

Internal bioerosion in massive corals associated with reef communities in the northeastern tropical Pacific: The effect of intrinsic and extrinsic factors

Bioerosión interna en corales masivos asociados a las comunidades arrecifales del Pacífico nororiental tropical: Efecto de factores intrínsecos y extrínsecos

Jazmín Arleth Cosain-Díaz¹, José de Jesús Adolfo Tortolero-Langarica^{1,2*}, Alma Paola Rodríguez-Troncoso³, Eric Bautista-Guerrero³, Diana María Antuna-Roman¹, Patricia Salazar-Silva¹, Amílcar Leví Cupul-Magaña³

¹ Tecnológico Nacional de México/IT de Bahía de Banderas, Nayarit, Mexico.

² Unidad Académica de Sistemas Arrecifales, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Puerto Morelos, Quintana Roo, Mexico.

³ Laboratorio de Ecología Marina, Centro de Investigaciones Costeras, Centro Universitario de la Costa, Universidad de Guadalajara, Puerto Vallarta, Jalisco, Mexico.

* Corresponding author. E-mail: adolfo.tl@bahia.tecnm.mx, adolfotortolero@hotmail.com

ABSTRACT. The development and maintenance of the physical structure of coral reefs depends on the balance between production (accretion) and removal (erosion) of CaCO₃ produced mainly by reef-building corals. This calcareous material may be removed from the coral skeleton by means of physical, chemical, or biological agents, with the latter being the most influential. Despite being important, bioerosion studies on coral reefs from the Pacific coast of Mexico are scarce. In this study, we determined the volume and percentage of CaCO₃ removed through bioerosion from the main massive coral species, *Pavona gigantea*, *Porites lobata*, and *Porites panamensis*, in the Islas Marietas and Isla Isabel National Parks (Mexico). We also evaluated the effect of extrinsic (morphology, sex, and age) and intrinsic (depth and location) factors on bioerosion. The buoyant weight technique was used to estimate internal bioerosion parameters and CaCO₃ skeletal density. At the species level, *P. gigantea* showed volume of bioerosion values of 71.31 ± 32.35 cm³ (27.28 ± 18.05% of internal bioerosion); *Po. lobata*, 26.60 ± 24.87 cm³ (16.87 ± 16.31%); and *Po. panamensis*, 29.6 ± 14.61 cm³ (31.127 ± 29.43%). At the genus level, *Pavona* exhibited the highest bioerosion and skeletal density values (1.61 g·cm⁻³). Regarding morphology, bioerosion was higher in massive corals, but regarding age, it was higher in adult colonies (10–26 years). Islas Marietas National Park showed the highest values for volume and percentage of bioerosion. The results suggest that coral reefs on the Pacific coast of central Mexico are undergoing a high degree of inconspicuous erosion by internal bioeroders and its variability is controlled by both intrinsic and extrinsic factors. If this effect continues to rise, it could threaten the long-term maintenance of coral communities, modifying the carbonate flux equilibrium and the ecological functionality of coral reef ecosystems.

Key words: hermatypic corals, endolithic erosion, *Porites*, *Pavona*, coast of central Mexico.

RESUMEN. El desarrollo y el mantenimiento de los arrecifes coralinos depende del balance entre la producción (acreción) y la remoción (erosión) del CaCO₃ generado principalmente por corales hermatípicos. El material calcáreo puede ser removido del esqueleto de coral por agentes físicos, químicos o biológicos, y este último es el de mayor influencia. Pese a su importancia, pocos estudios han estimado la tasa de bioerosión en comunidades coralinas de la costa mexicana del Pacífico. En este estudio se determinó el volumen y el porcentaje de CaCO₃ removido vía erosión biológica en los principales corales masivos, *Pavona gigantea*, *Porites lobata* y *Porites panamensis*, distribuidos en el Parque Nacional Islas Marietas y el Parque Nacional Isla Isabel (México). Además, se evaluó el efecto de factores intrínsecos (morfología, sexo y edad de las colonias) y extrínsecos (localidad y profundidad) en la bioerosión. Se utilizó la técnica de peso boyante para calcular parámetros de remoción interna y densidad de CaCO₃. A nivel de especie, *P. gigantea* presentó valores de volumen de bioerosión de 71.31 ± 32.35 cm³ (27.28 ± 18.05% de bioerosión interna); *Po. lobata*, 26.60 ± 4.87 cm³ (16.87 ± 16.31%); y *Po. panamensis*, 29.6 ± 14.61 cm³ (31.127 ± 29.43%). A nivel de género, *Pavona* presentó los valores más altos en bioerosión y densidad del esqueleto (1.61 g·cm⁻³). Con relación a la morfología, la bioerosión fue mayor en colonias masivas, pero considerando la edad, fue superior en colonias más longevas (10–26 años). A nivel de localidad, en el Parque Nacional Islas Marietas se presentaron los valores más altos de volumen y porcentaje de bioerosión. La evidencia sugiere que los arrecifes de coral de la costa central mexicana del Pacífico están experimentando una alta tasa de erosión no conspicua causada por bioerosionadores endolíticos y varía en función de factores intrínsecos y extrínsecos. Si este efecto continúa incrementando, podría poner en riesgo el mantenimiento a largo plazo de las comunidades coralinas, lo que modificaría el balance de los flujos de carbonato y la funcionalidad del ecosistema arrecifal.

Palabras clave: corales hermatípicos, erosión endolítica, *Porites*, *Pavona*, costa central mexicana.

INTRODUCTION

Coral reefs are ecosystems consisting of calcium carbonate (CaCO_3) structures, primarily found in tropical and subtropical seas (Glynn 1997, Sheppard et al. 2010). They are characterized as feeding, reproduction, and shelter sites for many marine fish and invertebrate species and host more than 25% of total biodiversity in the oceans (Sheppard et al. 2010). Hermatypic corals are considered the main reef-building corals, which deposit CaCO_3 through calcification to form their exoskeleton, thereby contributing to coral reef development and maintenance (Allemand et al. 2004, 2011). Together with other calcifying organisms, they form the structural framework of this habitat and of its underlying biological and ecological processes (Sheppard et al. 2010).

Reef accretion is antagonized by bioeroders, which remove CaCO_3 . Bioerosion is mediated by different factors, such as (1) environmental or physical characteristics of the site or locality (extrinsic factors) and (2) specific traits related to the composition of species, their growth strategies, and specific associations with other organisms (intrinsic factors) (Glynn 2000, Carballo et al. 2008, Tribollet and Golubic 2011). Together, these factors promote a constant remodeling of the physical structure of coral reefs through the balance between accretion and erosion (net carbonate production) (Wulff and Buss 1979, Andersson and Gledhill 2013). In turn, erosion in coral reef environments can result from different mechanisms: (1) chemical erosion involving CaCO_3 dissolution, mainly caused by natural processes (metabolic and environmental dissolution) and by ocean acidification (Kleypas et al. 1999, Andersson and Gledhill 2013, Eyre et al. 2014); (2) physical erosion due to mechanical movements caused by waves, currents, storms, and other agents (Zundevich et al. 2007); and (3) biological erosion or bioerosion, resulting from the biological activity, feeding habits, and sheltering of organisms such as fishes, sponges, echinoderms, and invertebrates associated with coral reefs (Glynn 1997, Reyes-Bonilla and Calderón-Aguilera 1999, Tribollet and Golubic 2011). Bioerosion can result directly or indirectly from the removal of CaCO_3 , either by the production of acidic compounds (acidification) or by the excretion of enzymes by organisms such as sponges (biocorrosion) (Neumann 1966), as well as from bioabrasion due to mechanical erosion caused by boring organisms, such as annelids, barnacles, and bivalves, that can wear away and pierce calcareous materials (Glynn 1997, Carballo et al. 2008, Maher et al. 2018). Bioabrasion is the mechanism that causes the highest production of carbonate sediments (rubble, sand, silt, and clay) in reef systems (Glynn 1997, Eyre et al. 2014). All erosion processes shape reefs and contribute to the carbonate cycle because inorganic carbonate is reintegrated into the environment and becomes available again for calcifying organisms (Carballo et al. 2008, Tribollet and Golubic 2011).

Bioerosion can be assessed by estimating the bioerosion volume (by measuring the density of calcium carbonate

INTRODUCCIÓN

Los arrecifes de coral son ecosistemas conformados por estructuras de carbonato de calcio (CaCO_3), distribuidos principalmente en mares tropicales y subtropicales (Glynn 1997, Sheppard et al. 2010). Se caracterizan por ser sitios de alimentación, reproducción y refugio para muchas especies de peces e invertebrados marinos, así como por albergar a más del 25% de la biodiversidad total de los océanos (Sheppard et al. 2010). Los corales hermatípicos son considerados los principales constructores de arrecife, que como resultado del proceso de calcificación, depositan CaCO_3 para formar su exoesqueleto y contribuyen al desarrollo y al mantenimiento arrecifal (Allemand et al. 2004, 2011). En conjunto con otros organismos calcificadores, forman la base estructural de este hábitat y de los procesos biológicos y ecológicos que ahí se desarrollan (Sheppard et al. 2010).

Un proceso antagónico a la acreción coralina es la remoción de CaCO_3 por la acción de bioerosionadores, la cual está mediada por diferentes factores, como (1) características ambientales o físicas propias del sitio o la localidad (extrínsecos) y (2) rasgos específicos relacionados con la composición de especies, sus estrategias de crecimiento y asociaciones específicas con otros organismos (intrínsecos) (Glynn 2000, Carballo et al. 2008, Tribollet y Golubic 2011). En conjunto, estos procesos promueven una constante remodelación de la estructura física del arrecife como resultado del balance entre la acreción y la erosión coralina (producción neta de carbonatos) (Wulff y Buss 1979, Andersson y Gledhill 2013). Por otro lado, la erosión en el medio arrecifal puede presentarse debido a diferentes mecanismos: (1) la erosión química, implica la disolución de CaCO_3 causada principalmente por procesos naturales (disolución metabólica y ambiental) y el efecto de la acidificación del océano (Kleypas et al. 1999, Andersson y Gledhill 2013, Eyre et al. 2014); (2) la erosión física, resultado del movimiento mecánico originado por oleaje, corrientes, tormentas, etc. (Zundevich et al. 2007); y (3) la erosión biológica o bioerosión, resultado de la actividad biológica, hábitos alimenticios y construcción de refugios de organismos como peces, esponjas, equinodermos e invertebrados asociados a arrecifes de coral (Glynn 1997, Reyes-Bonilla y Calderón-Aguilera 1999, Tribollet y Golubic 2011). La bioerosión puede presentarse de forma directa o indirecta con la remoción del CaCO_3 , ya sea por la producción de sustancias ácidas o la excreción de enzimas por organismos como las esponjas, denominada biocorrosión (Neumann 1966), y por la bioabrasión que resulta de la erosión mecánica producida por organismos taladradores que tienen la capacidad de desgastar y perforar el material calcáreo, como los anélidos, los balanos y los bivalvos (Glynn 1997, Carballo et al. 2008, Maher et al. 2018). La bioabrasión es la actividad que causa la mayor producción de sedimentos carbonatados (escombros, arena, limo y

removed) and the bioerosion rate, which expresses the amount of CaCO_3 removed in a period of time (DeCarlo et al. 2015). In turn, skeletal density can be determined using the buoyant weight, paraffin embedding (Manzello 2010), growth-band fragment freezing (Carricart-Ganivet et al. 2000), and X-ray radiography or computed tomography (Hein and Risk 1975, Prouty et al. 2017, Wizemann et al. 2018).

The Eastern Tropical Pacific (ETP) region typically hosts coral reefs or reef patches distributed along the coast and on adjacent oceanic islands (Reyes-Bonilla and Calderon-Aguilera 1999, Glynn and Ault 2000). These reef patches are considered monospecific because they are dominated by the genus *Pocillopora* in shallow waters, with *Porites* and *Pavona* in deeper areas (Reyes-Bonilla 2005). In particular, the Pacific waters off the central Mexican coast (Pacific coast of central Mexico: PCM) comprise an area with high species richness of hermatypic corals. These species, through their continuous accretion, maintain the physical structure of coral communities, which can vary due to factors such as species composition, taxon morphology, sex, colony age, and local/regional conditions (Cabral-Tena et al. 2013; Norzagaray-López et al. 2014; Tortolero-Langarica et al. 2016a, 2016b, 2017). Studies have quantified the amount of CaCO_3 produced by corals in this region (Norzagaray-López et al. 2014, Cabral-Tena et al. 2018, Tortolero-Langarica et al. 2019) but only a few have evaluated the rate of removal of CaCO_3 and the factors that affect bioerosion in coral communities (Reyes-Bonilla and Calderón-Aguilera 1999, Herrera-Escalante et al. 2005). Both factors are crucial for understanding the functioning and conservation of these communities. Therefore, the aim of this study was to determine the specific variability of internal bioerosion and the effect of intrinsic (e.g., morphology, sex, age) and extrinsic (e.g., depth and locality) factors on massive corals growing in PCM waters. Knowing the amount of CaCO_3 that remains in the system (net production), by balancing reef building (production rate) and removal (bioerosion rate, CaCO_3 dissolution), enables us to evaluate the functionality and ecological resilience of coral communities (Perry et al. 2012, Alvarez-Filip et al. 2009).

MATERIALS AND METHODS

Study area

The study was conducted in 2 island areas in PCM waters: the Isla Isabel National Park (*Parque Nacional Isla Isabel*: PNII) and the Islas Marietas National Park (*Parque Nacional Islas Marietas*: PNIM) (Fig. 1). PNII is located 30 km off the coast, and the total area of the island, including the surrounding islets, is 82.16 ha (CONANP 2005). PNIM comprises an area of 1,383 ha consisting of 2 islands (Larga Island, Redonda Island), 2 volcanic islets close to the Larga Island, and a marine area (CONANP 2007). Both natural areas harbor fringing and rocky reef patches, with corals of

arcilla) en los sistemas arrecifales (Glynn 1997, Eyre et al. 2014). Todos los procesos de erosión modelan los arrecifes y contribuyen al ciclo del carbonato, ya que el carbonato inorgánico se reintegra al medio y queda disponible nuevamente para organismos calcificadores (Carballo et al. 2008, Tribollet y Golubic 2011).

La bioerosión puede ser evaluada mediante la estimación del volumen de bioerosión (a través de la medición de la densidad de carbonato removido) y la tasa de bioerosión, lo que da la cantidad de CaCO_3 removido en un periodo de tiempo (DeCarlo et al. 2015). A su vez, la densidad del esqueleto puede ser determinada mediante el método de peso boyante, la inclusión de parafina (Manzello 2010), el congelamiento de colonias (Carricart-Ganivet et al. 2000) y el análisis de radiografías de rayos X o tomografía computarizada (Hein y Risk 1975, Prouty et al. 2017, Wizemann et al. 2018).

La región del Pacífico Oriental Tropical (POT) se caracteriza por albergar arrecifes o parches coralinos distribuidos a lo largo de la costa y en las islas oceánicas adyacentes (Reyes-Bonilla y Calderon-Aguilera 1999, Glynn y Ault 2000). Estos parches arrecifales son considerados monoespecíficos al estar dominados por el género *Pocillopora* en aguas someras, con la presencia *Porites* y *Pavona* en zonas más profundas (Reyes-Bonilla 2005). En particular, las aguas del Pacífico en la costa central mexicana (PCM) comprenden un área con alta riqueza de especies de corales hermatípicos; estas especies, mediante su continua acreción, dan mantenimiento a la estructura física de las comunidades coralinas, la cual puede variar por factores como la composición de especies, la morfología de los taxones, el sexo de los individuos, la edad de la colonia y las condiciones locales/regionales (Cabral-Tena et al. 2013; Norzagaray-López et al. 2014; Tortolero-Langarica et al. 2016a, 2016b, 2017). Los estudios para esta región han cuantificado la cantidad de CaCO_3 producido por corales (Norzagaray-López et al. 2014, Cabral-Tena et al. 2018, Tortolero-Langarica et al. 2019), pero pocos han evaluado la tasa de remoción de CaCO_3 y los factores que influyen en el proceso de bioerosión en comunidades coralinas (Reyes-Bonilla y Calderón-Aguilera 1999, Herrera-Escalante et al. 2005). Ambos factores son determinantes para entender el funcionamiento y futuro mantenimiento de la comunidad, por lo que el objetivo de este estudio fue determinar la variabilidad específica de la bioerosión interna y el efecto de factores intrínsecos (e.g., la morfología, el sexo, la edad) y extrínsecos (e.g., la profundidad y la localidad) en corales masivos que se desarrollan en aguas del PCM. Conocer la cantidad de carbonato que permanece en el sistema (producción neta), mediante el balance de los procesos de construcción (tasa de producción) y remoción (tasa de bioerosión, disolución de CaCO_3), permite evaluar la funcionalidad y la resiliencia ecológica de las comunidades coralinas (Perry et al. 2012, Alvarez-Filip et al. 2009).

the genera *Pocillopora*, *Pavona*, and *Porites* (Fig. 2). This set of islands is located between the Nearctic and Neotropical biogeographic regions of the ETP (Glynn and Ault 2000), a transition zone affected by the following: the California Current, which carries cold water from the north (18–21 °C) from January to March (Kessler 2006, Pennington et al. 2006, Pantoja et al. 2012); the Mexican Coastal Current, which brings warm water from the south (27–30 °C) from July to November; the Gulf of California water mass, which carries warm water (>34.9 °C) from September to October (Kessler 2006, Pennington et al. 2006, Palacios-Hernández et al. 2010, Pantoja et al. 2012).

Sample processing

From February 2013 to February 2014, a total of 39 colonies were collected from the massive corals *Porites lobata* ($n = 26$), *Porites panamensis* ($n = 5$), and *Pavona gigantea* ($n = 8$). The colonies were extracted with a hammer and chisel using scuba diving equipment. They were transferred to the laboratory, where the organic material was removed with pressurized water. Subsequently, the colonies were dried and exposed to sunlight for 72 h and then placed in a conventional oven at 70 °C for 3 h. All specimens were

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se realizó en 2 áreas insulares en aguas del PCM: el Parque Nacional Isla Isabel (PNII) y el Parque Nacional Islas Marietas (PNIM) (Fig. 1). El PNII se encuentra a 30 km de la costa, y la superficie total de la isla, incluidos los islotes que se encuentran a su alrededor, es de 82.16 ha (CONANP 2005). El PNIM comprende un área de 1,383 ha conformada por 2 islas (isla Larga, isla Redonda), 2 islotes de origen volcánico cercanos a la isla Larga, y una porción de área marina (CONANP 2007). Ambas áreas naturales albergan parches arrecifales rocosos y de franja, con corales de los géneros *Pocillopora*, *Pavona* y *Porites* (Fig. 2). Este conjunto de islas se encuentra ubicado entre las regiones biogeográficas neártica y neotropical del POT (Glynn y Ault 2000), una zona de transición influenciada por la corriente de California, que transporta agua fría del norte (18–21 °C) de enero a marzo (Kessler 2006, Pennington et al. 2006, Pantoja et al. 2012); la corriente costera mexicana, que proporciona aguas cálidas del sur (27–30 °C) de julio a noviembre; y la masa de agua del golfo de California, que transporta agua cálida (>34.9 °C) de septiembre a octubre

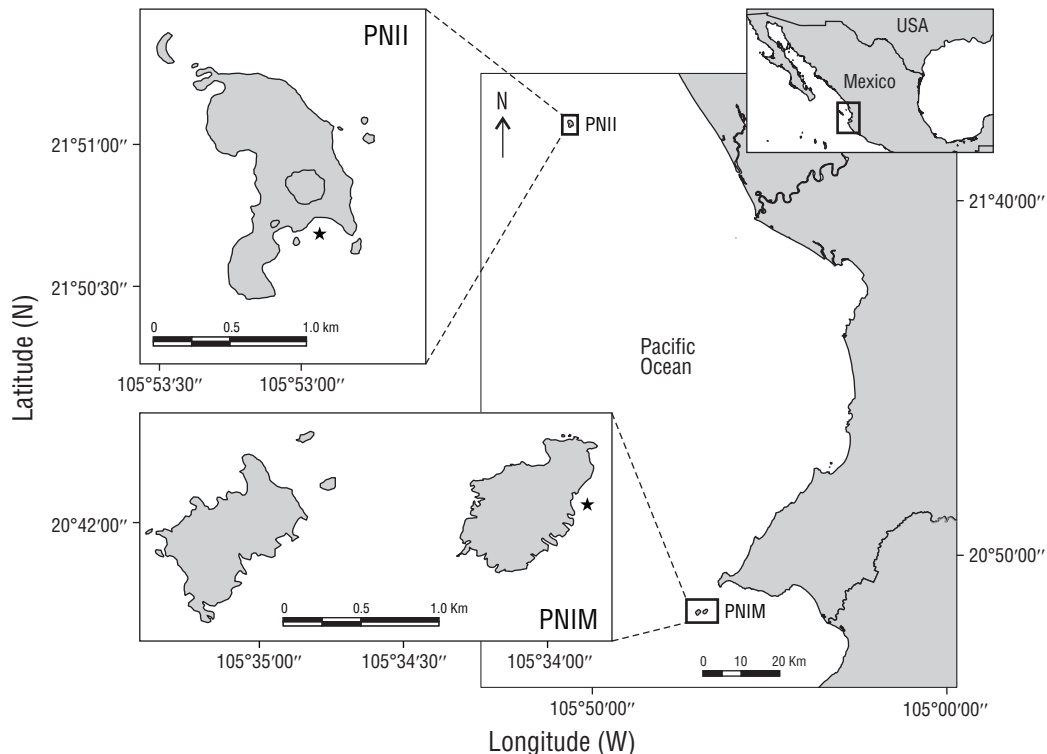


Figure 1. Study area. Parque Nacional Isla Isabel (PNII) and Parque Nacional Islas Marietas (PNIM) in Nayarit, Mexico. The star denotes the sampling sites.

Figura 1. Área de estudio. Parque Nacional Isla Isabel (PNII) y Parque Nacional Islas Marietas (PNIM), Nayarit, México. El símbolo de estrella denota los sitios de muestreo.



Figure 2. Adult coral colonies of massive coral species collected along the Pacific coast of central Mexico. From left to right, *Porites lobata*, *Pavona gigantea*, and *Porites panamensis*.

Figura 2. Colonias de coral adultas de las especies masivas recolectadas a lo largo de la costa central mexicana del Pacífico. De izquierda a derecha, *Porites lobata*, *Pavona gigantea* y *Porites panamensis*.

sectioned on the main vertical (apical) growth axis into 7–10 mm thick slabs with a diamond-bladed (QEP) tile saw using fresh water as lubricant.

Bioerosion parameters

To determine the amount of CaCO_3 removed internally (bioerosion volume), the Archimedes' principle (buoyant weight, displaced volume) was applied using the method described by Bucher et al. (1998). First, the dry weight of each coral slab was assessed using a precision balance (ADAM, accuracy = ± 0.01 g). Subsequently, the buoyancy or wet weight was calculated. For this purpose, the samples were previously saturated in distilled water with a density of $1 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-3}$ at a constant temperature (20°C) for 12 h and then suspended in a pre-weighed plastic container with water. The samples were dried again (70°C , for 3 h) and saturated with low-temperature silicone (ethylene-vinyl acetate, MOD.BS7T) only at the visible bioerosion marks (cavities, Fig. 3), at a melting temperature of $84\text{--}87^\circ\text{C}$. After solidifying, the remaining silicone was removed just at the edge of the thickness of each coral slab. Lastly, these silicone-saturated samples were measured again to assess their saturated dry weight and saturated buoyant weight. The skeletal density was calculated with both measurements ($\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$), and the percentage of bioerosion (%) and bioerosion volume (cm^3) of each sample were calculated using the following equations:

$$V_e = V_s - V_{ss} \quad , \quad (1)$$

$$V_s = (WS - WB) \times (1 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-3}) \quad , \quad (2)$$

$$V_{ss} = (WS_s - WB_s) \times (1 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-3}) \quad , \quad (3)$$

$$D = (WS/V_s) \quad , \quad (4)$$

$$\%e = [(V_s \times 100)/V_{ss}] - 100 \quad , \quad (5)$$

where V_e is the bioerosion volume, V_s is the slab volume, V_{ss} is the saturated slab volume, WS is the slab dry weight, WB is the slab wet weight, WS_s is the saturated slab dry

(Kessler 2006, Pennington et al. 2006, Palacios-Hernández et al. 2010, Pantoja et al. 2012).

Procesamiento de muestras

Durante el periodo de febrero de 2013 a febrero de 2014, se recolectaron un total de 39 colonias de los corales masivos *Porites lobata* ($n = 26$), *Porites panamensis* ($n = 5$) y *Pavona gigantea* ($n = 8$). Las colonias fueron extraídas con martillo y cincel utilizando equipo de buceo autónomo. Éstas fueron trasladadas al laboratorio, donde se les eliminó el material orgánico con agua a presión. Posteriormente, las colonias se secaron y expusieron a la luz solar durante 72 h y fueron colocadas en un horno convencional a 70°C durante 3 h. Todos los ejemplares fueron seccionados sobre el eje principal de crecimiento vertical (apical) en lascas de 7–10 mm de grosor con una cortadora de sierra con punta de diamante (QEP) y agua dulce como lubricante.

Parámetros de bioerosión

Para determinar la cantidad de CaCO_3 removido internamente (volumen de bioerosión), se aplicó el principio de Arquímedes (peso boyante, volumen desplazado) utilizando la técnica descrita por Bucher et al. (1998). En primera instancia, se obtuvo el peso seco de cada laja de coral utilizando una báscula (ADAM, precisión = ± 0.01 g). Posteriormente, se calculó el peso flotante o húmedo; para ello, las muestras previamente fueron saturadas en agua destilada con una densidad de $1 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-3}$ a temperatura constante (20°C) durante 12 h, y luego fueron suspendidas sobre un recipiente de plástico con agua (previamente pesado). Las muestras fueron secadas nuevamente (70°C , durante 3 h), y se realizó la saturación con silicón de baja temperatura (etileno-vinil acetato, tipo MOD.BS7T) solo en las marcas visibles de bioerosión (cavidades, Fig. 3) a una temperatura de fusión de $84\text{--}87^\circ\text{C}$. Posterior a la solidificación, el remanente de silicón fue eliminado justo al borde del grosor de cada laja de coral. Finalmente, se obtuvo una segunda medición utilizando estas muestras saturadas con silicón para obtener su peso seco saturado y peso boyante saturado. Con ambas

weight, WBs is the saturated slab wet weight, D is the skeletal density, and %e is the percentage of bioerosion.

Intrinsic factors

Morphotype

To assess the effect of morphology on bioerosion rate, the different coral colonies were grouped according to their type and growth class (massive, encrusting, columnar, and free-living), considering the morphological characteristics and skeletal structures described by Veron (2000).

Age assessment

Each coral slab was radiographed using a General Electric conventional X-ray machine (Hungay Rt. Medical-Systems), setting the exposure to 70 kv and 20 mAs from anode to cathode, at a distance of 2 m between the irradiation source and the coral slabs. The resulting radiograph images were analyzed using the image processing software ImageJ (v.1.46, <http://rsb.info.nih.gov/ij/>). To collect data on age, alternating high- and low-density band values were used, which together represent an annual period of growth (Lough and Cooper 2011, Tortolero-Langarica et al. 2016b) (Fig. 3). As described by Darke and Barnes (1993), and considering

mediciones se calculó la densidad del esqueleto ($\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$), el porcentaje de bioerosión (%) y el volumen de bioerosión (cm^3) de cada muestra mediante las siguientes formulas:

$$Ve = VI - VIs \quad , \quad (1)$$

$$VI = (PS - PB) \times (1 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-3}) \quad , \quad (2)$$

$$VIs = (PSs - PBs) \times (1 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-3}) \quad , \quad (3)$$

$$D = (PS/VI) \quad , \quad (4)$$

$$\%e = [(VI \times 100)/VIs] - 100 \quad , \quad (5)$$

donde Ve es el volumen de bioerosión, VI es el volumen de laja, VIs es el volumen de laja saturada, PS es el peso seco, PB es el peso húmedo de la laja, PSs es el peso seco de la laja saturada, PBs es el peso húmedo de la laja saturada, D es la densidad del esqueleto y %e es el porcentaje de bioerosión.

Factores intrínsecos

Morfotipo

Para determinar el efecto de la morfología en la tasa de bioerosión, las diferentes colonias de coral se agruparon de

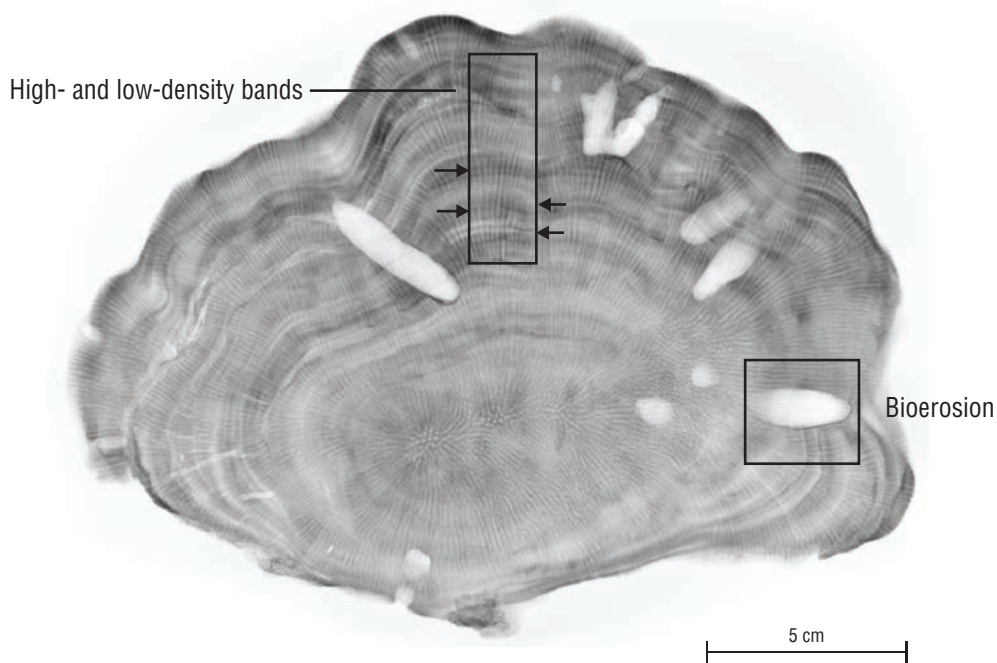


Figure 3. X-ray image (positive) of a *Porites lobata* coral slab showing alternating high-density (dark) and low-density (light) bands. A pair of bands represents a year of growth (long rectangle). The black square shows a bioerosion mark caused by the mechanical action of bioeroders.
Figura 3. Imagen radiográfica (positivo) de una laja de coral de *Porites lobata* que muestra la alternancia de bandas de alta densidad (oscuras) y baja densidad (claras). Un par de bandas representa un año de crecimiento (rectángulo alargado). Dentro del recuadro negro se indica la marca de bioerosión como producto de la acción mecánica de bioerosionadores.

the half-life of *Porites* spp. (~5 years) polyps, the coral colonies were classified into 3 stages: juvenile (1–5 years), intermediate (6–9 years), and adult (≥ 10 years).

Sex identification

When sampling each colony, a fragment of approximately 1 cm² was collected. This fragment was then fixed in 10% formaldehyde in sea water and stored at room temperature until histological processing. Each fragment was individually decalcified with 10% HCl mixed with a buffer (0.7 g EDTA, 0.14 g sodium tartrate, 0.008 g potassium sodium tetrahydrate); the resulting tissue was rinsed under running water and preserved in 70% ethanol. Subsequently, the tissue samples were dehydrated using a series of 10 ethanol solutions (70% to 100% v/v ethanol), with 2 xylene steps. After embedding them in blocks with Paraplast X-tra, they were cut into 8- μ m-thick sections with a semi-automatic Leica microtome. These preparations were then stained using Masson's trichrome staining protocol (Humanson 1967). Sex was determined based on evidence of oocytes (female), sperm (male), or both gametes (hermaphrodites) using a LABO JAZANZ compound microscope, as described by Rodríguez-Troncoso et al. (2011).

Extrinsic factors

Depth and locality

To assess the effect of depth on bioerosion volume and percentage in coral species, colony depth was determined and classified according to the vertical distribution gradient (5–15 m). For this purpose, colonies at depths of 5–10 m were considered shallow water colonies, and those found at depths of 11–15 m were considered deep-water colonies. All samples were grouped by depth and sampling site (PNII and PNIM).

Statistical analysis

The mean (\pm standard deviation) of each bioerosion and skeletal density parameter was calculated using the means for each colony (~1–2 slabs per colony), along with the assessment of normality (Shapiro–Wilk test, $P < 0.05$) and homoscedasticity (Levene's test, $P < 0.05$) of each dataset (i.e., bioerosion parameters). Bioerosion values were compared between treatment levels (species, morphology, and age) by fixed-effects 3-way analysis of variance (ANOVA) (without interaction). In addition, 2-way ANOVA was used to determine differences in bioerosion between extrinsic factors (depth and locality). Each dataset with significant differences was evaluated *a posteriori* using the Dunn–Bonferroni multiple comparison test ($P < 0.05$). Furthermore, Student's *t*-test was performed to determine bioerosion differences between males and females, in addition to simple linear

acuerdo con su tipo y clase de crecimiento (masivo, incrustante, columnar y de vida libre), con base en las características morfológicas y las estructuras del esqueleto descritas por Veron (2000).

Determinación de edad

Cada una de las lajas de coral fue radiografiada utilizando una máquina de rayos X convencional General Electric (Hungary Rt. MedicalSystems), con una exposición ajustada a 70 kv y 20 mAs de ánodo a cátodo, a una distancia de 2 m entre la fuente de irradiación y las lajas de coral. Las radiografías resultantes fueron analizadas utilizando el programa ImageJ (v.1.46, <http://rsb.info.nih.gov/ij/>). Para la obtención de datos de edad, se utilizaron los valores de alternancia de bandas de alta y baja densidad, las cuales en conjunto representan un periodo anual de crecimiento (Lough y Cooper 2011, Tortolero-Langarica et al. 2016b) (Fig. 3). Con base en lo descrito por Darke y Barnes (1993) y considerando la media de vida de pólipos de *Porites* spp. (~5 años), las colonias de coral fueron clasificadas en 3 etapas: juvenil (1–5 años), intermedia (6–9 años) y adulta (≥ 10 años).

Identificación del sexo

Durante la recolecta de cada colonia, se obtuvo un fragmento de aproximadamente 1 cm². Éste fue fijado en agua de mar con formalina al 10% y almacenado a temperatura ambiente hasta su procesamiento histológico. Cada fragmento se descalcificó individualmente con HCl al 10% mezclado con un amortiguador (0.7 g de EDTA, 0.14 g de tartrato de sodio, 0.008 g de potasio de sodio tetrahidratado); el tejido obtenido se enjuagó con agua corriente y se conservó en etanol al 70%. Posteriormente, las muestras de tejido se deshidrataron utilizando un tren de 10 alcoholes (etanol al 70% a 100% [v/v]), con 2 pasos de xileno, y se incluyeron en bloques con Paraplast X-tra. Se cortaron secciones de 8 μ m de espesor con un microtomo Leica semiautomático. Las preparaciones se tiñeron usando el protocolo tricrómico de Masson (Humanson 1967). El sexo fue determinado por la evidencia de ovocitos (hembras), espermatozoides (machos) o ambos gametos (hermafroditas) usando un microscopio compuesto LABO JAZANZ, con base en lo descrito por Rodríguez-Troncoso et al. (2011).

Factores Extrínsecos

Profundidad y localidad

Para evaluar el efecto de la profundidad en el volumen y el porcentaje de bioerosión en especies coralinas, se identificó la profundidad de las colonias recolectadas y se clasificaron de acuerdo con su gradiente de distribución vertical (5–15 m). Para este estudio, fueron consideradas colonias de aguas someras aquellas colonias a profundidades de 5–10 m

regression analysis, for assessing the correlation (Pearson product-moment correlation coefficient: Pearson's R) and determination (R^2) coefficients to evaluate the relationship between bioerosion and skeletal density values. All statistical tests were evaluated at 95% minimum confidence interval ($\alpha = 0.05$) using RStudio ($\times 64$, v.3.3.2) and the software InfoStat/L.

RESULTS

A total of 55 coral slabs were analyzed, yielding a bioerosion volume of $36.10 \pm 30.83 \text{ cm}^3$ and a percentage bioerosion of $20.86 \pm 18.96\%$. At the species level, *P. gigantea* had the highest bioerosion at $71.31 \pm 32.35 \text{ cm}^3$ ($27.28 \pm 18.05\%$), with significant differences ($P < 0.001$, Table 1) in bioerosion volume between species (Fig. 4). By morphotype (columnar, free-living, massive, and encrusting), massive corals had the highest bioerosion volume ($64.02 \pm 31.66 \text{ cm}^3$), whereas the columnar corals had the highest mean percentage of bioerosion ($44.11 \pm 13.30\%$) (Table 1). Comparison analysis showed significant ($P < 0.001$, Table 2) differences in both volume and percentage between morphotypes, mainly resulting from massive colonies (Dunn–Bonferroni, $P < 0.001$).

A total of 12 males and 5 females were analyzed histologically. The analysis of bioerosion parameters between sexes showed no significant differences in bioerosion volume ($t = -0.044$, $P = 0.483$) or percentage ($t = 0.076$, $P = 0.530$). By age, adult colonies ($n = 5$) had higher bioerosion values ($61.56 \pm 35.38 \text{ cm}^3$) than the juvenile ($n = 16$, $20.54 \pm 16.54 \text{ cm}^3$) and intermediate ($n = 17$, $44.82 \pm 34.80 \text{ cm}^3$) age groups, albeit with no significant differences between age groups ($P > 0.05$, Table 2).

The data grouped by depth level showed significant differences in the percentage of bioerosion ($P < 0.001$, Table 2) between deep- ($31.10 \pm 23.29\%$) and shallow-water ($16.84 \pm 15.81\%$) colonies. Conversely, the site (PNII and PNIM) had no significant effect on the volume or percentage of bioerosion in massive corals ($P > 0.05$, Table 2).

In contrast to the bioerosion results, significant differences in density were found between species and between morphologies ($P < 0.05$, Table 2). At the species level, *P. gigantea* had a higher density ($1.61 \pm 0.22 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-3}$) than *Po. lobata* ($1.32 \pm 0.10 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-3}$) and *Po. panamensis* ($1.43 \pm 0.80 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-3}$). Considering the type of growth, the massive colonies had higher densities ($1.54 \pm 0.24 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-3}$) than the other morphotypes (Table 1). The results showed a positive association between the volume of CaCO_3 removed and the skeletal density of the massive coral species (Fig. 5).

DISCUSSION

Reef communities in the eastern Pacific have been historically affected by various stressors, both natural and anthropic, which have decreased their growth rate (Manzello

y colonias de aguas profundas aquellas encontradas a profundidades de 11–15 m. Todas las muestras fueron agrupadas de acuerdo con la profundidad y el sitio de muestreo (PNII y PNIM).

Análisis estadísticos

Se calculó la media (\pm desviación estándar) de cada uno de los parámetros de bioerosión y densidad del esqueleto utilizando los promedios de cada colonia (~ 1 – 2 láminas por colonia). A cada grupo de datos (i.e., parámetros de bioerosión) se le evaluó la normalidad (Shapiro–Wilks, $P < 0.05$) y la homocedasticidad (Levene, $P < 0.05$). Con el fin de contrastar los valores de bioerosión entre los diferentes niveles de tratamiento (especie, morfología, edad), se usaron análisis de varianza (ANDEVA) de 3 vías con efectos fijos (sin interacción). Se utilizó un ANDEVA de 2 vías para determinar diferencias de bioerosión de factores extrínsecos (profundidad y localidad). Cada conjunto de datos que mostró diferencias significativas se evaluó *a posteriori* mediante la prueba de comparaciones múltiples de Dunn–Bonferroni ($P < 0.05$). Adicionalmente, se realizaron pruebas de t de student para determinar diferencias de bioerosión entre machos y hembras, además de un análisis de regresión lineal simple, con el coeficiente de correlación (R de Pearson) y el de determinación (R^2), para evaluar la relación entre los valores de bioerosión y densidad del esqueleto. Todos los análisis estadísticos fueron evaluados con un intervalo de confianza mínimo del 95% ($\alpha = 0.05$) mediante el programa RStudio ($\times 64$, v.3.3.2) y el *software* InfoStat/L.

RESULTADOS

Se analizaron un total de 55 láminas de coral, y se encontró un volumen de bioerosión de $36.10 \pm 30.83 \text{ cm}^3$ y un porcentaje de bioerosión de $20.86 \pm 18.96\%$. A nivel de especie, *P. gigantea* presentó mayor bioerosión, con $71.31 \pm 32.35 \text{ cm}^3$ ($27.28 \pm 18.05\%$), y se encontraron diferencias significativas ($P < 0.001$, Tabla 1) en el volumen de bioerosión entre especies (Fig. 4). Considerando los morfotipos (columnar, vida libre, masivo e incrustante), los corales con crecimiento masivo presentaron mayor volumen de bioerosión ($64.02 \pm 31.66 \text{ cm}^3$), mientras que los del tipo columnar presentaron un mayor promedio de porcentaje de bioerosión ($44.11 \pm 13.30\%$) (Tabla 1). El análisis de comparación mostró diferencias significativas entre morfotipos tanto en volumen como en porcentaje ($P < 0.001$, Tabla 2), dadas principalmente por colonias masivas (Dunn–Bonferroni, $P < 0.001$).

Se determinaron un total de 12 machos y 5 hembras mediante el análisis histológico. El análisis de parámetros de bioerosión entre sexos no mostró diferencias significativas en volumen ($t = -0.044$, $P = 0.483$) ni en porcentaje ($t = 0.076$, $P = 0.530$). Con respecto al factor edad, las colonias adultas ($n = 5$) presentaron los valores más altos de bioerosión ($61.56 \pm 35.38 \text{ cm}^3$) en comparación con los grupos de

Table 1. Descriptive bioerosion parameters by species and morphology: volume, percentage, and skeletal density. The number of colonies (n) and mean values (\pm standard deviation) are shown.

Tabla 1. Parámetros descriptivos de bioerosión por especie y morfología: volumen, porcentaje y densidad del esqueleto. Se presentan el número de colonias (n) y la media (\pm desviación estándar).

Species/Morphotype	n	Volume eroded (cm ³)	Percent eroded (%)	Skeletal density (g·cm ⁻³)
<i>Pavona gigantea</i>	8	71.33 \pm 32.35	27.45 \pm 18.05	1.61 \pm 0.22
Columnar	2	89.30 \pm 0.01	31.08 \pm 0.01	1.27 \pm 0.02
Massive	6	68.74 \pm 34.05	26.94 \pm 19.43	1.65 \pm 0.21
<i>Porites lobata</i>	26	26.60 \pm 24.87	16.87 \pm 16.31	1.32 \pm 0.10
Columnar	4	34.35 \pm 13.49	47.37 \pm 12.84	1.29 \pm 0.11
Massive	4	55.75 \pm 29.66	20.83 \pm 11.31	1.42 \pm 0.13
Free-living	17	18.41 \pm 20.90	9.21 \pm 7.39	1.32 \pm 0.09
<i>Porites panamensis</i>	5	29.60 \pm 14.61	31.13 \pm 29.43	1.43 \pm 0.80
Encrusting	5	29.60 \pm 14.61	31.13 \pm 29.43	1.43 \pm 0.80

et al. 2008, Manzello 2010, Tortolero-Langarica et al. 2017) and CaCO₃ production, thereby causing a loss of the community structure (Glynn 2001, Cabral-Tena et al. 2018). Similarly, given the presence of internal bioerosion, this study reveals the high susceptibility of the massive coral species of this region, such as *Po. lobata*, *Po. panamensis*, and *P. gigantea*, which show high variability in CaCO₃ loss by bioerosion, primarily due to intrinsic (e.g., species and morphology) and extrinsic (e.g., depth) factors (Table 1).

In a global context, bioerosion rates of ~ 25 – 40 kg CaCO₃·m⁻²·y⁻¹ have been reported for coral reefs and are mainly caused by epilithic organisms (Glynn 1997, Pari et al. 1998), and 7% to 28% carbonate has been removed by endolithic species in massive corals (Hein and Risk 1975, Scott and Risk 1988, Hernández-Ballesteros et al. 2013). In this context, the results of this study show high percentages of CaCO₃ (24%–44%) having been removed from massive coral species (Fig. 4), which indicates that the massive coral communities of the ETP show a higher level of bioerosion than other coral communities worldwide (Hein and Risk 1975, Scott and Risk 1988). Several studies relate the high bioerosion observed in the ETP with mesoscale and regional processes (e.g., upwellings, El Niño–Southern Oscillation events) that generate more acidic conditions (low pH values) (Manzello 2010, Wizemann et al. 2018). This correlation could be a proxy for future climate change scenarios and the possible volumes of bioerosion expected for coral reefs worldwide (Wizemann et al. 2018). However, this correlation remains a hypothesis requiring further research.

edad juvenil ($n = 16$, 20.54 \pm 16.54 cm³) e intermedio ($n = 17$, 44.82 \pm 34.80 cm³), pero no se encontraron diferencias significativas entre grupos ($P > 0.05$, Tabla 2).

Los datos agrupados a nivel de profundidad mostraron diferencias significativas en el porcentaje de bioerosión ($P < 0.001$, Tabla 2) entre colonias profundas (31.10 \pm 23.29%) y colonias someras (16.84 \pm 15.81%). Por otro lado, el factor sitio (PNII y PNIM) no reflejó un efecto significativo en el volumen ni el porcentaje de bioerosión en corales masivos ($P > 0.05$, Tabla 2).

En contraste con los resultados de bioerosión, los de densidad mostraron diferencias significativas entre especies y morfologías ($P < 0.05$, Tabla 2). A nivel de especie, *P. gigantea* presentó la mayor de densidad (1.61 \pm 0.22 g·cm⁻³) en comparación con *Po. lobata* (1.32 \pm 0.10 g·cm⁻³) y *Po. panamensis* (1.43 \pm 0.80 g·cm⁻³). Con relación al tipo de crecimiento, las colonias masivas presentaron los valores más altos de densidad (1.54 \pm 0.24 g·cm⁻³) con respecto al resto de los morfotipos (Tabla 1). Los resultados mostraron una asociación positiva entre el volumen de CaCO₃ removido y la densidad del esqueleto de las especies de coral masivo (Fig. 5).

DISCUSIÓN

Las comunidades arrecifales del Pacífico oriental históricamente han sido afectadas por diversos estresores, tanto naturales como antrópicos, que han ocasionado disminución en la tasa de crecimiento (Manzello et al. 2008, Manzello 2010, Tortolero-Langarica et al. 2017) y en la producción

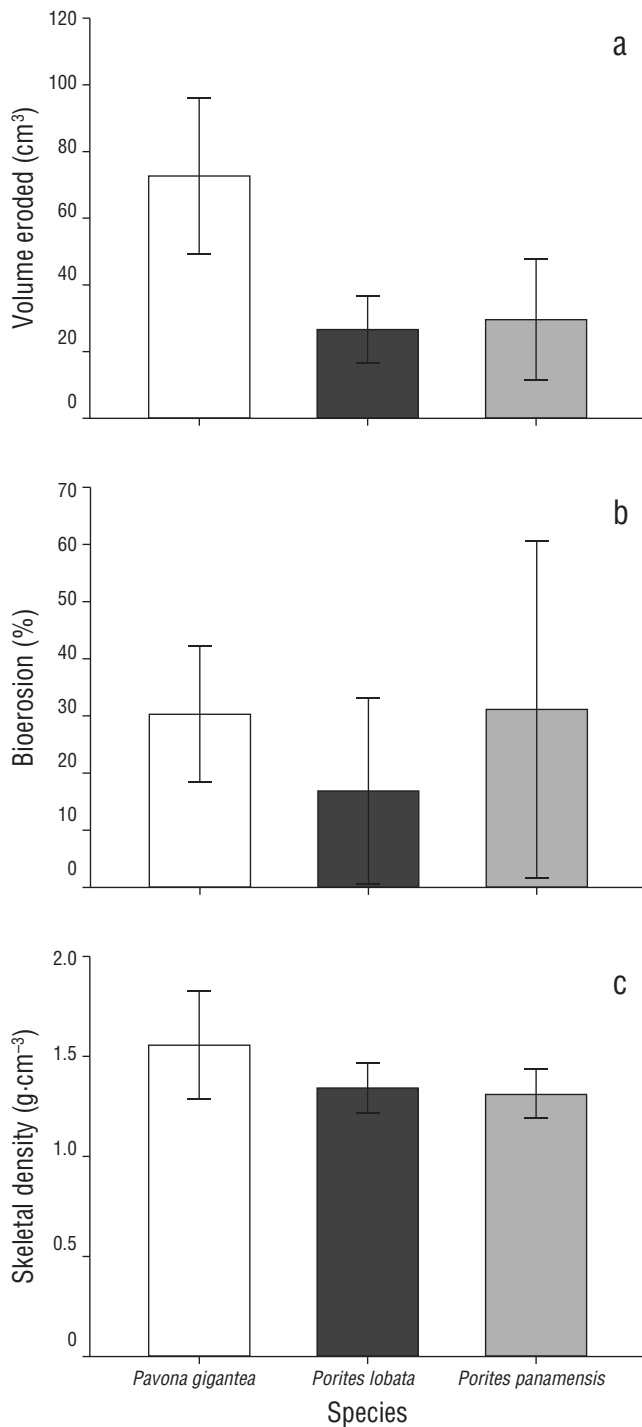


Figure 4. Parameters of bioerosion in massive corals (mean \pm standard deviation). (a) Volume of CaCO_3 removed (cm^3), (b) percentage of bioerosion (%), and (c) skeletal density ($\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$) in *Porites lobata*, *Pavona gigantea*, and *Porites panamensis*.

Figura 4. Parámetros de bioerosión en corales masivos (media \pm desviación estándar). (a) Volumen de CaCO_3 removido (cm^3), (b) porcentaje de bioerosión (%) y (c) densidad del esqueleto ($\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$) en *Porites lobata*, *Pavona gigantea* y *Porites panamensis*.

de carbonato, lo que ha ocasionado la pérdida de la estructura comunitaria (Glynn 2001, Cabral-Tena et al. 2018). Asimismo, ante la bioerosión interna, este estudio revela una alta susceptibilidad en las especies de coral masivo presentes en esta región, como *Po. lobata*, *Po. panamensis* y *P. gigantea*, las cuales muestran una gran variabilidad en la pérdida de CaCO_3 vía bioerosión, derivada principalmente de factores intrínsecos (e.g., especie y morfología) y extrínsecos (e.g., profundidad) (Tabla 1).

En un contexto global, se han reportado tasas de bioerosión de $\sim 25\text{--}40 \text{ kg CaCO}_3\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{año}^{-1}$ en arrecifes coralinos, ocasionadas principalmente por organismos epilíticos (Glynn 1997, Pari et al. 1998), y proporciones de 7% a 28% de carbonato removido por especies endolíticas en corales masivos (Hein y Risk 1975, Scott y Risk 1988, Hernández-Ballesteros et al. 2013). Al respecto, los resultados de este estudio muestran porcentajes elevados de CaCO_3 removido (24%–44%) para especies de coral masivo (Fig. 4), lo que indica que las comunidades de corales masivos del POT presentan un mayor nivel de bioerosión comparado con otras comunidades coralinas del mundo (Hein y Risk 1975, Scott y Risk 1988). Varios estudios relacionan la alta bioerosión en el POT con procesos de mesoescala y regionales (e.g., surgencias, eventos de El Niño/Oscilación del Sur) que generan condiciones más ácidas (bajos valores de pH) (Manzello 2010, Wizemann et al. 2018). Lo anterior podría ser un proxy de futuros escenarios de cambio climático y de los posibles volúmenes de bioerosión esperados para los arrecifes coralinos del mundo (Wizemann et al. 2018). Sin embargo, esto sigue siendo un panorama hipotético que aún requiere ser investigado.

Los porcentajes de bioerosión interna encontrados en este estudio ($20.86 \pm 18.96\%$) son semejantes a los reportados por Herrera-Escalante et al. (2005), con tasas de erosión externa ocasionada por *Diadema mexicanum* de 16%–27% en aguas mexicanas del Pacífico, aunque ligeramente superiores a los observados por Norzagaray-López (2010) en islas Marietas (13.9%) y cabo Pulmo (15.5%). La variación entre localidades pudiera deberse a las variaciones de condiciones ambientales específicas y a la diferencia en la composición y la abundancia de especies de cada sitio, pues *Po. lobata* presenta la mayor cobertura de coral vivo en PNII y *P. gigantea* en PNIM (Cupul-Magaña y Rodríguez-Troncoso 2017). Asimismo, a nivel de especies *P. gigantea* posee un mayor volumen de bioerosión (71.33 cm^3) comparado con colonias de *Po. lobata* (26.60 cm^3) y *Po. panamensis* (29.60 cm^3). Concurrentemente, *P. gigantea* ha exhibido la mayor densidad del esqueleto en comparación con el resto de las especies (Medellín-Maldonado et al. 2016, Tortolero-Langarica et al. 2017). El análisis de regresión lineal evidenció la fuerte asociación entre la densidad y el volumen de CaCO_3 removido (Fig. 5) y pudiese explicar la alta abundancia de bioerosionadores endolíticos en corales con esqueletos de mayor densidad y, consecuentemente, la mayor tasa de bioerosión, lo que apoya la hipótesis de que corales masivos más densos

Table 2. Results of the 3- and 2-way analyses of variance for the parameters bioerosion and skeletal density of massive corals, at the intrinsic and extrinsic levels. Values in bold indicate significant differences.
Tabla 2. Resultados de los análisis de varianza de 3 y de 2 vías para los parámetros de bioerosión y densidad del esqueleto de corales masivos, a nivel de factores intrínsecos y extrínsecos. Valores en negritas denotan diferencias significativas.

Source	Volume eroded				Percent eroded				Skeletal density			
	d.f.	MS	F	P	d.f.	MS	F	P	d.f.	MS	F	P
Intrinsic												
Species	2	9,364.400	18.022	< 0.001	2	1,308.528	5.634	0.008	2	13.012	469.800	< 0.001
Morphotype	3	16,294.570	31.358	< 0.001	3	6,738.094	29.014	< 0.001	3	16.128	582.316	< 0.001
Age	2	1,432.840	2.757	0.079	2	201.201	0.866	0.430	2	0.017	0.615	0.547
Extrinsic												
Depth	1	152.816	0.065	0.800	1	3,868.128	18.410	< 0.001	1	5.629	3.070	0.088
Locality	1	22.404	0.010	0.923	1	141.701	0.674	0.417	1	1.862	1.016	0.320

MS, mean square.

The percentages of internal bioerosion found in this study ($20.86 \pm 18.96\%$) are similar to those reported by Herrera-Escalante et al. (2005), with external erosion rates caused by *Diadema mexicanum* of 16%–27% in Mexican Pacific waters, albeit slightly higher than those observed by Norzagaray-López (2010) in the Marietas Islands (13.9%) and in Cabo Pulmo (15.5%). The variation between localities could be due to variations in specific environmental conditions and in the species composition and abundance at each site because *Po. lobata* and *P. gigantea* have the highest living coral cover in PNII and PNIM, respectively (Cupul-Magaña and Rodríguez-Troncoso 2017). Similarly, at the species level, *P. gigantea* colonies have a higher bioerosion volume (71.33 cm^3) than *Po. lobata* (26.60 cm^3) and *Po. panamensis* (29.60 cm^3) colonies. Concurrently, *P. gigantea* had a higher skeletal density than the other species (Medellín-Maldonado et al. 2016, Tortolero-Langarica et al. 2017). Linear regression analysis showed the strong association between density and volume of CaCO_3 removed (Fig. 5) and could explain the higher abundance of endolithic bioeroders in corals with higher skeletal density, as well as the consequent higher bioerosion rate, which supports the hypothesis that denser massive corals provide a more resilient shelter to bioeroders (Highsmith et al. 1983, Hernández-Ballesteros et al. 2013). Therefore, bioerosion variability between species is related to their structural and morphological characteristics (Table 1) as a growth strategy because they can help mitigate the erosion rate (Carricart-Ganivet 2007, Hernández-Ballesteros et al. 2013, Tortolero-Langarica et al. 2016a).

By morphology, massive corals have greater bioerosion in both volume (64.02 cm^3) and percentage (44.11%) of CaCO_3 removed than corals with other morphologies (Table 1). The bioerosion and calcification rates in hermatypic corals have been reported to differ with their growth strategy (Norzagaray-López et al. 2014, Tortolero-Langarica et al. 2016a) because different morphologies (massive, encrusting, columnar, and free-living) of colonies of *Pavona* and *Porites* are differentially prone to colonization by endolithic bioeroders. Encrusting colonies of *Porites* grow more “planarly” than columnar or massive species, which have a greater exposed basal surface (Fig. 2). Conversely, free-living colonies periodically expose the calcium skeleton, thus allowing the colonization of erosive organisms, which cause lesions that allow endolithic bioeroders to settle. These phenomena explain the high bioerosion observed in the basal section of *P. gigantea* colonies and the effect of bioeroders on their weakening, which increases the likelihood of coral framework collapse (Fang et al. 2013, Manzello et al. 2014). Age data show that adult colonies have a higher volume of bioerosion than juvenile or intermediate-aged colonies given the time of exposure to bioerosion activity. By sex, the results of this study did not show significant differences in bioerosion volume between male and female colonies, unlike the results for growth and calcification (Cabral-Tena et al. 2013; Tortolero-Langarica et al. 2016a, 2017). On the other

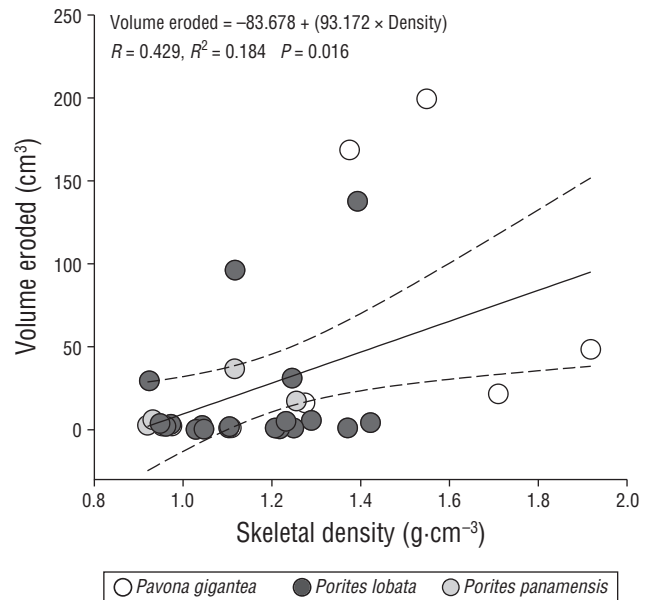


Figure 5. Correlation between volume of CaCO_3 removed (cm^3) and skeletal density ($\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$) in *Pavona gigantea*, *Porites lobata*, and *Porites panamensis* corals on the Pacific coast of central Mexico. The equation and regression line with confidence intervals (95%) are shown.

Figura 5. Relación entre el volumen de CaCO_3 removido (cm^3) y la densidad del esqueleto ($\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$) en los corales *Pavona gigantea*, *Porites lobata* y *Porites panamensis* de la costa central mexicana del Pacífico. Se muestra la ecuación y la línea de la regresión con intervalo de confianza (95%).

proveen refugio resistente a los bioerosionadores (Highsmith et al. 1983, Hernández-Ballesteros et al. 2013). Por tanto, la variabilidad de la bioerosión entre especies está relacionada con sus características estructurales y morfológicas (Tabla 1) como estrategia de crecimiento, pues pueden ayudar a mitigar la tasa de erosión (Carricart-Ganivet 2007, Hernández-Ballesteros et al. 2013, Tortolero-Langarica et al. 2016a).

Por tipo de morfología, los corales de crecimiento masivo poseen mayor bioerosión tanto en volumen (64.02 cm^3) como en porcentaje (44.11%) de CaCO_3 removido comparado con corales de otras morfologías (Tabla 1). Se ha reportado que la tasa de bioerosión y de calcificación en corales hermatípicos difiere en relación con su estrategia de crecimiento (Norzagaray-López et al. 2014, Tortolero-Langarica et al. 2016a), ya que las diferentes morfologías (masivo, incrustante, columnar y de vida libre) en colonias de *Pavona* y *Porites* son diferencialmente propensas a la colonización de erosionadores endolíticos. Las colonias incrustantes de *Porites* crecen en forma “planar” en comparación con especies de forma columnar o masiva, que poseen una mayor superficie basal expuesta (ver Fig. 2). Por otro lado, las colonias de vida libre dejan expuesto el esqueleto cálcico periódicamente, lo que permite así la colonización de organismos

hand, depth was an intrinsic factor determining differences in CaCO_3 removal, in both volume and percentage, for *Porites* and *Pavona*, as removal was higher in deep-water colonies. The combined effect of increased nutrients and lower temperatures produced by seasonal upwelling prompts favorable conditions for the settlement and development of bioeroders in the ETP (Wizemann et al. 2018).

The bioerosion values found in this study suggest that under high acidification scenarios, erosion could exceed the potential calcification ranges reported for coral reefs in PCM waters (Cabral-Tena et al. 2018). Therefore, if bioerosion continues on the rise, it could pose a risk to the formation of coral reef communities in the ETP (Glynn 1997) and, as a result, threaten their ecological function. Bioerosion estimates serve as a tool and valuable indicators for assessing community health status. We recommend carrying out more studies that collectively take into account different aspects of net erosion (physical erosion, bioerosion, metabolic and environmental dissolution) (Andersson and Gledhill 2013) and their variability under climate change scenarios in order to integrate information aiming to improve management strategies for coral reef communities in the region.

ACKNOWLEDGMENTS

The present work was financed by project NGS-55349R19 lead by APRT and project P/PIFI-2010-14MSU0010Z-10 lead by ALCM. We thank the PNIM and PNII authorities (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, Mexico); the Laboratorio de Zoología Marina at the Tecnológico Nacional de México in Bahía de Banderas; and the Laboratorio de Ecología Marina at the Centro Universitario de la Costa, Universidad de Guadalajara, for enabling their facilities for sectioning of coral slabs. Special thanks are due to the anonymous reviewers, whose comments contributed to substantial improvements on the manuscript.

REFERENCES

- Allemand D, Ferrier-Pagès C, Furla P, Houlbrèque F, Puvarel S, Reynaud S, Tambutté É, Tambutté S, Zoccola D. 2004. Biomineralisation in reef-building corals: from molecular mechanisms to environmental control. *Comptes Rendus Palevolution*. 3(6–7):453–467. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2004.07.011>
- Allemand D, Tambutté É, Zoccola D, Tambutté S. 2011. Coral calcification, cells to reefs. In: Dubinsky Z, Stambler E (eds.), *Coral Reefs: An Ecosystem in Transition*. Berlin (Germany): Springer. p. 119–150. https://doi.org/10.1007/978-94-007-0114-4_9
- Alvarez-Filip L, Dulvy NK, Gill JA, Côté IM, Watkinson AR. 2009. Flattening of Caribbean coral reefs: region-wide declines in architectural complexity. *Proc R Soc London, Ser B*. 276:3019–3025. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0339>
- Andersson AJ, Gledhill D. 2013. Ocean acidification and coral reefs: effects on breakdown, dissolution, and net ecosystem calcification. *Annu Rev Mar Sci*. 5(1):321–348. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-121211-172241>

erosivos y causa lesiones que permiten el asentamiento de bioerosionadores endolíticos. Lo anterior permite explicar la alta bioerosión observada en la parte basal de las colonias de *P. gigantea* y el efecto de organismos oradores en el debilitamiento de colonias de coral, lo que aumenta la posibilidad de colapso de las bases estructurales (Fang et al. 2013, Manzello et al. 2014).

Los datos del factor edad muestran que las colonias en etapa adulta presentan mayor volumen de bioerosión que los corales en etapas juveniles y de edad intermedia, debido al tiempo de exposición a la actividad de bioerosionadores. A nivel de sexos, los resultados de este estudio no evidenciaron diferencias significativas en el volumen de bioerosión entre colonias de machos y hembras, contrario a los resultados para el crecimiento y la calcificación (Cabral-Tena et al. 2013; Tortolero-Langarica et al. 2016a, 2017). Sin embargo, para *Porites* y *Pavona*, la profundidad resultó un factor extrínseco que determinó diferencias en la remoción de CaCO_3 , en volumen y porcentaje, ya que la remoción fue mayor para colonias profundas. El efecto combinado de aumento de nutrientes y de bajas temperaturas ocasionado por surgencias estacionales promueve condiciones favorables para el asentamiento y desarrollo de bioerosionadores en el POT (Wizemann et al. 2018).

Los valores de bioerosión encontrados en este estudio sugieren que, ante escenarios de mayor acidificación, la erosión pudiera sobrepasar los intervalos de calcificación potencial registrados para arrecifes en aguas del PCM (Cabral-Tena et al. 2018). Por lo que, si la bioerosión continua en incremento, pondría en riesgo la formación primaria de las comunidades arrecifales del POT (Glynn 1997) y, consecuentemente, amenazaría su funcionalidad ecológica. La estimación de la bioerosión es una herramienta y un indicador valioso para evaluar el estado de salud de una comunidad. Se recomienda realizar más estudios que contemplen, en conjunto, aspectos de erosión neta (erosión física, bioerosión, disolución ambiental y metabólica) (Andersson y Gledhill 2013) y su variabilidad frente a escenarios de cambio climático con el fin de integrar información que contribuya a la mejora de estrategias de manejo de las comunidades arrecifales de la región.

AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo fue financiado por el proyecto NGS-55349R19 de APRT, y el proyecto P/PIFI-2010-14MSU0010Z-10 de ALCM. Se agradece a las autoridades del PNIM y PNII (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, México); al Laboratorio de Zoología Marina del Tecnológico Nacional de México, campus bahía de Banderas; y al Laboratorio de Ecología Marina del Centro Universitario de la Costa, Universidad de Guadalajara, por permitir el uso de instalaciones para los cortes de las lajas de coral. Agradecimiento en especial a los revisores anónimos de este manuscrito, el cual fue sustancialmente mejorado por sus comentarios y aportaciones.

- Bucher DJ, Harriott VJ, Roberts LG. 1998. Skeletal micro-density, porosity and bulk density of acroporid corals. *J Exp Mar Biol Ecol.* 228(1):117–136.
[https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(98\)00020-3](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(98)00020-3)
- Cabral-Tena RA, López-Pérez A, Reyes-Bonilla H, Calderon-Aguilera LE, Norzagaray-López CO, Rodríguez-Zaragoza FA, Cupul-Magaña A, Rodríguez-Troncoso AP, Ayala-Bocos A. 2018. Calcification of coral assemblages in the eastern Pacific: Reshuffling calcification scenarios under climate change. *Ecol Indicators.* 95(1):726–734.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.08.021>
- 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>
- Carballo JL, Cruz-Barraza JA, Nava H, Bautista-Guerrero E. 2008. Esponjas perforadoras de sustratos calcáreos. Importancia en los ecosistemas arreciales del Pacífico este. Mexico: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). 183p.
- Carricart-Ganivet JP. 2007. Annual density banding in massive coral skeletons: Result of growth strategies to inhabit reefs with high microborers' activity?. *Mar Biol.* 153(1):1–5.
<https://doi.org/10.1007/s00227-007-0780-3>
- Carricart-Ganivet JP, Beltrán-Torres AU, Merino-Ibarra M, Ruiz-Zárate MA. 2000. Skeletal extension, density and calcification rate of the reef building coral *Montastraea annularis* (Ellis and Solander) in the Mexican Caribbean. *Bull Mar Sci.* 66(1):215–224.
- [CONANP] Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. 2005. Programa de Conservación y Manejo del Parque Nacional Isla Isabel. Mexico: Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas.
- [CONANP] Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. 2007. Programa de Conservación y Manejo del Parque Nacional Islas Marietas. Mexico: Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegida.
- Cupul-Magaña AL, Rodríguez-Troncoso AP. 2017. Tourist carrying capacity at Islas Marietas National Park: An essential tool to protect the coral community. *Applied Geography.* 88:15–23.
<http://doi.org/10.1016/j.apgeog.2017.08.021>
- Darke WM, Barnes DJ. 1993. Growth trajectories of corallites and ages of polyps in massive colonies of reef-building corals of the genus *Porites*. *Mar Biol.* 117(2): 321–326.
<https://doi.org/10.1007/BF00345677>
- DeCarlo TM, Cohen AL, Barkley HC, Cobban Q, Young C, Shamberger KE, Brainard RE, Golbuu Y. 2015. Coral macrobioerosion is accelerated by ocean acidification and nutrients. *Geology.* 43(1):7–10.
<https://doi.org/10.1130/G36147.1>
- Eyre BD, Andersson AJ, Cyronak T. 2014. Benthic coral reef calcium carbonate dissolution in an acidifying ocean. *Nat Clim Change.* 4(11):969976.
<https://doi.org/10.1038/nclimate2380>
- Fang JKH, Mello-Athayde MA, Schönberg CHL, Kline DI, Hoegh-Guldberg O, Dove S. 2013. Sponge biomass and bioerosion rates increase under ocean warming and acidification. *Global Change Biology.* 19(12):3581–3591.
<https://doi.org/10.1111/gcb.12334>
- Glynn PW. 1997. Bioerosion and coral reef growth: A dynamic balance. In: Birkeland (ed.), *Life and death of coral reefs*. Nueva York: Chapman & Hall. 69–98 p.
- Glynn PW. 2000. Effects of the 1997–98 El Niño Southern-oscillation on Eastern Pacific corals and coral reefs: An overview. In: Moosa MK, Soemodihardjo S, Soegiarto A, Romimohtarto K, Nontji A, Soekarno, Suharsono (eds.). *Proceedings of the 9th International Coral Reefs Symposium; 2000 Oct 23–27; Bali (Indonesia); Vol. 2. Indonesia: Ministry of Environment.* p. 1169–1174.
- Glynn PW. 2001. Eastern Pacific coral reef ecosystems. In: Seeliger U, Kjerfve B. (eds.), *Coastal Marine Ecosystems of Latin America* 144. Germany: Springer-Verlag Berlin Heidelberg. *Ecol Stud.* p. 281–305.
- Glynn PW, Ault PS. 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>
- Hein FJ, Risk MJ. 1975. Bioerosion of coral heads: inner patch reefs, Florida Reef Tract. *Bull Mar Sci.* 25(1):133–138.
- Hernández-Ballesteros LM, Elizalde-Rendón EM, Carballo JL, Carricart-Ganivet JP. 2013. Sponge bioerosion on reef-building corals: Dependent on the environment or on skeletal density? *J Exp Mar Biol Ecol.* 441:23–27.
<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2013.01.016>
- Herrera-Escalante T, López-Pérez RA, Leyte-Morales GE. 2005. Bioerosion caused by the sea urchin *Diadema mexicanum* (Echinodermata: Echinoidea) at Bahías de Huatulco, Western Mexico. *Rev Biol Trop.* 53(3):263–273.
- Highsmith RC, Lueptow RL, Schonberg SC. 1983. Growth and bioerosion of three massive corals on the Belize barrier reef. *Mar Ecol Prog Ser.* 13:261–271.
<https://doi.org/10.3354/meps013261>
- Humanson GL. 1967. *Animal Tissue Techniques*. San Francisco (CA): W.H. Freeman and Company. 569 p.
- Kessler WS. 2006. The circulation of the eastern tropical Pacific: A review. *Prog Oceanogr.* 69(2–4):181–217.
<https://doi.org/10.1016/j.pocean.2006.03.009>
- Kleypas JA, Buddemeier RW, Archer D, Gattuso J-P, Langdon C, Opdyke BN. 1999. Geochemical consequences of increased atmospheric carbon dioxide on coral reefs. *Science.* 284(5411):118–120.
<https://doi.org/10.1126/science.284.5411.118>
- Lough JM, Cooper TF. 2011. New insights from coral growth band studies in an era of rapid environmental change. *Earth Sci Rev.* 108(3–4):170–184
<https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2011.07.001>
- Maher RL, Johnston MA, Brandt ME, Smith TB, Correa AMS. 2018. Depth and coral cover drive the distribution of a coral macroborer across two reef systems. *PLOS ONE.* 13(6):1–17.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0199462>
- Manzello DP. 2010. Coral growth with thermal stress and ocean acidification: lessons from the eastern tropical Pacific. *Coral Reefs.* 29(3):749–758.
<https://doi.org/10.1007/s00338-010-0623-4>
- Manzello DP, Enochs IC, Bruckner A, Renaud PG, Kolodziej G, Budd DA, Carlton R, Glynn PW. 2014. Galápagos coral reef persistence after ENSO warming across an acidification gradient. *PANGAEA.*
<https://doi.org/10.1594/PANGAEA.847762>
- Manzello DP, Kleypas JA, Budd DA, Eakin CM, Glynn PW, Langdon C. 2008. Poorly cemented coral reefs of the eastern tropical Pacific: possible insights into reef development in a high-CO₂ world. *Proc Natl Acad Sci USA.* 105(30):10450–10455.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0712167105>
- Medellín-Maldonado F, Cabral-Tena RA, López-Pérez A, Calderón-Aguilera LE, Norzagaray-López CO, Chapa-Balcorta C, Zepeta-Vilchis RC. 2016. Calcificación de las principales especies de corales constructoras de arrecifes en la costa del Pacífico del sur de México = Calcification of the main reef-building coral species on the Pacific coast of southern Mexico. *Cienc Mar.* 42(3):209–225.
<http://dx.doi.org/10.7773/cm.v42i3.2650>

- Neumann AC. 1966. Observations on coastal erosion in Bermuda and measurements of the boring rate of the sponge, *Cliona lampa*. *Limnol Oceanogr.* 11(1):92–108.
<https://doi.org/10.4319/lo.1966.11.1.0092>
- Norzagaray-López CO. 2010. Producción potencial de carbonato de calcio por *Porites panamensis* en dos comunidades arrecifales del Pacífico mexicano [MSc thesis]. [Ensenada (Mexico)]: Centro de Investigación Científica y Educación Superior de Ensenada. 94 p.
- Norzagaray-López CO, Calderon-Aguilera LE, Hernández-Ayón JM, Reyes-Bonilla H, Carricart-Ganivet JP, Cabral-Tena RA, Balart EF. 2014. Low calcification rates and calcium carbonate production in *Porites panamensis* at its northernmost geographic distribution. *Mar Ecol.* 36(4):1244–1255.
<http://doi.org/10.1111/maec.12227>
- Palacios-Hernández E, Carrillo LE, Filonov A, Brito-Castillo L, Cabrera-Ramos CE. 2010. Seasonality and anomalies of sea surface temperature off the coast of Nayarit, Mexico. *Ocean Dynamics.* 60(1):81–91.
<https://doi.org/10.1007/s10236-009-0244-z>
- Pantoja DA, Marinone SG, Parés-Sierra A, Gómez-Valdivia F. 2012. Modelación numérica de la hidrografía y circulación estacional y de mesoescala en el Pacífico central mexicano = Numerical modeling of seasonal and mesoscale hydrography and circulation in the Mexican Central Pacific. *Cienc Mar.* 38(2): 363–379.
<https://doi.org/10.7773/cm.v38i2.2007>
- Pari N, Peyrot-Clausade M, Le Champion-Alsumard T, Hutchings P, Chazottes V, Gobulic S, Le Champion J, Fontaine MF. 1998. Bioerosion of experimental substrates on high islands and on atoll lagoons (French Polynesia) after two years of exposure. *Mar Ecol Prog Ser.* 166:119–130.
<https://doi.org/10.3354/meps166119>
- Pennington JT, Mahoney KL, Kuwahara VS, Kolber DD, Calienes R, Chavez FP. 2006. Primary production in the eastern tropical Pacific: a review. *Progr Oceanogr.* 69(2–4):285–317.
<https://doi.org/10.1016/j.pocean.2006.03.012>
- Perry CT, Edinger EN, Kench PS, Murphy GN, Smithers SG, Steneck RS, Mumby PJ. 2012. Estimating rates of biologically driven coral reef framework production and erosion: a new census-based carbonate budget methodology and applications to the reefs of Bonaire. *Coral Reefs.* 31(3):853–868.
<https://doi.org/10.1007/s00338-012-0901-4>
- Prouty NG, Cohen A, Yates KK, Storlazzi CD, Swarzenski PW, White D. 2017. Vulnerability of coral reefs to bioerosion from land-based sources of pollution. *J Geophys Res Oceans.* 122(12):9319–9331.
<https://doi.org/10.1002/2017jc013264>
- Reyes-Bonilla H. 2005. Atlas de Corales Pétreos (Anthozoa: Scleractinia) del Pacífico Mexicano. Ensenada (Baja California, Mexico): Centro de Investigación Científica y Educación Superior de Ensenada.
- Reyes-Bonilla H, Calderon-Aguilera LE. 1999. Population density, distribution and consumption rates of three corallivores at Cabo Pulmo Reef, Gulf of California, Mexico. *Mar Ecol.* 20(3–4):347–357.
<https://doi.org/10.1046/j.1439-0485.1999.2034080.x>
- Rodríguez-Troncoso AP, Carpizo-Ituarte E, Leyte-Morales GE, Chi-Barragán G, Tapia-Vázquez O. 2011. Sexual reproduction of three coral species from the Mexican South Pacific. *Mar Biol.* 158(12):2673–2683.
<https://doi.org/10.1007/s00227-011-1765-9>
- Scott PJB, Risk MJ. 1988. The effect of Lithophaga (Bivalvia: Mytilidae) boreholes on the strength of the coral *Porites lobata*. *Coral Reefs.* 7(3):145–151.
<https://doi.org/10.1007/bf00300974>
- Sheppard CRC, Davy SK, Pilling GM. 2010. *The Biology of Coral Reefs.* London (UK): Oxford University Press.
- Tortolero-Langarica JJA, Carricart-Ganivet JP, Cupul-Magaña AL, Rodríguez-Troncoso AP. 2017. Historical insights on growth rates of the reef-building corals *Pavona gigantea* and *Porites panamensis* from the Northeastern tropical Pacific. *Mar Environ Res.* 132:23–32.
<http://doi.org/10.1016/j.marenvres.2017.10.004>
- Tortolero-Langarica JJA, Cupul-Magaña AL, Carricart-Ganivet JP, Mayfield AB, Rodríguez-Troncoso AP. 2016a. Differences in growth and calcification rates in the reef building coral *Porites lobata*: the implications of morphotype and gender on coral growth. *Front Mar Sci.* 3:179.
<https://doi.org/10.3389/fmars.2016.00179>
- Tortolero-Langarica JJA, Rodríguez-Troncoso AP, Carricart-Ganivet JP, Cupul-Magaña AL. 2016b. Skeletal extension, density and calcification rates of massive free-living coral *Porites lobata* Dana, 1846. *J Exp Mar Biol Ecol.* 478:68–76.
<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2016.02.005>
- Tortolero-Langarica JJA, Rodríguez-Troncoso AP, Cupul-Magaña AL, Alarcón-Ortega LC, Santiago-Valentín JD. 2019. Accelerated recovery of calcium carbonate production in coral reefs using low-tech ecological restoration. *Ecol Eng.* 128:89–97.
<https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2019.01.002>
- Tribollet A, Golubic S. 2011. Reef bioerosion: Agents and processes. In: Dubinsky Z, Stambler N (eds.), *Coral Reefs: An Ecosystem in Transition.* Dordrecht (Netherlands): Springer. pp. 435–449.
https://doi.org/10.1007/978-94-007-0114-4_25
- Veron JEN. 2000. *Corals of the World.* Townsville (Australia): Australian Institute of Marine Science.
- Wizemann A, Nandini SD, Stuhldreier I, Sánchez-Noguera C, Wisshak M, Westphal H, Rixen T, Wild C, Reymond CE. 2018. Rapid bioerosion in a tropical upwelling coral reef. *PLOS ONE.* 13(9):e0202887.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0202887>
- Wulff JL, Buss LW. 1979. Do sponges help hold coral reefs together? *Nature.* 281:474–475.
<https://doi.org/10.1038/281474a0>
- Zundevich A, Lazar B, Ilan M. 2007. Chemical versus mechanical bioerosion of coral reefs by boring sponges – lessons from Pione cf. *vastifica*. *J Exp Biol.* 210(1):91–96.
<https://doi.org/10.1242/jeb.02627>

Received 3 September 2019,
 accepted 21 July 2020.