

Aclimatación fisiológica de *Porites panamensis* (Scleractinia: Poritidae) en condiciones marginales de alta latitud

Alexis E Trejo-Estrada¹, Clara E Galindo-Sánchez^{1*}, Alma P Rodríguez-Troncoso², Rafael A Cabral-Tena³, Luis E Calderón-Aguilera³, Lorena M Durán-Riveroll^{4,5}, Oscar E Juárez⁶

INFORMACIÓN DEL ARTÍCULO

Historial del artículo:

Recibido 17 de junio de 2024

Aceptado 12 de febrero de 2025

Publicado 11 de abril de 2025

READ IN ENGLISH:

<https://doi.org/10.7773/cm.v2025.3507>

AUTOR DE CORRESPONDENCIA

* E-mail: cgalindo@cicese.mx

¹ Departamento de Biotecnología Marina, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, 22860 Ensenada, Baja California, México.

² Departamento de Ciencias Biológicas, Centro Universitario de la Costa-Universidad de Guadalajara, 48280 Puerto Vallarta, Guadalajara, México.

³ Departamento de Ecología Marina, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, 22860 Ensenada, Baja California, México.

⁴ Departamento de Biotecnología Marina, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, 22860 Ensenada, Baja California, México.

⁵ Programa de Investigadoras e Investigadores por México, Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación, Ciudad de México, México.

⁶ Programa de Acuicultura, Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C., Instituto Politécnico Nacional, 23096 La Paz, Baja California Sur, México.

RESUMEN. Los corales hermatípicos que habitan altas latitudes afrontan condiciones ambientales subóptimas asociadas con cambios estacionales. En el centro del Golfo de California habita el coral *Porites panamensis* que está aclimatado a la eutrofización, la baja disponibilidad de luz y a amplias fluctuaciones en la temperatura superficial del mar (TSM). Los cambios fisiológicos involucrados en su umbral de resistencia están asociados a su plasticidad fenotípica. En este estudio se evaluó la respuesta interanual de aclimatación de *P. panamensis* en las temporadas cálidas y frías del 2022 y 2023 utilizando los marcadores fisiológicos de la densidad de endosimbiontes, la concentración de clorofila *a* (Cl *a*), así como el contenido total de lípidos en el tejido coralino. Además, se compararon datos de TSM, Cl *a*, carbono orgánico particulado (COP) y el coeficiente de atenuación difusa (K_d490) entre temporadas. Los resultados indicaron una diferencia significativa en la densidad de endosimbiontes entre temporadas (temporada fría: $\sim 4 \times 10^6$ células·cm⁻²; temporada cálida: $\sim 2 \times 10^6$ células·cm⁻²) y un incremento en la concentración de Cl *a* durante la temporada cálida del 2023. Observamos un incremento significativo en el contenido total de lípidos en la temporada cálida del 2023, posiblemente debido a la alta concentración de Cl *a* y COP durante todo el año (2022: 4.47 ± 1.75 mg·m⁻³; 2023: 403.3 ± 132.2 mg·m⁻³), que sugiere la existencia de potencial alimento todo el año para *P. panamensis*. Nuestros resultados indican que *P. panamensis* se aclimata a los cambios de temperatura y turbidez. Sugerimos que la regulación de la mixotrofia podría ser una estrategia clave de *P. panamensis* para afrontar las condiciones ambientales fluctuantes. La habilidad de alternar entre diferentes vías nutricionales con base en los cambios ambientales estacionales podría permitirle a *P. panamensis* distribuirse a través del Pacífico Oriental Tropical y habitar regiones subóptimas para el desarrollo coralino.

Palabras clave: corales marginales, plasticidad fenotípica, heterotrofia coralina, aclimatación, cambios estacionales.

INTRODUCCIÓN

El estudio de los corales hermatípicos se ha enfocado en los ecosistemas tropicales, donde las condiciones son oligotróficas, sin turbidez y térmicamente estables

(Hoegh-Guldberg 2011, Soares 2020). Sin embargo, se han documentado comunidades coralinas que habitan en subóptimas condiciones en todo el mundo (e.g., alta turbidez y altas tasas de sedimentación, eutrofización, amplios cambios de temperatura y bajo pH), lo cual sugiere que estas comunidades

Acceso abierto

En línea ISSN: 2395-9053

Verificado con Similarity Check impulsado por iThenticate

<https://doi.org/10.7773/cm.v2025.3507>



Este es un artículo de acceso abierto distribuido bajo los términos de [Creative Commons Attribution 4.0 International License \(CC BY 4.0\)](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), que permite compartir y adaptar el trabajo, siempre y cuando se dé el crédito apropiado a los autores originales y la fuente, proporcione un enlace a la licencia Creative Commons e indique si se realizaron cambios. Las figuras, tablas y otros elementos del artículo están incluidos en la licencia CC BY 4.0 del artículo, a menos que se indique lo contrario. Debe solicitar permiso al titular de los derechos de autor para utilizar material no cubierto por esta licencia. El título de la revista está protegido por derechos de autor propiedad de la Universidad Autónoma de Baja California, y el título y el logotipo de la revista no están sujetos a esta licencia.

poseen una mayor capacidad para tolerar condiciones subóptimas (Camp et al. 2018, Burt et al. 2020, Soares 2020).

Las comunidades coralinas marginales son distintas ecológicamente en comparación con los arrecifes tropicales; en ellas se muestra una menor diversidad de especies, no existe formación de matriz arrecifal y la cobertura coralina está representada por especies con amplia tolerancia (Perry y Larcombe 2003, Browne y Bauman 2023, Schoepf et al. 2023). Con base en lo anterior, se ha generado la hipótesis de que estas comunidades tienen el potencial para enfrentar condiciones estresantes a nivel local y regional y, por consiguiente, afrontar los efectos del cambio climático (Perry y Larcombe 2003, Schoepf et al. 2023).

Se ha predicho que el cambio climático será multifactorial, lo cual podría afectar negativamente a los arrecifes de coral de diferentes maneras (Veron et al. 2009); por ejemplo, podría incrementar los eventos de blanqueamiento coralino (i.e., la pérdida del endosimbionte fotosintético) y, eventualmente, degradar los ecosistemas arrecifales. Lo anterior, podría provocar la pérdida de los servicios ecológicos y económicos que los arrecifes proveen a la humanidad (Veron et al. 2009, Oliver et al. 2018, Sully et al. 2019). Actualmente, existen comunidades coralinas marginales que habitan condiciones ambientales similares a las condiciones predichas de cambio climático, lo cual nos permitiría evaluar a priori cómo podrían responder los corales a los futuros cambios ambientales y como podrían afrontar condiciones subóptimas (Perry y Larcombe 2003, Camp et al. 2018, Schoepf et al. 2023).

El Golfo de California (GC) representa el límite de distribución nororiental de los corales hermatípicos en la región del Pacífico Oriental Tropical (Glynn y Ault 2000). Bahía de los Ángeles (BLA) se encuentra localizada en la región central del GC, cerca de la Región de las Grandes Islas, y es considerada como un ambiente de alta latitud para las comunidades coralinas (29° N). Se han reportado 13 especies coralinas en BLA, de las cuales 2 son hermatílicas (*Porites panamensis* y *Porites sverdrupi*), y 11 son ahermatílicas (Reyes-Bonilla et al. 2007). La comunidad coralina de BLA no es capaz de formar una matriz arrecifal debido a las extremas bajas temperaturas durante la temporada fría, la alta turbidez y la alta productividad (Reyes-Bonilla et al. 2007). Un estudio previo en BLA reportó que *P. panamensis* colonizó áreas rocosas con una cobertura media de 2.5% (Halfar et al. 2005).

La amplia distribución latitudinal de *P. panamensis* se extiende desde el ecuador (−0.26 °S) hasta el norte del GC (31° N) (Glynn et al. 1994, Reyes-Bonilla et al. 2007), e incluso esta especie está presente en condiciones subóptimas, tales como ventilas de CO₂, estuarios y altas latitudes (Norzagaray-López et al. 2015, Zapata y Lozano-Cortés 2015, Oporto-Guerrero et al. 2018). *Porites panamensis* muestra una menor susceptibilidad ante anomalías térmicas en comparación con otras especies coralinas distribuidas en el Pacífico Oriental Tropical. Por ejemplo, el evento de El Niño 1997-1998 desencadenó un evento de blanqueamiento masivo que causó una mortalidad del 90% de cobertura de

Pocillopora spp., pero en *P. panamensis* solamente fue el 50% (Carriquiry et al. 2001, Reyes-Bonilla 2001). Además, Reyes-Bonilla et al. (2002) reportaron un evento de blanqueamiento generalizado que fue causado por La Niña 1998-1999, el cual causó una mayor mortalidad de *Pocillopora* spp. que otros taxones coralinos, incluido *Porites* sp.

Los marcadores fisiológicos como la densidad de endosimbiontes, la concentración de pigmentos y el contenido total de lípidos son utilizados comúnmente para evaluar la salud coralina. Por ejemplo, cuantificar las reservas energéticas nos permite entender su aclimatación a una escala local y temporal, así como entender las respuestas ante eventos de estrés en diferentes taxones coralinos (Kemp et al. 2014, Nielsen et al. 2018, Martínez-Castillo et al. 2020, Chapron et al. 2022). *Porites panamensis* ha desarrollado diferentes estrategias fisiológicas que le permiten aclimatarse exitosamente a condiciones ambientales locales y regionales del Pacífico Oriental Tropical (Martínez-Castillo et al. 2020, Santiago-Valentín et al. 2023). Sin embargo, la respuesta fisiológica de *P. panamensis* ante las condiciones subóptimas de BLA permanece desconocida, a pesar de que en esta área se ha registrado una menor calcificación (Cabral-Tena et al. 2013, Norzagaray-López et al. 2015) y una alta tasa de reclutamiento, lo cual contrasta con su conoespecífico tropical (Tejada-Begazo et al. 2022); lo anterior demuestra la habilidad de *P. panamensis* para afrontar con condiciones subóptimas.

El objetivo principal de este estudio es describir los cambios fisiológicos involucrados en la aclimatación de *P. panamensis* en condiciones ambientales subóptimas en BLA. Nuestra hipótesis es que presentará una aclimatación estacional con un alto contenido de lípidos, una alta densidad de endosimbiontes y baja concentración de clorofila *a* durante la temporada fría en contraste con la temporada cálida. Este estudio contribuye a los esfuerzos actuales por entender la plasticidad fisiológica de las comunidades coralinas marginales y los mecanismos fisiológicos responsables de la amplia tolerancia de *P. panamensis*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El área de estudio se encuentra en el sureste de Isla La Llave dentro de BLA, en la región central del GC (Fig. 1). Esta área se caracteriza por tener amplias fluctuaciones en la temperatura superficial del mar (TSM), que va desde ~14 °C a ~34 °C, y ser eutrófica debido a la mezcla vertical en el Canal de Ballenas, la cual es causada por cambios de marea y la compleja batimetría (Álvarez-Borrego 2007, Torres-Delgado et al. 2013). Además, los vientos provenientes del noroeste en invierno y del suroeste en verano generan condiciones de surgencia a lo largo de la costa este de la bahía (Martínez-Fuentes et al. 2022) que resultan en una alta productividad, agua eutrófica y condiciones turbias (Halfar et al. 2005, Ledesma-Vázquez et al. 2009, Torres-Delgado

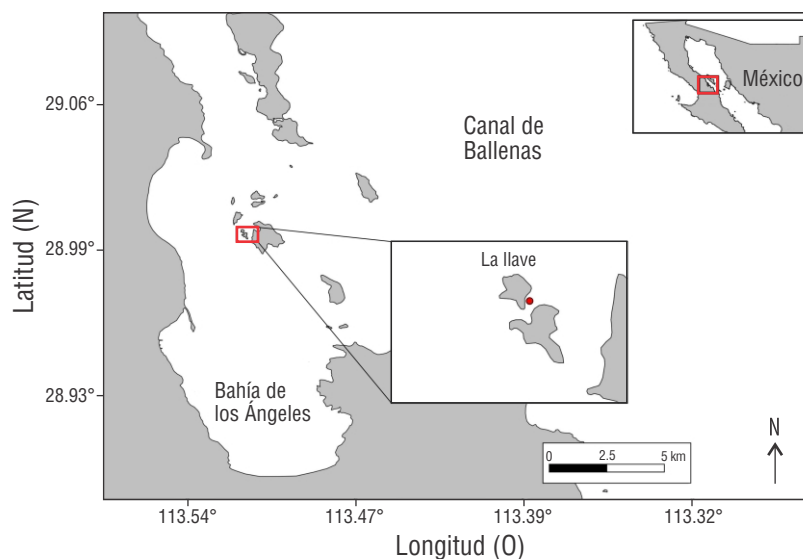


Figura 1. Área de estudio de Isla La Llave, Bahía de los Ángeles, el centro-oriental del Golfo de California. El sitio de recolecta está indicado con el punto rojo.

et al. 2013, Martínez-Fuentes et al. 2022). Las condiciones oceanográficas del Canal de Ballenas afectan fuertemente las condiciones fisicoquímicas de BLA, debido a canales que facilitan el transporte de agua eutrófica y acidificada a la bahía (Amador-Buenrostro et al. 1991, Martínez-Fuentes et al. 2022). Bahía de los Ángeles posee 2 temporadas bien definidas: la temporada fría, que abarca de diciembre a mayo, la cual está caracterizada por una baja TSM y una alta concentración de nitratos, y la temporada cálida, que abarca de junio a noviembre, que posee una alta TSM y baja concentración de nitratos (Martínez-Fuentes et al. 2022).

Muestreo en campo

Se realizaron 2 campañas de muestreo durante la temporada fría (marzo del 2022 y marzo del 2023) y 2 campañas de muestreo en la temporada cálida (octubre del 2022 y agosto del 2023). Se seleccionaron aleatoriamente colonias sanas en la zona de estudio, de las cuales se recolectaron (5-10 m de profundidad) fragmentos coralinos (2 cm de longitud [marzo 2022: $n = 15$; octubre 2022: $n = 30$; marzo 2023: $n = 30$; agosto: $n = 30$]). El muestreo de los fragmentos se realizó por triplicado. Todas las muestras fueron fijadas individualmente con una solución al 10% de formaldehído en agua de mar filtrada, transportadas al laboratorio y almacenadas a temperatura ambiente ($\sim 20^\circ\text{C}$) hasta su procesamiento.

Caracterización ambiental

Para caracterizar las condiciones ambientales del agua en el área de estudio, se utilizaron la TSM, el coeficiente de atenuación difusa (K_d490), como indicador de turbidez, la clorofila *a* (*Cl a*), como un indicador de concentración de nutrientes y

producción primaria, y carbono orgánico particulado (COP) como indicador de productividad. Cada punto de los datos representa el promedio de mediciones de cada 8 días (resolución de 4 km^2). Adicionalmente, obtuvimos datos históricos de TSM desde 2002 al 2024 para evaluar el efecto de El Niño en BLA. Todos los datos fueron descargados del satélite AquaMODIS Giovanni online data system (GIOVANNI 2024). Estos datos fueron utilizados para correlacionar las respuestas fisiológicas con las condiciones ambientales.

Marcadores fisiológicos

Densidad de endosimbiontes y concentración de clorofila a

Las muestras fueron lavadas con agua de mar filtrada (AMF) y descalcificadas con ácido acético 10% por $\sim 16\text{ h}$. El área exacta del tejido descalcificado fue calculada con el programa ImageJ (Abràmoff et al. 2004). El tejido fue homogeneizado en 1 mL de AMF a través de 2 ciclos de sonicación (15 s cada uno), con un tiempo intermedio de descanso de 15 s utilizando una amplitud de 70% (Q500, QSONICA, SONICATORS, Newtown, EE. UU.). Las muestras fueron diluidas (1:10) con AMF, teñida con Lugol y se realizaron conteos de los simbiontes con un hematocitómetro (8 conteos por muestra) utilizando un microscopio Motic BA310E (Motic, Hong Kong, China). Los conteos fueron normalizados a 1 cm^2 y reportados como células $\cdot\text{cm}^{-2}$.

Los pigmentos de los endosimbiontes fueron extraídos de 200 μL de tejido previamente homogeneizado con AMF. Antes de la extracción de pigmentos, las muestras fueron centrifugadas a $1,500 \times g$ durante 5 min para eliminar el sobrenadante. Los residuos de sal fueron limpiados agregando 1 mL de agua MiliQ a la muestra y fue centrifugada

con las mismas condiciones mencionadas anteriormente. Una vez que el tejido se centrifugó, se eliminó el sobrenadante e inmediatamente el tejido fue resuspendido con un pistilo de plástico en 1 mL de metanol 100% y se incubó a -20°C en oscuridad durante 24 h. La Cl *a* fue cuantificada con espectrofotometría y estimada siguiendo la ecuación de Parsons et al. (1984) con corrección del blanco de turbidez:

$$\text{Clorofila } a = 11.85(E_{664}) - 1.54(E_{647}) - (E_{630}), \quad (1)$$

donde *E* es el valor de absorbancia de cada longitud de onda corregido con el blanco. La concentración de Cl *a* fue normalizada por célula. Las estimaciones están expresadas en picogramos (pg) de Cl *a*·célula⁻¹.

Contenido de lípidos totales

Los lípidos se extrajeron siguiendo el método de Folch et al. (1956) con modificaciones realizadas por Rodríguez-Troncoso et al. (2010). En breve, 0.15 g de tejido coralino fue lavado con agua destilada y secados durante 24 h a 60°C . Los lípidos fueron extraídos con una solución de cloroformo:metanol en proporción 2:1. La precipitación se realizó con KCl 8%; posteriormente, se realizaron lavados con una solución de metanol:agua en proporción 1:1, se mezcló con vórtex y se decantó el sobrenadante. El cloroformo se evaporó en una estufa a 60°C durante 12 h. Finalmente, se pesaron los lípidos y se expresaron como gramos de lípidos por gramo de tejido seco (g de lípido·g⁻¹ TS). Todos los indicadores fisiológicos fueron expresados como media $\pm$ desviación estándar (DE).

Análisis estadístico

Los datos fisiológicos y los datos ambientales no presentaron normalidad u homogeneidad de varianzas. Por lo anterior, se realizaron las pruebas no paramétricas de Kruskal-Wallis ($\alpha = 0.05$) y las pruebas pareadas de Dunn ($\alpha = 0.05$) y ajustes del valor de *P* de Bonferroni para evaluar las diferencias estadísticas entre los indicadores y las variables ambientales entre las temporadas. Debido a la alta variación del K_a490, Cl *a* y COP, y por su falta una tendencia estacional clara (Fig. S1), sólo realizamos análisis de correlación de Spearman de la TSM con los indicadores fisiológicos. Todos los análisis estadísticos fueron realizados en el software estadístico R v. 4.1.3 (R Core Team 2022). Las pruebas pareadas de Dunn fueron llevadas a cabo con la paquetería 'FSA' (v. 0.9.5). Los gráficos fueron realizados en GraphPad Prism v. 5.00 (GraphPad Software, La Jolla, EE. UU.).

RESULTADOS

Caracterización ambiental

La TSM fluctuó alrededor de los 15°C entre la temporada cálida y la fría (Fig. 2a). Las temperaturas más cálidas

se observaron entre julio y septiembre ($29.42 \pm 1.24^{\circ}\text{C}$) y las temperaturas más frías entre diciembre y marzo ($16.1 \pm 1.04^{\circ}\text{C}$). El análisis de Kruskal-Wallis indicó que las diferencias significativas en la TSM se presentaron entre temporadas ($H = 64.65$, $P = 0.003$) (Fig. S1a). Las comparaciones de Dunn revelaron diferencias significativas entre las temporadas frías y cálidas ($P < 0.001$) (Table S1). El K_a490 tuvo amplia variación durante todo el año, pero con picos máximos en febrero, abril y agosto del 2022 y febrero, marzo, abril y noviembre del 2023 (Fig. 2b). Sin embargo, no hubo diferencias significativas entre temporadas ($H = 6.3436$, $P = 0.09$) (Fig. S1b). La Cl *a* ambiental exhibió una alta variación en el tiempo (Fig. 2c) con picos más altos en febrero y abril del 2022 y un pico mayor en noviembre del 2023. El valor promedio de Cl *a* se encontró entre 3.7 a 6.6 mg·m⁻³, pero no se encontraron diferencias significativas ($H = 5.4722$, $P = 0.14$; Fig. S1c). El carbono orgánico particulado mostró, de igual forma, amplias fluctuaciones durante el año (Fig. 2d), con una mayor concentración en los meses de febrero, abril y agosto del 2022 y en enero, febrero, noviembre y diciembre del 2023. No obstante, las concentraciones de COP permanecieron por encima de 200 mg·m⁻³ durante todos los meses. El análisis de Kruskal-Wallis indicó diferencias significativas entre las 2 temporadas, y la prueba de Dunn reveló una diferencia significativa entre la temporada cálida del 2023 y la temporada fría del 2023 ($H = 11.29$, $P = 0.01$) (Fig. S1d) y una diferencia significativa entre la temporada cálida del 2022 y la temporada fría del 2023 ($Z = -2.74$, $P = 0.03$) (Tabla S1).

Densidad de endosimbiontes y clorofila *a*

La densidad de endosimbiontes fue ~ 2 veces mayor en las temporadas frías ($3.6 \times 10^6 \pm 1.04 \times 10^6$ células·cm⁻²) comparadas con las temporadas cálidas ($1.7 \times 10^6 \pm 0.7 \times 10^6$ células·cm⁻²) en ambos años (Fig. 3a). La prueba de Kruskal-Wallis mostró diferencias significativas ($H = 55.3$, $P < 0.001$) en la densidad de endosimbiontes entre temporadas, y la comparación por pares reveló diferencias significativas ($P < 0.001$) (Table S2) entre las temporadas cálidas y frías. Se encontró que la concentración de Cl *a* de endosimbiontes (Fig. 3b) oscilaba entre 1.3 pg·célula⁻¹ (temporada cálida) y 2.6 pg·célula⁻¹ (temporada fría). Se observaron diferencias significativas en la Cl *a* entre temporadas ($H = 24.60$, $P < 0.001$) y se detectó un incremento significativo durante la temporada cálida del 2023 comparada con la temporada cálida del 2022 ($Z = -3.99$, $P < 0.001$) (Table S2) y la temporada fría del 2023 ($Z = 4.61$, $P < 0.001$).

Contenido de lípidos totales

El promedio del contenido total de lípidos en *P. panamensis* osciló entre 0.22 ± 0.11 g de lípido·g⁻¹ TS y 0.41 ± 0.16 g de lípido·g⁻¹ TS en la temporada cálida y fría, respectivamente. Se observaron diferencias significativas con la prueba de Kruskal-Wallis entre temporadas ($H = 17.66$, $P < 0.001$),

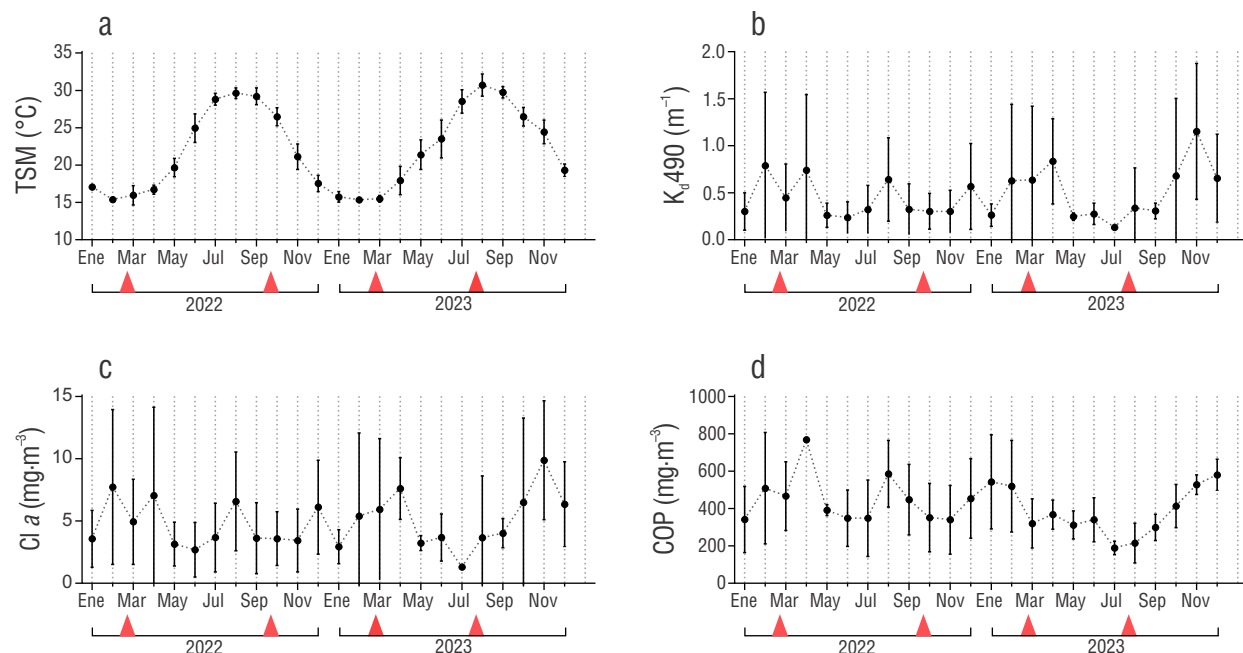


Figura 2. Caracterización ambiental de los años de muestreo. Temperatura superficial del mar (TSM) (a), coeficiente de atenuación difusa (K_d490) (b), concentración de clorofila *a* (Cl *a*) (c), carbono orgánico particulado (COP) (d). Los triángulos rojos indican los meses de muestreo. Los puntos en las gráficas representan el promedio mensual $\pm$ desviación estándar.

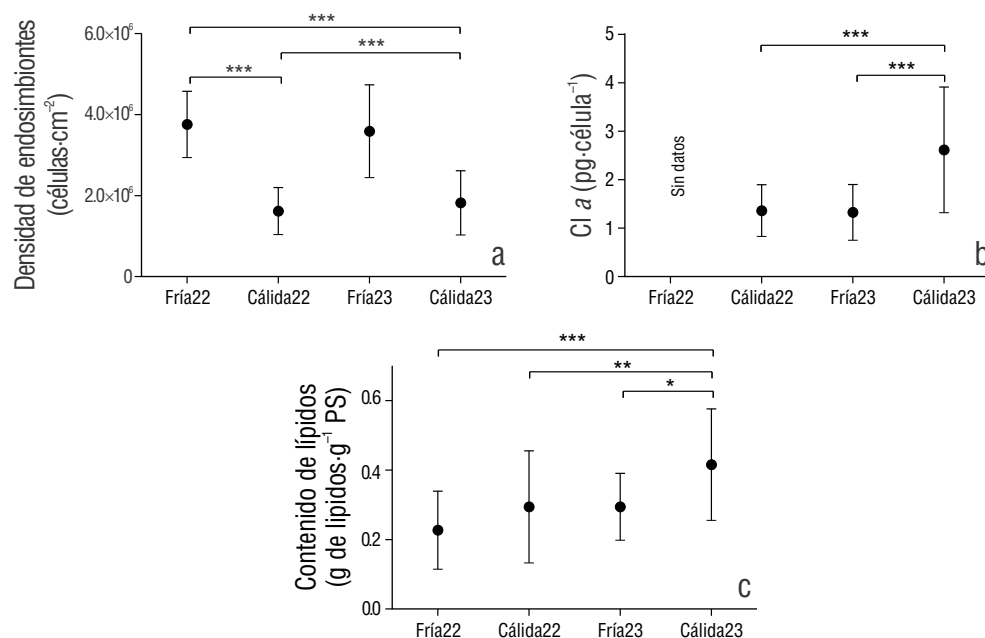


Figura 3. Indicadores fisiológicos de *Porites panamensis* utilizados en este estudio. Densidad de endosimbiontes (a), concentración de clorofila *a* (Cl *a*) del endosimbionte (b), contenido total de lípidos (c). Los valores representan la media $\pm$ desviación estándar. Los asteriscos denotan el nivel de significancia de las comparaciones pareadas de Dunn: *** ($P < 0.001$), ** ($P < 0.01$) y * ($P < 0.05$).

y las pruebas pareadas indicaron un incremento significativo (Table S2) en el contenido total de lípidos en la temporada cálida del 2023 (Fig. 3c) comparado con la temporada cálida del 2022 ($Z = -2.92$, $P = 0.01$), la temporada fría del 2022 ($Z = 3.83$, $P < 0.001$) y la temporada fría del 2023 ($Z = 2.69$, $P = 0.02$). No se observaron cambios significativos entre temporadas frías.

Correlaciones de Spearman

La TSM y la densidad de endosimbiontes tuvieron una correlación negativa significativa ($r = -0.60$, $P < 0.001$). Por otro lado, la $Cl a$ de endosimbiontes y el contenido total de lípidos tuvieron una relación positiva significativa con la TSM ($r = 0.37$, $P < 0.001$ y $r = 0.51$, $P < 0.001$, respectivamente).

DISCUSIÓN

La regulación de endosimbiontes del hospedero en respuesta a los cambios de temperatura es un mecanismo de aclimatación ampliamente estudiado en corales ramificados, tales como *Pocillopora damicornis*, *Acropora humilis* y *Acropora formosa* (Stimson 1997, Fagoonee et al. 1999, Jandang et al. 2022) y con el conespecífico tropical de *P. panamensis* (Martínez-Castillo et al. 2020, Santiago-Valentín et al. 2023). La TSM tiene un papel crucial en la regulación de la fisiología coralina (Saxby et al. 2003, Al-Sofyani 2013). Los periodos cálidos incrementan la respiración y las tasas de fotosíntesis (Coles y Jokiel 1977, Borell et al. 2008, Al-Sofyani 2013), mientras que la temperatura fría disminuye el metabolismo, la eficiencia fotosintética y la traslocación de fotosintetatos al hospedero (Saxby et al. 2003, Rodríguez-Troncoso et al. 2014). En ambos casos, si la TSM excede la termo-tolerancia del coral, se induce estrés oxidativo, lo cual resulta en la pérdida de endosimbiontes y, consecuentemente, en blanqueamiento coralino (Brown 1997, Saxby et al. 2003, Lesser 2011). En este sentido, a pesar de que colectamos en 3 diferentes regímenes de temperatura, no observamos blanqueamiento, lo cual confirma la amplia termotolerancia de *P. panamensis*.

Realizamos una recolecta en agosto del 2023, durante el evento El Niño Oscilación Sureña (ENOS) que causó el cuarto evento global de blanqueamiento (Reimer et al. 2024). En el Pacífico Sur Mexicano, este evento ENOS incrementó la TSM ~ 2 °C por encima de los registros históricos durante al menos 4 meses, lo cual causó un blanqueamiento generalizado y una mortalidad entre el 50-90% de cobertura coralina que afectó a los 3 géneros coralinos hermatípicos más importantes: *Porites* sp., *Pocillopora* sp. y *Pavona* sp. (López-Pérez et al. 2024). En este estudio, se observó una anomalía positiva de ~ 1.48 °C en agosto del 2023 (Fig. 4); sin embargo, estas condiciones no desencadenaron un evento de blanqueamiento en *P. panamensis*. Se ha reportado anteriormente que los procesos de mezcla que causan surgencias en la Región de las Grandes Islas podrían disminuir el efecto de eventos El

Niño (Santamaría-del-Angel et al. 1994, Álvarez-Borrego 2007), lo cual podría explicar los patrones de la TSM observados durante el 2023. Nuestros resultados, pueden interpretarse de 2 maneras: (1) la anomalía térmica durante agosto pudo ser un efecto de El Niño que resalta la termotolerancia de *P. panamensis*, o (2) el efecto de la anomalía térmica fue enmascarada por los procesos de surgencia, lo cual sugiere que BLA es un potencial refugio para los corales ante la tendencia actual del incremento de la TSM.

La variación estacional de endosimbiontes en poblaciones coralinas naturales ha sido ampliamente estudiada, con mayor densidad de endosimbiontes observada en invierno que en verano (Stimson 1997, Fagoonee et al. 1999, Martínez-Castillo et al. 2020, Jandang et al. 2022). La reducción de endosimbiontes durante las temporadas cálidas está asociada a una respuesta antioxidante del hospedero, una estrategia para afrontar el incremento de temperatura (Liñán-Cabello et al. 2010, Madeira et al. 2015), cuando la proliferación de dinoflagelados y la fotosíntesis se acelera (Coles y Jokiel 1977, Patthanasi et al. 2022). Este efecto se observó con la reducción del 50% de las células de endosimbiontes durante las temperaturas cálidas (Fig. 5a), como una respuesta del hospedero para regular la actividad del endosimbionte. La temperatura fría reduce la fotosíntesis y la traslocación de fotosintetatos, debido a una reducción en el desarrollo del fotosistema II (Saxby et al. 2003), subsecuentemente asociada a una disminución de la concentración de $Cl a$ (Roth et al. 2012, Rodríguez-Troncoso et al. 2014). No observamos reducciones en la concentración de $Cl a$ durante las temperaturas más frías o cálidas registradas, lo cual muestra que tanto el hospedero como el endosimbionte poseen una alta termotolerancia (Fig. 5b). No obstante, la alta densidad de endosimbiontes en la temporada fría indica que el hospedero permite

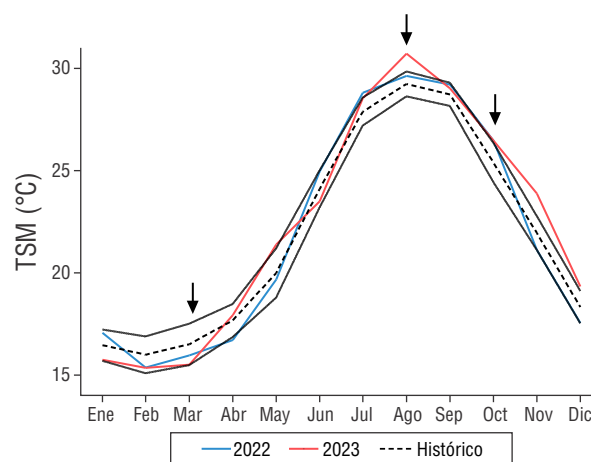


Figura 4. Promedio histórico $\pm$ desviación estándar de los datos satelitales de la temperatura superficial del mar (2002-2024) en Bahía de los Ángeles, Golfo de California. Las líneas roja y anaranjada hacen referencia a los años de recolección. Las flechas negras denotan el mes en que se realizó el muestreo.

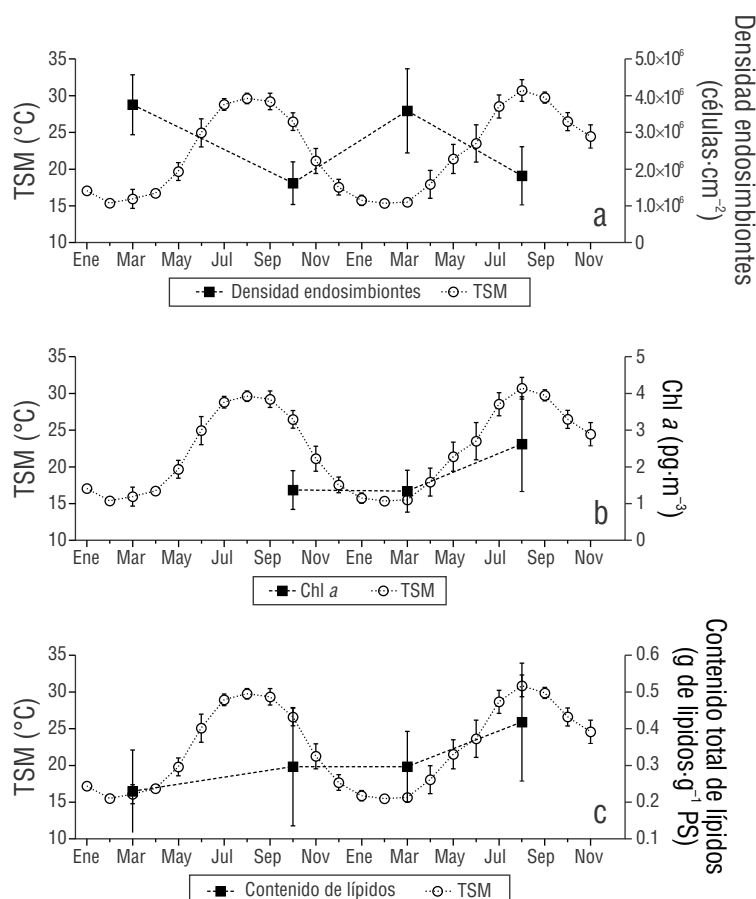


Figura 5. Efecto de la temperatura de la superficie del mar (TSM) en los indicadores fisiológicos. Densidad de endosimbiontes (a), concentración de clorofila *a* (Cl *a*) del endosimbionte (b), contenido total de lípidos (c). Los valores representan la media $\pm$ desviación estándar.

la proliferación de dinoflagelados para compensar la baja traslocación de fotosintetatos para suplir sus reservas energéticas. Esto es consistente con lo reportado para *Pocillopora verrucosa* del Pacífico Oriental sujeto a estrés por frío (Rodríguez-Troncoso et al. 2014). En poblaciones naturales, este patrón también fue observado en *Acropora damicornis* y *P. damicornis* en Tailandia (Jandang et al. 2022) y en el conespecífico tropical de *P. panamensis* (Martínez-Castillo et al. 2020) en donde la Cl *a* de dinoflagelados disminuyó en temperaturas más frías, a pesar de que el número de células endosimbiontes incrementó en el hospedero.

Se ha documentado en diferentes estudios una correlación positiva entre la densidad de endosimbiontes y nutrientes, especialmente con el nitrógeno inorgánico (Marubini et al. 1996, Nalley et al. 2023, Zhang et al. 2023). Martínez-Fuentes et al. (2022) reportaron un incremento en la concentración de nitratos ($13 \pm 5 \mu\text{M}$) en comparación con la temporada cálida ($2 \pm 1.5 \mu\text{M}$) cerca de Isla La Llave durante la temporada fría durante un monitoreo de 2 años en BLA. Si consideramos la correlación positiva entre la densidad de endosimbiontes y los nutrientes en diferentes especies coralinas, otra explicación para las variaciones temporales de la densidad de endosimbiontes podría estar relacionada con la fluctuación natural de

nutrientes en BLA. No estimamos la concentración de nutrientes en la columna de agua durante los muestreos para evaluar lo anterior. Sin embargo, los datos de clorofila satelital (Fig. 2c) mostraron una alta variación y condiciones eutróficas en ambos años. El suministro continuo de nutrientes podría mejorar la proliferación de endosimbiontes en el hospedero.

En una escala local, observamos que la densidad de endosimbiontes (célula·cm⁻²) fue 5 veces mayor comparada con la reportada para el conespecífico tropical de *P. panamensis* (Martínez-Castillo et al. 2020, Santiago-Valentín et al. 2023), pero con una menor concentración de Cl *a* (Table 1). Además, el K_d490 indica que BLA posee una turbidez 5 veces mayor en comparación con los sitios tropicales en donde se distribuye el conespecífico tropical de *P. panamensis* (Rodríguez-Troncoso et al. 2023) debido a la alta concentración de materia orgánica particulada que rápidamente atenúa la luz (Devlin et al. 2008). Los corales responden de diferentes maneras a las condiciones de luz limitadas; por ejemplo, el hospedero puede inducir la proliferación celular del endosimbionte, el cual también puede incrementar sus pigmentos fotosintéticos (Hoegh-Guldberg y Smith 1989, Fagoonee et al. 1999, Titlyanov et al. 2001, Titlyanov et al. 2002). Los endosimbiontes dinoflagelados pueden absorber energía solar a diferentes longitudes de onda en el

espectro de luz. Mientras la *Cl a* absorbe luz a ~680 nm, otros pigmentos, como la peridinina, absorben un rango más amplio del espectro (~450-550 nm) (Roth 2014). De esta forma, la turbidez persistente en el área de estudio y la baja penetración de ondas de longitud corta podrían explicar la ligera variación que se observó en la *Cl a* y resalta el papel de los pigmentos accesorios en la fotoaclimatación de los dinoflagelados. Asimismo, nuestros resultados revelaron que la regulación de endosimbiontes por parte del hospedero posee un papel importante en la fotoaclimatación de *P. panamensis* a condiciones turbias.

La fuente primaria de energía en los corales que habitan condiciones oligotróficas es la luz solar; la fotosíntesis es realizada por los endosimbiontes, los cuales traslocan por encima del 90% de los fotosintetatos al hospedero (Muscatine y Hand 1958, Trench 1971, Falkowski et al. 1984, Oku et al. 2003). Los cambios estacionales afectan los presupuestos energéticos de poblaciones coralinas naturales de *Goniastrea aspera*, *Acropora millepora* y el conespecífico tropical de *P. panamensis* (Tabla 1), los cuales muestran un alto contenido de lípidos en los meses más fríos en comparación con los meses cálidos (Yamashiro et al. 2005, Conlan et al. 2020, Martínez-Castillo et al. 2020, Santiago-Valentín et al. 2023), debido a que el endosimbionte contribuye a más del 50% de los lípidos totales del holobionte, como se ha demostrado en *Acropora hyacinthus* (Zhang et al. 2023). La contribución de lípidos del endosimbionte al coral podría ser un patrón general

en corales, puesto que se ha reportado una correlación positiva entre la densidad de células endosimbiontes y el contenido de lípidos en al menos 8 especies coralinas (Yamashiro et al. 2005). No obstante, no observamos una pérdida de lípidos en la temporada cálida, a pesar de que hubo una disminución del 50% de células endosimbióticas, lo cual sugiere una fuente de energía alterna que contribuyó a la biosíntesis de lípidos, tal como la heterotrofia, un mecanismo utilizado principalmente por corales en zonas templadas (Ferrier-Pagés et al. 2011).

Por otro lado, la actividad reproductiva puede reducir también el contenido de lípidos en corales, aproximadamente entre 10% y 40% debido a la maduración de los huevos que son ricos en lípidos (Oku et al. 2003, Viladrich et al. 2016, Viladrich et al. 2017, Conlan et al. 2020). *Porites panamensis* es un coral gonocórico incubador que tiene actividad reproductiva durante todo el año, con su mayor pico durante las temperaturas más cálidas (Glynn et al. 1994, Carpizo-Ituarte et al. 2011, Santiago-Valentín et al. 2023); sin embargo, las condiciones locales en donde habite pueden modificar sus patrones reproductivos (Santiago-Valentín et al. 2018). A pesar de que no hay datos de la maduración de gametos o la presencia de larvas de *P. panamensis* en BLA, se ha reportado una alta tasa de reclutamiento durante los meses de alta temperatura, principalmente, entre agosto y noviembre (Tejada-Begazo et al. 2022), lo que sugiere un incremento de la actividad reproductiva. Aunque colectamos en la temporada cálida en ambos años, cuando los lípidos presuntamente

Tabla 1. Comparación de las condiciones ambientales en tres sitios del Pacífico mexicano en donde habita *Porites panamensis* y los indicadores fisiológicos evaluados en este estudio. TSM: temperatura superficial del mar; K_d490 : coeficiente de atenuación difusa; *Cl a*: clorofila *a*; COP: carbono orgánico particulado; TS: tejido seco.

	Variable	Bahía de los Ángeles	Islas Marietas	Oaxaca
		(29° N)	(20° N)	(15° N)
Condiciones ambientales	TSM	22.2 ± 5.6*	28.7 ± 2.2	28.3 ± 2.1 [†]
	K_d490	0.4 ± 0.2*	0.08 ± 8.8 × 10 ⁻³ §	0.13 ± 1.0 [†]
	<i>Cl a</i>	4.5 ± 5.2*	-	-
	Nitratos	4 ± 4.1 [†]	0.36 ± 0.6 [‡]	-
	COP	403.3 ± 132.2*	-	-
Indicador fisiológico	Densidad de endosimbiontes (células·cm ⁻²)	2.6 ± 1.3*	0.4 ± 0.04 [‡]	0.2 ± 0.1 [†]
	<i>Cl a</i>	1.7 ± 1.0 (pg·cell ⁻¹)*	33.4 ± 5.6 (ng·cell ⁻¹) [‡]	26.5 ± 12.5 (pg·cell ⁻¹) [†]
	Contenido total de lípidos (g de lípido·g ⁻¹ TS)	0.32 ± 0.15*	0.2 ± 0.03 [‡]	0.22 ± 0.1 [†]

*Este estudio, [†]Martínez-Fuentes et al. (2022), [‡]Martínez-Castillo et al. (2022), [§]Rodríguez-Troncoso et al. (2023), [†]Santiago-Valentín et al. (2022).

son invertidos en la producción de gametos, no observamos una disminución del contenido total de lípidos (Fig. 5c).

Se ha revelado con análisis de isótopos estables que los corales (*Porites* spp., *Platygyra* spp. y *Pocillopora* spp.) incrementan la actividad heterotrófica en ambientes turbios (Fox et al. 2018, Travaglione et al. 2023) y que pueden alimentarse de plancton con tamaños desde picoplancton a mesoplancton (partículas de 0.2-1,000 μm de tamaño), que contribuye ~15-35% de los requerimientos metabólicos diarios que requiere una colonia sana (Houlbrèque y Ferrier-Pagès 2009). Además, Anthony (2006) observó que las colonias coralinas que habitan en agua turbia tienden a incrementar hasta 4 veces el contenido total de lípidos en contraste con sus contrapartes en agua clara. En este sentido, observamos una alta fluctuación de C18 y de COP en el tiempo (Fig. 2c, d), lo cual representa una fuente potencial de alimento para *P. panamensis* que podría contribuir a la biosíntesis de lípidos. Si el coral *P. panamensis* incrementa su alimentación heterotrófica, esto podría compensar las posibles pérdidas lipídicas causadas por la reducción de densidad de endosimbiontes o la inversión de lípidos a la actividad reproductiva durante la temporada cálida.

Los corales pueden ser autotróficos, heterotróficos o mixotróficos, cada estrategia está relacionada con su tolerancia térmica. La mixotrofia, la obtención de nutrientes de los fotosintetizadores y heterotrofia, está bien documentada en corales y se sugiere que es la estrategia nutricional más exitosa (Houlbrèque y Ferrier-Pagès 2009, Viladrich et al. 2017, Sturaro et al. 2021). Conti-Jerpe et al. (2020) observaron que la estrategia nutricional está altamente relacionada a la tolerancia coralina; por ejemplo, los corales autotróficos (e.g., *Acropora samoensis*, *A. pruinosa* y *Goniopora lobata*) fueron los menos tolerantes al estrés térmico, mientras que los corales mixotróficos y heterotróficos (e.g., *Porites* spp., *Pavona* spp., *Turbinaria* spp. y *Platygyra* spp.) fueron notablemente más termotolerantes (Conti-Jerpe et al. 2020). A pesar de que nosotros no establecimos las vías nutricionales de *P. panamensis* en BLA, nuestras observaciones de su tolerancia térmica nos permiten realizar la hipótesis de que esta especie es mixotrófica, lo cual podría explicar su habilidad para aclimatarse y su éxito en condiciones ambientales subóptimas.

CONCLUSIONES

Este estudio demuestra la alta plasticidad fenotípica de *P. panamensis* a través de la adaptación local a condiciones de luz limitadas y eutróficas, con amplias fluctuaciones de TSM. Nuestros resultados resaltan el papel del hospedero a través de una inducción para la proliferación de células endosimbióticas, lo cual representa un mecanismo de fotoaclimatación que mejora la obtención de energía. Asimismo, los resultados sugieren que *P. panamensis* exhibe una respuesta estacional a las condiciones limitadas de luz en BLA, lo cual resulta en el incremento de 5 veces más células endosimbióticas en general. Por otro lado, nuestras observaciones indican una prevalente condición de turbidez y productividad que

podría promover una estrategia mixotrófica en *P. panamensis*, la cual puede compensar las pérdidas lipídicas durante los meses más cálidos debido a la disminución de endosimbiontes y al incremento en la actividad reproductiva. Además, las áreas de surgencias presentes en la región podrían proveer un refugio ante los eventos de anomalías térmicas; sin embargo, son necesarios más estudios para poder confirmar esto. Asimismo, futuros estudios deben caracterizar otros pigmentos de los dinoflagelados simbiotes que podrían ser benéficos en ambientes turbios. Análisis isotópicos y moleculares, tales como RNA-seq, son necesarios ya que podrían permitirnos confirmar la mixotrofia del coral *P. panamensis* y descubrir los mecanismos celulares fundamentales que están involucrados en la aclimatación y resistencia de esta especie. Este estudio contribuye al entendimiento de la fisiología de *P. panamensis* bajo condiciones subóptimas, y sugiere que la mixotrofia es una estrategia fundamental para la amplia tolerancia de *P. panamensis*. Finalmente, resalta la importancia de estudiar el efecto de las estrategias nutricionales en otras especies coralinas para afrontar el efecto de impactos climáticos locales, regionales y globales.

Traducido al español por los autores.

DECLARACIONES FINALES

Material suplementario

El material suplementario de este trabajo se puede descargar del siguiente enlace: <https://www.cienciasmarinas.com.mx/index.php/cm/article/view/3507/420421160>

Agradecimientos

Los autores agradecen a la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT) y la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) por el permiso de entrada a la Reserva de la Biosfera Zona Marina Bahía de los Ángeles, Canales de Ballenas y de Salsipuedes y por las facilidades para realizar este estudio. Agradecemos también a Ofir Molina-González, Evelyn López-García, Karla Elisa Martínez-Cota, Alejandro M. Delgadillo-Nuño y Leslie Jocelyn Loreto-Sánchez por su asistencia en campo y a Edna Sánchez-Castrejón por su asistencia en el laboratorio.

Fondos

Las campañas de muestreo fueron financiadas por el proyecto “FORDECYT-PRONACES 86397 Evaluación de la función geo-ecológica de los arrecifes coralinos del Pacífico mexicano” y los proyectos 682603 y 682136 del Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada. AETE recibió una beca doctoral de la Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación (CVU 901936).

Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener conflicto de intereses.

Contribuciones de autor

Conceptualización: AETE (igual), RACT (igual), CEGS (igual); Curación de datos: AETE (principal), RACT (igual), APRT (de apoyo), LECA (de apoyo); Análisis formal: AETE (igual), RACT (igual), APRT (igual), LECA (de apoyo), OEJ (de apoyo); Adquisición de financiamiento: RACT (igual), CEGS (igual); Investigación: AETE (principal), RACT (igual), APRT (igual); Metodología: AETE (principal); Administración del proyecto: RACT (igual), CEGS (igual); Recursos: RACT (igual), CEGS (igual); Software: AETE (principal); Supervisión: CEGS (igual), LMDR (igual), APRT (igual), RACT (igual), OEJ (igual), LECA (igual); Validación: APRT (igual), RACT (igual); Visualización: AETE (igual), APRT (igual), OEJ (igual); Redacción—borrador original: AETE (principal); Redacción—revisión y edición: AETE (igual), LMDR (igual), OEJ (igual), RACT (igual), CEGS (igual).

Disponibilidad de datos

Se pueden obtener los datos para este estudio a través del autor correspondiente bajo petición razonable.

Aprobaciones y permisos éticos para estudios con animales

Los fragmentos coralinos fueron recolectados con el permiso (Permiso Pesca de Fomento) PPF/DGOPA-085/22 de la Comisión Nacional de Acuicultura y Pesca (CONAPESCA).

Uso de herramientas de IA

Los autores no utilizaron ninguna herramienta de inteligencia artificial para este trabajo.

Traducido al español por los autores.

REFERENCIAS

- Abràmoff MD, Magalhaes PJ, Ram SJR. 2004. Image Processing with ImageJ. *Biophotonics Internacional*. 11:36-42.
- Al-Sofyani AAF, Yahya AM. 2013. Effect of temperature on two reef-building corals *Pocillopora damicornis* and *P. verrucosa* in the Red Sea. *Oceanologia*. 55:917-935. <https://doi.org/10.5697/oc.55-4.917>
- Álvarez-Borrego S. 2007. Oceanografía de la región de las grandes islas. In: Danemann GD, Ezcurra E (eds.), *Bahía de los Angeles: Recursos Naturales y Comunidad*. Línea Base. Mexico City (Mexico): Instituto Nacional de Ecología. p. 45-65.
- Amador-Buenrostro A, Serrano-Guzmán SJ, Argote-Espinoza MA. 1991. Numerical model of the circulation induced by the wind at Bahía de Los Angeles, B.C., Mexico = Modelado numérico de la circulación inducida por el viento en Bahía de Los Angeles, B. C., México. *Cienc Mar*. 17:39-57. <https://doi.org/10.7773/cm.v17i3.822>
- Anthony KRN. 2006. Enhanced energy status of corals on coastal, high-turbidity reefs. *Mar Ecol Prog Ser*. 319:111-116. <https://doi.org/10.3354/meps319111>
- Borell EM, Yuliantri AR, Bischof 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(2):116-123. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.07.033>
- Brown BE. 1997. Coral bleaching: causes and consequences. *Coral Reefs*. 16:S129-S138. <https://doi.org/10.1007/s003380050249>
- Browne NK, Bauman AG. 2023. Marginal reef systems: resilience in a rapidly changing world. *Diversity*. 15(6):703. <https://doi.org/10.3390/d15060703>
- Burt JA, Camp EF, Enochs IC, Johansen JL, Morgan KM, Riegl B, Hoey AS. 2020. Insights from extreme coral reefs in a changing world. *Coral Reefs*. 39:495-507. <https://doi.org/10.1007/s00338-020-01966-y>
- Cabral-Tena RA, Reyes-Bonilla H, Lluch-Cota S, Paz-García DA, Calderón-Aguilera LE, Norzagaray-López O, Balart EF. 2013. Different calcification rates in males and females of the coral *Porites panamensis* in the Gulf of California. *Mar Ecol Prog Ser*. 476:1-8. <https://doi.org/10.3354/meps10269>
- Camp EF, Schoepf V, Mumby PJ, Hardtke LA, Rodolfo-Metalpa R, Smith DJ, Suggett DJ. 2018. The future of coral reefs subject to rapid climate change: Lessons from natural extreme environments. *Front Mar Sci*. 5. <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00004>
- Carpizo-Ituarte E, Ochoa VV, Barragán GC, Vázquez OT, Magaña ALC, Rosas PM. 2011. Evidence of sexual reproduction in the hermatypic corals *Pocillopora damicornis*, *Porites panamensis*, and *Pavona gigantea* in Banderas Bay, Mexican Pacific = Evidencia de reproducción sexual en los corales hermatípicos *Pocillopora damicornis*, *Porites panamensis* y *Pavona gigantea* en Bahía de Banderas, Pacífico mexicano. *Cienc Mar*. 37(1):97-112. <https://doi.org/10.7773/cm.v37i1.1773>
- Carriquiry JD, Cupul-Magaña AL, Rodríguez-Zaragoza F, Medina-Rosas P. 2001. Coral bleaching and mortality in the Mexican Pacific during the 1997-98 El Niño and prediction from a remote sensing approach. *Bull Mar Sci*. 69:237-249.
- Chapron L, Schoepf V, Levas SJ, Aschaffenburg MD, Warner ME, Grottoli AG. 2022. Natural variability in Caribbean coral physiology and implications for coral bleaching resilience. *Front Mar Sci*. 8:811055. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.811055>
- Coles SL, Jokiel PL. 1977. Effects of temperature on photosynthesis and respiration in hermatypic corals. *Mar Biol*. 43:209-216. <https://doi.org/10.1007/BF00402313>
- Conlan JA, Bay LK, Jones A, Thompson A, Francis DS. 2020. Seasonal variation in the lipid profile of *Acropora millepora* at Halfway Island, Great Barrier Reef. *Coral Reefs*. 39(6):1753-1765. <https://doi.org/10.1007/s00338-020-02001-w>
- Conti-Jerpe IE, Thompson PD, Wong CWM, Oliveira NL, Duprey NN, Moynihan MA, Baker DM. 2020. Trophic strategy and bleaching resistance in reef-building corals. *Sci Adv*. 6(15):eaaz5443. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aaz5443>
- Devlin MJ, Barry J, Mills DK, Gowen RJ, Foden J, Sivyer D, Tett P. 2008. Relationships between suspended particulate material, light attenuation and Secchi depth in UK marine waters. *Estuar Coast Shelf Sci*. 79(3):429-439. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2008.04.024>
- Fagoonee I, Wilson H, B., Hassell MP, Turner JR. 1999. The dynamics of zooxanthellae populations: a long-term study in the field. *Science*. 283:843-845. <https://doi.org/10.1126/science.283.5403.843>

- Falkowski PG, Dubinsky Z, Muscatine L, Porter JW. 1984. Light and the bioenergetics of a symbiotic coral. *BioScience*. 34(11):705-709. <https://doi.org/10.2307/1309663>
- Ferrier-Pagès C, Peirano A, Abbate M, Cocito S, Negri A, Rottier C, Riera P, Rodolfo-Metalpa R, Reynauda S. 2011. Summer autotrophy and winter heterotrophy in the temperate symbiotic coral *Cladocora caespitosa*. *Limnol Oceanogr*. 56(4):1429-1438. <https://doi.org/10.4319/lo.2011.56.4.1429>
- Folch J, Lees M, Sloane GH. 1956. A simple method for the isolation and purification of total lipides from animal tissues. *J Biol Chem*. 226(1):497-509. [https://doi.org/10.1016/S0021-9258\(18\)64849-5](https://doi.org/10.1016/S0021-9258(18)64849-5)
- Fox MD, Williams GJ, Johnson MD, Radice VZ, Zgliczynski BJ, Kelly EL, Rohwer FL, Sandin SA, Smith JE. 2018. Gradients in primary production predict trophic strategies of mixotrophic corals across spatial scales. *Curr Biol*. 28(21):3355-3363. e4. [GIOVANNI] GIOVANNI. 2024. GIOVANNI Earth Data: National Aeronautics and Space Administration-Goddard Earth Sciences Data; [accessed 2024 01 03]. <https://giovanni.gsfc.nasa.gov/giovanni/>
- Glynn PW, Ault JS. 2000. A biogeographic analysis and review of the far eastern Pacific coral reef region. *Coral Reefs*. 19(1):1-23. <https://doi.org/10.1007/s003380050220>
- Glynn PW, Colley SB, Eakin CM, Smith D, Cortés J, Gassman N, Guzman HM, Del Rosario J, Feingold JS. 1994. Reef coral reproduction in the eastern Pacific: Costa Rica, Panamá, and Galápagos Islands (Ecuador). II. Poritidae. *Mar Biol*. 118:191-208.
- Halfar J, Godínez-Orta L, Riegl B, Valdez-Holguín JE, Borges JM. 2005. Living on the edge: high-latitude *Porites* carbonate production under temperate eutrophic conditions. *Coral Reefs*. 24(4):582-592. <https://doi.org/10.1007/s00338-005-0029-x>
- Hoegh-Guldberg O. 2011. The impact of climate change on coral reef ecosystems. In: Dubinsky Z, Stambler N (eds.), *Coral Reefs: Ecosystem in Transition*. Dordrecht (Germany): Springer. 391-403.
- Hoegh-Guldberg O, Smith GJ. 1989. The effect of sudden changes in temperature, light and salinity on the population density and export of zooxanthellae from the reef corals *Stilophora pistillata* Esper and *Seriatopora hystrix* Dana. *J Exp Mar Biol Ecol*. 129:279-303. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(89\)90109-3](https://doi.org/10.1016/0022-0981(89)90109-3)
- Houlbrèque F, Ferrier-Pagès C. 2009. Heterotrophy in tropical scleractinian corals. *Biol Rev Camb Philos Soc*. 84(1):1-17. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2008.00058.x>
- Jandang S, Viyakarn V, Yoshioka Y, Shinzato C, Chavanich S. 2022. The seasonal investigation of Symbiodiniaceae in broadcast spawning, *Acropora humilis* and brooding, *Pocillopora* cf. *damicornis* corals. *PeerJ*: 10. <https://doi.org/10.7717/peerj.13114>
- Kemp DW, Hernandez-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. *Limnol Oceanogr*. 59(3):788-797. <https://doi.org/10.4319/LO.2014.59.3.0788>
- Ledesma-Vázquez J, Johnson M, Gonzalez-Yajimovich O, Santamaría-del-Angel E. 2009. Gulf of California geography, geological origins, oceanography, and sedimentation patterns. In: Johnson ME, Ledesma-Vázquez J (eds.), *Atlas of Coastal Ecosystems in the Western Gulf of California: Tracking Limestone Deposits on the Margin of a Young Sea*. Tucson (USA): The University of Arizona Press. p. 1-10.
- Lesser MP. 2011. Coral bleaching: causes and mechanisms. In: Dubinsky Z, Stambler N (eds.), *Coral Reefs: Ecosystem in Transition*. Heidelberg (Netherlands): Springer. 405-419.
- Liñán-Cabello MA, Flores-Ramírez LA, Zenteno-Savín T, Olguín-Monroy NO, Sosa-Avalos R, Patiño-Barragán M, Olivós-Ortiz A. 2010. Seasonal changes of antioxidant and oxidative parameters in the coral *Pocillopora capitata* on the Pacific coast of Mexico. *Mar. Ecol*. 31(3):407-417. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2009.00349.x>
- Madeira C, Madeira D, Vinagre C, Diniz M. 2015. Octocorals in a changing environment: Seasonal response of stress biomarkers in natural populations of *Veretillum cynomorium*. *J Sea Res*. 103:120-128.
- Martínez-Castillo V, Rodríguez-Troncoso AP, Santiago-Valentín JD, Cupul-Magaña AL. 2020. The influence of urban pressures on coral physiology on marginal coral reefs of the Mexican Pacific. *Coral Reefs*. 39(3):625-637. <https://doi.org/10.1007/s00338-020-01957-z>
- Martínez-Fuentes LM, Norzagaray-López CO, Hernández-Ayón JM, Solana-Arellano ME, Uribe-López CO, Valdivieso-Ojeda JA, Camacho-Ibar V, Mejía-Trejo A, Delgadillo-Hinojosa F, Cabral-Tena RA. 2022. Influence of the advection of water masses in the Ballenas Channel on the CO₂ system in Bahía de los Angeles (Mexico). *Reg Stud Mar*. 55. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2022.102505>
- Marubini F, Davies PS, Thorpe JP, Marubini EF, Davies PS. 1996. Nitrate increases zooxanthellae population density and reduces skeletogenesis in corals. *Mar Biol*. 127:319-328. <https://doi.org/10.1007/BF00942117>
- Muscatine L, Hand C. 1958. Direct evidence for the transfer of materials from symbiotic algae to the tissues of a coelenterate. *PNAS*. 44(12):1259-1263. <https://doi.org/10.1073/pnas.44.12.1259>
- Nalley EM, Tuttle LJ, Conklin EE, Barkman AL, Wulstein DM, Schmidbauer MC, Donahue MJ. 2023. A systematic review and meta-analysis of the direct effects of nutrients on corals. *Sci Total Environ*. 856:159093. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.159093>
- Nielsen DA, Petrou K, Gates RD. 2018. Coral bleaching from a single cell perspective. *ISME J*. 12(6):1558-1567. <https://doi.org/10.1038/s41396-018-0080-6>
- Norzagaray-López CO, Calderon-Aguilera LE, Hernández-Ayón JM, Reyes-Bonilla H, Carricart-Ganivet JP, Cabral-Tena RA, Balart EF. 2015. Low calcification rates and calcium carbonate production in *Porites panamensis* at its northernmost geographic distribution. *Mar Ecol*. 36(4):1244-1255. <https://doi.org/10.1111/maec.12227>
- Oku H, Yamashiro H, Onaga K, Sakai K, Iwasaki H. 2003. Seasonal changes in the content and composition of lipids in the coral *Goniastrea aspera*. *Coral Reefs*. 22(1):83-85. <https://doi.org/10.1007/s00338-003-0279-4>
- Oliver JK, Berkelmans R, Eakin CM. 2018. Coral bleaching in space and time. In: van Oppen M, Lough J (eds.), *Coral Bleaching: Patterns, Processes, Causes, and Consequences*. Berlin (Germany): Springer. p. 27-49.
- Oporto-Guerrero T, Reyes-Bonilla H, Ladah LB. 2018. Presence of the reef-building coral, *Porites panamensis*, in a shallow hydrothermal field in the Gulf of California. *Mar Biodivers*. 48(1):703-708. <https://doi.org/10.1007/s12526-016-0546-6>
- Parsons TR, Maita Y, Lalli CM. 1984. Determination of chlorophylls and total carotenoids: spectrophotometric method. In: Parsons TR, Maita Y, Lalli CM (eds.), *A Manual of Chemical & Biological Methods for Seawater Analysis*. Oxford (UK): Pergamon Press. p. 101-104
- Patthanasiri K, Lirtwitayaprasit T, Yeemin T. 2022. Comparative growth rates of cultured zooxanthellae and the effects of temperature and salinity. *J Fish Environ*. 46(2):136-144.

- Perry CT, Larcombe P. 2003. Marginal and non-reef-building coral environments. *Coral Reefs*. 22:427-432.
<https://doi.org/10.1007/s00338-003-0330-5>
- R Core Team (2022). R: A language and environment for statistical computing. Vienna (Austria): R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- Reimer JD, Peixoto RS, Davies SW, Traylor-Knowles N, Short ML, Cabral-Tena RA, Burt JA, Pessoa I, Banaszak AT, Winters S, et al. 2024. The fourth global coral bleaching event: where do we go from here? *Coral Reefs*. 43(4):1121-1125.
<https://doi.org/10.1007/s00338-024-02504-w>
- Reyes-Bonilla H. 2001. Effects of the 1997-1998 El Niño-Southern Oscillation on coral communities of the Gulf of California, Mexico. *Bull Mar Sci*. 69(1):251-266.
- 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 México. *Coral Reefs*. 21(4):368-372.
<https://doi.org/10.1007/s00338-002-0255-4>
- Reyes-Bonilla H, González-Romero S, Cruz-Piñón G, Calderón-Aguilera LE. 2007. Corales pétreos. In: Danemann GD, Ezcurra E (eds.), *Bahía de los Ángeles: Recursos Naturales y Comunidad*. Línea Base. Mexico City (Mexico): Instituto Nacional de Ecología. p. 291-318.
- Rodríguez-Troncoso AP, Carpizo-Ituarte E, Cupul-Magaña AL. 2010. Differential response to cold and warm water conditions in *Pocillopora* colonies from the Central Mexican Pacific. *J Exp Mar Biol Ecol*. 391(1-2):57-64.
<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2010.06.006>
- Rodríguez-Troncoso AP, Carpizo-Ituarte E, Pettay DT, Warner ME, Cupul-Magaña AL. 2014. The effects of an abnormal decrease in temperature on the Eastern Pacific reef-building coral *Pocillopora verrucosa*. *Mar Biol*. 161(1):131-139.
<https://doi.org/10.1007/s00227-013-2322-5>
- Rodríguez-Troncoso AP, Tortolero-Langarica JdJA, Medellín-López PC, Canizales-Flores HM, Godínez-Domínguez E, Cupul-Magaña AL. 2023. Evaluación de los indicadores demográficos de *Pocillopora* (Scleractinia: Pocilloporidae) en sitios insulares vs. costeros: implicaciones para un programa de restauración regional = Evaluation of demographic indicators of *Pocillopora* (Scleractinia: Pocilloporidae) in island vs. coastal sites: Implications for a regional restoration program. *Rev Biol Trop*. 71:e54790.
<https://doi.org/10.15517/rev.biol.trop.v71is1.54790>
- Roth MS. 2014. The engine of the reef: photobiology of the coral-algal symbiosis. *Frontiers in microbiology*. 5:97199.
- Roth MS, Goericke R, Deheyn DD. 2012. Cold induces acute stress but heat is ultimately more deleterious for the reef-building coral *Acropora yongei*. *Sci Rep*. 2(1):240.
- Santamaría-del-Angel E, Alvarez-Borrego S, Müller-Karger FE. 1994. The 1982-1984 El Niño in the Gulf of California as seen in coastal zone color scanner imagery. *J Geophys Res: Oceans*. 99(C4):7423-7431.
<https://doi.org/10.1029/93JC02147>
- Santiago-Valentín JD, Zavala-Casas DA, Hernández-Penagos LE, Rodríguez-Troncoso AP, Torres-Hernández P, Benítez-Villalobos F, López-Pérez A. 2023. Reproductive and physiological plasticity of scleractinian corals in response to changes in environmental conditions. *Hydrobiologia*. 850(3):577-590.
<https://doi.org/10.1007/s10750-022-05101-6>
- Santiago-Valentín JD, Colley SB, Glynn PW, Cupul-Magaña AL, López-Pérez RA, Rodríguez-Zaragoza FA, Benítez-Villalobos F, Bautista-Guerrero E, Zavala-Casas DA, Rodríguez-Troncoso AP. 2018. Regional and species specific sexual reproductive patterns of three zooxanthellate scleractinian corals across the Eastern Tropical Pacific. *Mar Ecol*. 39(2):e12497.
<https://doi.org/10.1111/maec.12497>
- Saxby T, Dennison WC, Hoegh-Guldberg O. 2003. Photosynthetic responses of the coral *Montipora digitata* to cold temperature stress. *Mar Ecol Prog Ser*. 248:85-97.
<https://doi.org/10.3354/meps248085>
- Schoepf V, Baumann JH, Barshis DJ, Browne NK, Camp EF, Comeau S, et al. Sommer B. 2023. Corals at the edge of environmental limits: A new conceptual framework to re-define marginal and extreme coral communities. *Sci Total Environ*. 884:163688.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.163688>
- Soares MdO. 2020. Marginal reef paradox: A possible refuge from environmental changes? *Ocean Coast Manag*. 185:105063.
<https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2019.105063>
- Stimson J. 1997. The annual cycle of density of zooxanthellae in the tissues of field and laboratory-held *Pocillopora damicornis* (Linnaeus). *J Exp Mar Biol Ecol*. 214(1-2):35-48.
[https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(96\)02753-0](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(96)02753-0)
- Sturaro N, Hsieh YE, Chen Q, Wang PL, Denis V. 2021. Trophic plasticity of mixotrophic corals under contrasting environments. *Funct Ecol*. 35(12):2841-2855.
- Sully S, Burkepile DE, Donovan MK, Hodgson G, van Woesik R. 2019. A global analysis of coral bleaching over the past two decades. *Nat Commun*. 10(1):1-5.
<https://doi.org/10.1038/s41467-019-09238-2>
- Tejada-Begazo CL, Calderon-Aguilera LE, López-Pérez A, Cabral-Tena RA. 2022. High latitude coral larval recruitment: spatiotemporal process variability in the Gulf of California. *Pac Sci*. 76(2):229-246.
<https://doi.org/10.2984/76.2.10>
- Titlyanov EA, Titlyanova TV, Yamazato K. 2002. Acclimation of symbiotic reef-building corals to extremely low light. *Symbiosis*. 33:125-143.
[https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(01\)00309-4](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(01)00309-4)
- Titlyanov EA, Titlyanova TV, Yamazato K, Van Woesik R. 2001. Photo-acclimation dynamics of the coral *Stylophora pistillata* to low and extremely low light. *J Exp Mar Biol Ecol*. 263:211-225.
[https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(01\)00309-4](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(01)00309-4)
- Torres-Delgado EV, Delgadillo-Hinojosa F, Camacho-Ibar VF, Huerta-Díaz MA, Segovia-Zavala JA, Hernández-Ayón JM, Galindo-Bect S. 2013. Enriquecimiento invernal de nutrientes inorgánicos en el canal de Ballenas, golfo de California = Wintertime enrichment of inorganic nutrients in the Ballenas Channel, Gulf of California. *Cienc Mar*. 39(2):165-182.
<https://doi.org/10.7773/cm.v39i2.2236>
- Travaglione N, Evans R, Moustaka M, Cuttler M, Thomson DP, Tweedley J, Wilson S. 2023. Scleractinian corals rely on heterotrophy in highly turbid environments. *Coral Reefs*. 45(5):1-14.
<https://doi.org/10.1007/s00338-023-02407-2>
- Trench R. 1971. The physiology and biochemistry of zooxanthellae symbiotic with marine coelenterates I. The assimilation of photosynthetic products of zooxanthellae by two marine coelenterates. *Proc Biol Sci*. 177(1047):225-235.
- Veron JEN, Hoegh-Guldberg O, Lenton TM, Lough JM, Obura DO, Pearce-Kelly P, Sheppard CRC, Spalding M, Stafford-Smith MG, Rogers AD. 2009. The coral reef crisis: The critical importance of <350 ppm CO₂. *Mar Pollut Bull*. 58(10):1428-1436.
<https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2009.09.009>
- Viladrich N, Bramanti L, Tsounis G, Chocarro B, Martínez-Quitana A, Ambroso S, Madurell T, Rossi S. 2016. Variation in lipid and free fatty acid content during spawning in two

- temperate octocorals with different reproductive strategies: surface versus internal brooder. *Coral Reefs*. 35:1033-1045.
- Viladrich N, Bramanti L, Tsounis G, Martínez-Quintana A, Ferrier-Pagès C, Rossi S. 2017. Variation of lipid and free fatty acid contents during larval release in two temperate octocorals according to their trophic strategy. *Mar Ecol Prog Ser*. 573:117-128.
- Yamashiro H, Oku H, Onaga K. 2005. Effect of bleaching on lipid content and composition of Okinawan corals. *Fish Sci*. 71:448-453.
<https://doi.org/10.1111/j.1444-2906.2005.00983.x>
- Zapata FA, Lozano-Cortés DF. 2015. Occurrence of the coral *Porites panamensis* (Cnidaria: Scleractinia) in an estuarine environment of the Colombian Pacific. *Mar Biodivers Rec*. 8:e138.
- Zhang J, Huang Z, Yuanchao L, Fu D, Pei L, Song Y, Chen L, Zhao H, Kao S-J. 2023. Synergistic/antagonistic effects of nitrate/ammonium enrichment on fatty acid biosynthesis and translocation in coral under heat stress. *Sci Total Environ*. 876:162834.

Este artículo forma parte de un número especial de *Ciencias Marinas* que comprende artículos seleccionados del "XII Congreso Mexicano de Arrecifes Coralinos y III Congreso Panamericano de Arrecifes Coralinos" de 2024 celebrado en Ensenada, Baja California, México.