien, sustituida por descripciones parciales de la actividad fotosintética (fluorimetría), que no siempre son las adecuadas para conocer el proceso fisiológico afectado. En este estudio se ofrece una descripción cuantitativa y utilizando parámetros universales para las algas coralinas como base para implementarlo en cualquier otro grupo taxonómico. Esta descripción cuantitativa tanto estructural como funcional, es también la base para explorar la presencia de patrones generales en la naturaleza comunes que explican “leyes universales” de la producción primaria o de la selección natural. La información generada en este estudio es clave para distinguir entre las diferentes habilidades competitivas de los organismos fotosintéticos, “ganadores y perdedores”, y para entender la robustez/sensibilidad de las especies en el contexto de cambio climático u otros factores ambientales de estrés. También es fundamental como base para el desarrollo de mejores políticas de mitigación y conservación del patrimonio natural, así como también para la formulación de modelos bio-ópticos capaces de cuantificar cambios en la producción de carbono (orgánico e inorgánico) y en sus flujos en el ecosistema, ligados o a la estacionalidad o a gradientes ambientales concretos, pero también a diferentes factores de estrés. Estos modelos cuantitativos, por tanto, pueden

ser de enorme utilidad para predecir cambios en la producción primaria de los ecosistemas marinos, pero también del posible impacto del cambio climático bajo diferentes escenarios de cambio. Se puede concluir con este trabajo y de acuerdo al objetivo general que la caracterización fisiológica realizada de las algas coralinas ofrece un modelo fisiológico cuantitativo para explicar la variabilidad y la severidad de su respuesta frente al cambio climático.

En resumen, de acuerdo a los objetivos particulares se puede concluir que:

- Las propiedades de absorción de luz de las algas coralinas, absorptancia (A), y eficiencia de absorción a^*_{pigm} y a^*_M dependen no sólo de la variación de la sección transversal de sus pigmentos, sino también de su masa específica (TMA), de forma similar a lo ya descrito para otros grupos de algas.
- Se encontraron fisiologías fotosintéticas muy contrastantes para cada una de las especies examinadas de acuerdo a su hábitat particular:
 - El rodolito *Neogoniolithon* sp. tiene una fisiología de alta luz y el alga incrustante *Lithothamnion* sp. mostró una especialización a muy bajas condiciones lumínicas. El alga articulada *Amphiroa tribulus* presentó una fisiología más compleja con una mayor heterogeneidad espacial, capaz de ser eficiente tanto a baja luz, sin comprometer su producción fotosintética a alta luz.
- Las tres especies de algas coralinas mostraron además un acoplamiento metabólico entre la calcificación y fotosíntesis descrito mejor con un modelo sigmoidal que el tradicional modelo lineal propuesto. Sin embargo, este modelo lineal describe el acoplamiento metabólico entre la calcificación y la respiración. De este modelo cuantitativo común se determinaron parámetros específicos para cada especie. De ellos, uno que consideramos especialmente importante es el denominado requerimiento fotosintético mínimo para calcificar, MPR ;
- El metabolismo de las especies coralinas muestra una fuerte sensibilidad a la temperatura con umbrales térmicos diferenciales entre especies y diferencias también específicas en el factor de escala Q_{10} ;
- Las algas coralinas son muy sensibles al cambio global, y su impacto es muy significativo sobre su metabolismo. La severidad de este impacto es específico de cada especie y está íntimamente relacionado con su fotobiología;

- *Neogoniolithon* sp., es la especie que muestra la respuesta más robusta mientras que *Lithothamnion* sp. y *Amphiroa tribulus*, fueron extremadamente sensibles;
- La inhibición fotosintética producto de una fuerte acumulación de un fotodaño debido a un incremento del estrés lumínico bajo estrés térmico, explica el impacto fisiológico del calentamiento global sobre este grupo taxonómico. Una mayor inversión en fotoprotección y re-ajustes metabólicos para prevenir balances de carbono negativos muy prolongados, permiten que la respiración del alga se ajuste a las pérdidas de producción fotosintética. Estos ajustes conllevan también pérdidas de producción de carbonatos. Estos resultados sientan las bases del desarrollo de un modelo fisiológico común fisiológico para cuantificar producción primaria en las comunidades de algas coralinas y predecir el impacto del cambio global en este grupo bajo escenarios con diferente grado de severidad de estrés térmico.

5.2. Literatura citada

- Abbott I, Hollenberg G (1992) *Marine Algae of California*, California, U.S.A., Standford University Press.
- Adey WH (1998) Coral reefs: Algal structured and mediated ecosystems in shallow, turbulent, alkaline waters. *Journal of Phycology*, **34**, 393-406.
- Aguirre J, Perfectti F, Braga JC (2010) Integrating phylogeny, molecular clocks, and the fossil record in the evolution of coralline algae (Corallinales and Sporolithales, Rhodophyta). *Paleobiology*, **36**, 519-533.
- Algarra P, Niell FX (1987) Structural Adaptations to Light Reception in Two Morphotypes of *Corallina elongata* ELLIS & SOLAND. *Marine Ecology*, **8**, 253-261.
- Alvarez-Filip L, Carricart-Ganivet JP, Horta-Puga G, Iglesias-Prieto R (2013) Shifts in coral-assemblage composition do not ensure persistence of reef functionality. *Scientific Reports*, **3**, 1-5.
- Amado Filho GM, Moura RL, Bastos AC *et al.* (2012) Rhodolith beds are major CaCO₃ bio-factories in the tropical south west atlantic. *PLoS ONE*, **7**, 1-6.
- Amado-Filho GM, Maneveldt GW, Manso RCC, Marins-Rosa BV, Pacheco MR, Guimar. E s SMPB (2007) Structure of rhodolith beds from 4 to 55 meters deep along the southern coast of Espírito Santo State, Brazil. *Ciencias Marinas*, **33**, 399-410.
- Anthony KRN, Kline DI, Díaz-Pulido G, Dove S, Hoegh-Guldberg O (2008) Ocean acidification causes bleaching and productivity loss in coral reef builders. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **105**, 17442-17446.
- Anthony KRN, Maynard JA, Diaz-Pulido G, Mumby PJ, Marshall PA, Cao L, Hoegh-Guldberg O (2011) Ocean acidification and warming will lower coral reef resilience. *Global Change Biology*, **17**, 1798-1808.
- Bahia RG, Abrantes DP, Brasileiro PS, Pereira Filho GH, Amado Filho GM (2010) Rhodolith bed structure along a depth gradient on the northern coast of Bahia state, Brazil. *Brazilian Journal of Oceanography*, **58**, 323-337.
- Bailey JC, Chapman RL (1998) A phylogenetic study of the corallinales (Rhodophyta) based on nuclear small-subunit rRNA gene sequences. *Journal of Phycology*, **34**, 692-705.
- Bensoussan N, Gattuso J-P (2007) Community primary production and calcification in a NW Mediterranean ecosystem dominated by calcareous macroalgae. *Marine Ecology Progress Series*, **334**, 37-45.
- Borowitzka MA (1982) Morphological and cytological aspects of algal calcification. *International Review of Cytology*, **74**, 127-162.

- Borowitzka MA, Larkum AWD (1987) Calcification in algae: Mechanisms and the role of metabolism. *Critical Reviews in Plant Sciences*, **6**, 1-45.
- Braga JC (2011) Fossil coralline algae. In: *Encyclopedia of Modern Coral Reefs*. (ed Hupley D) pp 423-427, Springer.
- Burdett HL, Aloisio E, Calosi P, Findlay HS, Widdicombe S, Hatton AD, Kamenos NA (2012) The effect of chronic and acute low pH on the intracellular DMSP production and epithelial cell morphology of red coralline algae. *Marine Biology Research*, **8**, 756-763.
- Cabioch J (1988) Morphogenesis and generic concepts in coralline algae - a reappraisal. *Helgolander Meeresuntersuchungen*, **42**, 493-509.
- Can-Moo A (2003) Manejo de recursos costeros en Mahahual. Reporte final. Periodo Octubre 2002-Septiembre 2003. pp 42, Quintana Roo, México, Amigos de Sian Ka'an.
- Canals M, Ballesteros E (1997) Production of carbonate particles by phytobenthic communities on the Mallorca-Menorca shelf, northwestern Mediterranean Sea. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, **44**, 611-629.
- Cayabyab NM, Enriquez S (2007) Leaf photoacclimatory responses of the tropical seagrass *Thalassia testudinum* under mesocosm conditions: a mechanistic scaling-up study. *New Phytologist*, **176**, 108-123.
- Cebrián J, Enríquez S, Fortes M, Agawin N, Vermaat JE, Duarte CM (1999) Epiphyte Accrual on *Posidonia oceanica* (L.) Delile Leaves: Implications for Light Absorption. *Botanica Marina*, **42**.
- Chisholm JRM (2000) Calcification by crustose coralline algae on the northern Great Barrier Reef, Australia. *Limnology and Oceanography*, **45**, 1476-1484.
- Chisholm JRM (2003) Primary productivity of reef-building crustose coralline algae. *Limnology and Oceanography*, **48**, 1376-1387.
- Collado-Vides L, Ortegón-Aznar I, Senties-Granados A, Comba-Barrera L, González-González J (1998) Macroalgae of Puerto Morelos Reef System, Mexican Caribbean. *Hidrobiológica*, **8**, 133-143.
- Corlett H, Jones B (2007) Epiphyte communities on *Thalassia testudinum* from Grand Cayman, British West Indies: Their composition, structure, and contribution to lagoonal sediments. *Sedimentary Geology*, **194**, 245-262.
- Davison IR, Pearson GA (1996) Stress tolerance in intertidal seaweeds. *Journal of Phycology*, **32**, 197-211.
- Denny M, Mach K, Tepler S, Martone P (2013) Indefatigable: an erect coralline alga is highly resistant to fatigue. *Journal of Experimental Biology*, **216**, 3772-3780.
- Dethier M, Paul K, Woodbury M (1991) Distribution and thickness patterns in subtidal encrusting algae from Washington. *Botanica Marina*, **34**, 201-210.
- Díaz-Pulido G, Anthony K, Kline DI, Dove S, Hoegh-Guldberg O (2012) Interactions between ocean acidification and warming on the mortality and dissolution of coralline algae. *Journal of Phycology*, **48**, 32-39.
- Díaz-Pulido G, Mccook LJ, Dove S *et al.* (2009) Doom and boom on a resilient reef: climate change, algal overgrowth and coral recovery. *PLoS ONE*, **4**, e5239.
- Dreckmann KM, Stout I, Senties-Granados A (1996) Lista actualizada de las algas marinas bentónicas de Puerto Morelos, Quintana Roo, Caribe Mexicano. *Polibotánica*, **3**, 1-17.
- Dudgeon SR, Kubler JE, Vadas RL, Davison IR (1995) Physiological-Responses to Environmental Variation in Intertidal Red Algae - Does Thallus Morphology Matter? *Marine Ecology Progress Series*, **117**, 193-206.
- Egilsdottir H, Noisette F, Noël LMLJ, Olafsson J, Martin S (2012) Effects of $p\text{CO}_2$ on physiology and skeletal mineralogy in a tidal pool coralline alga *Corallina elongata*. *Marine Biology*, **160**, 2103-2112.
- El Haïkali B, Bensoussan N, Romano JC, Bousquet V (2004) Estimation of photosynthesis and calcification rates of *Corallina elongata* Ellis and Solander, 1786, by measurements of dissolved oxygen, pH and total alkalinity. *Scientia Marina*, **68**, 45-56.
- Enríquez S, Méndez ER, Iglesias-Prieto R (2005) Multiple scattering on coral skeletons enhances light absorption by symbiotic algae. *Limnology and Oceanography*, **50**, 1025-1032.
- Enríquez S, Pantoja-Reyes N (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, Schubert N (2014) Direct contribution of the seagrass *Thalassia testudinum* to lime mud production. *Nature Communications*, **5**, 3835.
- Fitt WK, Brown BE, Warner ME, Dunne RP (2001) Coral bleaching: interpretation of thermal tolerance limits and thermal thresholds in tropical corals. *Coral Reefs*, **20**, 51-65.
- Foster MS (2001) Rhodoliths: Between rocks and soft places. *Journal of Phycology*, **37**, 659-667.

- Foster MS, Riosmena-Rodríguez R, Steller DL, Woelkerling WJ (1997) Living rhodoliths beds in the Gulf of California and their implications for paleoenvironmental interpretation. *Geological Society of America, Special Paper*, **318**, 127-139.
- Hanelt D, Melchersmann B, Wiencke C, Nultsch W (1997) Effects of high light stress on photosynthesis of polar macroalgae in relation to depth distribution. *Marine Ecology Progress Series*, **149**, 255-266.
- Hendriks IE, Duarte CM, Álvarez M (2010) Vulnerability of marine biodiversity to ocean acidification: A meta-analysis. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **86**, 157-164.
- Hinojosa-Arango G, Maggs CA, Johnson MP (2009) Like a rolling stone: the mobility of maerl (Corallinaceae) and the neutrality of the associated assemblages. *Ecology*, **90**, 517-528.
- Hoegh-Guldberg O (1999) Climate change, coral bleaching and the future of the world's coral reefs. *Marine & Freshwater Research*, **50**, 839-866
- Hoegh-Guldberg O, Mumby PJ, Hooten AJ *et al.* (2007) Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science*, **318**, 1737-1742.
- Huisman J, Jonker RR, Zonneveld C, Weissing FJ (1999) Competition for light between phytoplankton species: experimental tests of mechanistic theory. *Ecology*, **80**, 211-222.
- Iglesias-Prieto R, Beltran V, Lajeunesse T, Reyes-Bonilla H, Thome P (2004) Different algal symbionts explain the vertical distribution of dominant reef corals in the eastern Pacific. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, **271**, 1757-1763.
- Iglesias-Prieto R, Galindo-Martinez CT, Enríquez S, Carricart-Ganivet JP (2014) Attributing reductions in coral calcification to the saturation state of aragonite, comments on the effects of persistent natural acidification. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **111**, E300-E301.
- Iglesias-Prieto R, Trench RK (1997) Photoadaptation, photoacclimation and niche diversification in invertebrate-dinoflagellate symbioses. In: *Proceedings of the 8th International Coral Reef Symposium*. pp 1319-1324.
- Johansen HW (1981) *Coralline Algae, A First Synthesis*, Boca Raton, Florida, U.S.A., CRC Press.
- Johnson MD, Carpenter RC (2012) Ocean acidification and warming decrease calcification in the crustose coralline alga *Hydrolithon onkodes* and increase susceptibility to grazing. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **434**, 94-101.
- Jokiel PL, Rodgers KS, Kuffner IB, Andersson AJ, Cox EF, Mackenzie FT (2008) Ocean acidification and calcifying reef organisms: a mesocosm investigation. *Coral Reefs*, **27**, 473-483.
- Jones RJ, Hoegh-Guldberg O, Larkum AWD, Schreiber U (1998) Temperature - induced bleaching of corals begins with impairment of the CO₂ fixation mechanism in zooxanthellae. *Plant, Cell & Environment*, **21**, 1219-1230.
- Jordán-Dahlgren E, Rodríguez-Martínez RE (2003) The Atlantic coral reef of México. In: *Latin American coral Reefs*. (ed Cortés J) pp 131-158. Hungary, Elsevier.
- Kamenos NA, Cusack M, Huthwelker T, Lagarde P, Scheibling RE (2009) Mg-lattice associations in red coralline algae. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **73**, 1901-1907.
- Kitano H (2002) Systems Biology. *Science*, **295**, 1662-1664.
- Kitano H (2004) Biological robustness. *Nature*, **5**, 826-837.
- Kitano H (2007) Towards a theory of biological robustness. *Molecular Systems Biology*, **3**, 1-7.
- Kubler JE, Davison IR (1993) High-Temperature Tolerance of Photosynthesis in the Red Alga *Chondrus-Crispus*. *Marine Biology*, **117**, 327-335.
- Kuffner IB, Andersson AJ, Jokiel PL, Rodgers KUS, Mackenzie FT (2007) Decreased abundance of crustose coralline algae due to ocean acidification. *Nature Geoscience*, **1**, 114-117.
- Latham H (2008) Temperature stress-induced bleaching of the coralline alga *Corallina officinalis*: a role for the enzyme bromoperoxidase. *Bioscience Horizons*, **1**, 104-113.
- Lesser MP (2011) Coral Bleaching: causes and mechanisms. In: *Coral Reefs: An Ecosystem in Transition*. (eds Dubinsky Z, Stambler N) pp 405-419. Springer Netherlands.
- Littler MM (1972) The crustose corallinaceae. *Oceanography and Marine Biology*, **10**, 103-120.
- Littler MM (1973a) The Distribution, Abundance, and Communities of Deepwater Hawaiian Crustose Corallinaceae (Rhodophyta, Cryptonemiales). *Pacific Science*, **27**.
- Littler MM (1973b) The population and community structure of Hawaiian fringing-reef crustose Corallinaceae (Rhodophyta, Cryptonemiales). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **11**, 103-120.
- Littler MM (1973c) The productivity of Hawaiian fringing-reef crustose Corallinaceae and an experimental evaluation of production methodology. *Limnology and Oceanography*, **18**, 946-952.

- Littler MM, Doty MS (1975) Ecological Components Structuring the Seaward Edges of Tropical Pacific Reefs: The Distribution, Communities and Productivity of Porolithon. *Journal of Ecology*, **63**, 117-129.
- Littler MM, Littler DS (1980) The evolution of thallus form and survival strategies in benthic marine macroalgae: field and laboratory tests of a functional form model. *American Naturalist*, 25-44.
- Littler MM, Littler DS (1984a) Relationships between macroalgal functional form groups and substrata stability in a subtropical rocky-intertidal system. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **74**, 13-34.
- Littler MM, Littler DS (1984b) A relative-dominance model for biotic sciences. *Proceedings of the Joint Meeting of the Atlantic Reed Committee Society of Reed Studies, Miami, Florida*.
- Littler MM, Littler DS (2008) Coralline algal rhodoliths form extensive benthic communities in the Gulf of Chiriqui, Pacific Panama. *Coral Reefs*, **27**, 553.
- Littler MM, Littler DS, Hanisak MD (1991) Deep-water rhodolith distribution, productivity, and growth history at sites of formation and subsequent degradation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **150**, 163-182.
- Martin S, Charnoz A, Gattuso JP (2013a) Photosynthesis, respiration and calcification in the Mediterranean crustose coralline alga *Lithophyllum cabiochae* (Corallinales, Rhodophyta). *European Journal of Phycology*, **48**, 163-172.
- Martin S, Cohu S, Vignot C, Zimmerman G, Gattuso JP (2013b) One-year experiment on the physiological response of the Mediterranean crustose coralline alga, *Lithophyllum cabiochae*, to elevated $p\text{CO}_2$ and temperature. *Ecology and Evolution*, **3**, 676-693.
- Martin S, Gattuso JP (2009) Response of Mediterranean coralline algae to ocean acidification and elevated temperature. *Global Change Biology*, **15**, 2089-2100.
- Martone PT (2006) Size, strength and allometry of joints in the articulated coralline Calliarthron. *Journal of Experimental Biology*, **209**, 1678-1689.
- Martone PT, Alyono M, Stites S (2010) Bleaching of an intertidal coralline alga: untangling the effects of light, temperature, and desiccation. *Marine Ecology Progress Series*, **416**, 57-67.
- Mccoys S, Kamenos NA (2015) Coralline algae (Rhodophyta) in a changing world: integrating ecological, physiological, and geochemical responses to global change. *Journal of Phycology*, **51**, 6-24.
- Mccoys S, Ragazzola F (2014) Skeletal trade-offs in coralline algae in response to ocean acidification. *Nature Climate Change*, **4**, 719-723.
- Moberg F, Folke C (1999) Ecological goods and services of coral reef ecosystems. *Ecological Economics*, **29**, 215-233.
- Mumby PJ (2009) Phase shifts and the stability of macroalgal communities on Caribbean coral reefs. *Coral Reefs*, **28**, 761-773.
- Naumann MS, Jantzen C, Haas AF, Iglesias-Prieto R, Wild C (2013) Benthic primary production budget of a Caribbean reef lagoon (Puerto Morelos, Mexico). *PLoS ONE*, **8**, e82923.
- Neumann AC, Land LS (1975) Lime mud deposition and calcareous algae in the Bight of Abaco, Bahamas. *Journal of Sedimentary Petrology*, **45**, 763-786.
- Paine RT (1990) Benthic macroalgal competition: complications and consequences. *Journal of Phycology*, **26**, 12-17.
- Perry CT, Hepburn LJ (2008) Syn-depositional alteration of coral reef framework through bioerosion, encrustation and cementation: Taphonomic signatures of reef accretion and reef depositional events. *Earth-Science Reviews*, **86**, 106-144.
- Perry CT, Spencer T, Kench PS (2008) Carbonate budgets and reef production states: a geomorphic perspective on the ecological phase-shift concept. *Coral Reefs*, **27**, 853-866.
- Ragazzola F, Foster LC, Form A, Anderson PS, Hansteen TH, Fietzke J (2012) Ocean acidification weakens the structural integrity of coralline algae. *Global Change Biology*, **18**, 2804-2812.
- Ragazzola F, Foster LC, Form AU, Buscher J, Hansteen TH, Fietzke J (2013) Phenotypic plasticity of coralline algae in a High CO_2 world. *Ecology and Evolution*, **3**, 3436-3446.
- Ramus J (1990) A Form-Function Analysis of Photon Capture for Seaweeds. *Hydrobiologia*, **204**, 65-71.
- Ruiz-Zárata MA, Espinoza-Avalos J, Carricart-Ganivet JP, Fragoso D (2000) Relationships between *Manicina areolata* (Cnidaria: Scleractinia), *Thalassia testudinum* (Anthphyta) and *Neogoniolithon* sp. (Rhodophyta). *Marine Ecology Progress Series*, **206**, 135-146.
- Steller DL, Foster MS (1995) Environmental factors influencing distribution and morphology of rhodoliths in Bahía Concepción, B.C.S., México. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **194**, 201-212.
- Steller DL, Riosmena-Rodríguez R, Foster MS, Roberts CA (2003) Rhodolith bed diversity in the Gulf of California: the importance of rhodolith structure and consequences of disturbance. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **13**, S5-S20.

- Steneck R, Dethier M (1994) A functional group approach to the structure of algal-dominated communities. *Oikos*, 476-498.
- Steneck RS (1986) The ecology of coralline algal crusts: convergent patterns and adaptative strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **17**, 273-303.
- Steneck RS, Kramer PA, Loreto RM (2003) The Caribbean's western-most algal ridges in Cozumel, México. *Coral Reefs*, **22**, 27-28.
- Steneck RS, Martone P (2007) Algae, calcified. In: *Encyclopedia of tide pools*. (eds Denny MD, Gaines SD), Berkeley, University of California Press.
- Torres-Mejia E (1991) Zonación de macroalgas bentónicas en el arrecife de Puerto Morelos, Quintana Roo. Tesis Licenciatura, UNAM, México, D. F., 64 pp.
- Vermaat JE, Sand-Jensen K (1987) Survival, metabolism and growth of *Ulva lactuca* under winter conditions: a laboratory study of bottlenecks in the life cycle. *Marine Biology*, **95**, 55-61.
- Veron JE, Hoegh-Guldberg O, Lenton TM *et al.* (2009) The coral reef crisis: the critical importance of <350 ppm CO₂. *Marine Pollution Bulletin*, **58**, 1428-1436.
- Warner ME, Fitt WK, Schmidt GW (1999) Damage to photosystem II in symbiotic dinoflagellates: a determinant of coral bleaching. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **96**, 8007-8012.
- Webster NS, Soo R, Cobb R, Negri AP (2011) Elevated seawater temperature causes a microbial shift on crustose coralline algae with implications for the recruitment of coral larvae. *The ISME Journal*, **5**, 759-770.

ANEXOS

6.1. ANEXO A. Capítulo 1

1. Ecuaciones para determinar el peso seco y peso orgánico en las algas coralinas.

Todas las relaciones lineales son significativas ($P < 0.05$). El intercepto fue fijado a cero:

$$\text{Peso seco (g)} = 0.8241 * \text{Peso húmedo (g)} \text{ (Rodolitos)}$$

$$= 0.0458 * \text{Peso húmedo (g)} \text{ (Articuladas)}$$

$$= 0.8903 * \text{Peso húmedo (g)} \text{ (Incrustantes)}$$

$$\text{Peso seco orgánico (g)} = 0.0591 * \text{Peso seco (g)} \text{ (Rodolitos)}$$

$$= 0.0985 * \text{Peso seco (g)} \text{ (Articuladas)}$$

$$= 0.0612 * \text{Peso seco (g)} \text{ (Incrustantes)}$$

2. Inducción rápida a la fluorescencia de la clorofila a y efecto del DCMU: secuencia O-I-J-P

La dinámica rápida de la fluorescencia de la clorofila (< 2 segundos, ver Materiales y Métodos) se utilizó como parte de la descripción fisiológica de las algas coralinas y para determinar la correcta infiltración del DCMU (Capítulo III) en los talos coralinas. La alta resolución del PEA, permitió documentar la secuencia O-J-I-P (Strasser *et al.*, 1995), dónde ocurren los mayores cambios en la cinética de los procesos fotoquímicos (Fig. 30a). Esta secuencia que ya ha sido descrita para algas, plantas terrestres y cianobacterias, refleja los cambios en el estado redox del PSII (Strasser *et al.*, 1995; Blankenship, 2002). A diferencia de plantas terrestres y/o algas verdes se observó para las algas coralinas, las fases S y P descritas únicamente para cianobacterias, ya que representan los estados de transición que ocurren cuando la antena de cianobacterias y algas rojas, los ficobilisomas, migran entre fotosistemas (Kaňa *et al.*, 2012; Stirbet *et al.*, 2014). Estos cambios no obstante, pertenecen a la inducción lenta (> 100 ms) de la fluorescencia (Papageorgiou & Govindjee, 2011). La secuencia O-J-I-P, muestra una fluorescencia mínima basal (O), un incremento de ésta hasta una primera inflexión (J), un posterior incremento hasta una segunda inflexión (I) y finalmente un pico máximo (P) similar a (J). Después se observa una caída de la fluorescencia debido a un quenching fotoquímico (Fig. 30a). El incremento inicial de la curva representa la fase fotoquímica y es inicialmente proporcional a la reducción de (Q_A a Q_A^-) y figura un máximo de reducción que ocurre entre los 1-2 ms. Después de

esta fase observa un pequeño valle, principalmente en los rodolitos, que representan la re-oxidación de los aceptores primarios a medida que se reduce Q_B . El incremento posterior esta representado por las dos fases de reducción de Q_B (Q_B a Q_B^- a Q_B^{2-}) y la heterogeneidad del pool de plastoquinonas. En estas fases, I comúnmente representa un máximo temporal de reducción de Q_A^- a Q_B^{2-} . El agotamiento progresivo de reductores en el lado aceptor del PSII empieza a ser limitante, condiciones en las que se alcanza el pico máximo (P) cuando el pool de plastoquinonas se ha reducido por completo (Strasser *et al.*, 1995; Enríquez *et al.*, 2002; Cosgrove & Borowitzka, 2010). Las fases de estas secuencia son extremadamente dependientes de la irradiancia y principalmente después de J, de los distintos niveles de heterogeneidad en los PSII, diferentes estados redox del pool de plastoquinonas y los estados de transición (Strasser *et al.*, 1995; Cosgrove & Borowitzka, 2010; Stirbet *et al.*, 2014). Estos factores explicarían las diferencias observadas entre las cinéticas de las tres especies analizadas, principalmente en el tiempo requerido para alcanzar I. En plantas terrestres comúnmente J es mucho menor que P, sin embargo en algas rojas y cianobacterias la desproporción de PSI frente a PSII y la presencia de ficobilisomas modifican esto (Strasser *et al.*, 1995). Los tres morfotipos respondieron de manera similar al DCMU (Fig. 30a, solo se muestran las algas incrustantes). En estas condiciones existe una incapacidad de re-oxidación de Q_A , ya que el DCMU impide la reducción de Q_B y así el transporte de electrones. De tal modo que se alcanza una fluorescencia máxima (P) y $J=I=P$. Los resultados muestran sin embargo, una curva sigmoideal en los cambios de la fluorescencia. El DCMU hace que P se alcance a 1ms y aproximadamente a los 100 ms la fluorescencia vuelve a incrementarse (S) hasta un segundo máximo denominado M (máximo verdadero) que es mayor que P. Esto es indicativo de los estados de transición y representa una determinación correcta del F_m (Campbell *et al.*, 1998; Papageorgiou & Govindjee, 2011). Los estados de transición son fenómenos en escalas temporales de segundos a minutos que ocurren en plantas terrestres, algas y cianobacterias y sirven para balancear el exceso de energía entre el fotosistema I y II, mecanismos de aclimatación a baja irradiancia o fotoprotección (Allen, 2003; Mullineaux & Emlyn-Jones, 2005; Raven, 2011). En algas rojas se asocia a una movilidad de la antena (ficobilisomas) del PSI a PSII (estado I) y de PSII a PSI (estado II) cuando hay luz en exceso en algunos de los dos fotosistemas relacionándose procesos de fotoprotección y/o aclimatación a baja luz, y se activa por el estado redox del pool de plastoquinonas, el ΔpH o procesos intrínsecos de los ficobilisomas (Delphin *et al.*, 1996; Liu *et al.*, 2009). Así, una vez

alcanzado P (Fig. 30a) la antena se encuentra en estado II (PSI) por lo que la señal de fluorescencia es mínima en comparación de M. Después de 100 ms, la antena migra al PSII y entra en estado I y se incrementa la fluorescencia hasta un pico máximo (M). Esta información ya ha sido demostrada para cianobacterias (Kaña *et al.*, 2012). Esto se confirmó en un experimento posterior (Fig. 30b) en donde se aplica un pulso rojo lejano (Far Red, pico a 725nm) que excita al PSI e induce un estado I. El resultado muestra que en J se alcanza una fluorescencia similar a M y confirma la ausencia del estado de transición, de estado I a estado II. Los mecanismos de activación y balance de energía por los estados de transición están por encima de los objetivos de este estudio.

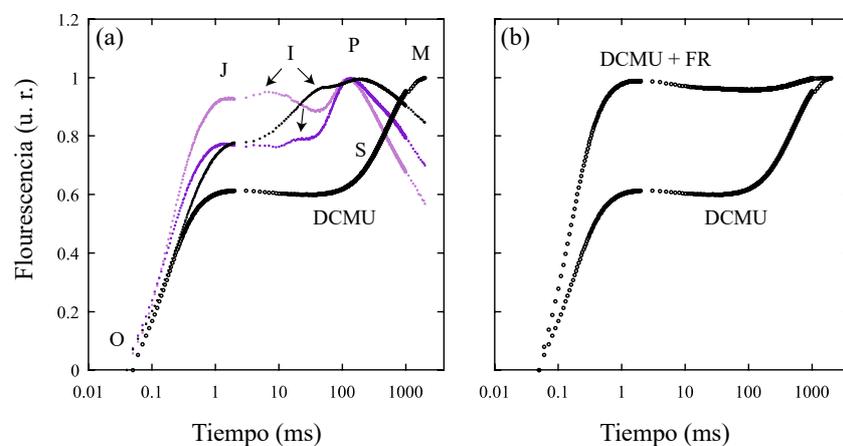


Figura 30. Inducción rápida de la fluorescencia de la clorofila a en algas coralinas.

(a) muestras de algas coralinas sometidas a un pulso de luz saturante después de una adaptación a oscuridad por 1h. Rodolitos (círculos rosas), articuladas (morados) e incrustantes sin (negros) y en presencia de DCMU (negros abiertos), ver metodología para detalles. Se señalan en el gráfico las secuencia O-J-I-P y S-M (ver texto). Las flechas representan las distintas I de cada morfotipo. (b) representa una muestra de alga incrustante expuesta a oscuridad en presencia de DCMU por 45 min antes y después de aplicarle un pulso de luz rojo lejano (FR, pico a 725nm).

En experimentos posteriores, se determinó el tiempo necesario para una infiltración del DCMU en el talo coralino ya que en algunos casos al aplicar inmediatamente el DCMU, no se observaba la secuencia sigmoidal descrita anteriormente, lo que estaría relacionado a diferencias relacionadas en el grosor del tejido fotosintético. Debido a que una infiltración exitosa era necesaria para los experimentos de los acoplamiento metabólicos (ver Materiales y Métodos), secciones apicales de rodolitos (el morfotipo de mayor grosor) se incubaron en agua de mar filtrada con DCMU (10 μ M) por 15, 30 y 60 min y se compararon con un control (sin DCMU). Después de los tiempos establecidos a las muestra experimentales se les aplicó

un pulso de saturación con el PEA. Los resultados mostraron que la curva sigmoidal y un valor máximo estable de la fluorescencia ocurre después de 30 min., por lo que se determinó que éste era el tiempo adecuado para experimentos posteriores.

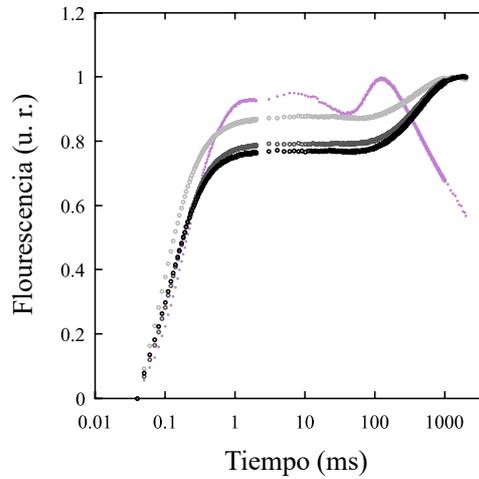


Figura 31. Efecto del DCMU en rodolitos en la inducción rápida a la fluorescencia.

La gráfica muestra el promedio de 3 muestras aclimatadas a oscuridad (1h) de rodolitos (círculos rosas) e incubados en oscuridad en presencia de DCMU (de arriba abajo 15, 30 y 60 min). previamente aclimatados a oscuridad al menos por 30 min.

6.2. ANEXO B. Capítulo 2.

1 Tablas

Tabla 1. Tabla ANOVA 1 vía para los descriptores estructurales y funcionales de las algas coralinas. Diferencias significativas entre descriptores (post hoc, Tukey HSD $P < 0.05$) se muestran con símbolos diferentes.

	Rodolitos	A. ap.	A. bp.	Inc.	F	P
Masa específica (TMA)	1918 ± 455*	978 ± 250#	900 ± 223#	470 ± 182o	71.8	<0.001
Pigmentos (m ²)	370 ± 137*	1394.02 ± 514#	1340.4 ± 595#	882 ± 480o	50.09	<0.001
Pigmentos (gPS ⁻¹).	0.60 ± 0.18*	1.64 ± 0.69#	1.57 ± 0.77#	1.83 ± 0.50#	47.3	<0.001
A _{PAR}	0.77 ± 0.05*	0.75 ± 0.09*	0.55 ± 0.06#	0.53 ± 0.07#	79.6	<0.001
a* _{PAR}	0.0047 ± 0.0018*	0.0011 ± 0.0002#	0.0007 ± 0.0003#	0.0011 ± 0.0006#	48.9	<0.001
a* _{M PAR}	0.0008 ± 0.0001*	0.0015 ± 0.0001#	0.0009 ± 0.0002*	0.0018 ± 0.0006#	44.2	<0.001
Chl a (m ²)	39.8 ± 16.3*	73.6 ± 35.5#	80.5 ± 36.2#	75.6 ± 33.2#	18.4	<0.001
Chl a (gPS ⁻¹)	0.06 ± 0.02*	0.07 ± 0.03*	0.079 ± 36.2*	0.16 ± 0.03#	25.02	<0.001
A ₆₈₀	0.84 ± 0.05*	0.80 ± 0.08*	0.69 ± 0.08#	0.66 ± 0.05#	41.8	<0.001
a* ₆₈₀	0.054 ± 0.017*	0.026 ± 0.008#	0.016 ± 0.005o	0.016 ± 0.005o	88.3	<0.001
a* _{M 680}	0.0011 ± 0.0002*	0.0020 ± 0.001#	0.00096 ± 0.003*	0.0026 ± 0.001#	51.3	<0.001

Tabla 2. Coeficientes de Pearson (r) para las asociaciones de variación (log-log) entre los descriptores estructurales y funcionales del espectro visible. El orden correspondiente es el siguiente: rodolitos, lado de alta pigmentación, lado de baja pigmentación y algas incrustantes. En negritas y con un asterisco se muestran los coeficientes significativos (P<0.05).

	Log A _{PAR}	Log a* _{PAR}	Log a* _{M PAR}	Log dens pigm	Log cont pigm	Log TMA	Log Densidad
Log a* _{PAR} (m ² mg pigm ⁻¹)	-0.30*	1					
Log a* _{M PAR} (m ² gPS ⁻¹)	0.18	0.56*	1				
Log dens pigm (mg pigm m ⁻²)	0.59*	-0.94*	-0.42*	1			
Log cont de pigm (mg gPS ⁻¹)	0.49*	-0.77*	0.09	0.82*	1		
Log masa específica (gPS m ⁻²)	0.38*	-0.65*	-0.83*	0.68*	0.14	1	
Log Densidad (g cm ³)	0.04	0.35*	-0.25	-0.26	-0.61*	0.33*	1
Log Grosor (cm)	0.39*	-0.74*	-0.82*	0.76*	0.26	0.99*	0.17
Log a* _{PAR} (m ² mg pigm ⁻¹)	-0.31	1					
Log a* _{M PAR} (m ² gPS ⁻¹)	0.11	-0.19	1				
Log dens pigm (mg pigm m ⁻²)	0.69*	-0.90*	0.19	1			
Log cont de pigm (mg gPS ⁻¹)	0.26	-0.73*	0.81*	0.67*	1		
Log masa específica (gPS m ⁻²)	0.38	0.02	-0.88*	0.16	-0.63*	1	
Log Densidad (g cm ³)	-0.13	0.28	0.56	-0.27	0.22	-0.58*	1
Log Grosor (cm)	0.36	-0.03	-0.88	0.19	-0.60*	0.99*	-0.57*
Log a* _{PAR} (m ² mg pigm ⁻¹)	0.16	1					
Log a* _{M PAR} (m ² gPS ⁻¹)	0.09	0.05	1				
Log dens pigm (mg pigm m ⁻²)	0.12	-0.96*	-0.03	1			
Log cont de pigm (mg gPS ⁻¹)	-0.09	-0.85*	0.48	0.83*	1		
Log masa específica (gPS m ⁻²)	0.35	0.02	-0.90*	0.08	-0.50	1	
Log Densidad (g cm ³)	-0.15	0.44	0.35	-0.48	-0.20	-0.40	1
Log Grosor (cm)	0.35	-0.05	-0.89*	0.15	-0.43	0.99*	-0.53
Log a* _{PAR} (m ² mg pigm ⁻¹)	0.16	1					
Log a* _{M PAR} (m ² gPS ⁻¹)	-0.0	0.82*	1				
Log dens pigm (mg pigm m ⁻²)	0.20	-0.94*	-0.82*	1			
Log cont de pigm (mg gPS ⁻¹)	-0.27	-0.79*	-0.31	0.69*	1		
Log masa específica (gPS m ⁻²)	0.48	-0.65*	-0.88*	0.81*	0.14	1	
Log Densidad (g cm ³)	0.09	0.75*	0.70*	-0.71*	-0.50	-0.57	1
Log Grosor (cm)	0.39	-0.72*	-0.91*	0.86*	0.24	0.98*	-0.72*

Tabla 3. Coeficientes de Pearson (r) para las asociaciones de variación (log-log) entre los descriptores estructurales y funcionales de la clorofila a. Orden y especificaciones como tabla anterior.

	Log A ₆₈₀	Log a* 680	Log a* _M 680	Log dens chl a	Log cont chl a	Log TMA	Log Densidad
Log a* ₆₈₀ (m ² mg pigm ⁻¹)	-0.29*	1					
Log a* _{M 680} (m ² gPS ⁻¹)	0.36*	0.27*	1				
Log dens chl a (mg chl a m ⁻²)	0.61*	-0.93*	-0.08	1			
Log cont chl a (mg gPS ⁻¹)	0.51*	-0.76*	0.43*	0.82*	1		
Log masa específica (gPS m ⁻²)	0.28*	-0.46*	-0.79*	0.49*	-0.11	1	
Log Densidad (g cm ³)	0.02	0.07	-0.29*	-0.04	-0.26*	0.31*	1
Log Grosor (cm)	0.29*	-0.49*	-0.77*	0.52*	-0.07	0.98*	0.14
Log a* ₆₈₀ (m ² mg pigm ⁻¹)	-0.21	1					
Log a* _{M 680} (m ² gPS ⁻¹)	0.55*	0.53*	1				
Log dens chl a (mg chl a m ⁻²)	0.77*	-0.78*	0.01	1			
Log cont chl a (mg gPS ⁻¹)	0.79*	-0.07	0.81*	0.55*	1		
Log masa específica (gPS m ⁻²)	0.06	-0.79*	-0.80*	0.55*	-0.40	1	
Log Densidad (g cm ³)	0.19	0.28	0.36	-0.07	0.23	-0.31	1
Log Grosor (cm)	0.01*	-0.78*	-0.81*	0.51	-0.41	0.98*	-0.51
Log a* ₆₈₀ (m ² mg pigm ⁻¹)	-0.16	1					
Log a* _{M 680} (m ² gPS ⁻¹)	0.34	0.46	1				
Log dens chl a (mg chl a m ⁻²)	0.56	-0.91*	-0.23	1			
Log cont chl a (mg gPS ⁻¹)	0.48	-0.55	0.49	0.67*	1		
Log masa específica (gPS m ⁻²)	0.20	-0.56	-0.85*	0.55	-0.25	1	
Log Densidad (g cm ³)	0.08	-0.15	0.44	0.16	0.56	-0.42	1
Log Grosor (cm)	0.17	-0.49	-0.86*	0.47	-0.33	0.99*	-0.56
Log a* ₆₈₀ (m ² mg pigm ⁻¹)	-0.42	1					
Log a* _{M 680} (m ² gPS ⁻¹)	-0.31	0.79*	1				
Log dens chl a (mg chl a m ⁻²)	0.69*	-0.94*	-0.74*	1			
Log cont chl a (mg gPS ⁻¹)	0.15	-0.31	0.34	0.30	1		
Log masa específica (gPS m ⁻²)	0.63*	-0.81*	-0.93*	0.87*	-0.21	1	
Log Densidad (g cm ³)	-0.15	0.64*	0.63*	-0.56	-0.01	-0.57	1
Log Grosor (cm)	0.57	-0.83*	-0.94*	0.87*	-0.18	-0.98*	-0.56*

Tabla 4. Coeficientes de Pearson (r) para las asociaciones de variación (log-log) entre los descriptores estructurales y funcionales de las algas coralinas como grupo único. Se muestran descriptores para el espectro visible y la clorofila a. En negritas y con un asterisco se muestran los coeficientes significativos (P<0.05).

	Log A _{PAR}	Log a* PAR	Log a* _M PAR	Log dens pigm	Log cont pigm	Log TMA	Log Densidad
Log a* _{PAR} (m ² mg pigm ⁻¹)	0.60*	1					
Log a* _{M PAR} (m ² gPS ⁻¹)	-0.29*	-0.38*	1				
Log dens pigm (mg pigm m ⁻²)	-0.28*	-0.94*	0.34*	1			
Log cont de pigm (mg gPS ⁻¹)	-0.47*	-0.90*	0.64*	0.87*	1		
Log masa específica (gPS m ⁻²)	0.75*	0.61*	-0.85*	-0.40*	-0.71*	1	
Log Densidad (g cm ³)	0.16	-0.19	0.03	0.30*	0.05	0.06	1
Log Grosor (cm)	0.71*	0.65*	-0.84*	-0.46*	-0.71*	0.98*	-0.15
	Log A ₆₈₀	Log a* 680	Log a* _M 680	Log dens chl a	Log cont chl a	Log TMA	Log Densidad
Log a* ₆₈₀ (m ² mg pigm ⁻¹)	0.60*	1					
Log a* _{M 680} (m ² gPS ⁻¹)	-0.34*	0.43*	1				
Log dens chl a (mg chl a m ⁻²)	-0.29*	-0.88*	0.33*	1			
Log cont chl a (mg gPS ⁻¹)	-0.27*	-0.70*	0.67*	0.72*	1		
Log masa específica (gPS m ⁻²)	0.73*	0.60*	-0.89*	-0.31*	-0.61*	1	
Log Densidad (g cm ³)	0.06	-0.06	0.02	0.10	-0.30*	0.01	1
Log Grosor (cm)	0.70*	0.60*	-0.88*	-0.32*	-0.53*	0.98*	-0.19

Tabla 5. Resultados de la ANCOVA para determinar diferencias entre los interceptos y pendientes de las asociaciones de variación entre los descriptores funcionales y estructurales del talo en las algas coralinas. Se muestran únicamente combinaciones entre asociaciones significativas ($P < 0.05$) En negritas se muestran diferencias significativas ($P < 0.05$).

<i>Asociación</i>		<i>Comparación</i>	<i>Intercepto</i>		<i>Pendiente</i>		
			<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	
PAR	A_{PAR} vs pigmentos	Rod. vs A. ap.	23.7 (1, 66)	<0.001	18.3 (1, 66)	<0.001	
		Rod. vs A. bp.	3.6 (1,65)	0.061	0.19 (1,65)	0.658	
		A ap. vs A. bp.	2.6 (1,21)	0.118	4.41 (1,21)	0.047	
	a^*_{PAR} vs pigmentos	Rod. vs A ap.	20.5 (1,66)	<0.001	15.9 (1,66)	<0.001	
		Rod. vs A. bp.	1.8 (1,65)	0.178	<0.001 (1,65)	0.987	
		Rod. vs CCA	0.22 (1,65)	0.638	0.96 (1,65)	0.329	
		A. ap. vs A. bp.	5.2 (1,21)	0.033	7.9 (1,21)	0.01	
		A ap. vs CCA	6.8 (1,21)	0.016	9.5 (1,21)	0.006	
		A. bp. vs CCA	0.32 (1,20)	0.576	0.34 (1,20)	0.562	
		a^*_M vs TMA	Rod. vs A. ap.	0.004 (1,68)	0.951	<0.001 (1, 68)	1
	Rod. vs A. bp.		0.054 (1,65)	0.816	0.39 (1,65)	0.531	
	Rod. vs CCA		0.72 (1, 65)	0.397	0.15 (1,65)	0.693	
	A. ap. vs A. bp.		0.016 (1,23)	0.9	0.19 (1,23)	0.664	
	A ap. vs CCA		0.33 (1,23)	0.571	0.05 (1,23)	0.81	
	A. bp. vs CCA		0.41 (1,20)	528	0.46 (1,20)	0.502	
	$a^*_{M PAR}$ vs pigm. PS	A. ap. vs A. bp.	11.5 (1, 23)	0.002	0.084 (1,23)	0.774	
	Chl a	A vs chl a	Rod. vs A. ap.	16.02 (1, 76)	<0.001	8.98 (1,76)	0.004
			Rod. vs A. bp.	20.8 (1,72)	<0.001	8.01 (1,72)	0.006
			Rod. vs CCA	6.6 (1,70)	0.012	0.54 (1,70)	0.461
			A. ap. vs A. bp.	1.2 (1,28)	0.269	0.13 (1,28)	0.716
			A ap. vs CCA	0.03 (1,26)	0.849	1.25 (1,26)	0.273
			A. bp. vs CCA	1.1 (1,22)	0.304	1.44 (1,22)	0.243
		a^*_{680} vs chl a	Rod. vs A. ap.	12.9 (1,76)	0.001	6.81 (1,76)	0.011
Rod. vs A. bp.			13.5 (1,72)	<0.001	4.11 (1,72)	0.046	
Rod. vs CCA			2.5 (1,70)	0.113	0.014 (1,70)	0.905	
A. ap. vs A. bp.			0.59 (1,28)	0.448	0.001 (1,28)	0.977	
A ap. vs CCA			0.78 (1,26)	0.384	3.5 (1,26)	0.071	
A. bp. vs CCA			1.9 (1,22)	0.175	2.4 (1,22)	0.133	
$a^*_{M 680}$ vs TMA		Rod. vs A. ap.	1.2 (1,73)	0.266	1.19 (1,73)	0.294	
		Rod. vs A. bp.	1.3 (1,72)	0.253	2.03 (1,72)	0.158	
		Rod. vs CCA	<0.001 (1,71)	0.983	0.030 (1,71)	0.864	
		A. ap. vs A. bp.	0.007 (1,23)	0.935	0.093 (1,23)	0.763	
		A ap. vs CCA	1.3 (1,22)	0.257	0.83 (1,22)	0.37	
		A. bp. vs CCA	1.1 (1,21)	0.296	1.32 (1,21)	0.262	
$a^*_{M 680}$ vs chl a PS		Rod. vs A. ap.	12.7 (1,73)	0.001	7.15 (1,73)	0.009	
		Rod. vs A. bp.	3.5 (1,72)	0.062	3.03 (1,72)	0.086	
		A. ap. vs A. bp.	1.5 (1,23)	0.222	0.54 (1,23)	0.469	

2 Análisis espectral de la absorción de luz las algas coralinas.

Las algas coralinas presentan distintos picos de absorción en el espectro visible debido a la presencia de clorofila *a* y ficobiliproteínas. Los de la clorofila *a* son los más notorios y ocurren en ambos extremos del espectro, a 436 y 680nm en tejidos intactos. La antena de este grupo así como la de macroalgas rojas y cianobacterias, esta compuesta por ficobiliproteínas. La gran mayoría de algas rojas (y algas coralinas) presentan picos de absorción debido a estos pigmentos entre el azul y el rojo del espectro, específicamente a 490, 545, 576 nm para la ficoeritrina (PE o FE); a 620-625nm para la ficocianina (AC o PC); y, a 650 nm para la aloficocianina (AFC o APC). El análisis de los espectros de absorción en tejidos intactos de las algas coralinas no mostró picos evidentes para la ficocianina y aloficocianina, aún cuando deben de estar presentes dada la conformación del complejo antena. Esto puede ser debido a un enmascaramiento de estos picos debido a una elevada absorción de todos los pigmentos producto del esparcimiento múltiple de la luz. Lo anterior, puede reflejarse como una absorción más amplia para cada pico individual y aquellos pigmentos con poca presencia serían beneficiados. Lo anterior ya ha sido documentado en macrófitas marinas. De manera ilustrativa se seleccionó un espectro de absorción del alga articulada *A. tribulus* a la cual se le realizó un análisis derivativo para encontrar los picos enmascarados de las ficobiliproteínas. El análisis de la cuarta derivada muestra claramente 6 picos de absorción: clorofila *a* (1 y 6), ficoeritrina (2 y 3), ficocianina (4) y aloficocianina (5), de acuerdo a la siguiente figura:

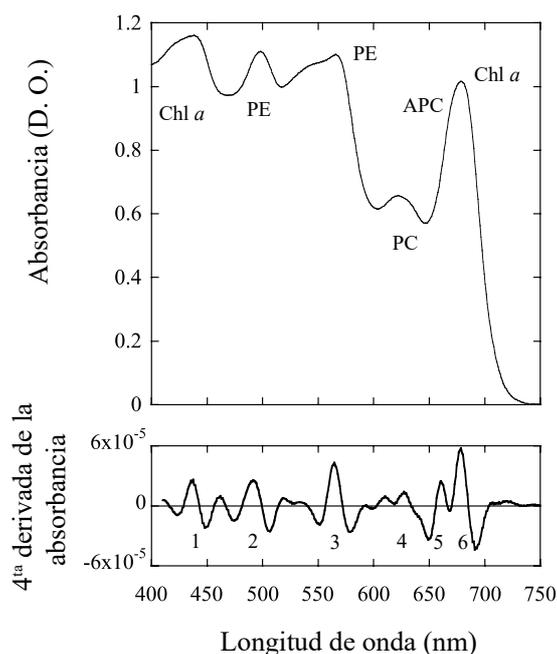


Figura 32. Análisis espectral de la absorción de luz en las algas coralinas.

El panel superior muestra un espectro de absorción del alga articulada *A. tribulus*, que muestra la posición de cada uno de los picos de absorción de la clorofila *a* y las ficobiliproteínas. Notar la ausencia clara de un pico de absorción para la PC y APC. El panel inferior muestra un análisis detallado (análisis derivativo) de este mismo espectro que muestra los picos evidentes y los enmascarados por la elevada absorción (90% en promedio) del alga coralina observada en la figura. Los picos de enumeraron del 1 al 6.

3 Modelos explicativos

La absorción de luz depende de la sección transversal de pigmentos, dado que los pigmentos fotosintéticos absorben la energía lumínica. Sin embargo ésta es afectada por otros descriptores si se descompone matemáticamente. Mediante esta descomposición matemática, la sección transversal de los pigmentos se puede determinar que parámetros son aquellos que pueden tener más o menos peso sobre las propiedades de absorción de luz analizadas. Normalmente se utilizan parámetros simples como el grosor y/o densidad del talo, que son los que modifican la distribución de los pigmentos y son utilizados en los modelos de regresión múltiple. Estos descriptores no fueron calculados en este estudio o bien, fueron calculados de manera indirecta por lo que no pueden ser utilizados en dichos análisis. Por tal motivo los modelos de regresión múltiple incluyeron únicamente a la TMA y la cantidad de pigmentos como aquellos que influyen en la distribución de los pigmentos. La sección transversal de pigmentos totales y clorofila *a* en las algas coralinas se explica por la siguiente ecuación múltiple:

$$S. \text{ transversal de pigmentos} = 10^{1.23 \pm 0.22} * \text{mg de pigment PS}^{1.41 \pm 0.07} * TMA_{PS}^{0.51 \pm 0.07}$$

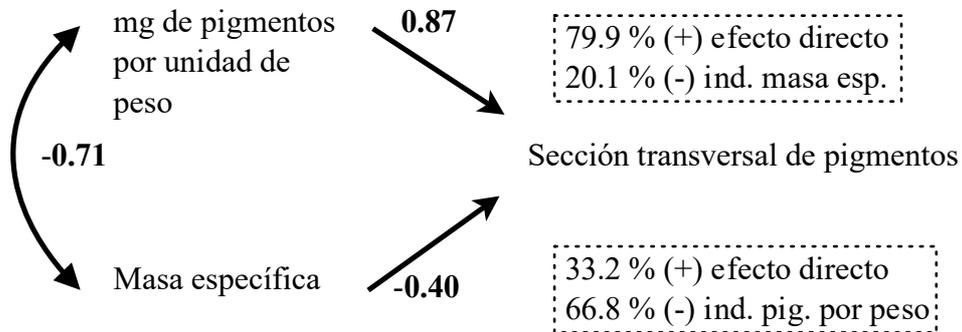
(log/log, $R^2 = 0.84$, $n = 94$, S.E. = 0.12, $p = <0.0001$)

$$S. \text{ transversal chl a} = 10^{2.18 \pm 0.19} * \text{contenido chl a PS}^{1.03 \pm 0.09} * TMA_{PS}^{0.21 \pm 0.07}$$

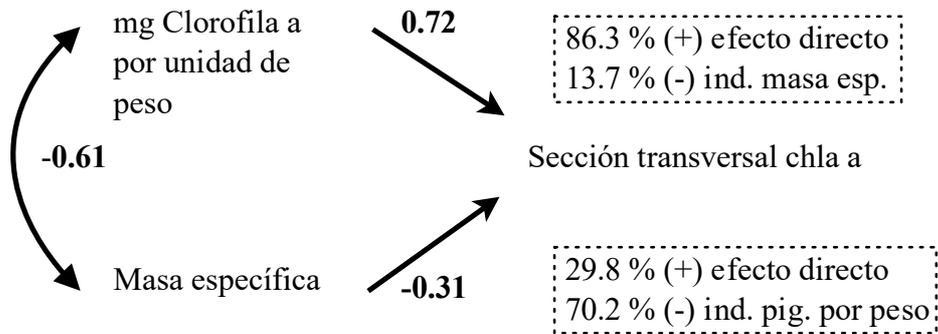
(log/log, $R^2 = 0.58$, $n = 103$, S.E. = 0.15, $p = <0.0001$)
(para ambos casos, prueba t para los factores de escala significativa)

Estas ecuaciones indican que el contenido de pigmentos por peso seco tiene más peso sobre las secciones transversales de pigmentos que la TMA. Mayores TMA implican un aumento en espacio celular para colocar pigmentos. La asociación negativa entre la sección transversal de pigmentos y TMA, sin embargo no refleja esto. Esto es dado porque individualmente, existe una asociación negativa entre la TMA y el contenido de pigmentos, que enmascaran el efecto positivo de la TMA sobre la sección transversal de pigmentos. Esto se ilustra en el análisis de rutas realizado donde se muestra el efecto positivo del contenido de pigmentos sobre las secciones transversales, y el efecto positivo de la TMA:

Para la sección transversal de pigmentos:



Para la sección transversal de clorofila a:



6.3. ANEXO C. Capítulo 4.

Tabla 6. Tabla ANOVA 1 vía de las curvas metabolismo-temperatura en las algas coralinas. Diferencias entre temperaturas por morfotipo son mostradas con símbolos distintos (P<0.05, HSD Tukey post-hoc, P<0.05).

		Rodolitos		Articuladas		Incrustantes	
		F, P	Diferencias	F, P	Diferencias	F, P	Diferencias
P_{max}	24	20.67, <0.0001	*	7.83, 0.0003	*	16.13, <0.0001	*
	26		#		* #		#
	28		o		#		# o
	30		o		#		o
	32		# o		#		#
R_L	24	23.07, <0.0001	*	26.91, <0.0001	*	13.60, <0.0001	*
	26		#		* #		* # o
	28		o		#		# o
	30		o		# o		o
	32		# o		o		# o
G_{max}	24	9.96, <0.0001	*	5.04, <0.00665	*	7.56, 0.0007	*
	26		* #		* #		* #
	28		# o		* #		#
	30		o		#		#
	32		o		#		#

Tabla 7. Resultados de las ANCOVAS que determinaron diferencias significativas entre las pendientes de la parte lineal de la curva metabolismo-temperatura (**P_{max}**, **R_L** y **G_{max}**) de cada morfotipo coralino. En negritas se muestran diferencias significativas.

Tasa metabólica	Comparación	df	SC	F	P
<i>P_{max}</i>	Rodolitos vs Articuladas	1, 43	0.949	8.85	0.05
	Rodolitos vs Incrustantes	1, 43	2.88	46.51	0.001
	Articuladas vs Incrustantes	1, 44	2.88	10.68	0.002
<i>R_L</i>	Rodolitos vs Articuladas	1, 56	0.015	0.727	0.397
	Rodolitos vs Incrustantes	1, 50	0.456	26.71	<0.05
	Articuladas vs Incrustantes	1, 50	0.456	30.73	<0.05
<i>G_{max}</i>	Rodolitos vs Articuladas	1, 43	0.949	8.95	<0.05
	Rodolitos vs Incrustantes	1, 43	2.88	46.55	<0.05
	Articuladas vs Incrustantes	1, 44	0.527	10.68	<0.05

Tabla 8. Resultados de las pruebas *t-student* entre la comparación de las tasas metabólicas del día inicial (día 0) y el día control final (pH ambiente + 30°C, día 10) de las algas coralinas durante el experimento de estrés térmico y reducción de pH.

<i>Tasa metabólica</i>		df	<i>t</i>	<i>P</i>
<i>P_{max}</i>	Rodolitos	13	0.052	0.959
	Articuladas	13	1.65	0.123
	Incrustantes	14	-0.74	0.46
<i>R_L</i>	Rodolitos	13	-0.98	0.36
	Articuladas	13	1.5	0.148
	Incrustantes	14	-0.6	0.556
<i>G_{max}</i>	Rodolitos	10	0.447	0.665
	Articuladas	9	0.821	0.433
	Incrustantes	10	0.774	0.457

Tabla 9. Resultados parciales de la tabla ANOVA dos vías que muestran un efecto no significativo del efecto “tanque” (interacción tanque experimental * tratamiento) para cada tasa metabólica ce las algas coralinas durante el experimento de estrés térmico y reducción de pH.

<i>Tasa metabólica</i>		df	SC	<i>F</i>	<i>P</i>
<i>P_{max}</i>	Rodolitos	4,20	0.19	1.11	0.359
	Articuladas	4,18	0.15	0.003	0.954
	Incrustantes	4,21	0.01	1.39	0.27
<i>R_L</i>	Rodolitos	4,20	0.048	1.3	0.301
	Articuladas	4, 18	0.026	0.73	0.579
	Incrustantes	4,21	0.003	1.18	0.346
<i>G_{max}</i>	Rodolitos	4,12	0.023	0.017	0.899
	Articuladas	4, 17	0.004	2.18	0.115
	Incrustantes	4,19	0.002	1.15	0.363

Tabla 10. Comparaciones pareadas *t*-student para el F_v/F_m de las algas coralinas al finalizar el experimento de experimento estrés térmico y reducción de pH.

Las comparaciones fueron realizadas entre el control (día 5, después de el ajuste inicial fisiológico) y los valores de F_v/F_m al finalizar el tratamiento

Comparación		<i>g.l.</i>	<i>t</i>	<i>P</i>
Rodolitos	Control _{final}	14	-0.488	0.633
	pH 7.9 _{final}	13	1.031	0.321
	32°C _{final}	10	3.187	0.01
	pH 7.9 + 32°C _{final}	10	2.399	0.037
Articuladas	Control _{final}	15	0.525	0.607
	pH 7.9 _{final}	16	-1.026	0.32
	32°C _{final}	13	4.606	0
	pH 7.9 + 32°C _{final}	9	5.21	0.001
Incrustantes	Control _{final}	15	-1.843	0.085
	pH 7.9 _{final}	14	0.618	0.547
	32°C _{final}	11	2.747	0.019
	pH 7.9 + 32°C _{final}	10	3.224	0.009

Tabla 11. Tabla ANOVA dos vías para el F_v/F_m de las algas coralinas al finalizar el experimento de experimento estrés térmico y reducción de pH.

	Rod.				Art.				Inc.			
	gl	SM	F	<i>P</i>	gl	SM	F	<i>P</i>	gl	SM	F	<i>P</i>
F. variación												
F_v/F_m												
Temp	1	0.082	12.4	0.002	1	0.24	73.4	<0.01	1	0.14	47.3	<0.01
pH	1	0.001	0.15	0.69	1	0.007	2.17	0.154	1	0.012	4.1	0.054
pH * temp.	1	0.003	0.38	0.54	1	1.5x10 ⁻⁶	<0.001	0.983	1	0	0.05	0.81
Error	20	0.131			26	0.078			25	0.065		

Tabla 12. Tabla ANOVA dos vías para la sección transversal de pigmentos de las algas coralinas en el experimento estrés térmico y reducción de pH. Los datos de las algas incrustantes se excluyeron del análisis por ausencia de datos en un tratamiento.

Fuente de variación	Rodolitos				Articuladas			
	gl	SM	F	P	gl	SM	F	P
Chl a								
Temp.	1	7.05	6.25	0.019	1	7175.2	46.0	<0.01
pH	1	166.3	0.26	0.611	1	1302.8	8.3	0.008
pH * temp.	1	2.39	2.39	0.767	1	761.7	4.8	0.036
Error	26	691.8			26	4048.5		
Totales								
Temp.	1	17.68	0.026	0.873	1	75575	7.8	0.01
pH	1	1177.3	1.73	0.199	1	197249.5	20.4	<0.01
pH * temp.	1	350.5	0.518	0.478	1	8069.2	0.8	0.369
Error	26	17611.9			26	250755.1		

Literatura citada

- Allen JF (2003) State transitions- a question of balance. *Science*, **299**, 1530-1532.
- Blankenship R (2002) *Molecular mechanisms of photosynthesis*, UK, Blackwell Science.
- Campbell D, Hurry V, Clarke A, Gustafsson P, Oquist G (1998) Chlorophyll fluorescence analysis of cyanobacterial photosynthesis and acclimation. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, **62**, 667-683.
- Cosgrove J, Borowitzka MA (2010) Chlorophyll fluorescence terminology: an introduction. In: *Chlorophyll a Fluorescence in Aquatic Sciences: Methods and Applications*. (eds Suggett DJ, Prášil O, Borowitzka MA) pp 1-17. Dordrecht, Springer Netherlands.
- Delphin E, Duval J-C, Etienne A-L, Kirilovsky D (1996) State Transitions or Δ pH-Dependent Quenching of Photosystem II Fluorescence in Red Algae. *Biochemistry*, **35**, 9435-9445.
- Enriquez S, Merino M, Iglesias-Prieto R (2002) Variations in the photosynthetic performance along the leaves of the tropical seagrass *Thalassia testudinum*. *Marine Biology*, **140**, 891-900.
- KaňA R, Kotobová E, Komárek O, Sedivá B, Papageorgiou G, Govindjee, Prášil O (2012) The slow S to M fluorescence rise in cyanobacteria is due to a state 2 to state 1 transition. *Biochimica et Biophysica Acta*, **1817**, 1237-1247.
- Liu L, Aartsma T, Thomas J, Zhou B, Zhang Y (2009) FRAP analysis on red alga reveals the fluorescence recovery is ascribed to intrinsic photoprocesses of phycobilisomes than large-scale diffusion. *PLoS ONE*, **4**, e5295.
- Mullineaux C, Emlyn-Jones D (2005) State transitions: an example of acclimation to low-light stress. *Journal of Experimental Botany*, **56**, 389-393.
- Papageorgiou G, Govindjee (2011) Photosystem II fluorescence: Slow changes – Scaling from the past *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*.
- Raven JA (2011) The cost of photoinhibition. *Physiologia Plantarum*, **142**, 87-104.
- Stirbet A, Riznichenko G, Rubin A, Govindjee (2014) Modeling Chlorophyll a Fluorescence Transient: Relation to Photosynthesis. *Biochemistry (Moscow)*, **79**, 291-323.
- Strasser RJ, Srivastava A, Govindjee (1995) Polyphasic chlorophyll a fluorescence transient in plants and cyanobacteria. *Photochemistry and Photobiology*, **61**, 32-42.