



Response to sudden increases in temperature (thermal shock) under laboratory conditions in the coral *Pocillopora verrucosa*

Respuesta al incremento abrupto de temperatura (shock térmico) en el coral *Pocillopora verrucosa* en condiciones de laboratorio

AP Rodríguez-Troncoso¹, E Carpizo-Ituarte^{1*}, A Cupul-Magaña²

¹ Instituto de Investigaciones Oceanológicas, Universidad Autónoma de Baja California, Km 103 Carretera Tijuana-Ensenada, Ensenada, CP 22860, Baja California, México.

* E-mail: ecarpizo@uabc.edu.mx

² Centro Universitario de la Costa, Universidad de Guadalajara, Av. Universidad No. 203. Puerto Vallarta, CP 48280, Jalisco, México.

ABSTRACT. Coral bleaching is an increasing worldwide phenomenon associated with climate change. Bleaching results from the interaction of biotic and abiotic variables including sudden changes in temperature. To evaluate the response to sudden changes in temperature (thermal shock) prior to bleaching, fragments of *Pocillopora verrucosa* were subjected to experimental thermal stress. The fragments were acclimatized at 27°C during eight days and then exposed to thermal shock at two temperatures (28.5°C and 30.5°C) for 72 h. The stress response was evaluated quantifying the total lipid content, symbiont density, and tissue damage. Changes in the evaluated estimators were evident at 30.5°C when an initial increase in the amount of lipids was detected, followed by a decrease after 30 h; symbiont density diminished up to 84% at the end of the experiment relative to the initial density estimated. The control and 28.5°C treatments presented no differences. Damage to the polyp tissue was mainly observed as a thinning of the mesenteries and the gastrodermal layer. The study area is strongly influenced by internal waves that cause sudden changes in temperature, so understanding how corals respond to these daily fluctuations will allow us to estimate their survival potential and help future management and conservation efforts in this region.

Key words: *Pocillopora*, bleaching, lipids, symbiont.

RESUMEN. El blanqueamiento de los corales es un fenómeno que se ha incrementado a nivel mundial debido entre otras cosas al cambio climático. El blanqueamiento es la resultante de interacciones tanto bióticas como abióticas; entre ellas, cambios abruptos de temperatura que pueden provocar el inicio del mismo. Con el fin de evaluar la respuesta a cambios abruptos en temperatura (shock térmico) previos al blanqueamiento, se sometieron experimentalmente a estrés térmico fragmentos de *Pocillopora verrucosa*. Los fragmentos se aclimataron a 27°C durante ocho días y posteriormente se sometieron a “shock térmico” a 28.5°C y 30.5°C durante 72 h. La respuesta al estrés se cuantificó mediante la estimación de los lípidos totales, la densidad de simbioses y el daño al tejido. Los cambios en los estimadores evaluados fueron más evidentes a 30.5°C, en donde se detectó un incremento inicial en la cantidad de lípidos, seguida de un decremento después de 30 h y una disminución en la densidad de simbioses de hasta 84% al final del experimento con respecto a la densidad inicial estimada. En el control y a 28.5°C no hubo diferencias. El efecto en el tejido fue un adelgazamiento del mesenterio y de la gastrodermis. El área de estudio está fuertemente influenciada por ondas internas que provocan incrementos repentinos de la temperatura, por lo que entender cómo responden los corales ante estas fluctuaciones diarias nos ayudará a valorar su capacidad de respuesta. Lo anterior puede resultar determinante para su supervivencia y futuros esfuerzos de manejo y conservación en esta región.

Palabras clave: *Pocillopora*, blanqueamiento, lípidos, simbiose.

INTRODUCTION

In view of the gradual increase in mean ocean temperatures, associated with climate change and El Niño/Southern Oscillation (ENSO) events, coral communities are being exposed to previously unexperienced thermal conditions. In the central Mexican Pacific, massive bleaching has occurred, affecting the region's coral species, primarily those belonging to the genus *Pocillopora* (Reyes-Bonilla *et al.* 2002). In addition to these periodic events, coral communities are also affected by daily temperature variations of up to 3°C, which means that the organisms have to respond rapidly and

INTRODUCCIÓN

Con el incremento gradual de la temperatura media de los océanos, producto del cambio climático, así como la presencia de fenómenos El Niño/Oscilación del Sur (ENSO por sus siglas en inglés), las comunidades coralinas están siendo expuestas a condiciones térmicas no experimentadas en su historia reciente. En la región central del Pacífico mexicano, se han registrado blanqueamientos masivos que han afectado a las especies coralinas de la región, principalmente a las pertenecientes al género *Pocillopora* (Reyes-Bonilla *et al.* 2002). Además del efecto de estos eventos periódicos, las

continuously to thermal changes. This can have direct consequences on their thermal tolerance and their resistance to bleaching can be chronically, though not evidently, affected.

Under normal conditions, the symbiont usually provides more than 90% of the host's daily requirements, mainly used for respiration (Davies 1984). The excess energy is transferred to the host in the form of inorganic carbon and is stored as lipids (Patton *et al.* 1977, Davies 1984). The organism is thus able to store energy and withstand periods of unfavourable environmental conditions (Fitt *et al.* 2000, Baird *et al.* 2008).

When bleaching occurs the host stops receiving the nutrients provided by the symbiont and must use its energy reserves accumulated in the form of lipids (Szmant and Gassman 1990, Fitt *et al.* 2000, Grottoli *et al.* 2004, Rodrigues and Grottoli 2007). Species have developed different strategies to deal with stress events; for example, during bleaching events, *Montipora capitata* maintains its energy reserves by heterotrophic feeding (Rodrigues *et al.* 2008).

The subsistence of corals depends on their ability to recover from bleaching or stress events. Knowledge of how abrupt variations in temperature can affect coral development, such as those changes that can be observed daily, will generate information on the thermal tolerance ability of different species exposed to changes in the thermal conditions of the regions where they occur.

This study aims to document, under laboratory conditions, the effect of sudden increases in temperature on *Pocillopora verrucosa*, found in the coral communities of the central region of the Mexican Pacific. The physiological response of organisms was assessed by determining total lipid content, symbiont density, and tissue damage. Our findings should prove useful to evaluate possible consequences for the species in future regional climate change scenarios.

MATERIAL AND METHODS

Study area and experimental work

The survey was conducted at Redonda Island, which forms part of the Marietas Islands National Park (20°40'35"–20°41'45" N, 105°33'30"–105°38'10" W), Nayarit, Mexico.

A portion of a *P. verrucosa* coral community was collected and fragmented into twenty-one 5-cm-long pieces and placed into three aquaria containing seawater. The aquaria were previously stabilized at a temperature of 27°C (control) for eight days. Four days prior to the experiment, temperature was increased in two of the aquaria and stabilized at 28.5°C and 30.5°C before introducing the coral fragments. The aquaria, equipped with water filters and a thermograph programmed to record temperature every 15 min, were exposed to natural light.

The physical condition of the fragments was recorded daily, while temperature, salinity, dissolved oxygen, and pH

comunidades son afectadas por variaciones diarias de temperatura de hasta 3°C, que provocan que los organismos de manera recurrente tengan que responder rápidamente y en forma continua a cambios térmicos. Lo anterior puede tener consecuencias directas en su termotolerancia y en forma crónica y no evidente, afectar su resistencia al blanqueamiento.

En condiciones normales, usualmente el simbiote provee de más del 90% de sus requerimientos energéticos diarios al hospedero, que se utilizan principalmente para la respiración (Davies 1984). El excedente de energía es traspasada al hospedero en forma de carbono inorgánico y es guardada en forma de lípidos (Patton *et al.* 1977, Davies 1984). De esta manera, el organismo mantiene almacenados productos energéticos para soportar periodos donde las condiciones del medio ambiente no son las idóneas (Fitt *et al.* 2000, Baird *et al.* 2008).

Como consecuencia del blanqueamiento, el hospedero deja de recibir nutrientes del simbiote y tiene que hacer uso de sus reservas energéticas acumuladas en forma de lípidos (Szmant y Gassman 1990, Fitt *et al.* 2000, Grottoli *et al.* 2004, Rodrigues y Grottoli 2007). Ante los eventos de estrés, las especies han desarrollado estrategias alternas, como en *Montipora capitata*, la cual durante periodos de blanqueamiento mantiene sus reservas energéticas alimentándose por medios heterótrofos (Rodrigues *et al.* 2008).

De la capacidad que tengan los corales de recuperarse de eventos de estrés o blanqueamiento dependerá su subsistencia en el ecosistema. Conocer el efecto que tienen cambios abruptos en la temperatura sobre el desempeño de los corales, como lo son cambios que se pueden observar de manera diaria, generará información acerca de la capacidad de tolerancia térmica de las distintas especies en áreas determinadas, ante los cambios en las condiciones térmicas en las regiones donde se encuentran.

El objetivo del presente trabajo es documentar, en condiciones de laboratorio, el efecto que tienen los incrementos abruptos en la temperatura sobre *Pocillopora verrucosa*, presente en las comunidades coralinas de la región central del Pacífico mexicano. La respuesta fisiológica de los organismos se evaluó por medio de la cuantificación de lípidos totales, densidad de simbioses, así como el daño al tejido. Los resultados obtenidos nos permitirán evaluar las posibles consecuencias para la especie en escenarios futuros de cambio climático en la región.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio y trabajo experimental

El muestreo se llevó a cabo en la Isla Redonda, la cual forma parte del Parque Nacional Islas Marietas (20°40'35"–20°41'45" N, 105°33'30"–105°38'10" O), Nayarit, México.

Se recolectó una porción de una colonia del coral *P. verrucosa* la cual fue fragmentada en 21 piezas de 5 cm de

were recorded hourly. After eight days of acclimatization, seven fragments were transferred to the aquaria maintained at 28.5°C and 30.5°C, and evaluated after 0, 6, 12, 24, 30, 48, and 72 h; they were preserved in 10% formaldehyde for their analysis. Prior to each of the seven evaluations, the physical state (coloration) of the fragments was determined.

Laboratory work

For total lipid extraction, tissue was obtained by decalcifying the fragments in 10% acetic acid, and were processed according to the method described by Folch (1957). The mean results are expressed as grams per total lipids per gram dry weight \pm standard error.

The tissue was examined using histological sections according to the method described by Rodríguez-Troncoso (2004). A rotary microtome (American Optical model 820) was used to obtain 6- μ m-thick slices, which were observed under a motorized compound microscope (Zeiss Axioskop). Symbiont density was determined by image analysis using AxioVision Rel. 4.7 (Zeiss) software. Data are presented as the number of cells per unit area \pm standard error.

RESULTS

After stabilizing the aquaria to the experimental temperatures, considerable variations were not observed (fig. 1).

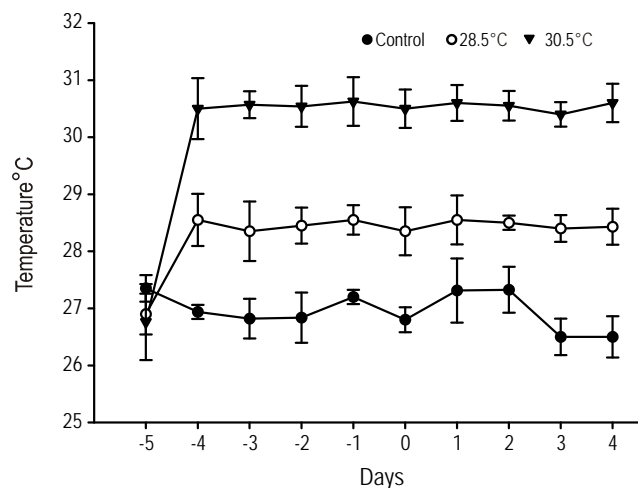


Figure 1. Daily mean temperature (\pm standard error) recorded for the three aquaria in which *Pocillopora verrucosa* fragments were subjected to thermal stress. Days -5 to -1 correspond to the period prior to the thermal shock treatment that initiated on day zero, during which two aquaria were heated and stabilized to the experimental temperatures: 28.5°C and 30.5°C.

Figura 1. Temperatura promedio (\pm error estándar) diaria registrada para los tres acuarios donde los fragmentos de *Pocillopora verrucosa* se sujetaron a un stress térmico. Los días -5 a -1 corresponden a los días previos a la experimentación de shock térmico, la cual inició en el día cero, y son el periodo de calentamiento y estabilización de los acuarios correspondientes a 28.5°C y 30.5°C.

largo colocadas dentro de tres acuarios con agua marina (los acuarios fueron previamente estabilizados a una temperatura de 27°C [control] durante ocho días). Cuatro días antes de la experimentación se incrementó la temperatura en dos de los acuarios estabilizándolos a 28.5°C y 30.5°C antes de pasar los fragmentos de coral. Los acuarios estuvieron expuestos a luz natural, con filtros de agua y un termógrafo programado para registrar la temperatura cada 15 min.

Diariamente se elaboraron registros del estado físico de los fragmentos y cada hora de temperatura, salinidad, oxígeno disuelto y pH. Después de ocho días de aclimatados, se traspasaron siete fragmentos a los acuarios con temperaturas de 28.5° y 30.5° para la experimentación. Se hicieron siete evaluaciones a los tiempos 0, 6, 12, 24, 30, 48 y 72 h de introducidos los fragmentos y para su análisis se preservaron en formaldehído al 10%. Pevio a cada evaluación se hacían las observaciones del estado físico de los fragmentos (coloración).

Trabajo de laboratorio

Para la extracción de lípidos totales, se obtuvo el tejido descalcificando los fragmentos con ácido acético al 10% y se trataron de acuerdo con el método descrito por Folch (1957). Los resultados corresponden a la media resultante y se expresan como gramos de lípidos totales por gramo de peso seco \pm error estándar.

Las observaciones del tejido se hicieron por medio de cortes histológicos utilizando la metodología descrita en Rodríguez-Troncoso (2004). Se elaboraron cortes con un grosor de 6 μ m con un microtomo de rotación marca American Optical modelo 820. Las observaciones se realizaron con la ayuda de un microscopio compuesto Axioskop (Zeiss) motorizado. La densidad de simbioses fue obtenida a partir de análisis de imagen con ayuda del programa Axiovision Rel. 4.7 (Zeiss). Los datos se presentan como número de células por unidad de área \pm error estándar.

RESULTADOS

Una vez que se logró estabilizar los acuarios a la temperatura experimental deseada no se registraron variaciones considerables (fig. 1). La salinidad fluctuó entre 33.6 y 35.1, el pH se mantuvo entre 8.3 y 8.4, y los valores de oxígeno disuelto fueron de 5.6 a 7.7 mg L⁻¹ durante el periodo experimental.

Durante el periodo de aclimatación no hubo cambios en la coloración o estado físico de los fragmentos. Durante el periodo de experimentación se observó que en el acuario control y en el de 28.5°C no hubo evidencia de blanqueamiento. Los cambios fueron evidentes a 30.5°C, donde a las 24 h el blanqueamiento comenzaba a ser evidente, a las 30 h aproximadamente el 50% del fragmento se encontraba parcialmente blanqueado y a las 72 h el 90% del fragmento se encontraba blanqueado, con tejido adherido en todo el esqueleto.

Salinity ranged from 33.6 to 35.1, pH from 8.3 to 8.4, and dissolved oxygen from 5.6 to 7.7 mg L⁻¹ during the experimental period.

During the acclimatization period, changes in the color or physical state of the fragments were not observed. During the experimental period, there was no evidence of bleaching in the control and 28.5°C treatments. Changes were evident, however, in the 30.5°C treatment: after 24 h, bleaching began to be evident; after 30 h, approximately 50% of the fragment was partially bleached; and after 72 h, 90% of the fragment was bleached, with tissue adhered to all the skeleton.

Considering the initial amount of total lipids for the three aquaria, the control and 28.5°C treatments presented a similar behaviour and few changes. In the 30.5°C treatment, however, lipid content initially increased from 0.11 ± 0.0109 g dry weight⁻¹ to a maximum of 0.305 ± 0.106 g dry weight⁻¹ at 30 h—coinciding with the time when 50% of the fragment was bleached—and then began to decrease, dropping by 44% relative to the initial amount to 0.0501 ± 0.0066 g dry weight⁻¹ at 72 h (fig. 2).

Mean symbiont density was estimated to be 2.0 × 10⁶ ± 0.20 cells cm⁻² at the beginning of the experimental period (0 h). In the control treatment, it initially decreased 12.5% and then remained constant at 1.81 × 10⁶ ± 0.0065 cells cm⁻², while in the 28.5°C treatment it decreased 20%, from 1.51 × 10⁶ ± 0.041 cells cm⁻² at 6 h to 1.20 × 10⁶ ± 0.0054 cells cm⁻²

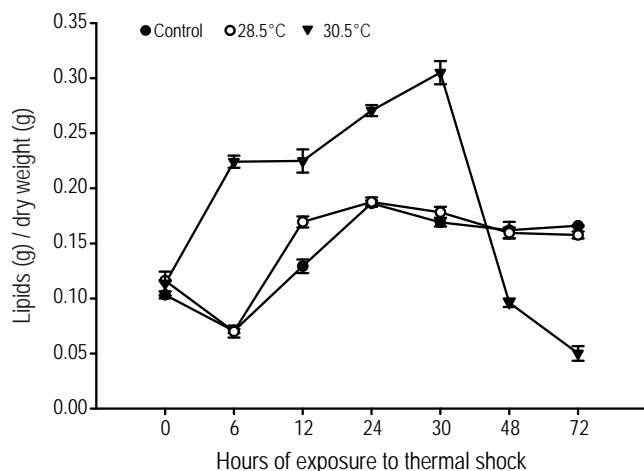


Figure 2. Total lipid content in *Pocillopora verrucosa* fragments exposed to thermal shock under laboratory conditions. Each quantification was made in triplicate. The results are presented as grams of lipids per gram dry weight ± standard error. The control temperature represents the environmental temperature at which the organisms were found and maintained during the acclimatization period (27°C).

Figura 2. Contenido de lípidos totales en fragmentos de *Pocillopora verrucosa* expuestos al efecto de shock térmico en condiciones de laboratorio. Cada cuantificación está elaborada por triplicado. Los resultados se presentan como g lípidos/ g peso seco ± error estándar. La temperatura control representa la temperatura a la que se encontraron los organismos en el medio y que se tuvieron durante todo el periodo de aclimatado (27°C).

A partir de la cantidad inicial de lípidos totales para los tres acuarios, se encontró un comportamiento similar entre el control y el acuario a 28.5°C, con pocos cambios. En el acuario con la temperatura de 30.5°C se observó un incremento gradual en la cantidad de lípidos, comenzando con 0.11 g peso seco⁻¹ (±0.0109) y llegando a un máximo a las 30 h de 0.305 g peso seco⁻¹ (± 0.106), lo cual coincide con el tiempo en donde se observó el 50% del fragmento blanqueado. Después de este punto, la cantidad de lípidos fue decayendo y para las 72 h los lípidos disminuyeron en un 44% (0.0501 ± 0.0066 g peso seco⁻¹) a partir de la cantidad inicial (fig. 2).

La densidad promedio de simbioses se estimó en 2.0 × 10⁶ ± 0.20 cél cm⁻² al inicio del periodo experimental (tiempo cero), la cual disminuyó 12.5% en el acuario control y después se mantuvo constante (1.81 × 10⁶ ± 0.0065 cél cm⁻²) (fig. 3). Los fragmentos a 28.5°C tuvieron una respuesta de disminución de 20% de simbioses durante el tiempo de experimentación, de 1.51 × 10⁶ ± 0.041 cél cm⁻² a las 6 h a 1.20 × 10⁶ ± 0.0054 cél cm⁻² al final del experimento (fig 3). Al igual que con los lípidos totales, en el acuario con la temperatura de 30.5°C se pudo observar una disminución gradual en la cantidad de células, y en la evaluación de las 72 h (fig. 3) se calculó una pérdida del 84% (0.32 × 10⁶ ± 0.0163 cél cm⁻²) de células simbioses. Lo anterior coincidió con el tiempo en que el fragmento ya se consideraba como blanqueado.

Los daños en el tejido debido al incremento en la temperatura fueron evidentes sólo en las muestras que se

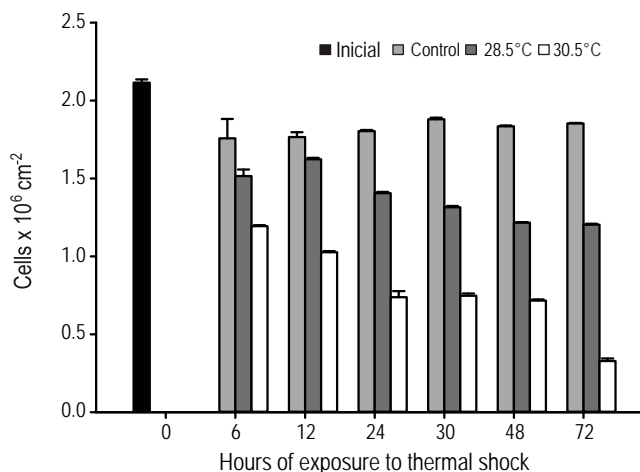


Figure 3. Evolution of symbiont density per calculated area in the thermal shock experiment of the coral *Pocillopora verrucosa* based on image analysis. Each quantification was made in duplicate with eight counts per samples. The results are presented as number of cells × 10⁶ per area ± standard error.

Figura 3. Evolución de la densidad de simbioses por área calculada para el experimento de shock térmico en el coral *Pocillopora verrucosa* a partir de análisis de imágenes. Cada cuantificación está elaborada por duplicado con ocho conteos por cada muestra. Los resultados se presentan como número de células × 10⁶ por área ± error estándar.

at 72 h (fig. 3). Similar to total lipids, in the 30.5°C treatment the amount of symbiont cells gradually decreased, dropping by 84% to $0.32 \times 10^6 \pm 0.0163$ cells cm^{-2} at 72 h (fig. 3), coinciding with the time when the fragment was considered bleached.

Tissue damage was evident only in the samples exposed to the highest temperature (30.5°C) (fig. 4). Initially, the organism showed whole tissue and symbionts mainly associated with the region of the tentacles (fig. 4a). After longer exposure to thermal stress, there was evidence of damage to the polyp tissues, mainly a thinning of the mesentery and gastrodermal layer; structures such as the gastric cavity did not lose their shape but there was a clear reduction in the presence of symbionts (fig. 4c). At 72 h, the mesentery was observed “degraded” and “broken”, probably due to the damage caused by both temperature and symbiont expulsion; the polyp structures were so damaged that they lost their shape and the tentacles appeared fused, and since they had

sometieron a la más alta temperatura (30.5°C) (fig. 4). Inicialmente, el organismo se observa con un tejido entero y con simbioses asociados principalmente a la región de los tentáculos (fig. 4a). Conforme el tejido fue expuesto durante más tiempo al estrés térmico, se presenta evidencia del daño en los tejidos del pólipo, principalmente un adelgazamiento del mesenterio y de la gastrodermis; estructuras, como la cavidad gástrica, no perdieron su forma pero resultó evidente una disminución en la presencia de simbioses (fig. 4c). A las 72 h, debido a la exposición del tejido al incremento en la temperatura, el mesenterio se observó “degradado” y “roto”, posiblemente debido al daño provocado tanto por la temperatura como por la expulsión de simbioses; además las estructuras del pólipo estaban tan dañadas y perdieron su forma, por lo que los tentáculos parecían fusionados. Debido a que el pólipo estaba perdiendo su forma estructural característica, no se pudo observar con claridad la cavidad gástrica (fig. 4d).

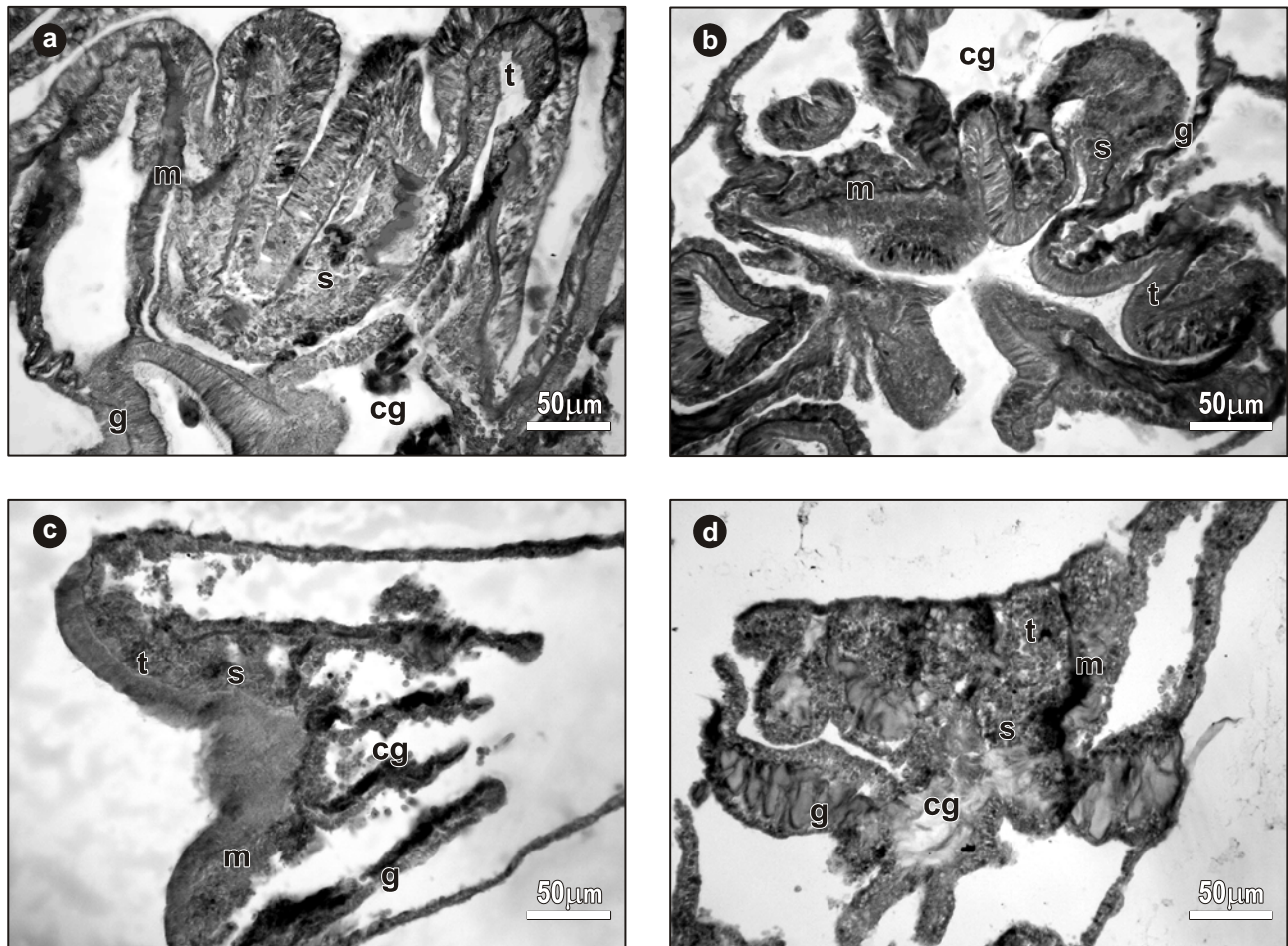


Figure 4. Micrographs (20×) of *Pocillopora verrucosa* tissue exposed to thermal shock for 72 h: (a) at 6 h, (b) 30 h, (c) 48 h, and (d) 72 h; cg = gastric cavity, g = gastrodermis, s = symbiont, t = tentacle, and m = mesentery.

Figura 4. Micrografías del tejido de *Pocillopora verrucosa* expuesto a condiciones de shock térmico durante 72 h: (a) 6 h, (b) 30 h, (c) 48 h y (d) 72 h; cg = cavidad gástrica, g = gastrodermis, s = simbiote, t = tentáculo y m = mesenterio. Todas las imágenes están tomadas a 20×.

lost their shape, the gastric cavity could not be clearly observed (fig. 4d).

DISCUSSION

The data generated in this study are a first experimental approximation of the immediate physiological response (based on symbiont density and amount of total lipids) to thermal shock in *P. verrucosa*.

One characteristic of the study area is the presence of large amplitude internal waves that cause sudden changes in temperature (Filonov *et al.* 1996); records indicate that they can generate changes of up to 3°C. These sudden changes could provoke a response to thermal shock in the coral, which must be immediate. It is therefore important to determine how *P. verrucosa* reacts to daily fluctuations in temperature in order to understand its behaviour and survival in the region.

The genus *Pocillopora* is one of the most studied because of its worldwide distribution; however, its physiological response varies depending on the local environmental conditions. Our findings show that total lipid content ranged from 11% (relative to dry sample weight) to 35% in a 30-h period. Both values have been reported previously for this genus (Patton *et al.* 1977, Harland *et al.* 1993), but they represent only one survey. Stimson (1977) estimated the first seasonal variations and reported values of 31% to 41%. It is important to note that even though these values are similar to ours, the variations reported herein represent a short time scale (hours) and indicate the organism's immediate response to possible daily changes in the regional oceanographic conditions.

The initial response of *P. verrucosa* fragments subjected to thermal stress under laboratory conditions was an increase in the amount of lipids simultaneously with a decrease in symbiont density. The symbiont generates the lipids required for its daily activities and at the same time the host needs to synthesize its own lipids, which will be limited by symbiont photosynthetic activity (Patton *et al.* 1977, Muscatine *et al.* 1981, Davies 1984). A sudden increase in temperature will initially produce an increase in lipids as a result of an increase in the metabolic activity of the holobiont. The lipids will be stored and used as energy reserves and in membrane repair, allowing the organism to endure the initial period of stress; however, if the stress conditions persist, causing symbiont expulsion, the host loses its ability to continue synthesizing lipids and when it eventually stops receiving the energy provided by the symbiont, the synthesis of lipids stops and their levels in the organism drop.

A decrease in the amount of lipids as a result of bleaching has been documented for other species (Glynn *et al.* 1985, Borell *et al.* 2008). Contrary to our results though, in some species such as *Porites compressa* the loss of lipids is not associated with the period of stress but rather with the recovery period after bleaching has occurred (Grottoli *et al.* 2004), whereas in others, the amount of lipids does not change even

DISCUSIÓN

Los datos generados en este estudio son una primera aproximación experimental de la respuesta fisiológica inmediata (utilizando la densidad de simbioses y la cantidad del lípidos totales) ante el efecto de shock térmico en *P. verrucosa*.

Una de las características de la región de estudio es la presencia de ondas internas de gran amplitud que provocan cambios repentinos en la temperatura (Filonov *et al.* 1996), que según los registros obtenidos, pueden generar cambios hasta de 3°C. Estos cambios abruptos le podrían provocar una respuesta de shock térmico al organismo y ésta debe de ser inmediata. Por lo tanto, es importante tener aproximaciones de cómo funciona el organismo ante las fluctuaciones diarias de temperatura que son determinantes, para entender su comportamiento y supervivencia en la región.

El género *Pocillopora* es uno de los más estudiados debido a la amplia distribución que tiene a nivel mundial; sin embargo, su respuesta fisiológica varía dependiendo de las condiciones ambientales a las que se encuentre sujeto. Nuestros resultados muestran un contenido de lípidos totales que varió de 11% (en relación al peso seco de la muestra) a 35% en un periodo de 30 h. Ambos valores han sido previamente reportados para este género (Patton *et al.* 1977, Harland *et al.* 1993), pero los datos reportados representan un solo muestreo. Las primeras variaciones estacionales fueron estimadas por Stimson (1977) con valores del orden de 31% a 41%. Cabe resaltar que aunque son valores similares a los obtenidos a los del presente estudio, las variaciones reportadas aquí representan una escala temporal corta de respuesta (horas), y constituyen la respuesta inmediata del organismo ante los posibles cambios diurnos de las condiciones oceanográficas presentes en la zona.

Para *P. verrucosa* el shock térmico en fragmentos mantenidos en condiciones de laboratorio tuvo como primera respuesta un incremento en la cantidad de lípidos y al mismo tiempo una pérdida en la densidad de simbioses. Se sabe que el simbiote genera los lípidos necesarios para llevar a cabo actividades diarias y de manera simultánea; el hospedero necesita sintetizar sus lípidos propios, lo cual estará limitado por la actividad fotosintética del simbiote (Patton *et al.* 1977, Muscatine *et al.* 1981, Davies 1984). Inicialmente, un aumento abrupto en la temperatura producirá un incremento en los lípidos como resultado del aumento en la actividad metabólica del holobionte, los cuales serán utilizados como almacenaje de reservas energéticas y reparación de membranas que le permitan sobrellevar el periodo inicial de estrés. Sin embargo, al seguir en condiciones estresantes, que provocan la expulsión del simbiote, el hospedero pierde su capacidad de continuar con la síntesis de lípidos y eventualmente al dejar de obtener la energía provista por el simbiote, la síntesis de lípidos se detiene y sus niveles dentro del organismo decaen.

if they have undergone thermal stress (Grottoli *et al.* 2004, Fitt *et al.* 2009).

Symbiont density also differs among species and within the same species depending on the region and sampling conditions. In this study, as a result of thermal shock the density of cells dropped 84% after 72 h. Symbiont loss due to thermal stress has been widely documented (Rodrigues and Grottoli 2007, Rodrigues *et al.* 2008, Fitt *et al.* 2009), as well as the ability to recover when favourable conditions return (Jones and Yellowless 1997). Even when symbiont density is low, the coral maintains a certain ability to recover. This recovery will depend on the response given by the number of symbionts remaining in the tissue, which will limit the host's capacity to accumulate new energy reserves for future stress events.

Our findings can be used to understand changes in species distribution and abundance on a regional scale. Further experimental research on thermal shock as well as stress in different coral species from different regions of the Mexican Pacific will serve to partially explain changes in ecosystem structure. Species like *Pocillopora verrucosa*, which has the ability to tolerate and respond to sudden increases in temperature without the occurrence of bleaching, may possibly be able to withstand and recover from gradual increases in temperature caused by future ENSO events and climate change, and become dominant in the region.

ACKNOWLEDGEMENTS

This study was supported by the Autonomous University of Baja California (UABC-IIO internal project No. 533 headed by ECI) and by the Coastal University Center at the University of Guadalajara (project "Marine environmental monitoring program for the Isabel Island and Marietas Islands national parks, Nayarit, Mexico" headed by ACM). The first author acknowledges receipt of a scholarship from the Mexican Council for Science and Technology (CONACYT No. 288773) and from the UABC's student mobility program. We thank the Marietas Islands National Park authorities for the facilities provided during the survey and the staff of the Developmental Biology and Ecology Laboratory (IIO-UABC) for their support.

English translation by Christine Harris.

REFERENCES

- Baird AH, Bhagooli R, Ralph P, Takahashi S. 2008. Coral bleaching: The role of the host. *Trends Ecol. Evol.* 24: 16–20.
- Borell EM, Yuliantri AR, Bishop K, Richter C. 2008. The effect of heterotrophy on photosynthesis and tissue composition of two scleractinian corals under elevated temperature. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 364: 116–123.
- Davies SP. 1984. The role of zooxanthellae in the nutritional energy requirements of *Pocillopora eydouxi*. *Coral Reefs* 2: 181–186.

El decremento en la cantidad de lípidos resultado de blanqueamiento ha sido previamente documentado en otras especies (Glynn *et al.* 1985, Borell *et al.* 2008). Sin embargo, contrastantemente con nuestros resultados, en otras especies como *Porites compressa*, la pérdida de lípidos no está asociado con el periodo de estrés sino al de recuperación después del blanqueamiento (Grottoli *et al.* 2004) o inclusive hay especies en donde a pesar de estar en condiciones de estrés térmico, no cambia su cantidad de lípidos presentes (Grottoli *et al.* 2004, Fitt *et al.* 2009).

Igualmente, la densidad de simbioses es variable entre especies y dentro de la misma especie dependiendo de la región y las condiciones del muestreo. Por efecto de shock térmico la densidad de células decayó 84% a las 72 h de experimentación. La pérdida de simbioses por estrés térmico ha sido ampliamente documentada (Rodrigues y Grottoli 2007, Rodrigues *et al.* 2008, Fitt *et al.* 2009), así como su capacidad de recuperación cuando las condiciones regresan a ser favorables (Jones y Yellowless 1997). Aunque la densidad de simbioses sea baja, el coral mantiene cierta capacidad de recuperación. Esta recuperación estará en función de la respuesta que pueda proporcionar la cantidad de simbioses remanentes en el tejido. Esto limitará la capacidad del hospedero para acumular nuevamente reservas energéticas para futuros eventos de estrés.

Los resultados obtenidos pueden ser utilizados como una herramienta que ayude a comprender cambios en la distribución y abundancia de las especies a una escala regional. Continuar con el trabajo experimental en condiciones tanto de shock como estrés térmico, en diferentes especies de corales y en las diferentes regiones del Pacífico mexicano podrían servir para poder explicar de manera parcial, cambios de estructura en el ecosistema. Especies como *Pocillopora verrucosa*, que tiene la capacidad de responder y tolerar los incrementos abruptos en la temperatura, sin llegar al blanqueamiento, es muy posible que puedan soportar y recuperarse de los incrementos graduales que se generen por futuros fenómenos ENSO o por el efecto del cambio climático y sean los dominantes en esta región.

AGRADECIMIENTOS

La presente investigación se realizó con apoyo de la Universidad Autónoma de Baja California (proyecto interno IIO-UABC No. 533 a cargo de ECI) y el Centro Universitario de la Costa de la Universidad de Guadalajara con el proyecto "Implementación del programa de monitoreo ambiental marino de los parques nacionales Isla Isabel e Islas Marietas, Nayarit, México" a cargo de ACM. APRT recibió apoyo del CONACYT (beca No. 288773) y de los fondos del programa de movilidad estudiantil UABC. Los autores agradecen a las autoridades del Parque Nacional Islas Marietas las facilidades otorgadas durante el muestreo y a los miembros del Laboratorio de Ecología y Biología del Desarrollo del IIO-UABC su apoyo.

- Filonov A, Monzon C, Tereshchenko I. 1996. On the conditions of internal tide wave generation along the west coast of Mexico. *Cienc. Mar.* 22(3): 255–272.
- Fitt WK, McFarland FK, Warner ME, Chilcoat GC. 2000. Seasonal patterns of tissue biomass and densities of symbiotic dinoflagellates in reef corals and relation to coral bleaching. *Limnol. Oceanogr.* 45: 677–685
- Fitt WK, Gates RD, Hoegh-Guldberg O, Bythell JC, Jatkar A, Grottoli AG, Gomez M, Fisher P, Lajuenesse TC, Pantos O, Iglesias-Prieto R, Franklin DJ, Rodrigues LJ, Torregiani JM, van Woesik R, Lesser MP. 2009. Response of two species of Indo-Pacific corals, *Porites cylindrica* and *Stylophora pistillata*, to short-term stress: The host does matter in determining the tolerance of corals to bleaching. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 373: 102–110.
- Folch, JLM, Sloane-Stanley GH. 1957. Simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues. *J. Biol. Chem.* 226: 497–506.
- Glynn PW, Pérez M, Gilchrist SL. 1985. Lipid decline in stressed corals and their crustacean symbionts. *Biol. Bull.* 168: 274–284.
- Grottoli AG, Rodrigues LJ, Juarez C. 2004. Lipids and stable carbon isotopes in two species of Hawaiian corals *Porites compressa* and *Montipora verrucosa*, following a bleaching event. *Mar. Biol.* 145: 621–631.
- Harland A, Navarro J, Davies S, Fixter L. 1993. Lipids of some Caribbean and Red Sea corals: Total lipid, wax esters, triglycerides and fatty acids. *Mar. Biol.* 117: 113–117.
- Jones R, Yellowless D. 1997. Regulation and control of intracellular algae (= zooxanthellae) in hard corals. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 352: 457–468.
- Muscantine L, McCloskey LR, Marian RE. 1981. Estimating the daily contribution of carbon from zooxanthellae to coral animal respiration. *Limnol. Oceanogr.* 26: 601–611.
- Patton JS, Abraham S, Benson AA. 1977. Lipogenesis in the intact coral *Pocillopora capitata* and its isolated zooxanthellae: Evidence for a light-driven carbon cycle between symbiont and host. *Mar. Biol.* 44: 235–247.
- Reyes-Bonilla H, Carriquiry JD, Leyte-Morales GE, Cupul-Magaña AL. 2002. Effects of the El Niño-Southern Oscillation and the anti-El Niño event (1997–1999) on coral reefs of the western coast of Mexico. *Coral Reefs* 21: 368–372.
- Rodrigues LJ, Grottoli AG. 2007. Energy reserves and metabolism as indicators of coral recovery from bleaching. *Limnol. Oceanogr.* 52: 1874–1882.
- Rodrigues LJ, Grottoli AG, Pease TK. 2008. Lipid class composition of bleached and recovering *Porites compressa* Dana, 846 and *Montipora capitata* Dana, 1846 corals from Hawaii. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 358: 136–143.
- Rodríguez-Troncoso A. 2004. Ciclo reproductivo de tres especies formadoras de arrecife en bahía La Entrega, Oaxaca, México. M.Sc. thesis, Universidad Autónoma de Baja California, México, 117 pp.
- Stimson J. 1977. The annual cycle of density of zooxanthellae in the tissues of field and laboratory-held *Pocillopora damicornis* (Linnaeus). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 214: 35–48.
- Szmant AM, Gassman NJ. 1990. The effects of prolonged “bleaching” on the tissue biomass and reproduction of the reef coral *Montastrea annularis*. *Coral Reefs* 8: 217–224.

Recibido en agosto de 2009;
aceptado en febrero de 2010.