

Macrobioerosión de corales constructores de arrecifes y su impacto en la dinámica de carbonatos en los arrecifes de Huatulco, México

Macrobioerosion of the coral reef-building species and impact on carbonate budgets on the reefs of Huatulco, Mexico

Francisco Medellín-Maldonado^{1,2,3}, Rebeca Granja-Fernández⁴, Tania M. González-Mendoza⁵, Diego Garcia-Medrano³, Rafael Cabral-Tena⁵, Lorenzo Alvarez-Filip², Andrés López-Pérez³

Recibido: 01 de noviembre de 2022.

Aceptado: 28 de abril de 2023.

Publicado: agosto de 2023.

RESUMEN

Antecedentes. Los arrecifes de coral subsisten gracias al delicado balance entre procesos de acreción y de erosión. No obstante, debido a presiones antropogénicas, los procesos bioerosivos se han convertido en los principales factores que condicionan los patrones de crecimiento de los arrecifes. Debido a la morfología de los arrecifes ubicados en el Pacífico sur mexicano (placas extensas de pocilopóridos), estimar la macrobioerosión interna se convierte en un reto, lo que resulta en una importante brecha sobre los procesos de bioerosión, particularmente los que ocurren al interior de los corales. **Objetivo.** Medir la macrobioerosión interna de las principales especies de coral y conocer el impacto que ejerce sobre la producción de carbonatos en los arrecifes. **Métodos.** Empleamos un enfoque basado en tomografía computarizada (TC) que permite medir el volumen de CaCO_3 removido por diferentes grupos de macrobioerosionadores. **Resultados.** Estimamos porcentajes de macrobioerosión interna entre el 16.80 % y el 26.67 % del volumen total de las colonias de coral. Observamos que las esponjas y moluscos son los grupos que más bioerosionan las especies de coral con morfología ramificada y masiva, respectivamente. Encontramos tasas de macrobioerosión de $1.51 \pm 0.11 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ para las especies ramificadas y de $0.53 \pm 0.03 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ para las especies masivas. Los procesos de bioerosión representaron entre el 39.02 % y 43.86 % de la producción de CaCO_3 , que fue calculada mediante la metodología ReefBudget. **Conclusiones.** A pesar que emplear TC representa costos más elevados que otros enfoques (p. ej., rayos-X), hasta ahora es el único enfoque capaz de medir la macrobioerosión interna de todo el esqueleto de coral. Este enfoque permitirá producir balances de carbonatos más certeros que aquellos que no consideran la macrobioerosión interna, mejorando nuestras estimaciones del estado de salud en que se encuentran los arrecifes.

Palabras clave: bioerosión, balance de carbonatos, tomografía computarizada.

ABSTRACT

Background. Coral reefs exist thanks to the delicate balance between calcification and erosion processes. However, due to anthropogenic pressures, bioerosive processes have become the main forcing factors in reef growth patterns. Nevertheless, due to the morphology of the reefs located in the Mexican South Pacific (extensive plates of pociloporids), estimating internal macrobioerosion is a challenge, resulting in a critical gap in bioerosion processes, particularly those occurring inside corals. **Objectives.** To measure the internal macrobioerosion of the main coral species and to know its impact on carbonate production in reefs. **Methods.** We used a computed tomography (CT) based approach to measure the volume of CaCO_3 removed by different groups of macrobioeroders. **Results.** We estimated percentages of internal macrobioerosion between 16.80 % and 26.67 % of the total volume of the colonies. We observed that sponges and mollusks are the guilds that most bioerode species of branching and massive morphology, respectively. We found macrobioerosion rates of $1.51 \pm 0.11 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ for branched species and $0.53 \pm 0.03 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ for massive species. The measured bioerosion processes accounted for 39.02 % and 43.86 % of CaCO_3 production. **Conclusions.** Although CT scanning represents higher costs than other approaches (i.e., X-rays), it is the only approach capable of measuring the internal macrobioerosion that occurs within the entire coral skeleton. This approach will allow us to produce more accurate carbonate balances than those that do not consider internal macrobioerosion, improving our estimates of the state of health of the reefs.

Keywords: bioerosion, carbonate budget, computed tomography.

¹ Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Av. Ciudad Universitaria 3000, C.P. 04510, Coyoacán, Ciudad de México, México

² Biodiversity and Reef Conservation Laboratory, Unidad Académica de Sistemas Arrecifales, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. Prol. Av. Niños Héroes S/N, 77580, Puerto Morelos, Quintana Roo, México

³ Laboratorio de Arrecifes y Biodiversidad/ Laboratorio de Ecosistemas Costeros, Departamento de Hidrobiología, Universidad Autónoma Metropolitana – Iztapalapa. San Rafael Atlixco 186, Leyes de Reforma 1ra Secc, Iztapalapa, 09340 Ciudad de México, México

⁴ Investigadora posdoctoral (CONACYT) asociada al Programa de Maestría en Biosistemática y Manejo de Recursos Naturales y Agrícolas (BIMARENA)/ Laboratorio de Ecología Molecular, Microbiología y Taxonomía (LEMITAX), Departamento de Ecología, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara. Camino Ramón Padilla Sánchez 2100, Nextipac, 45200, Zapopan, Jalisco, México

⁵ Departamento de Ecología Marina, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California. Carretera Ensenada - Tijuana No. 3918, Zona Playitas, 22860, Ensenada, B.C. México.

***Corresponding author:**

Francisco Medellín-Maldonado: e-mail: frame@comunidad.unam.mx

To quote as:

Medellín-Maldonado, F., R. Granja-Fernández, T. M. González-Mendoza, D. Garcia-Medrano, R. Cabral-Tena, L. Alvarez-Filip & A. López-Pérez. 2023. Macrobioerosión de corales constructores de arrecifes y su impacto en la dinámica de carbonatos en los arrecifes de Huatulco, México. *Hidrobiológica* 33 (2): 179-189.

DOI:10.24275/UACM7950

INTRODUCCIÓN

La construcción de los arrecifes es principalmente atribuida a los corales escleractinios debido a su capacidad de secretar grandes volúmenes de CaCO_3 , que se van acumulando a lo largo del tiempo creando estructuras tridimensionales complejas (Perry *et al.*, 2008; Eyre *et al.*, 2014) las cuales son clave para mantener la biodiversidad y los servicios que prestan los arrecifes de coral. La tridimensionalidad resulta de la producción y acumulación de CaCO_3 (acreción) aportada principalmente por corales y en menor medida por algas calcificantes incrustantes (CCA, por sus siglas en inglés), así como de la remoción de carbonatos (erosión) que ocurre en múltiples escalas temporales y espaciales involucrando diferentes organismos y variables ambientales (Perry *et al.*, 2008; Schönberg *et al.*, 2017). Adicionalmente, existen procesos involucrados en la remoción de carbonatos que favorece la creación de hábitats, formación de sedimentos, así como la reincorporación de carbonatos a la columna de agua (Schönberg *et al.*, 2017; Tribollet *et al.*, 2022). No obstante, el delicado equilibrio entre la producción y la erosión se ha alterado en muchos arrecifes del mundo debido a cambios en el funcionamiento de los arrecifes y en el medio ambiente circundante (Cornwall *et al.*, 2021). La disminución en la producción de CaCO_3 por parte de los corales y el aumento en la remoción de carbonatos por los diferentes tipos de erosión, modifican negativamente el crecimiento del arrecife (Perry *et al.*, 2008), llevándolos a estados de baja producción de carbonatos o incluso a estados donde la erosión domina sobre la producción (Cornwall *et al.*, 2021).

Nuestra comprensión sobre los procesos involucrados en la dinámica de los carbonatos en los arrecifes se ha centrado en los procesos de calcificación (Lange *et al.*, 2020), en gran parte en conocer el efecto que tienen condiciones adversas (p.ej., aumento de la temperatura, acidificación, exceso de nutrientes) sobre el potencial que tienen las diferentes especies de coral para secretar CaCO_3 (Manzello *et al.*, 2015; Mollica *et al.*, 2018). Debido a las recientes e importantes presiones de origen antropogénico, se reconoce cada vez más a los procesos erosivos como los principales forzamientos en los patrones de crecimiento de los arrecifes (Perry & Alvarez-Filip, 2019; Cornwall *et al.*, 2021). Pese a su importancia, la comprensión de los distintos procesos erosivos que impactan la estructura carbonatada de los arrecifes sigue siendo poco comprendida debido a que la mayoría de éstos ocurren tanto en la superficie como al interior de las estructuras carbonatadas (Schönberg *et al.*, 2017). La erosión de los arrecifes se clasifica en tres grandes procesos: 1) biológica (remoción de carbonatos por organismos), 2) química (disolución de carbonatos por niveles bajos de pH del agua de mar) y 3) física (fragmentación de estructuras calcáreas por efectos mecánicos).

En gran medida, el conocimiento sobre los procesos erosivos versa sobre la erosión biológica, también llamada bioerosión, principalmente aquella que resulta de la actividad de los bioerosionadores externos, como algunas especies de peces, erizos de mar y esponjas (Glynn & Manzello, 2015; Lange *et al.*, 2020). Estos organismos erosionan la superficie de los esqueletos de corales vivos y muertos creando hábitats para otros organismos, no obstante, cuando la densidad de bioerosionadores aumenta su actividad puede causar pérdida de tridimensionalidad (p.ej., aplanamiento) de los arrecifes (Glynn & Manzello, 2015; Schönberg *et al.*, 2017). Los peces conforman el grupo de bioerosionadores externos más estudiado a nivel global (Glynn & Manzello, 2015). En los arrecifes del Pacífico oriental tropical (POT) se ha estimado que,

los peces remueven alrededor de $0.30 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ (Enochs & Glynn, 2017). Dentro de los equinodermos, los erizos de mar son los macrobioerosionadores externos más conspicuos, en el POT se les atribuye una tasa de erosión en el rango de $0.70\text{-}10 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ (Herrera-Escalante *et al.*, 2005; López-Pérez & López-López, 2016); incluso se han reportado tasas extremas que van de 10 a $20 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ calculadas para arrecifes de Centroamérica (Glynn, 1988).

Aunque siguen persistiendo vacíos de información sobre los bioerosionadores externos en arrecifes ubicados dentro del POT, el mayor desconocimiento en los arrecifes de esta zona se encuentra en la actividad de los bioerosionadores internos (Lange *et al.*, 2020). Lo anterior, debido a que los arrecifes del POT se componen de extensas placas coralinas creadas por el entramado de colonias de diferentes especies de pocilopóridos (López-Pérez *et al.*, 2012) que impiden monitorear la presencia de macrobioerosionadores internos (p. ej., moluscos bivalvos, esponjas y poliquetos). En términos generales, sabemos que los bioerosionadores internos se agrupan en dos categorías por el tamaño de perforación que causan a las estructuras calcáreas: 1) microerosionadores ($< 100 \mu\text{m}$) y 2) macrobioerosionadores ($> 100 \mu\text{m}$) (Tribollet & Golubic, 2011; Tribollet *et al.*, 2019). Los microerosionadores son el primer grupo en invadir los esqueletos de coral y utilizan la disolución química para penetrar los esqueletos (Tribollet & Golubic, 2011), reduciendo la densidad y aumentando la porosidad (Leggat *et al.*, 2019); dentro de esta categoría se encuentran microalgas, cianobacterias y hongos (Pernice *et al.*, 2020). El debilitamiento de los esqueletos por parte de los microerosionadores permite la penetración de macrobioerosionadores como bivalvos, poliquetos y esponjas (Tribollet & Golubic, 2011). En conjunto, la actividad de ambos grupos de organismos disminuye la dureza de los esqueletos haciéndolos más propensos a experimentar fragmentación por el efecto mecánico de eventos hidrometeorológicos y geológicos (Carballo *et al.*, 2008). Específicamente, los macrobioerosionadores internos emplean una combinación de acciones mecánicas y químicas para penetrar los esqueletos (Nava & Carballo, 2008; Glynn & Manzello, 2015). En arrecifes del POT, los macroerosionadores internos pueden representar hasta el 40% del volumen interno de los esqueletos que infestan (Lazar & Loya, 1991; Cosain-Díaz *et al.*, 2021). El grupo de macroerosionadores internos mejor estudiado dentro del POT son las esponjas, debido a que son el bioerosionador más común y con la tasa más alta de remoción de CaCO_3 (Carballo *et al.*, 2008; Alvarado *et al.*, 2016). Por su parte, existen grupos menos estudiados como moluscos bivalvos y poliquetos, cuya tasa de bioerosión se desconoce en los arrecifes del POT. El principal obstáculo para seguir de cerca la actividad de estos organismos dentro de los esqueletos de coral vivos y muertos, es la dificultad para cuantificar la remoción que se causa al interior de los esqueletos.

Los presupuestos de carbonatos son considerados una herramienta útil para cuantificar diferentes procesos de acreción y erosión, pues proporcionan una estimación del estado de salud arrecifal en términos de la producción de CaCO_3 . No obstante, la generación de los presupuestos pasa por la cuantificación de cada uno de los procesos (p. ej., calcificación y erosión) y de los grupos de organismos involucrados (Perry *et al.*, 2008). Sin embargo, en la mayoría de los arrecifes a nivel global, como ocurre en el caso del POT, existe información limitada sobre la mayoría de los procesos erosivos, especialmente los que ocurren al interior de los esqueletos (Lange *et al.*, 2020). Adicionalmente, el enfoque basado en censos empleado para monitorear los arrecifes y construir los presupuestos de carbonatos (Perry *et al.*, 2008; Lange *et*

al., 2020) posee características metodológicas que dificultan su aplicación directa para los sistemas localizados en el POT (Cabral-Tena en revisión). La más relevante de ellas, es la relacionada con la evaluación de macrobioerosionadores internos, puesto que en el POT la mayoría de estos organismos infestan los corales por su base de crecimiento y penetran al interior del mismo (p.g., *Cliothisa deletrix* (Pang, 1973) y *Pione lampa* (de Laubenfels, 1950) (Nava & Carballo, 2008), sin dejar evidencia superficial de su presencia y, por tanto, haciendo casi imposible la cuantificación de la cantidad de CaCO_3 removido de los sistemas (Schönberg *et al.*, 2017).

Por este motivo, para cuantificar la tasa de macroerosión en los arrecifes del POT, se han recolectado fragmentos de corales que se han analizado por medio de imágenes 2D de rayos-X (Cosain-Díaz *et al.*, 2021). No obstante, estos análisis solo se han llevado a cabo en corales de crecimiento masivo, además este enfoque solo permite evaluar una sección de los corales (eje de crecimiento máximo). Debido a la importancia de la bioerosión como agente modelador de la complejidad es-

tructural de los arrecifes (Perry *et al.*, 2014), y a la falta de estudios para evaluar la actividad de macroerosionadores internos en los arrecifes del Pacífico Sur de México (PSM), se cuantificó la remoción de CaCO_3 que causan en colonias de las principales especies de coral constructoras de arrecifes empleando un análisis 3D por medio de tomografía computarizada (TC), el cual permite medir la macroerosión interna que ocurre en toda la colonia y/o fragmento de coral. Obtener la tasa de macrobioerosión interna en esta zona del POT es particularmente relevante debido a que los arrecifes del PSM, se caracterizan por desarrollarse en regiones donde existen condiciones que marginan el crecimiento de los corales y aumentan la actividad de los bioerosionadores limitando la acreción arrecifal (p. ej., bajo pH, baja saturación de $\Omega_{\text{aragonita}}$, alta variabilidad de temperatura) (Chapa-Balcorta *et al.*, 2015; Medellín-Maldonado *et al.*, 2016; Cosain-Díaz *et al.*, 2021). Por esta razón, también se estimó la producción de CaCO_3 en los sitios de estudio empleando la metodología ReefBudget (Perry *et al.*, 2008; Cabral-Tena en revisión), con el objetivo de observar el impacto que ejerce la macrobioerosión sobre la producción de CaCO_3 .

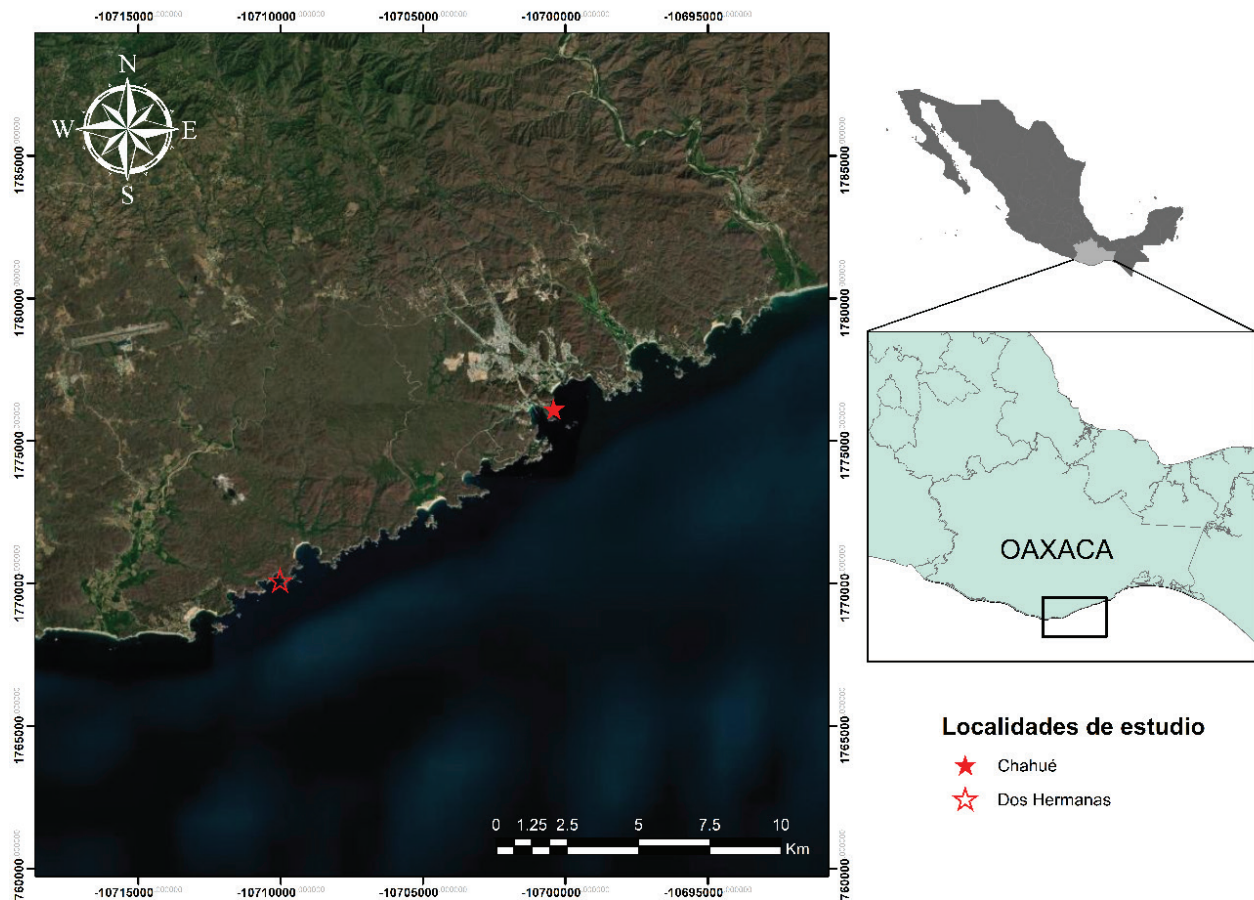


Figura 1. Localización geográfica de las localidades de estudio.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio: Comprende dos comunidades arrecifales de Bahías de Huatulco, Oaxaca, situadas en la costa oriental de México: Dos Hermanas (15°42' N, 96°12' W) y Chahué (15°44' N, 96°07' W) (Fig. 1). El arrecife Chahué se caracteriza por estar en una zona con asentamientos humanos bien desarrollados, además, está cerca de la desembocadura de ríos (López-Pérez *et al.*, 2019), por este motivo las presiones locales como el aumento de nutrientes y la calidad del agua podrían ser marcadamente diferentes a las condiciones del arrecife Dos Hermanas debido a que éste se encuentra alejado de asentamientos humanos y desembocaduras de ríos. Los arrecifes ubicados en esta zona del PSM experimentan intensos periodos de surgencias (marzo-abril) (Chapa-Balcorta *et al.*, 2015); durante estos periodos se ha observado que la temperatura superficial del mar (TSM) puede descender hasta 8 °C (promedio anual 28.7 °C), además de un descenso en el pH y una menor concentración de Ω_{arag} (Chapa-Balcorta *et al.*, 2015). En estos arrecifes, 16 especies de coral hermatípicos de tres géneros han sido reportados (Reyes-Bonilla & Leyte-Morales, 1998). La producción de CaCO_3 es dominada por el género *Pocillopora*, mientras que los géneros *Pavona* y *Porites* contribuyen en proporciones significativamente menores, además que el mayor porcentaje de su producción está restringida a aguas más profundas (> 10m) (Medellín-Maldonado *et al.*, 2016).

Trabajo de campo y parametrización de los procesos de calcificación y bioerosión: La producción y la erosión bruta de CaCO_3 de las áreas de estudio se estimaron empleando una adaptación de la metodología ReefBudget. El enfoque permite cuantificar la contribución relativa en términos de producción y erosión de diferentes organismos a partir de censos visuales (Perry *et al.*, 2008). En agosto 2019, en cada arrecife, se recopilaron datos a lo largo de seis transectos de 10 m de largo sobre las estructuras más desarrolladas de cada arrecife (Dos Hermanas: 3 - 6 m de profundidad; Chahué: 2 - 4m de profundidad). Cada transecto se colocó de forma aleatoria perpendicular a la costa y con una separación de, al menos, 5 m de distancia. En cada transecto, empleando una cinta métrica, se midió siguiendo la rugosidad del sustrato (contorno), la distancia cubierta por cada grupo béntico en cm lineales (coral, coral muerto, algas coralinas incrustantes, macroalgas, tapete algal, tapete algal con sedimentos, escombros y arena).

La tasa de calcificación se estimó empleando el método Reef-Budget IP v1.4 modificado (Cabral-Tena en revisión). Brevemente, el método modificado considera la morfología de las colonias de coral, el tamaño de las colonias individuales y las tasas de calcificación específicas (reportadas por Medellín-Maldonado *et al.*, 2016 para la zona de estudio) para estimar la producción bruta anual de carbonato de coral (Coral G = $\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$). Este mismo proceso se empleó para modificar la tasa de calcificación de las CCA de acuerdo a lo propuesto por Alvarado-Rodríguez *et al.* (2022).

Debido a la estructura de los arrecifes del PSM (placas coralinas extensas creadas por el entramado de ramas de *Pocillopora* spp.), la única forma de observar presencia de macrobioerosionadores internos (moluscos bivalvos, esponjas y poliquetos) y medir su tasa de bioerosión es recolectando fragmentos de coral. Por tal motivo, a lo largo de los transectos desplegados a 3 m de profundidad, en ambos arrecifes, se recolectaron ramas de diferentes especies del género ramificado *Pocillopora* (~15 cm largo, ~3 cm ancho, n = 24; Tabla 1). Por otra parte, en el arrecife Dos Hermanas se recolectaron fragmentos de colonias de los géneros masivos *Pavona* y *Porites*, todos a 6 m de profundidad (~10 cm largo, ~15 cm ancho, n = 6, Tabla 1).

Tomografía computarizada de rayos X: En el laboratorio, la materia orgánica de los fragmentos recolectados se eliminó con una solución de hipoclorito de sodio al 10 %; posteriormente, los corales se lavaron con agua corriente y se secaron a 60 °C durante 24 h. Posteriormente, todos los esqueletos fueron escaneados mediante TC utilizando un equipo Optima 540 de GE Medical Systems. El barrido de las colonias se realizó a 140 kV y 60 mA. Cada imagen tuvo un grosor de 1.5 mm y se reconstruyó en incrementos de 2.0 mm utilizando el algoritmo "Bone". Las imágenes 2D de cada escaneo (~400 imágenes) fueron exportadas desde el tomógrafo en formato DICOM para su análisis.

Las imágenes DICOM obtenidas por medio de las TC fueron analizadas mediante el programa Drishti v.2.6.3 (<https://github.com/nci/drishti/releases>). Los componentes de estas imágenes se reducen a dos colores: 1) blanco, que corresponde al esqueleto coralino (valores altos en Unidades Hounsfield > 1000 HU) y 2) negro, correspondiente al espacio vacío (valores bajos en unidades Hounsfield < -1000 HU) (Medellín-Maldonado *et al.*, 2022); por consiguiente, las áreas dentro del esqueleto en color negro representan zonas erosionadas. Se identi-

Tabla 1. Especie, tipo de morfología y número (n) de fragmentos recolectados en los arrecifes Dos Hermanas (DH), y Chahué (CH). * Especies masivas presentes solo en el arrecife Dos Hermanas.

Especie	Arrecife	Morfología	n
<i>Pocillopora capitata</i> (Verrill, 1864)	DH	ramificada	3
	CH		3
<i>Pocillopora verrucosa</i> (Ellis & Solander, 1786)	DH	ramificada	3
	CH		3
<i>Pocillopora inflata</i> (Glynn, 199)	DH	ramificada	3
	CH		3
<i>Pocillopora meandrina</i> (Dana, 1846)	DH	ramificada	3
	CH		3
<i>Pavona gigantea</i> (Verrill, 1869)	DH	masiva	3
<i>Porites panamensis</i> (Verrill, 1866)	DH	masiva	3

ficaron zonas erosionadas mayores a 1 mm en cada imagen dentro de cada escaneo para asegurar que se trataba de marcas de macrobioerosión. Posteriormente, se empleó la herramienta “contornos activos” para delimitar el perímetro de las marcas de macrobioerosión del área del esqueleto agregando una etiqueta de color. Esta metodología fue replicada en todas las imágenes 2D, lo que corresponde a una porción de cada área erosionada. Luego de la segmentación, se realizó una reconstrucción 3D de la colonia y la zona erosionada para calcular el porcentaje del volumen total erosionado (cm³), sobre el volumen de la colonia empleando la función “getvolume” del software Drishti v.2.6.3. Posteriormente, se promedió el porcentaje de volumen erosionado por especie en cada arrecife. Después, para calcular el porcentaje de macrobioerosión causado por cada uno de estos tres grupos: a) moluscos bivalvos, b) esponjas y c) poliquetos, se analizaron visualmente las reconstrucciones 3D de las marcas de macrobioerosión para determinar su origen de acuerdo a su firma tafonómica (forma de la zona bioerosionada; Perry & Hepburn, 2008).

Con el objetivo de establecer un indicador del impacto de la macrobioerosión interna sobre la calcificación neta, se estimó la tasa de macrobioerosión interna total (kg m⁻² CaCO₃ año⁻¹ agrupando moluscos, esponjas y poliquetos) por género de coral (*Pocillopora*, *Porites*, *Pavona*). Primeramente, se estimó la edad promedio de los fragmentos recolectados de las especies con morfología masivas y ramificadas. Para las primeras, la edad promedio se calculó considerando el número de bandas promedio observadas en los fragmentos de cada especie en las TC (Medellín-Maldonado *et al.*, 2022). Por su parte, para estimar la edad de las especies con morfología ramificada, se dividió la altura de las ramas por la tasa de extensión anual promedio del género *Pocillo-*

pora (2.05 cm; Medellín-Maldonado *et al.*, 2016). Finalmente, se estimó la tasa de macrobioerosión interna multiplicando el volumen promedio de macrobioerosión total en cada género de coral (cm³) por la media de la densidad de su esqueleto (g de CaCO₃ cm⁻³), dividido por la edad de la colonia (años; DeCarlo *et al.*, 2015).

Análisis estadísticos: La diferencia entre el porcentaje de macrobioerosión interna entre arrecifes y morfologías se evaluó mediante la prueba t de Student, previo análisis de normalidad y homocedasticidad. Debido a que en el arrecife Chahué no habitan especies masivas, el análisis entre arrecifes solo consideró las especies de morfología ramificada (Dos Hermanas n= 12, Chahué n= 12).

RESULTADOS

El porcentaje de macrobioerosión total interna varió entre especies, morfología de corales y entre arrecifes. Entre las especies de corales con crecimiento ramificado, *Pocillopora capitata* (Verrill, 1864) mostró el porcentaje de macrobioerosión interna promedio más alto con 20.77 ± 3.48 % (± Error estándar) (Dos Hermanas 13.99 ± 2.20 %; Chahué 27.56 ± 3.10 %; Fig. 2). La macrobioerosión interna en *P. capitata* presentó diferencias significativas entre arrecifes (t de Student= - 3.56, p= 0.02). Por su parte, *Pocillopora inflata* (Glynn, 1999) presentó un porcentaje promedio de macrobioerosión de 19.29 ± 1.13 % (Fig. 2), siendo el arrecife Dos Hermanas donde se registraron los valores más elevados (19.76 ± 2.31 %; Fig. 2) en comparación con Chahué (18.83 ± 0.91 %; Fig. 2). No se observaron diferencias significativas en la macrobioerosión interna de *P. inflata* entre ambos arrecifes. *Pocillopora verrucosa* (Ellis & Solander, 1786) presentó un promedio general de

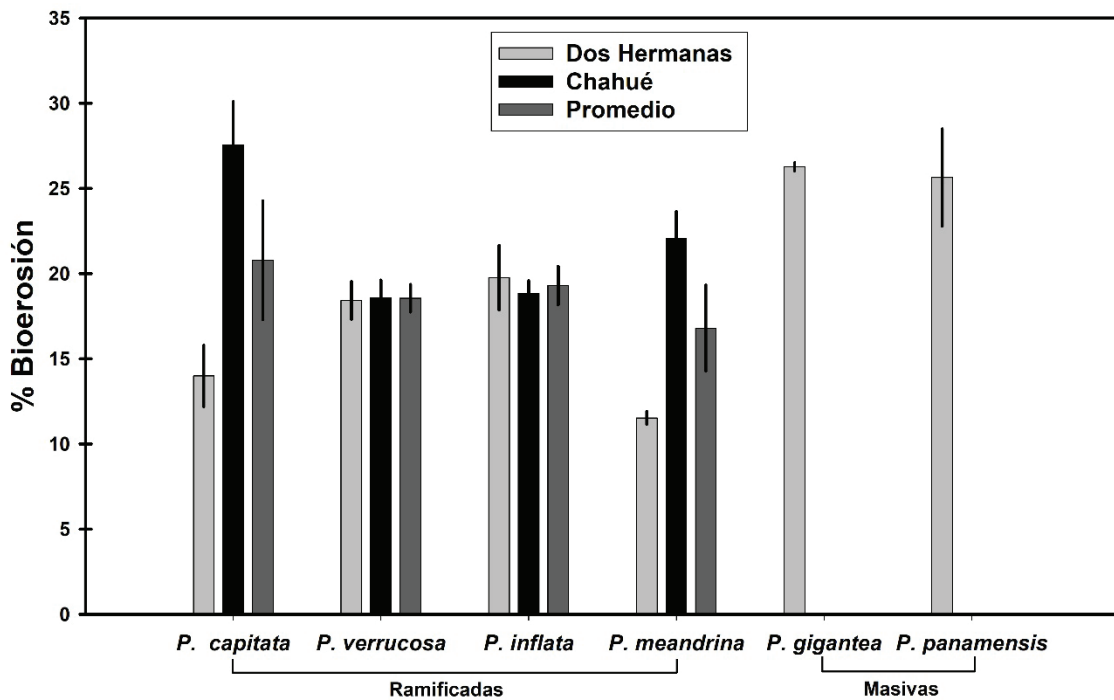


Figura 2. Porcentaje de macrobioerosión interna en los esqueletos de las principales especies de coral constructoras de arrecifes en el Pacífico sur mexicano. Los valores representan la media ± error estándar.

porcentajes de macrobioerosión interna de 18.55 ± 2.52 % (Fig. 2) y obtuvo valores de 18.41 ± 1.36 % y de 18.69 ± 1.31 % en Dos Hermanas y Chahué, respectivamente; esta especie tampoco presentó diferencias significativas en su macrobioerosión interna entre los arrecifes. Finalmente, *Pocillopora meandrina* (Dana, 1846) obtuvo el valor promedio más bajo con 16.80 ± 2.53 % de macrobioerosión interna (Dos Hermanas 22.07 ± 1.95 %; Chahué 11.53 ± 0.46 %; Fig. 2); esta especie presentó diferencias significativas en la macrobioerosión interna entre arrecifes (t de Student= - 5.25, $p < 0.05$). Finalmente, cuando se agruparon los valores de macrobioerosión interna de las especies de pocilópodos, los arrecifes Dos Hermanas y Chahué mostraron diferencias significativas (t de Student= - 3.16, $p < 0.05$).

Respecto a las especies con morfología masiva (solo registradas en el arrecife Dos Hermanas), los esqueletos de *Pavona gigantea* (Verrill, 1869) tuvieron un porcentaje promedio de macrobioerosión interna ligeramente mayor (26.64 ± 0.28 %; Fig. 2) que la observada en el coral *Porites panamensis* (Verrill, 1866) (25.64 ± 3.49 %; Fig. 2). No se observaron diferencias estadísticamente significativas cuando se compararon los valores de macrobioerosión interna entre ambas especies de crecimiento masivo.

El porcentaje de macrobioerosión interna en los esqueletos ramificados de *Pocillopora* fue dominado por las esponjas. El CaCO_3 removido por este grupo representó el 90.50 ± 4.04 % en Dos Hermanas y el 96.25 ± 2.59 % en Chahué (Fig. 3). En porcentajes sensiblemente menores, los moluscos removieron el 6.25 ± 2.84 % en Dos Hermanas y el 2.50 ± 1.50 % en Chahué del material carbonatado, mientras que los poliquetos removieron el 3.25 ± 1.59 % en Dos Hermanas y 1.25 ± 1.25 % en Chahué. Cuando se compararon los valores de macrobioerosión interna causado por cada grupo de macrobioerosionadores entre arrecifes no se observaron diferencias significativas.

Las especies masivas, por su parte, fueron afectadas principalmente por los moluscos (*P. gigantea* 62 ± 5.67 % en promedio; *P. pa-*

namensis 64 ± 3.76 %). Los poliquetos causaron una macrobioerosión de 18 ± 4.65 % y de 23 ± 7.87 % en *P. gigantea* y *P. panamensis*, respectivamente. Finalmente, la remoción de CaCO_3 en las especies masivas por parte de las esponjas solo representó entre el 13 ± 2.19 y el 20 ± 5.07 % en *P. gigantea* y *P. panamensis*, respectivamente. No se observaron diferencias significativas entre el porcentaje de macrobioerosión causado por cada grupo en ambos géneros masivos.

Debido al número limitado de réplicas para establecer una tasa de macrobioerosión interna ($\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$), se agruparon las especies de coral por morfología (Fig. 4). Considerando la tasa de extensión anual promedio, la edad calculada de las especies pertenecientes al género *Pocillopora* fue de 4.04 ± 0.15 años, mientras que fue de 5.5 ± 0.33 años la edad estimada para los géneros de crecimiento masivo (*Pavona* y *Porites*). Por lo anterior, la tasa de macrobioerosión interna estimada para las especies ramificadas fue de $1.51 \pm 0.11 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en el Arrecife Dos Hermanas y de $2.16 \pm 0.98 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en el arrecife Chahué, siendo significativamente mayor que la calculada para las especies masivas de $0.53 \pm 0.03 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en este mismo arrecife (t de Student= - 3.03, $p = 0.005$) (Fig. 4).

En los dos arrecifes estudiados se obtuvieron balances de CaCO_3 positivos. La producción bruta de los procesos de calcificación en el arrecife Dos Hermanas fue de $7.40 \pm 0.73 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ mientras que en Chahué fue de $6.01 \pm 1.26 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ (Fig. 5). La producción de CaCO_3 en ambos arrecifes fue predominantemente realizada por los corales. La microbioerosión fue el proceso erosivo preponderante en ambos arrecifes, removiendo 0.81 ± 0.15 y $1.15 \pm 0.70 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en Dos Hermanas y Chahué, respectivamente. La macrobioerosión interna removió $0.51 \pm 0.11 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en el arrecife Dos Hermanas, mientras que en Chahué significó la pérdida de $0.90 \pm 0.11 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$. El balance final de carbonatos en ambos arrecifes indica una G producción neta de $6.07 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en Dos hermanas, y de $3.96 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en Chahué (Fig. 5).

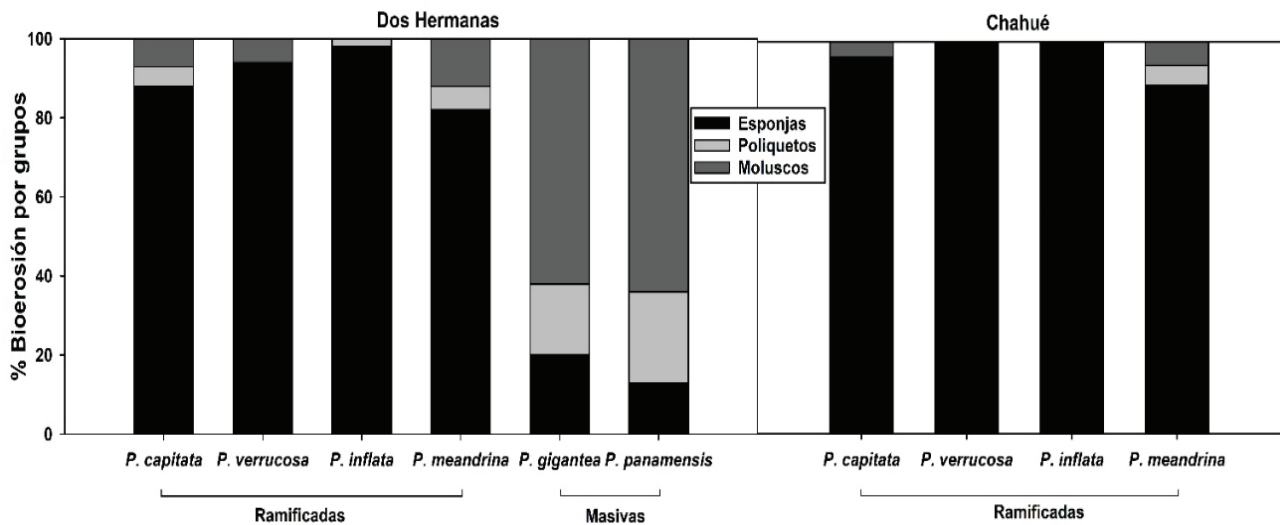


Figura 3. Porcentaje de macrobioerosión interna causada por diferentes gremios en los esqueletos de las principales especies constructoras de arrecifes del Pacífico sur mexicano.

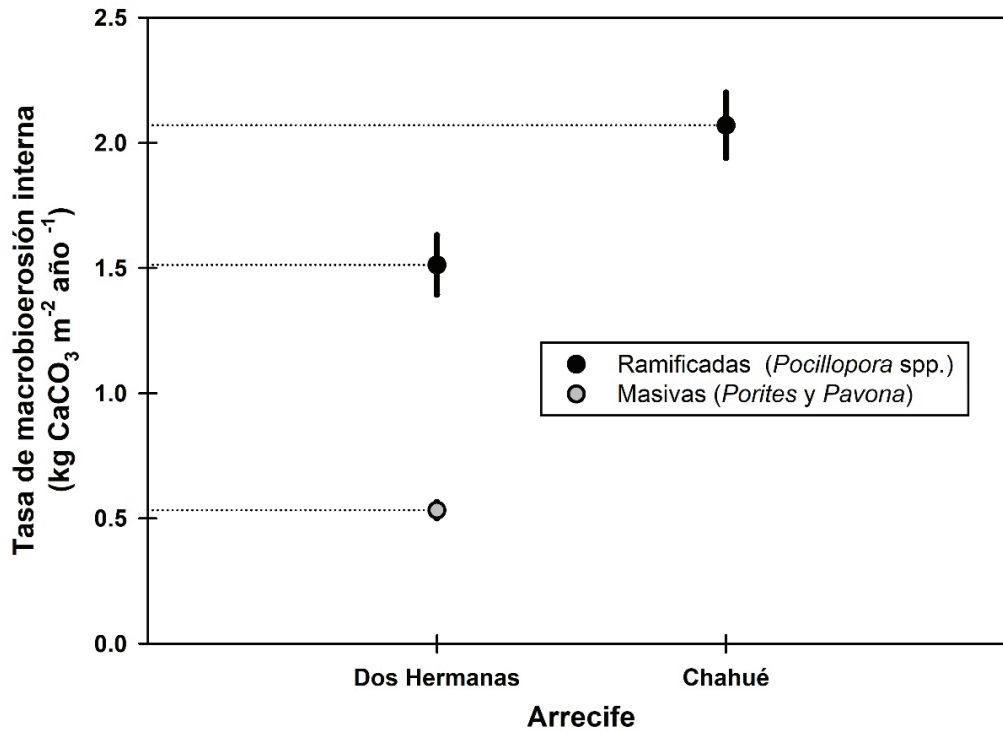


Figura 4. Tasa de macrobioerosión interna total (agrupando esponjas, poliquetos y moluscos) en corales de crecimiento ramificado y masivo en los arrecifes del Pacífico sur mexicano. Los valores representan la media ± error estándar.

DISCUSIÓN

La TC demostró ser una gran herramienta para el análisis de la macrobioerosión interna, especialmente en especies del género *Pocillopora* que, debido a su morfología ramificada y volumen reducido, difícilmente pueden ser analizadas empleando enfoques como el análisis de radiografías de lajas de coral que se obtienen del eje de máximo crecimiento de las colonias (Cosain-Díaz *et al.*, 2021). Por otra parte, pese a que el empleo de radiografías, es un enfoque rápido y de bajo costo para medir el porcentaje de macrobioerosión interna, los cálculos derivados de este enfoque corresponden a un área significativamente reducida del total de la colonia (Medellín-Maldonado *et al.*, 2022). Adicionalmente, debido a que, en el POT, en comparación con otras áreas del mundo, el mayor porcentaje de macrobioerosión interna en *Pocillopora* es realizado por esponjas endolíticas (Nava & Carballo, 2008; Glynn & Manzello, 2015), el análisis de la macrobioerosión interna de colonias de pocilopóridos por TC, se torna especialmente importante debido a que en la superficie de sus esqueletos no se observan señales de infestación por esponjas (Nava & Carballo, 2008). Debido a lo anterior y pese a que la TC representa un enfoque costoso, es una herramienta en extremo útil; de hecho, el empleo de la TC es el único enfoque que permite cuantificar el volumen erosionado del interior de todas las secciones de la colonia, permitiendo hacer estimaciones más precisas, y produciendo resultados más confiables que aquellos obtenidos por otros enfoques (DeCarlo *et al.*, 2015).

Los datos demuestran que la infestación interna de macrobioerosionadores en los esqueletos de las principales especies de cora-

les constructores de arrecifes en Huatulco es alta ya que representan hasta el 27.60 % de la remoción de CaCO₃ producido por los corales a nivel arrecife. Esto es de gran relevancia debido a que se ha observado que la presencia de macrobioerosionadores internos debilita la matriz esquelética (Tribollet & Golubic, 2011), aumentando la actividad de macrobioerosionadores superficiales como los erizos de mar y peces (Chazottes *et al.*, 2017). Por otro lado, el debilitamiento de las estructuras a causa de la macrobioerosión, podría conducir a una pérdida de la complejidad estructural debido al colapso de la estructura coralina (Morais *et al.*, 2022). Esto es particularmente preocupante en la zona de estudio debido a que la estructura de los arrecifes del PSM está dominado principalmente por placas de coral construidas de ramas imbricadas de *Pocillopora* spp. Dichas ramas se extienden verticalmente por más de 1 m de longitud, por lo que la actividad de macrobioerosionadores dentro de las ramas delgadas de *Pocillopora* podría colapsar las placas en escalas de tiempo relativamente cortas (años), comparado con arrecifes del Caribe donde la complejidad depende de la estructura formada por especies de crecimiento masivo de mayor volumen (p.g., *Orbicella* spp., *Acropora* spp.) (Alvarez-Filip *et al.*, 2013). Concurrentemente, solo la parte más apical (< 10 cm) de las placas formadas por especies del género *Pocillopora* se encuentran vivas, mientras que el resto es esqueleto muerto (Enochs & Manzello, 2012). Como consecuencia, las bases de las colonias podrían experimentar actividades de macrobioerosión más intensas debido a la falta de protección de tejido vivo (Kline *et al.*, 2019; Leggat *et al.*, 2019).

Este trabajo representa la primera estimación de la cantidad de CaCO₃ que remueven diferentes grupos de organismos macrobioero-

sionadores de los esqueletos de corales formadores de arrecifes en el PSM. Estudios realizados en arrecifes del POT empleando sustratos experimentales de *Pocillopora* han reportado porcentajes de remoción de CaCO_3 de alrededor de 36 %. Dichas observaciones fueron calculadas a partir de la diferencia del antes y después del peso seco de los sustratos experimentales; sin embargo, esta diferencia en el peso también puede verse influenciada por procesos de cementación (Wizemann *et al.*, 2018). Respecto al porcentaje de macrobioerosión interna en especies masivas, los porcentajes observados en este estudio se comparan por lo reportado por Cosain-Díaz *et al.* (2021) y Martínez-Castillo *et al.* (2022) para especies de los géneros *Pavona* y *Porites* en arrecifes ubicados en el Pacífico Central Mexicano (PCM). En los estudios señalados, se utilizó la técnica radiográfica en colonias de *P. panamensis*, *Porites lobata* (Dana, 1846) y *P. gigantea* como medio para determinar la remoción, reportando porcentajes de macrobioerosión interna entre 20.86 y 24.37 %. En contraste con los resultados del presente estudio, en el PCM las esponjas fueron el grupo que presentó el mayor porcentaje de erosión en los esqueletos. La diferencia entre grupos podría ser indicador de las condiciones ambientales específicas de cada sitio y estar relacionado con los hábitos alimenticios de los erosionadores (Glynn & Manzello, 2015). Por ejemplo, se ha encontrado una correlación entre el porcentaje de infestación de bivalvos como *Lithophaga* spp., y condiciones eutróficas (Glynn & Manzello 2015; Rice *et al.*, 2020). Aunque las diferencias observadas en la macrobioerosión entre grupos podrían ser

reflejo de la metodología empleada. En este estudio, la mayoría de la macrobioerosión causada por moluscos bivalvos la encontramos en las bases de la colonia en las secciones laterales, alejadas del eje máximo de crecimiento (zona central), de donde se obtienen las lajas que son analizadas mediante la técnica de rayos-X (Cosain-Díaz *et al.*, 2021).

La diferencia significativa que encontramos entre el porcentaje de macrobioerosión interna entre los arrecifes Dos Hermanas y Chahué podría respaldar la hipótesis que sugiere que las condiciones ambientales particulares de cada arrecife (aumento de nutrientes y la calidad del agua resultado de la desembocadura de ríos y asentamientos humanos) modulan la actividad de los macrobioerosionadores internos (Dee *et al.*, 2023). Por ejemplo, Chahué, donde se encontraron los porcentajes de macrobioerosión interna más altos (21.79 ± 1.37 %), es un arrecife de poca profundidad (< 6 m) que colinda con la costa, además de estar cercano a zonas con niveles altos de asentamientos humanos y desembocaduras de ríos (Fig. 1). Por su parte, Dos Hermanas es un arrecife que alcanza mayores profundidades (hasta 14 m) y cuyo menor porcentaje de macrobioerosión interna (15.92 ± 1.24 %) posiblemente se deba por la mejor calidad del agua, ya que se desarrolla lejano de zonas con asentamientos humanos y desembocaduras de ríos. No obstante, para probar esta hipótesis se necesitan investigaciones que contemplen el monitoreo continuo de diferentes factores ambientales (p.ej., pH, nitratos, etc.) para comprender mejor su relación con la macrobioerosión interna.

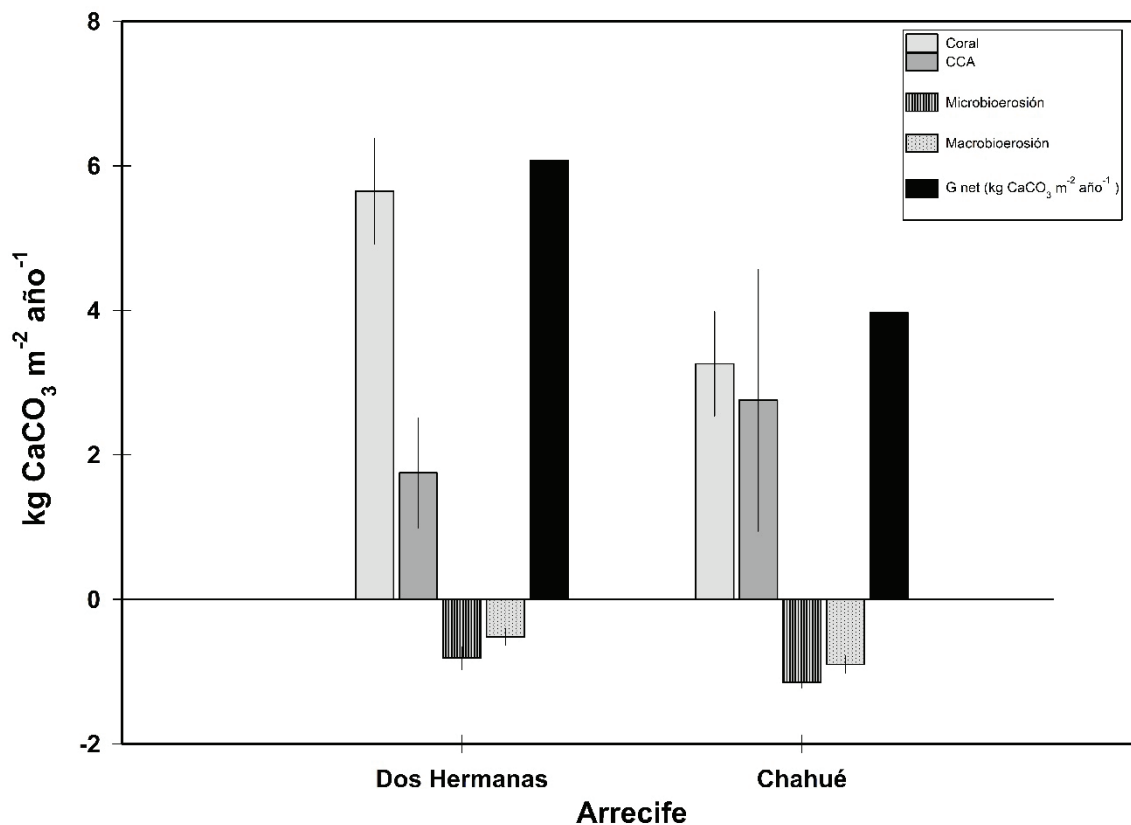


Figura 5. Balance de carbonatos ($\text{kg CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$) en los arrecifes Dos Hermanas y Chahué, Bahías de Huatulco. Se muestran la contribución relativa de diferentes procesos de calcificación y erosión. Los valores representan el promedio \pm error estándar. CCA= Alga Coralina Incrustante.

La tasa de macrobioerosión interna observada es sensiblemente menor al intervalo reportado en el Pacífico de México por Nava & Carballo (2008), el cual oscila entre 2.9 y 7.1 kg CaCO₃ m⁻² año⁻¹. Concurrantemente, las tasas calculadas en otras latitudes son significativamente menores comparadas con nuestras estimaciones. Por ejemplo, Kiene & Hutchings (1994) calcularon una erosión interna de entre 0.05 y 0.22 kg CaCO₃ m⁻² año⁻¹ en un arrecife australiano. Estudios más recientes han reportado tasas de macrobioerosión interna entre 0.03 y 0.27 kg CaCO₃ m⁻² año⁻¹ en arrecifes de Australia y Florida, respectivamente (Osorno *et al.*, 2005; Kuffner *et al.*, 2019). Aunque las condiciones en que se desarrollan los sistemas arrecifales podrían explicar las diferencias en las tasas de macrobioerosión respecto a otros estudios, una parte de la diferencia entre estudios obedece a las particularidades metodológicas. Aquí utilizamos la edad promedio de las colonias para estimar la tasa de bioerosión; no obstante, nuestro marco temporal de referencia (cinco años) puede ser bastante alto y por consiguiente subestimar la remoción de CaCO₃. Por lo anterior, las estimaciones construidas a partir de enfoques experimentales que controlan el marco temporal de referencia (Enoch *et al.*, 2016), puede resultar en estimaciones más precisas.

Debido a que la mayoría de los organismos macrobioerosionadores son difíciles de monitorear, y aún más difícil de analizar, a menudo la contribución de su actividad bioerosionadora es pasada por alto a la hora de construir balances de carbonatos (Lange *et al.*, 2020). Debido a lo anterior, generalmente se emplean tasas calculadas para otras latitudes, con contextos ambientales diferentes y empleando diferentes metodologías (p.ej., peso boyante, radiografías, TC) creando balances poco certeros (Lange *et al.*, 2020). En este sentido, nuestros hallazgos demuestran que la macrobioerosión y microbioerosión son factores importantes dentro de la dinámica de los carbonatos en los arrecifes del PSM. Estos procesos, por sí solos, representan entre el 23.53 % y 62.93 % de la remoción de carbonatos producidos anualmente. Como se discutió anteriormente, la configuración de la estructura de los arrecifes del Pacífico mexicano aumenta el nivel de complejidad para estudiar y entender el impacto real de la comunidad de bioerosionadores. Por lo tanto, es imperativo adoptar nuevos enfoques que permitan seguir de cerca los procesos bioerosionadores en general, con el objetivo de producir balances más certeros que nos ayuden a estimar el estado de salud en que se encuentran.

AGRADECIMIENTOS

Al proyecto CONACYT CF 2019/86397 Evaluación de la Función geo-ecológica de los arrecifes coralinos del Pacífico mexicano, por los recursos otorgados para realizar esta investigación. Agradecemos al personal de Buceo Huatulco por su asistencia en el trabajo de campo. Agradecemos los comentarios de dos revisores anónimos y del editor quienes ayudaron a mejorar sustancialmente este trabajo. Los autores queremos agradecer al Posgrado de Ciencias del Mar y Limnología, por la beca de doctorado otorgada a FMM.

REFERENCIAS

- ALVARADO, J. J., J. CORTÉS., H. GUZMÁN & H. REYES-BONILLA. 2016. Bioerosion by the sea urchin *Diadema mexicanum* along Eastern Tropical Pacific coral reefs. *Marine Ecology* 37(5): 1088-1102. DOI: 10.1111/maec.12372
- ALVARADO-RODRIGUEZ, J. F., L. E. CALDERON-AGUILERA, R. A. CABRAL-TENA, C. O. NORZAGARAY-LÓPEZ, H. NAVA, L. PEIFFER & R. G. FERNÁNDEZ-ALDECOA. 2022. High sclerobiont calcification in marginal reefs of the eastern tropical Pacific. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 557: 151800. DOI:10.1016/j.jembe.2022.151800
- ALVAREZ-FILIP, L., J. P. CARRICART-GANIVET, G. HORTA-PUGA & R. IGLESIAS-PRieto. 2013. Shifts in coral-assembly composition do not ensure persistence of reef functionality. *Scientific Reports* 3(1): 1-5. DOI:10.1038/srep03486
- CARBALLO, J. L., E. BAUTISTA-GUERRERO & G. E. LEYTE-MORALES. 2008. Boring sponges and the modeling of coral reefs in the east Pacific Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 356: 113-122. DOI:10.3354/meps07276
- CHAPA-BALCORTA, C., J. M. HERNANDEZ-AYON, R. DURAZO, E. BEIER, S. R. ALIN & A. LÓPEZ-PÉREZ. 2015. Influence of post-Tehuano oceanographic processes in the dynamics of the CO₂ system in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 120(12): 7752-7770. DOI:10.1002/2015JC011249
- CHAZOTTES, V., P. HUTCHINGS & A. OSORNO. 2017. Impact of an experimental eutrophication on the processes of bioerosion on the reef: One Tree Island, Great Barrier Reef, Australia. *Marine Pollution Bulletin* 118(1-2): 125-130. DOI:10.1016/j.marpolbul.2017.02.047
- CORNWALL, C. E., S. COMEAU, N. A. KORNDER, C. T. PERRY, R. VAN HOODONK, T. M. DECARLO & R. J. LOWE. 2021. Global declines in coral reef calcium carbonate production under ocean acidification and warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 118(21): e2015265118. DOI:10.1073/pnas.2015265118
- COSAIN-DÍAZ, J. A., J. A. TORTOLERO-LANGARICA, A. P. RODRÍGUEZ-TRONCOSO, E. BAUTISTA-GUERRERO, D. M. ANTUNA-ROMAN, P. SALAZAR-SILVA & A. L. CUPUL-MAGAÑA. 2021. Internal bioerosion in massive corals associated with reef communities in the northeastern tropical Pacific: The effect of intrinsic and extrinsic factors. *Ciencias Marinas* 47(1): 33-47. DOI:10.7773/cm.v47i1.3047
- DANA J.D., 1842. *Zoophytes. United States Exploring Expedition during the years*. Philadelphia: Lea and Blanchard; pp.1846-1849.
- DECARLO, T. M., A. L. COHEN, H. C. BARKLEY, Q. COBBAN, C. YOUNG, K. E. SHAMBERGER & Y. GOLBUU. 2015. Coral macrobioerosion is accelerated by ocean acidification and nutrients. *Geology* 43(1): 7-10. DOI:10.1130/G36147.1
- DEE, S., T. M. DECARLO, I. LOZIĆ, J. NILSEN & N. K. BROWNE. 2023. Low bioerosion rates on inshore turbid reefs of Western Australia. *Diversity* 15(1): 62. DOI:10.3390/d15010062
- ELLIS, J. & D. C. SOLANDER. 1786. The natural history of many curious and uncommon zoophytes: collected from various parts of the globe. (eds.). B. *White and son*. pp. 1-206 DOI:10.5962/bhl.title.64985
- ENOCHS, I. C. & D. P. MANZELLO. 2012. Species richness of motile cryptofauna across a gradient of reef framework erosion. *Coral Reefs* 31: 653-661. DOI:10.1007/s00338-012-0886-z
- ENOCHS, I. C., D. P. MANZELLO, G. KOŁODZIEJ, S. H. NOONAN, L. VALENTINO & K. E. FABRICIUS. 2016. Enhanced macroboring and depressed calcification drive net dissolution at high-CO₂ coral reefs. *Proceedings*

- of the Royal Society B: Biological Sciences 283(1842): 20161742. DOI:10.1098/rspb.2016.1742
- ENOCHS, I.C. & P.W. GLYNN. 2017. Corallivory in the Eastern Pacific. In: Glynn, P.W., Manzello, D.P. & I.C. Enochs (eds.). *Coral reefs of the Eastern Tropical Pacific: persistence and loss in a dynamic environment*. Dordrecht: Springer Science +Business Media, pp. 315–337. DOI:10.1007/978-94-017-7499-4_10
- EYRE, B. D., A. J. ANDERSSON & T. CYRONAK. 2014. Benthic coral reef calcium carbonate dissolution in an acidifying ocean. *Nature Climate Change* 4(11): 969-976. DOI:10.1038/nclimate2380
- GLYNN, P.W., 1988. El Niño warming, coral mortality and reef framework destruction by echinoid bioerosion in the eastern Pacific. *Galaxea* 7:129-160
- GLYNN, P.W., 1999. *Pocillopora inflata*, a new species of scleractinian coral (Cnidaria: Anthozoa) from the tropical eastern Pacific. *Pacific Science*. 53: 168-180. [86]
- GLYNN, P. W. & D. P. MANZELLO. 2015. Bioerosion and coral reef growth: a dynamic balance. In: Birkeland, C (eds.). *Coral reefs in the Anthropocene*. Springer, Dordrecht, pp. 67-97. DOI:10.1007/978-94-017-7249-5_4
- HERRERA-ESCALANTE, T., R. A. LÓPEZ-PÉREZ & G. E. LEYTE-MORALES. 2005. Bioerosion caused by the sea urchin *Diadema mexicanum* (Echinodermata: Echinoidea) at Bahías de Huatulco, Western Mexico. *Revista de Biología Tropical* 53(3): 263-273.
- KIENE, W. E. & P. HUTCHINGS. 1994. Bioerosion experiments at Lizard Island, Great Barrier Reef. *Coral Reefs* 13(2): 91-98. doi.org/10.1007/BF00300767
- KLINE, D. I., L. TENEVA, D. K. OKAMOTO, K. SCHNEIDER, K. CALDEIRA, T. MIARD & O. HOEGH-GULDBERG. 2019. Living coral tissue slows skeletal dissolution related to ocean acidification. *Nature Ecology & Evolution* 3(10): 1438-1444. doi.org/10.1038/s41559-019-0988-x
- KÜFFNER, I. B., L. T. TOTH, J. H. HUDSON, W. B. GOODWIN, A. STATHAKOPOULOS, L. A. BARTLETT & E. M. WHITCHER. 2019. Improving estimates of coral reef construction and erosion with in situ measurements. *Limnology and Oceanography* 64(5): 2283-2294. DOI:10.1002/lno.11184
- LANGE, I. D., C. T. PERRY & L. ALVAREZ-FILIP. 2020. Carbonate budgets as indicators of functional reef “health”: A critical review of data underpinning census-based methods and current knowledge gaps. *Ecological Indicators* 110: 105857. DOI:10.1016/j.ecolind.2019.105857
- LAZAR, B. & Y. LOYA. 1991. Bioerosion of coral reefs: A chemical approach. *Limnology and Oceanography* 36(2): 377-383. DOI:10.1016/j.ecolind.2019.105857
- LEGGAT, W. P., E. F. CAMP, D. J. SUGGETT, S. F. HERON, A. J. FORDYCE, S. GARDNER & T. D. AINSWORTH. 2019. Rapid coral decay is associated with marine heatwave mortality events on reefs. *Current Biology* 29(16): 2723-2730. DOI:10.1016/j.cub.2019.06.077
- LÓPEZ-PÉREZ, A. & D. A. LÓPEZ-LÓPEZ. 2016. Impacto bioerosivo de *Diadema mexicanum* en arrecifes de coral del Pacífico sur mexicano. *Ciencias Marinas* 42(1): 67-79. DOI:10.7773/cm.v42i1.2586
- LÓPEZ-PÉREZ, R. A., L. E. CALDERÓN-AGUILERA, H. REYES-BONILLA, J. D. CARRIQUIRY, P. MEDINA-ROSAS, A. L. CUPUL-MAGAÑA & B. M. LUNA-SALGUERO. 2012. Coral communities and reefs from Guerrero, southern Mexican Pacific. *Marine Ecology* 33(4): 407-416. DOI:10.1111/j.1439-0485.2011.00505.x
- LÓPEZ-PÉREZ, A., R. GRANJA-FERNÁNDEZ, O. VALENCIA-MÉNDEZ, C. APARICIO-CID, A. M. TORRES-HUERTA, N. A. BARRIENTOS-LUJÁN & L. HERNÁNDEZ. 2019. Biodiversity associated with southern Mexican Pacific coral systems. In: Ibañez, A (eds.). *Mexican Aquatic Environments: A General View from Hydrobiology to Fisheries*. Springer, pp. 119-144. DOI:10.1007/978-3-030-11126-7_5
- MANZELLO, D. P., I. C. ENOCHS, G. KOŁODZIEJ & R. CARLTON. 2015. Recent decade of growth and calcification of *Orbicella faveolata* in the Florida Keys: an inshore-offshore comparison. *Marine Ecology Progress Series* 521: 81-89. DOI:10.3354/meps11085
- MARTÍNEZ-CASTILLO, V., A. P. RODRÍGUEZ-TRONCOSO, A. B. MAYFIELD, F. A. RODRÍGUEZ-ZARAGOZA & A. L. CUPUL-MAGAÑA. 2022. Coral Recovery in the Central Mexican Pacific 20 Years after the 1997-1998 El Niño Event. *Oceans* 3(1): 48-59. DOI:10.3390/oceans3010005
- MEDELLÍN-MALDONADO, F., R. A. CABRAL-TENA, A. LÓPEZ-PÉREZ, L. E. CALDERÓN-AGUILERA, C. NORZAGARAY-LÓPEZ, C. CHAPA-BALCORTA & R. C ZEPETA-VILCHIS. 2016. Calcificación de las principales especies de corales constructoras de arrecifes en la costa del Pacífico del sur de México. *Ciencias Marinas* 42(3): 209-225. DOI:10.7773/cm.v42i3.2650
- MEDELLÍN-MALDONADO, F., A. LÓPEZ-PÉREZ, L. RUIZ-HUERTA & J. P. CARRICART-GANIVET. 2022. Understanding corallite demography to comprehend potential bias in sclerochronology: Analysis of coral modular growth by micro-computed tomography. *Limnology and Oceanography* 67(12): 2665-2676. DOI:10.1002/lno.12229
- MOLLIKA, N. R., W. GUO, A. L. COHEN, K. F. HUANG, G. L. FOSTER, DONALD & A. R. SOLOW, 2018. Ocean acidification affects coral growth by reducing skeletal density. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115(8): 1754-1759. DOI:10.1073/pnas.171280611
- MORAIS, J., R. MORAIS, S. B. TEBBETT & D. R. BELLWOOD. 2022. On the fate of dead coral colonies. *Functional Ecology* 36(12): 3148-3160. DOI:10.1111/1365-2435.14182
- NAVA, H. & J. L. CARBALLO. 2008. Chemical and mechanical bioerosion of boring sponges from Mexican Pacific coral reefs. *Journal of Experimental Biology* 211(17): 2827-2831. DOI:10.1242/jeb.019216
- OSORNO, A., M. PEYROT-CLAUDE & P. A. HUTCHINGS. 2005. Patterns and rates of erosion in dead Porites across the Great Barrier Reef (Australia) after 2 years and 4 years of exposure. *Coral Reefs* 24(2): 292-303. DOI:10.1007/s00338-005-0478-2
- PERNICE, M., J. B. RAINA, N. RÄDECKER, A. CÁRDENAS, C. POGOREUTZ & C. R. VOOLSTRA. 2020. Down to the bone: the role of overlooked endolithic microbiomes in reef coral health. *The ISME Journal* 14(2): 325-334. DOI:10.1038/s41396-019-0548-z
- PERRY, C. T. & L. J. HEPBURN. 2008. Syn-depositional alteration of coral reef framework through bioerosion, encrustation and cementation: taphonomic signatures of reef accretion and reef depositional events. *Earth-Science Reviews* 86(1-4): 106-144. DOI:10.1016/j.earscirev.2007.08.006
- PERRY, C. T., T. SPENCER & P. S. KENCH. 2008. Carbonate budgets and reef production states: a geomorphic perspective on the ecological

- phase-shift concept. *Coral Reefs* 27(4): 853-866. DOI:10.1007/s00338-008-0418-z
- PERRY, C.T., G.N. MURPHY, P.S. KENCH, E.N. EDINGER, S.G. SMITHERS, R.S. STENECK & P.J. MUMBY. 2014. Changing dynamics of Caribbean reef carbonate budgets: emergence of reef bioeroders as critical controls on present and future reef growth potential. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 281: 2014-2018. DOI:10.1098/rspb.2014.2018
- PERRY, C. T. & L. ALVAREZ-FILIP. 2019. Changing geo-ecological functions of coral reefs in the Anthropocene. *Functional Ecology* 33(6): 976-988. DOI:10.1111/1365-2435.13247
- REYES-BONILLA, H & G. E. LEYTE-MORALES. 1998. Corals and coral reefs of the Puerto Angel region, west coast of Mexico. *Revista de Biología Tropical* 46(3): 679-681.
- RICE, M. M., R. L. MAHER, A. M. CORREA, H. V. MOELLER, N. P. LEMOINE, A. A. SHANTZ & N. J. SILBIGER. 2020. Macroborer presence on corals increases with nutrient input and promotes parrotfish bioerosion. *Coral Reefs* 39: 409-418. DOI:10.1007/s00338-020-01904-y
- SCHÖNBERG, C. H., J. K. FANG, M. CARREIRO-SILVA, A. TRIBOLLET & M. WISSHAK. 2017. Bioerosion: the other ocean acidification problem. *ICES Journal of Marine Science* 74(4): 895-925. DOI:10.1093/icesjms/fsw254
- TRIBOLLET, A & S. GOLUBIC. 2011. Reef bioerosion: agents and processes. In: Dubinsky, Z. & N. Stambler (eds.). *Coral Reefs: An Ecosystem in Transition*. Springer, Dordrecht, pp. 435-449. DOI:10.1007/978-94-007-0114-4_25
- TRIBOLLET, A., A. CHAUVIN & P. CUET. 2019. Carbonate dissolution by reef microbial borers: a biogeological process producing alkalinity under different pCO₂ conditions. *Facies* 65(2), 9. DOI:10.1007/s10347-018-0548-x
- TRIBOLLET, A., A. CHAUVIN & P. CUET. 2022. Natural photosynthetic microboring communities produce alkalinity in seawater whereas aragonite saturation state rises up to five. *Frontiers in Earth Science* 10:894501. DOI:10.3389/feart.2022.894501
- VERRILL A.E., 1864. *Revision of the polypi of the eastern coast of the United States*. Boston: Boston Society of Natural History 1. 45p.
- WIZEMANN, A., S. D. NANDINI, I. STUHLREIER, C. SÁNCHEZ-NOGUERA, WISSHAK, M. WESTPHAL & C. E. REYMOND. 2018. Rapid bioerosion in a tropical upwelling coral reef. *PLoS One* 13(9): e0202887. DOI:10.1371/journal.pone.0202887