

Relatório Final: TEMC - Teoria dos Jogos e Aplicações Ambientais

Prof.: Maurício Kritz

**Bancos de Corais: Modelando as associações entre
Corais (*Scleractinia*, Cnidários) e Zooxantelas (*Symbiodinium*, Dinoflagelados)**

Arthur Weiss da Silva Lima

1- Introdução:

Bancos de corais são ecossistemas que se espalham ao redor do mundo. São encontrados geralmente em águas rasas tropicais (até aproximadamente 30 m de profundidade e entre 30° N e 30° S) e ocupam águas claras, com baixas concentrações de nutrientes (1). Dessa forma, a principal entrada de energia no ecossistema é através dos corais. Corais, como todos os animais, são heterotróficos. A entrada de energia orgânica no sistema se dá devido a uma associação desses animais com zooxantelas, organismos unicelulares fotossintetizadores (dinoflagelados ou diatomáceas). São esses microorganismos que conferem as cores aos corais (devido aos seus pigmentos fotossintetizadores).

Essa é uma associação considerada mutualística, pois ambas as partes se beneficiam da interação. As zooxantelas recebem nutrientes (compostos de nitrogênio e fósforo) dos corais, além de habitarem um microclima (o próprio corpo do coral) muito menos sujeito à variações ambientais. Já os corais recebem compostos orgânicos, como açúcares, e o excedente energético, ambos provenientes da fotossíntese das zooxantelas. Estima-se que 90 a 95% da energia consumida pelo coral é proveniente das zooxantela (2, 3).

Eventos de coral bleaching (clareamento súbito dos corais) são atualmente umas das principais ameaças aos bancos de corais, senão a principal. São eventos desencadeados por, entre outros fatores, o aumento da temperatura da água (4, 5). O clareamento é caracterizado pela perda das zooxantelas pelo coral, tornando o seu esqueleto calcário (branco) visível. A magnitude do evento é proporcional ao aumento da temperatura, mas como os corais vivem perto do seus limites superiores de temperatura, mesmo pequenos aquecimentos podem desencadear o clareamento do coral. Esses eventos são extremamente perigosos para o coral, pois este não consegue manter suas demandas energéticas. Se não for recolonizado por outras zooxantelas, o coral morrerá (4), colocando em risco o ecossistema.

1.2- Interação:

Scleractinia é uma das ordens de coral que hospedam zooxantelas (nem todas as ordens possuem as associações), e espécies dessa ordem são chamadas hermatípticas, por serem capazes de formar recifes calcários. Essa capacidade está diretamente ligada à simbiose, que faz com que a secreção de CaCO_3 do animal seja até três vezes mais alta, formando assim o esqueleto calcário. Nessa ordem, a simbiose é obrigatória, de forma que o coral não sobrevive sem a presença do simbiote (3).

Zooxantela é o nome vulgar para os endossimbiontes dos corais. Desses micro-organismos o mais abundantes são dinoflagelados do gênero *Symbiodinium*. De início se acreditava existir uma única espécie (*Symbiodinium microadriaticum*), mas análises mais refinadas mostraram haver uma considerável diversidade nesse gênero (6). Esses simbiontes colonizam uma série de outros invertebrados marinhos, como poríferos, hidras e moluscos, além de protozoários maiores (foraminíferos). A escassez de relatos de *Symbiodinium* no ambiente (fora do corpo do coral) sugerem que a forma de vida livre seja transiente, possivelmente a forma reprodutiva (2). Assim a associação com corais (entre outros organismos) são fundamentais para a manutenção das populações de *Symbiodinium*.

Análise de filogenias e relógios moleculares indicam que a diversificação do gênero *Symbiodinium* e da classe Scleractinia dos corais ocorreram no mesmo período geológico, nos últimos 50 MYA (7). Nesse período ocorreu também a expansão dos ecossistemas de bancos de corais, até os limites atuais, indicando uma correlação entre esses processos (6). Isso é mais uma evidência dos benefícios que a interação trouxe para ambas as partes. Porém, um aspecto interessante que se observa através das filogenias é que não há uma correspondência perfeita entre os dois grupos (8, 2). Ou seja, não há um padrão de uma espécie de alga para cada espécie de coral.

Isso ocorre devido a forma de transmissão da zooxantela (2), podendo ser tanto horizontal (adquirida do ambiente, reprodução sexuada), ou vertical (adquirida do pólipo pai, reprodução assexuada). A transmissão horizontal confere uma maior flexibilidade ao mutualismo (*Partner Choice* (9)), evitando uma especialização muito grande, enquanto que a forma de transmissão vertical torna os parceiros cada vez mais adaptados uns aos outros (*Partner Fidelity Feedback* (9)), porém menos adaptados a outros parceiros. Assim ocorre um *trade-off* entre os benefícios e o risco de estar muito bem adaptado a um parceiro.

Um *trade-off* como o descrito acima para a escolha de parceiros também é encontrado se analisarmos as características físicas do ambiente. Ou seja, organismos que são muito bem adaptados a uma determinada condição ambiental ficam em desvantagem quando se encontram em condições diferentes. Os organismos mais generalistas são menos sensíveis a essas variações, conseguindo sobreviver em uma gama de ambientes maior.

Um padrão comumente encontrado em comunidades de interações (entre estas os bancos de corais (10, 2)) é o padrão aninhado (11, 12, 13), onde algumas poucas espécies interagem com muitas enquanto que a grande parte das outras é, essencialmente, especialista.

2. O Jogo:

Nesse contexto podemos analisar a interação genérica *Scleractinia-Symbiodinium* como um jogo, onde cada um dos táxons em questão é um jogador, tentando maximizar os seus benefícios. Modelando essa interação como um jogo podemos verificar a dinâmica dos corais em relação as algas, além da dinâmica das algas em relação aos corais. Existem outras abordagens para modelar essa interação (14), mas, em geral, os corais são assumidos implicitamente e a interpretação de suas características ficam mais difíceis ou até impossíveis.

Definiremos as jogadas que cada jogador como as respectivas espécies/linhagens de cada táxon. Simplificaremos essa interação de forma que cada jogador pode ter até três jogadas (ou seja estamos analisando uma comunidade hipotética, com três espécies de corais e três linhagens de zooxantelas). Tipicamente uma espécie de zooxantela domina um pólipo do coral (2), porém pode haver zanação entre linhagens de zooxantela numa mesma colônia de corais (10, 15). As realizações do jogo podem ser vistas como a formação de um holobionte (conjunto coral e zooxantela), ou de regiões dentro da colônia.

Na página a seguir, definimos mais formalmente esse jogo pelo conjunto de jogadores (G), pelos perfis de ação de cada jogador ($S_{\text{coral}}, S_{\text{alga}}$) e as funções de preferências de cada jogador ($u_{\text{coral}}, u_{\text{alga}}$).

Jogo Coral-Alga:

$$G = \{Coral, alga\};$$

$$S_{coral} = \{C1, C2, C3\};$$

$$S_{alga} = \{Z1, Z2, Z3\};$$

Como estamos interessados na relação entre especialistas e generalistas, algumas combinações entre corais e algas serão consideradas não factíveis e o conjunto S (de realizações possíveis do jogo) se reduzirá a:

$$S = \{ (C1,Z1), (C1,Z2), (C1,Z3), (C2,Z2), (C2,Z3), (C3,Z3) \}$$

As funções de preferência de cada jogador ($u_{jogador}$) atribuem um valor de prioridade (recompensa) a cada elemento do conjunto S . No nosso caso, a função $u_{jogador}$ representará o ganho em biomassa que cada organismo tem com a interação. Como alguns dos organismos são mais adaptados a uma determinada faixa de temperatura, usaremos duas matrizes de recompensas, uma correspondente a temperatura dentro das faixas de variações normais e outra para temperaturas mais altas.

Na primeira matriz de recompensas foram representadas as preferências de cada jogador em condições de temperatura normais, estas foram estabelecidas de acordo com a *regra (1)*, usada para representar o *trade-off* entre generalistas e especialistas. Partindo de um valor inicial de 3 unidades, a espécie foi penalizada em uma unidade para cada parceiro excedente com a qual interage.

$$u_{jogador} = 3 - p_{excedentes}, \quad \text{regra (1)}$$

onde $p_{excedentes}$ é igual ao número de parceiros possíveis para a jogada menos um (a espécie especialista tem $p_{excedentes} = 0$ enquanto que a generalista tem $p_{excedentes} = 2$).

Matriz de Recompensas 1: temperatura normal

Coral \ Alga	Z1	Z2	Z3
C1	(1 , 3)	(1 , 2)	(1 , 1)
C2	X	(2 , 2)	(2 , 1)
C3	X	X	(3 , 1)

Dessa forma, escolhendo por um especialista diminuirá o número de jogadas possíveis, porém faz com que a recompensa associada a jogada seja maior.

Sabemos que existe variação quanto a sensibilidade à altas temperaturas tanto nas zooxantelas (16) quanto nos corais (17), De modo a representar essa variação, as espécies foram penalizadas quanto mais especialistas fossem. Por simplicidade, nesse trabalho iremos analisar um jogo em que as espécies generalistas em relação a escolha do parceiro são também generalistas em relação a variações ambientais, mas este não precisa, necessariamente, ser o caso.

Assumimos também que a penalidade atribuída a uma espécie será também atribuída a espécie

com que está interagindo, por causa de sintomas de *stress* provocados pela alta temperatura, que causam um desapareamento entre as fisiologias dos organismos. Essas penalidades foram estabelecidas de acordo com a regra (2):

$$\begin{aligned} P_{\text{jogador}} &= J_{\text{total}} - J_{\text{possíveis}} \\ u_{\text{jogador}} &= u_1 - (P_{\text{jogador}} + P_{\text{parceiro}}), \end{aligned} \quad \text{regra (2)}$$

Onde P_{jogador} é a penalidade recebida pelo jogador devido a alta temperatura, P_{parceiro} é a penalidade recebida pelo seu parceiro (que também será aplicada sobre ele), e u_1 é a recompensa recebida pelo jogador segundo a regra (1). J_{total} é o número de jogadas totais (3) e $J_{\text{possíveis}}$ é o número de realizações possíveis de acontecerem com a determinada jogada. Por exemplo, a jogada Z1 recebe uma penalidade de 2 unidades e infinge em C1 uma penalidade de 2 unidades também. Dessa forma, chegamos a segunda matriz de recompensas:

Matriz de Recompensas 2: temperatura alta

Coral \ Alga	Z1	Z2	Z3
C1	(-1 , 1)	(0 , 1)	(1 , 1)
C2	X	(0 , 0)	(1 , 0)
C3	X	X	(1 , -1)

Se considerarmos repetições sucessivas desse jogo, podemos pensar em planos de ações ou estratégias dos jogadores. Uma estratégia interessante do ponto de vista biológico é aquela em que cada jogador joga de acordo com as abundâncias relativas de cada espécie. Porém neste trabalho vamos analisar apenas uma rodada dessa interação, ou seja, analisaremos apenas como um jogo estratégico. Ao analisarmos as esperanças matemáticas de cada jogada, consideraremos que as jogadas do outro jogador tem as mesmas probabilidades de ocorrerem (1/3).

O jogo descrito acima não é um jogo estritamente competitivo, o que limita um pouco as ferramentas para a análise do jogo. Aqui, iremos analisar o jogo de acordo com a existência de soluções de equilíbrios de Nash e as possíveis características dessas soluções. O equilíbrio de Nash pode ser visto como a situação em que um jogador não tem estímulo para mudar de jogada, dado que o outro não mude a sua joga também. Para isso usaremos a função melhor resposta ($B_{\text{jogador } i}(s_{-i})$). (18)

3. Discussão do jogo

A estrutura da matriz 1 representa bem o *trade-off* entre generalistas e especialistas. Por exemplo, apesar de a jogada Z1 (especialista), ser preferível quando o coral joga C1 (generalista), esta é impossível em relação a outras jogadas do coral. Analisando as esperanças matemáticas de cada jogada nesse caso, temos que:

$$E(C1) = E(C2) = E(C3) = E(Z1) = E(Z2) = E(Z3) = 1$$

Essa relação ilustra o *trade-off* descrito anteriormente. Quando todas as espécies são igualmente abundantes, não há vantagem entre as estratégias. A seguir, analisaremos a função melhor resposta para os jogadores:

$$\begin{aligned} B_{coral}(Z1) &= \{C1\} & ; & & B_{alga}(C1) &= \{Z1\} \\ B_{coral}(Z2) &= \{C2\} & ; & & B_{alga}(C2) &= \{Z2\} \\ B_{coral}(Z3) &= \{C3\} & ; & & B_{alga}(C3) &= \{Z3\} \end{aligned}$$

$$Eq. \text{ Nash} = \{ (C1, Z1), (C2, Z2), (C3, Z3) \}$$

Os Equilíbrios de Nash nessa matriz são determinados basicamente pelas espécies especialistas, uma vez que as generalistas são indiferentes em relação a escolha do parceiro. Interessante notar que as soluções são combinações disjuntas (cada espécie está presente em apenas um equilíbrio), indicando que um comportamento racional dos jogadores representa uma pressão de seleção para associações cada vez mais especializadas.

Quando a condição ambiental muda, a estrutura do jogo muda consideravelmente. A primeira observação que deve ser feita é que as realizações do jogo (C1,Z1) e (C3,Z3) não são mais relações mutualísticas, mas sim de parasitismo. Analisando as esperanças matemáticas de cada jogada, temos agora que:

$$\begin{aligned} E(C1) &= E(Z3) = 0 \\ E(C2) &= E(C3) = E(Z1) = E(Z2) = E(Z3) = 1 \end{aligned}$$

A princípio vemos que as espécies generalistas estariam prejudicadas nessa condição. Essa condição se dá pela mudança de comportamento das espécies especialistas, que agora exploram a espécie com a qual interagem. Caso não houvessem espécies mutualísticas, a repetição sucessiva desse jogo levaria a extinção da espécie C1 (generalista) e consequentemente da espécie Z1 (parasita especialista). Vimos nesse cenário, que a população de parasitas só se mantém se o parceiro estiver também associado a um mutualista, um padrão encontrado em comunidades reais (19 Sachs 2006).

Analisando as funções melhor resposta para esse caso, temos que:

$$\begin{aligned} B_{coral}(Z1) &= \{C1\} & ; & & B_{alga}(C1) &= \{Z1, Z2, Z3\} \\ B_{coral}(Z2) &= \{C1, C2\} & ; & & B_{alga}(C2) &= \{Z1, Z2\} \\ B_{coral}(Z3) &= \{C1, C2, C3\} & ; & & B_{alga}(C3) &= \{Z3\} \end{aligned}$$

$$Eq. \text{ Nash} = \{ (C1,Z1), (C1,Z2), (C1,Z3), (C2,Z2), (C2,Z3), (C3,Z3) \} = S$$

Ao contrário da situação com temperatura normal, com temperaturas elevadas todas as realizações possíveis do jogo são equilíbrios de Nash. Isso ocorre, pois as respostas $B_{coral}(Z1)$ e $B_{alga}(C3)$ são compulsórias, apesar de desvantajosas. A única resposta vantajosa para ambos os jogadores nessa situação é a solução (C1, Z3). O que indica que em ambientes onde as condições climáticas variem bastante, a estratégia mais interessante é ser o mais generalista possível.

Nesse cenário, as soluções (C1, Z2) e (C2 , Z3) representam uma possível transição entre o mutualismo e o parasitismo, quando um organismo se beneficia da interação e outro é neutro em relação à ela (relação chamada de comensalismo, se aplicada a questões alimentares). A solução (C2 , Z2) representa uma situação em que ambos os jogadores são neutros em relação a interação e indicaria uma possível rota para a dissociação da interação, com espécies autônomas (19), porém no caso de espécies de Scleractina sabemos que isso não se aplica (4).

3.1- Limitações do Modelo

Uma série de premissas foram adotadas para que possamos modelar e interpretar os resultados desse modelo. Algumas são especialmente importante para o jogo e sua interpretação biológica:

- Estrutura das matrizes de recompensas;
- Simetria entre as recompensas;
- Disponibilidade de parceiros;
- *Coral bleaching*;
- Sensibilidade dos parâmetros às funções de preferências.

Uma zooxantela especialista não precisa, necessariamente, interagir com um coral generalista. A estrutura da matriz apresentada aqui foi uma estrutura bastante simplificada, uma matriz maior e com mais diversidade nas interações será muito mais realista, porém de análise mais complicada.

Outra simplificação do jogo foi a simetria da matrizes. Logicamente as recompensas não precisam ser as mesmas para ambos os jogadores, outras formas de ponderar as interações poderiam ser testadas. O ciclo de vida de zooxantelas é muito mais rápido que o de corais, de modo que as recompensas por unidade de tempo devem ser muito maiores para as zooxantelas. De qualquer forma, desde que se mantenham as ordens de prioridade (especialistas recebendo uma maior recompensa em condições normais, por exemplo), as soluções do jogo estratégico não devem se modificar.

Apenas as zooxantelas livres no ambiente estão disponíveis à interação. Corais amplamente colonizados também não estão disponíveis. Da maneira como foi posto o problema, assumimos que a composição das comunidades de corais e zooxantelas livres de parceiros são iguais às composição da comunidade de holobiontes. Além disso, assumimos que as espécies estão homoganeamente distribuídas no espaço.

Um dos processos que podemos modelar com esse jogo é a troca de dominância entre diferentes espécies de zooxantelas e corais. Apesar de essa troca ser capturada pelas diferentes soluções do jogo nas diferentes condições ambientais, esse modelo não representou o clareamento súbito dos corais propriamente dito. A permissão de uma jogada não se associar pode ser interessante, pois poderia fazer com que as soluções de exploração (C1,Z1 ; C3,Z3) não fossem mais equilíbrios de Nash, fazendo com que a espécie parasita fosse simplesmente rejeitada. Outros aspectos do clareamento súbito ainda precisam ser introduzidos no modelo, em especial o tempo que cada jogador pode ficar sem participar de interação alguma. Sabemos que as formas que não participam de interações são efêmeras (ou geram novas associações ou morrem), e isso teria uma implicação sobre as recompensas para essa jogada.

O *trade-off* entre generalistas e especialistas é bastante difundido na natureza (20), porém é difícil o quantificar e os resultados desse modelo são sensíveis as funções de preferência de cada jogador. Isso representa uma dificuldade se formos testar empiricamente esse modelo. Apesar de ser logicamente razoável, a premissa de que as espécies mais generalistas em relação aos seus parceiros serão também mais generalistas em relação a variáveis ambientais não é necessariamente verdadeira e muitas vezes não é verificada em campo. Variações nas funções de preferência (matriz de recompensas) de cada jogador devem ser testadas a fim de testar as possíveis soluções do jogo e a robustez das mesmas.

3.2- Aplicações do modelo

Como vimos acima, esse jogo modelou bem os *trade-offs* entre generalistas e especialistas. Não existe um modo de interação ideal e a melhor estratégia dependerá das abundâncias entre os parceiros disponíveis (primeiro *trade-off*) e das condições ambientais (segundo *trade-off*).

Apesar de o clareamento súbito não ter sido modelado, esse modelo capturou bem uma característica encontrada em campo e de difícil interpretação biológica, nos eventos de *bleaching*. A questão é que o clareamento é uma propriedade emergente da interação e não uma característica inerente a uma das espécies propriamente ditas (2, 4, 17). Apesar de não ter sido representado explicitamente nesse modelo, podemos ver que as espécies tanto de coral (C1) quanto de zooxantelas (Z3) estariam propensas a participar de eventos de *bleaching*, em apenas algumas das interações em que realizam.

Existe ainda muita discussão a respeito de quais são as causas finais para o clareamento (4). Uma vantagem dessa abordagem é que esta permite que o evento seja visto como uma mudança de preferência do coral devido a uma mudança na fisiologia da alga (C1,Z1), ou vice-versa (C3, Z3).

Têm-se sugerido que o clareamento pode ser uma estratégia adaptativa para os corais (14, 21, 22), pois permite que esses se reassociem a novas linhagens de zooxantelas, mais resistentes à temperatura. Fora a incerteza quanto ao mecanismo responsável pelo clareamento citado acima, essa é uma hipótese um pouco controversa no meio científico (23). A troca de simbiontes é um passo extremamente arriscado, que muitas vezes leva o hospedeiro a morte. Muitas condições ambientais tem que ser satisfeitas para que esse evento seja de fato adaptativo e a experiência das últimas décadas tem mostrado que esses eventos são, em geral, prejudiciais ao coral (4). Com a abordagem apresentada, deixamos claro que o *bleaching* é um sintoma de *stress* (através da recompensa negativa). Este pode ser adaptativo apenas se considerarmos a comunidade como um todo. Mesmo assim, esta uma estratégia arriscada, que só pode ser mantida evolutivamente devido a estrutura da comunidade de interações.

Uma aplicação interessante desse jogo será a implementação de jogadas sucessivas. Uma forma de a fazer seria começar com um determinado valor para cada jogada (biomassa ou número de indivíduos) e, a cada rodada, somar as recompensas associadas a realização do jogo a esse valor. Uma estratégia interessante para esse cenário seria os jogadores jogarem com probabilidades de acordo com as abundâncias relativas de suas jogadas (espécies). A escolha entre as matrizes pode seguir um padrão

sazonal. Para isso poderíamos testar diferentes cenários iniciais e possíveis soluções estáveis. Por exemplo, sob qual regime de clima uma população de especialistas seria invadida por espécies generalistas.

A motivação para esse trabalho foi comunidades de zooxantelas e corais em bancos de corais, esse jogo pode ser aplicado, com algumas modificações, a diferentes situações da natureza e até mesmo à alguns aspectos da vida cotidiana, onde um *trade-off* se faz presente. Alguns exemplos são a alocação de energia ou o forrageamento (20). Valeria a pena investir muito em reprodução em detrimento do crescimento? Ou será mais vantajoso alguma ponderação entre essas jogadas? Desde de que mantida a estrutura básica da matriz, diversos *trade-offs* como esse podem ser representados.

4. Referências

- 1 - http://en.wikipedia.org/wiki/Coral_reef#_note-0 , acessado em 10/01/2008.
- 2 - Stat M, et al (2006). The evolutionary history of Symbiodinium and scleractinian hosts - Symbiosis, diversity, and the effect of climate change. *Plant Ecol Evol Syst.* 8, 23-43.
- 3 - Stanley Jr (2003). The evolution of modern corals and their early history. *Earth-Sci Rev* 60, 195 - 225
- 4 - Douglas AE (2003). Coral Bleaching - How and why *Mar Pol Bull* 46, 385-392.
- 5 - Brown BE (1997). Coral bleaching: causes and consequences. *Coral Reefs* 16, 129-138.
- 6 - Pochon X, Pawlowski J (2006a). Evolution of the soritids-Symbiodinium symbiosis. *Symbiosis* 42,77-88.
- 7 - Pochon X, et al (2006b). Molecular phylogeny, evolutionary rates, and divergence timing of the symbiotic dinoflagellate genus *Symbiodinium*. *Mol Phylogen Evol* 38, 20-30.
- 8 - Van Oppen M, et al (2001). Patterns of coral - dinoflagellate associations in *Acropora*. *Proc Royal Soc B* 268, 1759 - 1767.
- 9 - Sachs JL, et al (2004). The Evolution of Cooperation. *Quat. Rev Biology* 79 (2), 135-160.
- 10 - Baker (2003). Flexibility and Specificity in Coral-Algal Symbiosis: Diversity, Ecology, and Biogeography of Symbiodinium . *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34, 661-689.
- 11 - Bascompte J, et al (2003). The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *PNAS* 100 (16), 9383-9387.
- 12 - Lewinsohn T, et. al (2006). Matrizes, redes e ordenações. A detecção de estruturas em comunidades interativas. *Oecologia Brasiliensis* 10 (1), 90-104
- 13 - Wright DH, et al (1998). A comparative analysis of nested subset patterns os species composition.

Oecologia 113, 1-20.

14 - Ware JR et al (1996). Patterns of coral bleaching: modeling the adaptive bleaching hypothesis. *Ecological Modelling* 84, 196-214.

15 - Rowan R Knowlton N (1995). Intraspecific diversity and ecological zonation in coral-algal symbionts. *PNAS* 92, 2850-2853.

16 - Rowan R (2004). Thermal adaptation in reef coral symbionts. *Nature* 430, 742.

17 - Stimson J, et al (2002). Interspecific comparisons of the symbiotic relationship in corals with high and low rates of bleach-induced mortality. *Coral Reefs* 21, 409-421.

18 - Dutta PK (2000). *Strategies and Games*. MIT Press.

19 - Sachs JL, Simms EL (2006). Pathways to mutualism breakdown. *TREE* 21 (10), 585-592.

20 - Angilletta MJ, et. al (2003). Tradeoffs and the evolution of thermal reaction norms. *TREE* 18 (5) 234-240

21 - Baker (2001). Reef Corals bleach to survive change. *Nature* 411, 765

22 - Baker (2004). Corals adaptive response to climate change. *Nature* 430, 741.

23 - Dennis C (2002). Reef under threat from bleaching outbreak *Nature* 415, 947.