



# UNIVERSIDAD DEL MAR

## Campus Puerto Ángel

CARBONATO DE CALCIO REMOVIDO Y DISTRIBUCIÓN  
MICROESPACIAL DE MOLUSCOS PERFORADORES (MOLLUSCA:  
BIVALVIA) EN *Pocillopora capitata* Y *Pavona gigantea* EN EL  
ARRECIFE DE LAS DOS HERMANAS, OAXACA, MÉXICO.

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE  
**MAESTRO EN CIENCIAS: ECOLOGÍA MARINA**

PRESENTA

Biól. Mar. Oscar Illescas Espinoza

DIRECTOR

M. en C. Luz María Hernández Ballesteros

CO-DIRECTOR

M. en C. Gerardo Esteban Leyte Morales

Puerto Ángel, Oaxaca, 2024

## *Dedicatoria*

*Mamá, siempre has depositado tu confianza en mí, me has apoyado en cada decisión y aventura que he tomado a lo largo de mi vida, cada logro, cada escalón, cada paso y cada éxito en mi vida, son absolutamente tuyos.*

*Es por ello que, con todo mi amor y mi corazón, MADRE, esta tesis es por ti.*

*... TE AMO*

## *Agradecimientos*

Por medio de las siguientes líneas quiero expresar mi más sincero agradecimiento a todas aquellas personas que han formado parte y colaboración en la realización del presente trabajo de investigación.

A la Mtra. Luz María Hernández Ballesteros y el Mtro. Gerardo Esteban Leyte Morales, mis padres académicos, muchas gracias por su apoyo, asesorías, dedicación y esfuerzo durante todas las fases de este trabajo y de mi desarrollo profesional.

A mis asesores y sinodales, Dr. Francisco Benítez Villalobos, Dra. Cecilia Chapa Balcorta, Dr. Rafael Andrés Cabral Tena, por su tiempo, conocimientos, comentarios y sugerencias que fueron esenciales en la elaboración de este trabajo.

A la Universidad del Mar, conformada por cada uno de los trabajadores que con su dedicación y esfuerzo han llevado al éxito a esta institución, gracias a cada uno de ustedes esta Universidad se convirtió en la base de mi formación académica y profesional. Mi *alma mater*.

Al Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías (CONAHCYT), por la beca otorgada para dar continuidad al estudio de posgrado.

A mis compañeros y amigos Fernando, Mariela, Isaac, Montse, Walter, Efraín, Mónica, Uri, Carlos, Malu, Alonso. Gracias por su amistad, consejos y motivación.

## Contenido

RESUMEN.....	7
INTRODUCCIÓN.....	8
ANTECEDENTES .....	12
JUSTIFICACIÓN .....	15
HIPÓTESIS .....	16
OBJETIVOS .....	17
OBJETIVO GENERAL.....	17
OBJETIVOS PARTICULARES .....	17
ÁREA DE ESTUDIO.....	18
MATERIAL Y MÉTODOS.....	21
TRABAJO DE CAMPO .....	21
TRABAJO DE LABORATORIO.....	21
Reconstrucción de imágenes para la medición de superficie.....	23
Reconstrucciones para la diferenciación e identificación de los perforadores .....	24
Medición de la densidad de los fragmentos coralinos .....	32
ANÁLISIS DE DATOS.....	35
Análisis de distribución.....	35
Análisis de homocedasticidad para los valores de densidad de los fragmentos coralinos .....	37
RESULTADOS .....	41
PESO Y LONGITUD DE LAS COLONIAS CORALINAS.....	41
IDENTIFICACIÓN DE LOS ORGANISMOS PERFORADORES DE CORAL.....	41
CUANTIFICACIÓN DEL VOLUMEN DE $\text{CaCO}_3$ REMOVIDO POR BIVALVOS PERFORADORES .....	44
DISTRIBUCIÓN MICROESPACIAL DE BIVALVOS PERFORADORES. ....	46
MEDICIÓN DE LA DENSIDAD ESQUELETAL .....	46
DISCUSIÓN.....	51
CONCLUSIONES.....	57
REFERENCIAS.....	58
ANEXO I.....	77

## Índice de figuras

<b>Figura 1.</b> Localización de la Bahía de las Dos Hermanas en Bahías de Huatulco.....	18
<b>Figura 2.</b> Medición de coral masivo ( <i>Pavona gigantea</i> ) 1: eje mayor, 2: eje menor y 3: grosor. ....	23
<b>Figura 3.</b> Medición de coral ramificado ( <i>Pocillopora capitata</i> ) 1: ancho, 2: alto y 3: diámetro de la base. ....	24
<b>Figura 4.</b> Eliminación de las estructuras externas a los fragmentos coralinos ramificados, 1: se muestra el gantry y la mesa, 2: se seleccionan las estructuras a eliminar, 3: imágenes limpias. ....	25
<b>Figura 5.</b> Eliminación de las estructuras externas a los fragmentos coralinos masivos, 1: se muestra el gantry y la mesa, 2: se seleccionan las estructuras a eliminar, 3: imágenes limpias. ....	26
<b>Figura 6.</b> <i>Pocillopora capitata</i> muestra EBc01. A: muestra las zonas de bioerosión atribuidas a macroperforadores invertebrados y sus categorías taxonómicas. B y C: identificación de moluscos del género <i>Leiosolenus</i> . ....	27
<b>Figura 7.</b> <i>Pocillopora capitata</i> muestra EBc02. a: muestra las zonas de bioerosión atribuidas a macroperforadores invertebrados y sus categorías taxonómicas. B y C: identificación de moluscos del género <i>Leiosolenus</i> . ....	28
<b>Figura 8.</b> <i>Pocillopora capitata</i> muestra ebc03. a: muestra las zonas de bioerosión atribuidas a esponja. b imagen completa en 3d, no se encontraron bivalvos perforadores. ....	29
<b>Figura 9.</b> <i>Pavona gigantea</i> muestra EBg03. a: muestra las zonas de bioerosión atribuidas a macroperforadores invertebrados y sus categorías taxonómicas. b: identificación de moluscos del género <i>Leiosolenus</i> . ....	29
<b>Figura 10.</b> <i>Pavona gigantea</i> muestra EBg01. a: muestra las zonas de bioerosión atribuidas a macroperforadores invertebrados y sus categorías taxonómicas. B y C: identificación de moluscos del género <i>Gastrochaena</i> (1) y <i>Leiosolenus</i> (2). ....	30
<b>Figura 11.</b> <i>Pavona gigantea</i> muestra EBg02. a: muestra las zonas de bioerosión atribuidas a macroperforadores invertebrados y sus categorías taxonómicas. b y c: identificación de moluscos del género <i>Leiosolenus</i> . ....	31
<b>Figura 12.</b> Seguimiento y medición de una perforación provocada por un bivalvo perforador del género <i>Gastrochaena</i> . la perforación es marcada en cada corte de 1mm de grosor y los valores arrojados por el programa son del área (mm <sup>2</sup> ), longitud (cm) y densidad (uH). ....	32
<b>Figura 13.</b> Fragmentos coralinos ramificados divididos en zonas. A: EBc02, B: EBc03 y C: EBc01. ....	33
<b>Figura 14.</b> Fragmentos coralinos masivos divididos en zonas. A: EBg01, B: EBg02 y C: EBg03. ....	34
<b>Figura 15.</b> Bivalvo perforador del género <i>Leiosolenus</i> . se observa el primer asentamiento de mayor tamaño y el segundo asentamiento en posición paralela al primero. ....	43
<b>Figura 16.</b> Identificación de entradas de los bivalvos perforadores. A: imagen reconstruida en 3d, muestra dos perforaciones traslapadas de dos géneros diferentes de bivalvo, B: imagen reconstruida y rotada 45°, se puede observar que la perforación más larga cambia la dirección de la perforación. C: imagen fotográfica de los orificios de entrada 1: <i>Gastrochaena</i> , 2: <i>Leiosolenus</i> . ....	43
<b>Figura 17.</b> CaCO <sub>3</sub> removido por los bivalvos perforadores en las colonias coralinas. ....	45
<b>Figura 18.</b> Densidad del esqueleto (g/cm <sup>3</sup> ) por zona de los fragmentos del coral <i>P. gigantea</i> . ....	47
<b>Figura 19.</b> Densidad del esqueleto (g/cm <sup>3</sup> ) por zona de los fragmentos del coral <i>P. capitata</i> . ....	48
<b>Figura 20.</b> Grafica de caja y bigotes con las densidades de las dos especies de coral y entre las diferentes zonas. ....	49

<b>Figura 21.</b> Relación entre el volumen de CaCO <sub>3</sub> removido (cm <sup>3</sup> ) y la densidad del esqueleto (g·cm <sup>-3</sup> ) en los corales <i>Pavona gigantea</i> y <i>Pocillopora capitata</i> de la bahía de las Dos Hermanas. Se muestra la ecuación y la línea de regresión con intervalo de confianza (95%).	50
<b>Figura 22.</b> Grafica de intervalos de densidad de CaCO <sub>3</sub> del fragmento de <i>P. gigantea</i> (EBg01). ZB; zona basal, ZM; zona media y ZA; zona apical.	77
<b>Figura 23.</b> Grafica de intervalos de densidad de CaCO <sub>3</sub> del fragmento de <i>P. gigantea</i> (EBg02). ZB; zona basal, ZM; zona media y ZA; zona apical.	78
<b>Figura 24.</b> Grafica de caja y bigotes con los intervalos de densidad del fragmento de <i>P. gigantea</i> (EBg03). ZB; zona basal, ZM; zona media y ZA; zona apical.	79
<b>Figura 25.</b> Grafica de intervalos de densidad del fragmento de <i>P. capitata</i> (EBc01). ZB; zona basal, ZM; zona media y ZA; zona apical.	80
<b>Figura 26.</b> Grafica de intervalos de densidad del fragmento de <i>P. capitata</i> (EBc02). ZB; zona basal, ZM; zona media y ZA; zona apical.	81
<b>Figura 27.</b> Grafica de intervalos de densidad del fragmento de <i>P. capitata</i> (EBc01). ZB; zona basal, ZM; zona media y ZA; zona apical.	82
<b>Figura 28.</b> Grafica de intervalos de densidad del coral <i>P. gigantea</i> . ZB; zona basal, ZM; zona media y ZA; zona apical.	83
<b>Figura 29.</b> Grafica de intervalos de densidad del coral <i>P. capitata</i> . ZB; zona basal, ZM; zona media y ZA; zona apical.	84

## Índice de tablas

<b>Tabla I.</b> Medición de los fragmentos coralinos	41
<b>Tabla II.</b> Características de las cavidades de los perforadores coralinos	42
<b>Tabla III.</b> Valores de volumen de CaCO <sub>3</sub> removido por cada bivalvo perforador.	44
<b>Tabla IV.</b> Género de bivalvo perforador y zona en la que se encontró la entrada de la perforación.	46
<b>Tabla V.</b> Comparación múltiple de los valores de “p” de la densidad por zonas de las dos especies de coral ( <i>P. gigantea</i> y <i>P. capitata</i> ) bajo el anova no paramétrica de Kruskal-Wallis.	49
<b>Tabla VI.</b> Comparación múltiple de los valores de “p” de la densidad por zonas de del fragmento EBg03 bajo la anova no paramétrica de Kruskal-Wallis.	79
<b>Tabla VII.</b> Prueba de Tukey entre la densidad por zonas del fragmento EBc01.	80
<b>Tabla VIII.</b> Prueba de Tukey entre la densidad por zonas del fragmento EBc02.	81
<b>Tabla IX.</b> Prueba de Tukey entre la densidad por zonas del fragmento EBc03.	82
<b>Tabla X.</b> Comparación múltiple de los valores de “p” de la densidad por zonas de del coral <i>P. gigantea</i> .	83
<b>Tabla XI.</b> Prueba de Tukey entre la densidad por zonas del coral <i>P. capitata</i> .	84

## RESUMEN

Los arrecifes coralinos se encuentran sujetos a una gran variedad de impactos (blanqueamiento, acidificación, tormentas, huracanes, contaminación, altas tasas de sedimentación, erosión, etc.), los cuales debilitan su resiliencia y los colocan en un estado de desequilibrio. Existen diferentes grupos de organismos capaces de perforar el esqueleto calcáreo de los corales, uno de los principales grupos de bioerosionadores son los bivalvos perforadores, sin embargo, se desconoce el papel de los bivalvos perforadores en los arrecifes coralinos del Pacífico Oriental Tropical (POT).

El objetivo de este trabajo es conocer el estado de las comunidades de bivalvos perforadores en sustrato arrecifal vivo. Se cuantificó la remoción de  $\text{CaCO}_3$  por parte de los bivalvos perforadores a través de tomografía axial computarizada (TAC) para determinar la erosión neta de cada género de bivalvo perforador, mostrando que ambos géneros de bivalvos perforadores, *Gastrochaena* ( $2 \text{ cm}^3$ ) y *Leiosolenus* ( $2.89 \text{ cm}^3$ ) remueven cantidades similares de  $\text{CaCO}_3$ . Sin embargo, el número de individuos del género *Leiosolenus* (19 organismos) fue mayor en comparación al género *Gastrochaena* (2 organismos), generando una proporción 9.5:1. Encontramos diferencias significativas en la densidad de *Pavona gigantea* ( $1.12 \text{ g CaCO}_3/\text{cm}^3$ ) y *Pocillopora capitata* ( $1.55 \text{ g CaCO}_3/\text{cm}^3$ ) sin embargo, no existen diferencias significativas en la preferencia y remoción de  $\text{CaCO}_3$  por parte de los bivalvos perforadores entre las dos especies de coral.

Aún se desconoce el impacto de los bioerosionadores en las costas Oaxaqueñas, por lo que es necesario implementar un plan de monitoreo espacio-temporal extenso que abarque procesos regionales y de mesoescala con efectos nocivos generalizados sobre los arrecifes coralinos, por ejemplo: surgencias, eventos de El Niño/Oscilación del sur y acidificación, procesos que tienen la posibilidad de cambiar el escenario de un ambiente coralino dominado por acreción, a uno dominado por bioerosión, poniendo en riesgo la subsistencia de los arrecifes.

**PALABRAS CLAVE:** Arrecifes, bioerosión, bivalvos-perforadores, tomografía.

## INTRODUCCIÓN

Los arrecifes coralinos son construcciones biogénicas de carbonato de calcio. Esta denominación se debe a que son resultado de la actividad biológica, por lo tanto, los arrecifes de coral representan ecosistemas que han sido construidos por sus propios habitantes (Allemand 2016), sin embargo, los arrecifes coralinos dependen en gran medida del mantenimiento sostenido de una matriz arrecifal compleja a través del crecimiento de los corales (Perry et al. 2008, Graham & Nash 2013).

Dentro de los procesos constructivos se encuentra la bioacreción, la cual, es el resultado de la producción de carbonato de calcio a través de procesos fisiológicos por parte de los organismos vivos, principalmente los corales pétreos y en menor medida por organismos incrustantes como algas calcáreas, moluscos y poliquetos serpúlidos, ayudando a unir el material del arrecife y, por tanto, promoviendo la estabilidad de la matriz arrecifal (Fonseca 1999, Perry & Hepburn 2008). Por otro lado, a los procesos destructivos (erosión biológica), ocasionados por la acción directa de los organismos se les denomina bioerosión, término acuñado por Neumann en 1966 (Fox 2005).

El cambio climático, los fenómenos naturales y la influencia antropogénica están provocando disminuciones en las poblaciones de coral de todo el mundo (Grigg 1995, Jiménez 2001, Jiménez & Cortés 2001, Bruno *et al.* 2019 y Hughes *et al.* 2018), reduciendo a escala mundial la producción de carbonatos y la capacidad de formación de arrecifes (Álvarez-Filip *et al.* 2013, Courtney *et al.* 2020, Perry *et al.* 2018, Januchowski-Hartley *et al.* 2020 y Toth *et al.* 2022).

Las tasas de erosión (biológica, física y química) superan cada vez más a las tasas de producción de carbonatos (Toro-Farmer *et al.* 2004, Eyre *et al.* 2018 y Perry *et al.* 2018), provocando el rediseño de las funciones geológicas, ecológicas y socioeconómicas de los arrecifes (Perry & Alvarez-Filip 2009), por ejemplo, Beck *et al.* (2018) estimaron que los daños causados por las inundaciones aumentarán en un 91% (272 mil millones de dólares sin arrecifes) en los eventos de tormenta de los próximos 100 años. La pérdida de coral y la disminución en la estructura física

de los arrecifes también reducirá los hábitats de peces y otros biota asociados a los arrecifes (Pratchett *et al.* 2014).

El proceso de bioerosión ocurre de manera natural en todos los arrecifes y se divide en externa e interna (Fonseca 1999, Weinstein *et al.* 2019). La bioerosión externa es provocada por los organismos que eliminan el carbonato de la estructura calcárea al alimentarse y desplazarse sobre la superficie del arrecife, principalmente peces coralívoros (por ejemplo: Scaridae y Acanthuridae) y organismos herbívoros, como los erizos, gasterópodos y quitones que, por medio del ramoneo, raspan y erosionan el sustrato calcáreo al alimentarse tanto de micro como de macroalgas (Hutchings 1986, Glynn 1997, Obonaga *et al.* 2017). Por otra parte, la bioerosión interna es ocasionada por especies endolíticas que perforan las colonias de coral de los arrecifes. A las especies perforadoras, que miden de 1 a 100  $\mu\text{m}$  se les ha denominado "microperforadores" (Tribollet 2008). Este grupo se encuentra conformado por bacterias, hongos y algas (Carreiro-Silva *et al.* 2005, Tribollet 2008). Mientras que los "macroperforadores" son las especies perforadoras que miden más de 100  $\mu\text{m}$  y son generalmente más conspicuos en los arrecifes de coral (Glynn 1997), e incluye a las esponjas, poliquetos, sipúnculos y bivalvos (Hutchings 1986).

De acuerdo con Cantera & Contreras (1988) los bivalvos perforadores de sustrato calcáreo en el Pacífico oriental, pertenecen a dos familias: Mytilidae y Gastrochaenidae. Estos organismos excavan galerías de túneles con el propósito de completar parte de su ciclo de vida. Poseen glándulas paleales, las cuales son responsables de la perforación de corales o rocas, secretando una mucoproteína neural con capacidad de unirse al calcio, disolviendo y debilitando el sustrato (Jaccarini *et al.* 1968, Simone & Gonçalves 2006). Además, realizan movimientos verticales y rotacionales con las valvas que también ayudan a la perforación lo que resulta en la producción de sedimentos (Glynn 1997).

Los bivalvos perforadores presentan competencia intra e interespecífica entre los géneros *Leiosolenus* y *Gastrochaena* (Kleemann 1990). Sin embargo, se ha documentado que el género *Gastrochaena* tiene mecanismos para reducir o evitar la competencia espacial: estos mejillones cambian su dirección de perforación

evitando no solo a otros bivalvos, sino también evitan la competencia con otros organismos endolíticos (Kleemann 1974, Fonseca 1999).

Todos estos mecanismos facilitan la erosión y ejercen un impacto importante en la ecología de los arrecifes coralinos, debido a que son capaces de modificar y eventualmente, destruir los esqueletos calcáreos (Cantera & Contreras 1988, Valentich-Scott & Tonkerd 2008, Bagur *et al.* 2013, Valentich-Sott & Dinesen 2004).

Determinar la distribución de los bivalvos perforadores podría indicarnos las zonas vulnerables quizá asociadas a una menor densidad esquelética y/o sin cobertura de tejido vivo en los corales. Hassan (1997) afirma que las perforaciones se encuentran distribuidas en toda la colonia coralina, sin embargo, encontró mayor concentración de perforadores en la parte basal de las colonias y que la profundidad de la excavación es independiente de la posición en la que se encuentren en el esqueleto.

La mayoría de los trabajos enfocados a bivalvos perforadores se componen de reportes esporádicos (Cruz 2013), orientados a estudios taxonómicos y de distribución geográfica (Bonilla 1967, Cruz 1977, Cruz *et al.* 1980, Cruz 1983, Mora 1989, Mora 1990, Mair *et al.* 2002). Illescas-Espinoza (2019) analizó las preferencias de los bivalvos perforadores en diferentes sustratos (especies de coral en estado vivo y muerto), sin enfatizar la remoción del carbonato de calcio, por lo tanto, poco se conoce del impacto que estos organismos bioerosionadores provocan en los arrecifes (Kleeman 1980, Scott 1988, Scott & Risk 1988, Cantera & Contreras 1988, Jones & Pemberton 1988, Hutchings 2011).

La tasa de bioerosión, los agentes erosionadores y el crecimiento de los corales y el arrecife pueden variar provocando que estos sistemas sean dinámicos, es el equilibrio entre estos procesos lo que determina la forma general del arrecife, junto con la erosión física y química del sustrato coralino (Hutchings 2011). La acidificación de los océanos resultante de las emisiones antropogénicas de CO<sub>2</sub> y el cambio climático, amenazan con cambiar este equilibrio a favor de la erosión neta de los arrecifes (Silbiger *et al.* 2014) como resultado, los arrecifes son cada vez más susceptibles a los daños causados por las tormentas y al aumento del nivel del mar, amenazando la supervivencia del coral y el mantenimiento de los servicios ecosistémicos que proporcionan los arrecifes y de la cual depende una cuarta parte

de toda la vida marina para obtener alimento y refugio (Toth *et al.* 2022). Estas consecuencias enfatizan la importancia de considerar el equilibrio entre la acreción y la erosión de los arrecifes, para diseñar estrategias efectivas de gestión y restauración (Kuffner & Toth 2016 y *Toth et al.* 2022).

Este estudio evalúa el volumen removido de carbonato de calcio por los bivalvos perforadores, así como su distribución dentro de las colonias coralinas, complementando el conocimiento que existe en el balance entre los procesos de acreción y bioerosión.

## ANTECEDENTES

En la región del POT se ha cuantificado el  $\text{CaCO}_3$  producido por los corales (Norzagaray-López *et al.* 2014, Cabral-Tena *et al.* 2018, Tortolero-Langarica *et al.* 2019), pero pocos han cuantificado la remoción de  $\text{CaCO}_3$  y los factores que influyen en el proceso de bioerosión en arrecifes coralinos (Reyes-Bonilla & Calderón-Aguilera 1999, Herrera-Escalante *et al.* 2005, Norzagaray-López 2010 Benitez-Villalobos *et al.* 2008 y Cosain-Díaz *et al.* 2021). Ambos factores son determinantes para poder evaluar la funcionalidad y la resiliencia ecológica de las comunidades coralinas (Álvarez-Filip *et al.* 2009 y Perry *et al.* 2012). A pesar del importante efecto de los agentes erosivos físicos, químicos y biológicos (siendo este último el más influyente), los estudios de bioerosión en los arrecifes de coral de la costa del Pacífico mexicano son escasos (Cosain-Díaz *et al.* 2021).

Reyes-Bonilla & Calderón-Aguilera (1999), cuantificaron el  $\text{CaCO}_3$  removido por *Acanthaster* (<2% anual) y *Eucidaris thouarsii* (de 2 a 4% anual) en los arrecifes de Cabo Pulmo en el Golfo de California. Sus resultados sugieren que la densidad de estos dos bioerosionadores es muy baja para llegar a ser un factor clave que determine la abundancia de corales escleractinios de Cabo Pulmo. La investigación de Herrera-Escalante *et al.* (2005) mostró la importancia de *Diadema mexicanum* como agente bioerosivo de  $\text{CaCO}_3$  de coral en Jicaral-Chachacual (4.09% de bioerosión anual), San Agustín (5.08% de bioerosión anual), Isla Cacaluta (5.55 % de bioerosión anual), Isla Montosa (16.59% de bioerosión anual) y la Entrega (27.04% de bioerosión anual). Los valores de remoción de  $\text{CaCO}_3$  por *D. mexicanum* fueron de 0.17 a 3.28  $\text{Kg}\cdot\text{CaCO}_3\text{ m}^{-2}\text{yr}^{-1}$ , esto representa una pérdida de <5% a 27% del carbonato arrecifal. Como resultado en cuanto al balance, existe una disposición neta positiva de  $\text{CaCO}_3$  en los arrecifes de coral, muy similar a los resultados reportados para Cabo Pulmo (Reyes-Bonilla & Calderón Aguilera 1999).

Tres años después, Benítez-Villalobos *et al.* (2008) reporta una reducción de la remoción de  $\text{CaCO}_3$  por parte de *D. mexicanum* de 5.55 a 2.36% en Isla Cacaluta, de 5.08 a 1.40% en San Agustín y de 16.59 a 3.08% en Isla Montosa. La única

localidad donde aumentó la bioerosión fue en la Entrega de 27.04 a 33.05%. En el 2010, Norzagaray-López (2010), estimó el porcentaje de erosión interna (sin clasificar el origen de las huellas) en *Porites panamensis* en Cabo Pulmo e Islas Marietas, los porcentajes de erosión que encontraron fueron de 15.5% y 13.9% respectivamente, similares a los valores de Herrera- Escalante *et al.* (2005) y Benitez-Villalobos *et al.* (2008).

Cosain-Díaz *et al.* (2021) cuantifican el volumen y el porcentaje de  $\text{CaCO}_3$  removido por bioerosión en *P. gigantea*, *P. lobata* y *P. panamensis* en el parque Nacional Islas Marietas y el Parque Nacional Isla Isabel. El volumen de bioerosión que se cuantificó para *P. gigantea* fue de 71.31-32.35  $\text{cm}^3$  (27.28-18.05% de bioerosión interna); *P. lobata* 26.60-4.87 $\text{cm}^3$  (16.87-16.31% de bioerosión interna) y *P. panamensis* 29-14.61  $\text{cm}^3$  (31.127-29.43% de bioerosión interna). Estos valores resultaron superiores a los reportados previamente, principalmente el género *Pavona*, el cual, también presentó los valores más altos de densidad del esqueleto (1.61-0.22  $\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$ ) en comparación con *P. lobata* (1.32-0.10  $\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$ ) y *P. panamensis* (1.43-0.80  $\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$ ). Estos resultados muestran una tendencia positiva entre el volumen de  $\text{CaCO}_3$  removido y la densidad del esqueleto de las especies de coral masivo.

Finalmente, se han empezado a implementar nuevas herramientas y métodos para los estudios enfocados en la bioerosión, por ejemplo Becker & Reaka-Kudla (1997), implementaron la técnica de la Tomografía Axial Computarizada (TAC) con la que evaluaron la bioerosión en colonias coralinas de *Orbicella annularis* (anteriormente conocida como *Montastraea annularis*) y compararon los resultados con los obtenidos por análisis convencionales (por ejemplo, de rayos X), encontrando que la TAC permite visualizar las perforaciones dentro del coral, reducir el tiempo y el esfuerzo invertido por los investigadores y cuantificar con mayor precisión la remoción de las perforaciones. A partir de entonces, varios investigadores (Beuck *et al.* 2007, Crook *et al.* 2013 y Silbiger *et al.* 2014) han utilizado esta metodología para el estudio de la bioerosión, sin embargo, aún no es aplicada en las costas Oaxaqueñas, siendo este trabajo el primero en implementarla.

El conocimiento taxonómico y ecológico de la mayoría de los organismos bioerosionadores del Pacífico Oriental Tropical (POT) es aceptable, pero todavía

quedan muchas especies por estudiar (Alvarado & Reyes-Bonilla 2010), por lo que el objetivo de este estudio es determinar el papel de los bivalvos perforadores como agentes bioerosivos de coral y su distribución dentro de fragmentos coralinos vivos con dos tipos de crecimiento (masivo y ramificado). Complementar los valores de acreción con los de remoción permitirán evaluar la funcionalidad y la resiliencia ecológica de las comunidades coralinas (Perry *et al.* 2012, Álvarez-Filip *et al.* 2009 y Cosain-Díaz *et al.* 2021).

## JUSTIFICACIÓN

La degradación de los arrecifes de coral está impulsando reducciones a escala mundial en la capacidad de construcción de arrecifes y las funciones ecológicas, geológicas y socioeconómicas que soportan (Toth *et al.* 2022). La persistencia de estas funciones dependerá de la resiliencia de los arrecifes de coral para equilibrar los procesos de acreción y erosión.

En el Pacífico mexicano se han realizado estudios de cuantificación de  $\text{CaCO}_3$  producido por corales hermatípicos (Norzagaray-López *et al.* 2014, Cabral-Tena *et al.* 2018, Tortolero-Langarica *et al.* 2019), sin embargo, poco se conoce de las cantidades de remoción de  $\text{CaCO}_3$  y los factores que influyen en el proceso de bioerosión en arrecifes coralinos (Reyes-Bonilla & Calderón-Aguilera 1999, Herrera-Escalante *et al.* 2005, Norzagaray-López 2010 Benitez-Villalobos *et al.* 2008 y Cosain-Díaz *et al.* 2021). De estos estudios, la mayoría se ha enfocado en organismos externos (principalmente erizos), pero todavía quedan muchas especies por estudiar (Alvarado & Reyes-Bonilla 2010).

Conocer ambos valores permitirá reconstruir los presupuestos de carbonato y el potencial de acumulación para evaluar la funcionalidad y la resiliencia ecológica de las comunidades coralinas.

Tomando en cuenta la importante función de los bivalvos perforadores en el equilibrio de los procesos de acreción del coral, y la falta de información en el Pacífico mexicano, Este trabajo se enfoca en evaluar el papel de estos macroperforadores como agentes bioerosionadores internos de coral y factores intrínsecos (morfología y densidad de los corales).

## HIPÓTESIS

Al evaluar los parámetros de densidad y morfología (ramificado y masivo) de los corales *P. capitata* y *P. gigantea* en la bahía de las Dos Hermanas de Huatulco, se encontrará que los fragmentos coralinos presentan diferencias en la remoción de  $\text{CaCO}_3$  por parte de los bivalvos perforadores, así como su distribución dentro de los fragmentos coralinos. Estas diferencias se explicarán en relación con la diferente forma de crecimiento colonial de los corales, a su densidad o a las diferentes estrategias de asentamiento o perforación de las especies de bivalvos perforadores presentes en el Pacífico mexicano.

En ese sentido, las preguntas conductoras de esta investigación fueron:

1. ¿Qué especies de bivalvos perforadores están presentes en *P. gigantea* y *P. capitata* en el arrecife de Las Dos Hermanas?
2. ¿Cómo se encuentran distribuidos espacialmente los bivalvos perforadores dentro de los fragmentos coralinos?
3. ¿Existen diferencias en la remoción de  $\text{CaCO}_3$  entre las especies de bivalvos perforadores y entre las especies de coral?
4. ¿Existen diferencias en la densidad esquelética entre las especies de coral o entre las zonas en las que se dividió a los fragmentos coralinos?

## OBJETIVOS

### *Objetivo general*

Evaluar el papel de los bivalvos perforadores en el proceso de bioerosión, mediante la cuantificación del volumen de  $\text{CaCO}_3$  removido por las especies de bivalvos y la caracterización de su distribución microespacial, en dos especies de coral (*P. gigantea* y *P. capitata*) del arrecife de las Dos Hermanas, Huatulco, Oaxaca, México.

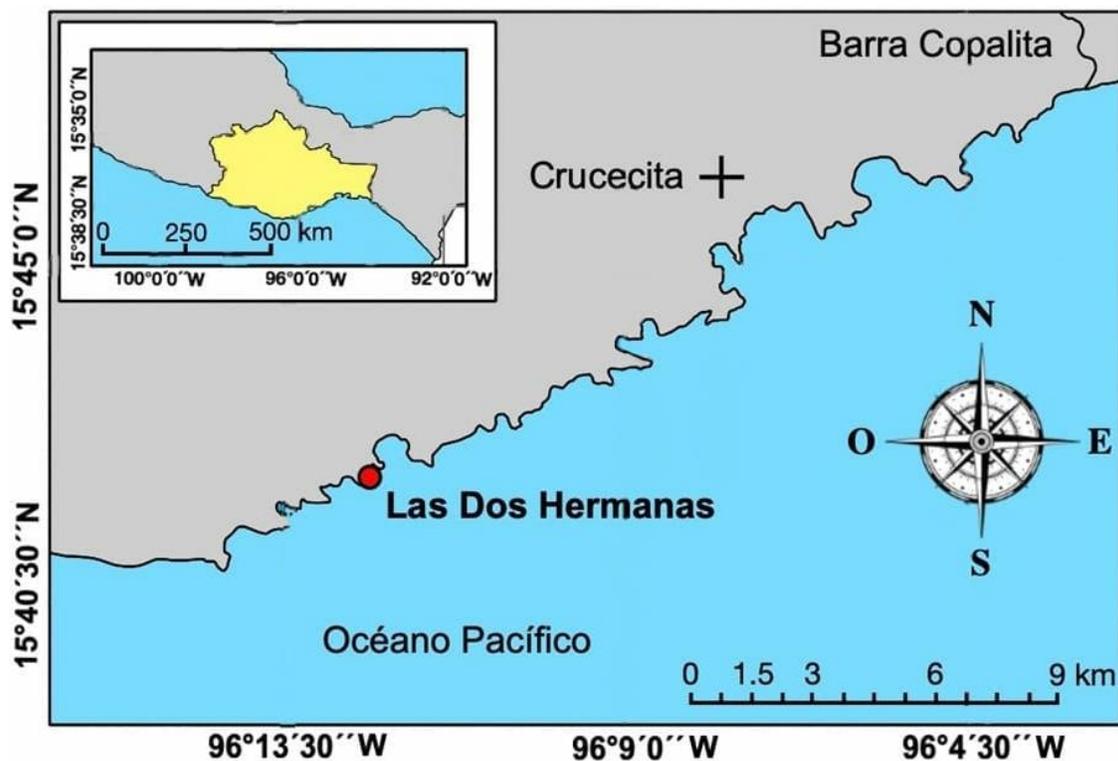
### *Objetivos particulares*

- Identificar las especies de bivalvos perforadores presentes en *P. gigantea* y *P. capitata* en el arrecife de Las Dos Hermanas.
- Cuantificar el volumen de carbonato de calcio removido por cada especie de bivalvo perforador y determinar si existen diferencias significativas entre ellos y entre las especies de coral.
- Caracterizar la distribución microespacial de cada especie de bivalvo perforador en cada una de las especies de coral.
- Determinar si existen diferencias significativas entre la densidad esquelética de las dos especies de coral estudiadas

## ÁREA DE ESTUDIO

### UBICACIÓN

El presente trabajo se realizó en la bahía de Las Dos Hermanas, localizada en la parte central del estado de Oaxaca con coordenadas  $15^{\circ} 42' 02''$  N y  $96^{\circ} 12' 37''$  O (Fig. 1). La bahía comprende una de las áreas arrecifales más extensas (10 hectáreas) dentro del Parque Nacional Huatulco (45.9 hectáreas), conformado por 17 arrecifes bordeantes y diez especies de corales constructores de arrecifes (*Pocillopora capitata*, *P. damicornis*, *P. effusus*, *P. grandis*, *P. meandrina*, *P. verrucosa*, *Pavona clavus*, *P. gigantea*, *P. varians* y *Porites panamensis*) (Glynn & Leyte-Morales 1997, López-Pérez & Hernández-Ballesteros 2004, Tapia-García *et al.* 2007 y López-Pérez *et al.* 2014), seis corresponden al género *Pocillopora*, tres al género *Pavona* y una sola especie a *Porites* respectivamente.



**Figura 1.** Localización de la Bahía de las Dos Hermanas en Bahías de Huatulco

De acuerdo con el número de especies, Riscalillo, Las Dos Hermanas y La Prima presentan la mayor riqueza de corales esclerectíneos (ocho especies), mientras que las localidades de isla San Agustín, Isla Cacaluta y Maguey poseen siete especies

de corales constructores de arrecifes. Por su parte, en Copal no se han registrado corales pétreos (López-Pérez *et al.* 2014). Por lo anterior, las Dos Hermanas es una de las bahías con mayor diversidad de corales pétreos dentro del PNH, en la cual se empiezan a apreciar colonias de coral, cantos rodados, esqueletos de coral muerto y rodolitos a partir de los 4 m de profundidad (Leyte-Morales 2001).

## *HIDROLOGÍA*

En la Bahía de Las Dos Hermanas, la temperatura media superficial del agua de mar fluctúa entre los 26 y 28 °C, con una oscilación térmica entre 3 y 4 °C, y salinidades promedio entre 33.5 y 34.5 (Fiedler 1992, Fiedler & Talley 2006 y Kessler 2006). La profundidad promedio es de 14 m y no se encuentra influenciada directamente por escurrimientos importantes de agua dulce (Leyte-Morales 2001). La Bahía de las Dos Hermanas se encuentra sujeta a ciclones tropicales durante el verano cuyas principales trayectorias tienen una dirección noroeste, además, ocurren olas con alturas de 2.4 m o más con una frecuencia de 10 a 20% al menos durante dos cuartas partes del año (Carranza-Edwards *et al.* 1987).

Chapa-Balcorta *et al.* (2015), y Ruiz-Pérez (2019) reportaron para la zona costera de Bahías de Huatulco concentraciones de carbono inorgánico disuelto de 1975 a 2200  $\mu\text{mol kg}^{-1}$ , para el caso de los valores de la presión parcial de  $\text{CO}_2$  son de 900 a 1600  $\mu\text{atm}$ . Los niveles de pH superficial son de 7.86 a 7.92, disminuyendo hasta llegar a 7.4 a 30 metros de profundidad. En cuanto a el Omega Aragonita ( $\Omega_{\text{arag}}$ ) es  $>3$  en los primeros 20 m y  $<2.5$  entre los 20-30 m (Medellín-Maldonado 2016 y Ruiz-Pérez 2019).

## *DINÁMICA REGIONAL Y LOCAL*

La Costa Oaxaqueña es bañada regularmente por el agua tropical superficial (altas temperaturas y baja salinidad), sin embargo, en condiciones invernales extremas el agua superficial de la Corriente de California alcanza el Golfo de Tehuantepec

(Fiedler 1992). Debido a esto, durante el invierno las características oceanográficas de la costa de Oaxaca están determinadas por eventos locales de viento, calentamiento solar, lluvia y surgencias locales, estas condiciones pueden tener efectos importantes en las comunidades coralinas de la bahía de las Dos Hermanas (Trasviña 1991, Lluch-Cota *et al.* 1997 y Granja-Fernández & López-Pérez 2008) a pesar de ser una localidad que no pertenece al Golfo de Tehuantepec.

En el GoT la circulación costera se encuentra fuertemente influenciada por vientos intermitentes llamados “Tehuanos” o “nortes” (velocidad superior a  $10 \text{ m s}^{-1}$ ). La topografía del Istmo de Tehuantepec favorece la ocurrencia de estos vientos tehuanos, los cuales, se producen cuando existe una diferencia de presión atmosférica entre el Golfo de México y el GoT, lo que origina un flujo de viento frío a través del Istmo de Tehuantepec que sale en forma de abanico sobre las aguas del GoT, este flujo de viento produce cambios en la estructura de la columna de agua y una compleja circulación costera (Trasviña *et al.* 1995, Velázquez-Muñoz *et al.* 2011 y Chapa-Balcorta *et al.* 2015). El agua superficial fluye mar adentro, lo que provoca mezclas y arrastre del agua subsuperficial subtropical, el bombeo de agua hacia la superficie dentro de los remolinos ciclónicos aumenta la entrada de nutrientes y fomenta la productividad primaria, sin embargo, mientras que los remolinos ciclónicos funcionan como islas de producción, el horizonte de saturación de aragonita poco profundo impacta las tasas de precipitación de  $\text{CaCO}_3$ , este fenómeno podría afectar negativamente a los organismos calcificadores superficiales y cercanos a la costa (Chapa-Balcorta *et al.* 2015). En contra parte, Ruiz-Pérez (2019), sugiere que el río Copalita es una fuente importante de  $\text{CO}_3^{2-}$  que se ve reflejada en altos valores de  $\Omega_{\text{arag}}$ , lo que consecuentemente genera un efecto protector que beneficia a los organismos calcificadores de la región.

## MATERIAL Y MÉTODOS

### *Trabajo de campo*

El 17 de julio de 2020 se recolectaron 6 fragmentos de dos especies de coral (*Pavona gigantea* y *Pocillopora capitata*) en el arrecife de Las Dos Hermanas a una profundidad entre 8 y 10 m. Para la realización de este proyecto se utilizó el permiso de pesca de fomento no. DGOPA/4057/170604/2468. Estas especies se escogieron por presentar dos tipos diferentes de crecimiento (masivo y ramificado), diferente densidad esquelética y diferentes grados de vulnerabilidad ante los bivalvos perforadores.

Con la ayuda de marro y cincel se tomaron 3 fragmentos vivos por cada especie de coral. Los fragmentos seleccionados miden de 25 a 30 cm de diámetro (especie masiva) y alto (especie ramificada). De manera rutinaria el material se etiquetó con datos de recolecta obtenidos con un equipo YSI 55 Handheld, sin embargo, estos no fueron utilizados en el análisis de este trabajo. Los fragmentos se fijaron por separado en bolsas de plástico con cierre hermético en formol salino al 10% durante 24 horas (La medición de la densidad de los fragmentos coralinos se realizó en zonas internas en las que el formol y el NaClO no afectó su densidad), las especies de coral se separaron en cubetas de 20 litros.

### *Trabajo de laboratorio*

Después de la fijación, las muestras se enjuagaron con agua corriente, se blanquearon con NaClO comercial al 0.75% durante 24 horas, se enjuagaron con agua corriente y se dejaron secar al sol por 48 horas. Una vez secos, se registró el peso seco de todos los fragmentos utilizando una balanza analítica marca SF-400 con precisión de 1 g. A los corales con crecimiento ramificado se les midió el largo, el diámetro (base de la rama) y el ancho en varias secciones a lo largo de la rama. A los corales con crecimiento masivo se les midió el eje mayor, eje menor y grosor. Para determinar el volumen de carbonato de calcio removido por los bivalvos perforadores se utilizó la tomografía axial computarizada (TAC), la cual ha sido ampliamente utilizada en el mundo médico desde su introducción en 1972

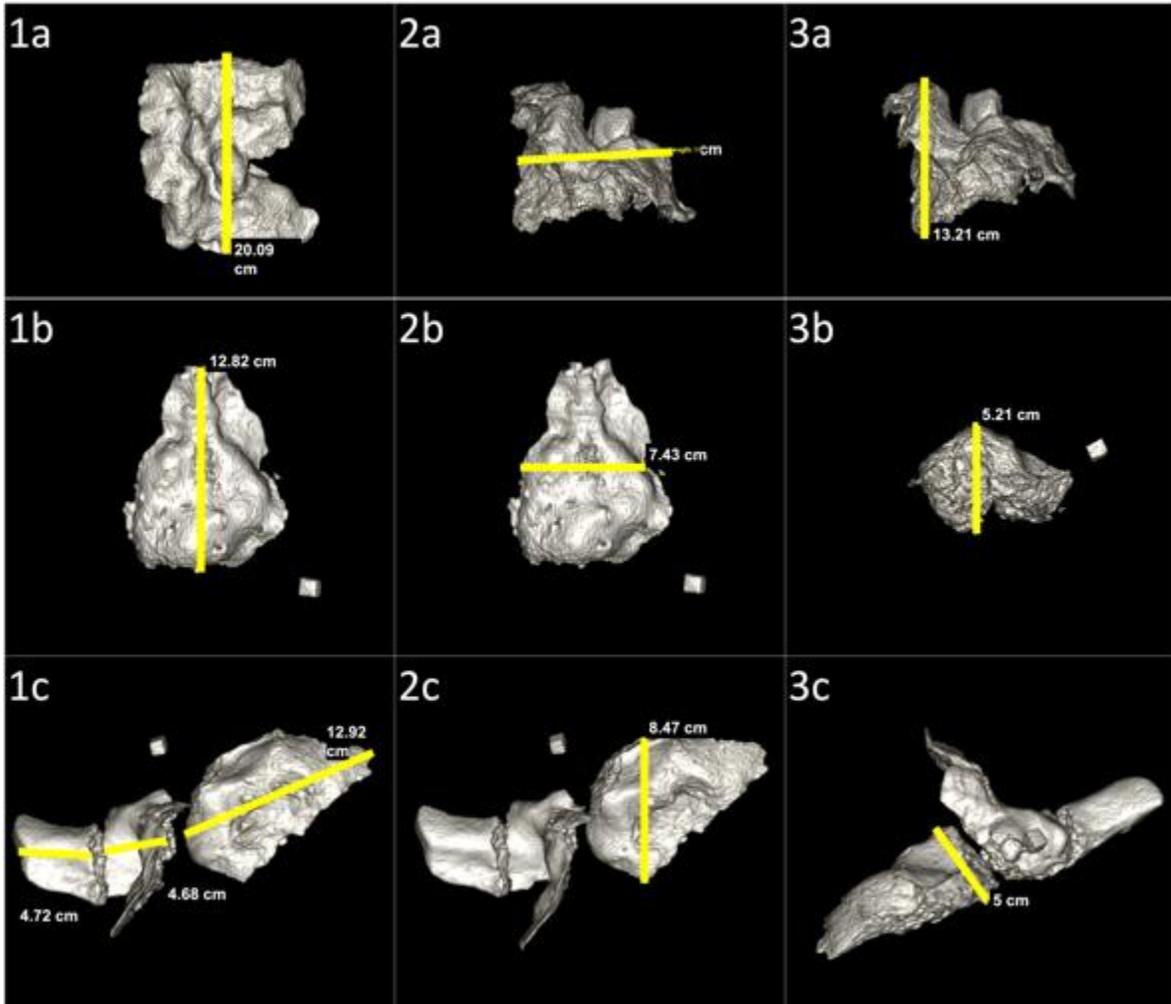
(Hounsfield 1973). El primer investigador en sugerir el uso de la TAC para el estudio de los corales fue Dodge (1980), una de las ventajas que tiene la TAC es la toma de imágenes no destructivas de las estructuras externas e internas de los objetos sólidos generando una imagen de rayos X “convencional” del esqueleto de coral, combinada con la posibilidad de medir el esqueleto y sus densidades basadas en la atenuación de rayos X (Bosscher 1993).

Para el presente estudio se utilizó el tomógrafo GE BrightSpeed 16 CT Scanner con el protocolo de rutina de cráneo para escanear los fragmentos de coral, con el cual, se logró visualizar el esqueleto coralino y las perforaciones de los bioerosionadores internos. Las galerías de perforación en las muestras radiográficas de rayos X se identificaron por comparación con descripciones, bocetos y fotografías de perforaciones de origen conocido (Neumann 1966, Cameron 1969, Cobb 1969, Evans 1969 y Soliman 1969, Bromley 1978, Kleeman 1980, Hickman & Finet 1999, Valentich-Scott & Dinesen 2004, WoRMS 2020).

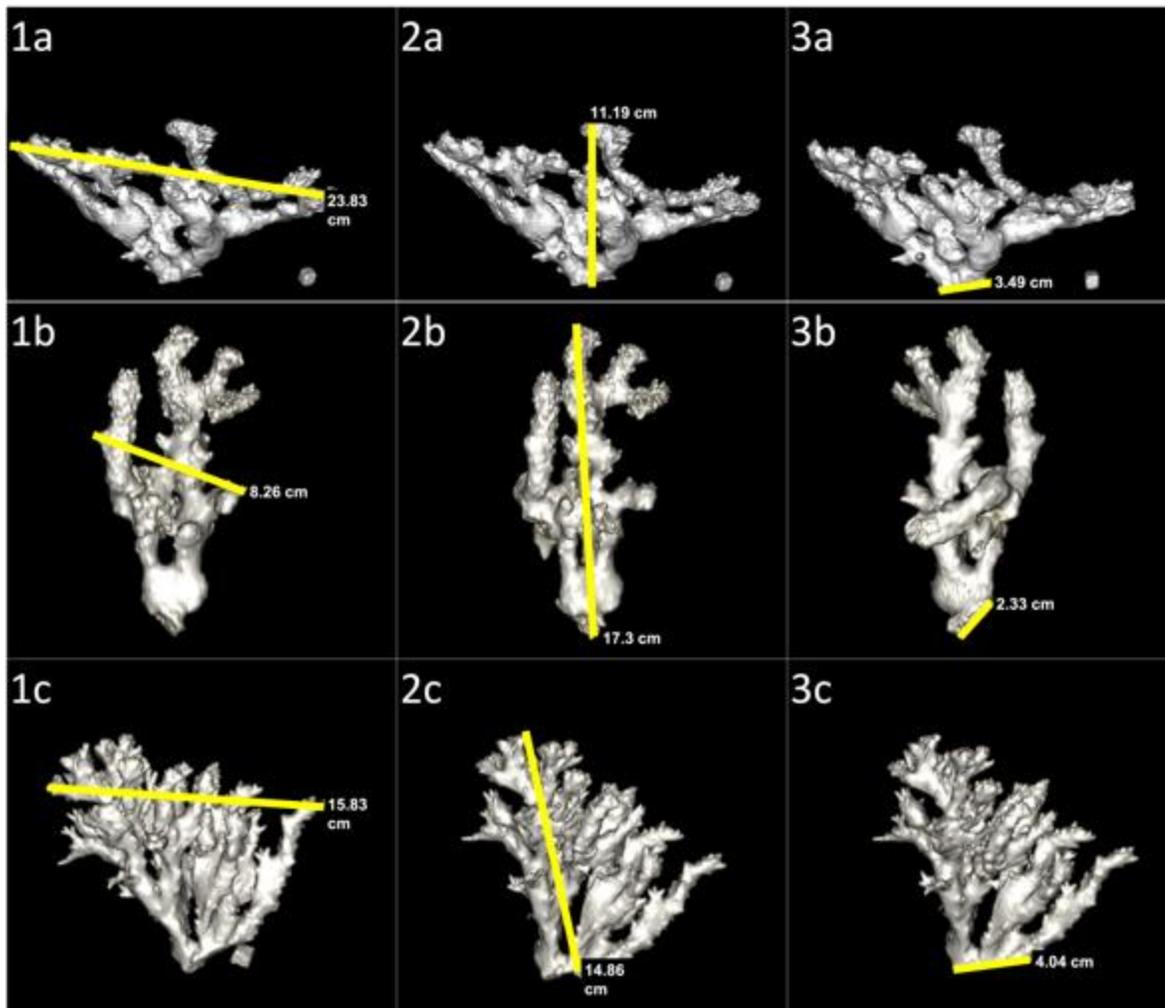
A través de la tomografía axial computarizada se cuantificó el volumen de  $\text{CaCO}_3$  removido, se caracterizó la distribución microespacial de los bivalvos perforadores y se cuantificó la densidad de dos especies de coral (*Pavona gigantea* y *Pocillopora capitata*) en el arrecife de las Dos Hermanas, Huatulco, Oaxaca, México. Con este método se visualizaron de diferentes ángulos las muestras coralinas, lo que facilitó la localización de las perforaciones. Las imágenes fueron reconstruidas utilizando el software Horos Project para el sistema operativo OS X, basado en OsiriX™ y otras bibliotecas de imágenes médicas de código abierto, bajo la Licencia Pública General Menor de GNU, Versión 3 (LGPL-3.0). Para una mayor precisión de la medición de la densidad coralina se utilizó un “fantom” las cuales se conformaron de cubos de carbonato de calcio de  $1 \text{ cm}^3$  con densidad conocida y validada con *Tridacna sp.* Tanto las estructuras coralinas como los “fantom” nos dieron valores de densidad en Unidades Hounsfield (UH), las medidas estándar son: cero para el agua (de -10 a +10 UH), valores negativos de alrededor de -100 UH son típicos de la grasa, valores alrededor de -1000 UH pertenecen al aire, y los valores de 50 a 800 UH corresponden a la densidad ósea.

### Reconstrucción de imágenes para la medición de superficie

El tomógrafo arrojó un total de 1,371 imágenes pertenecientes a los 6 fragmentos coralinos. Para poder realizar la medición de los fragmentos coralinos se utilizó el renderizado de superficie en 3D con superficie sólida. La medición de los corales masivos consistió en el eje mayor, eje menor y el grosor (Fig. 2). Para la medición de los corales ramificados se utilizó el ancho, alto y diámetro de la base (Fig. 3).



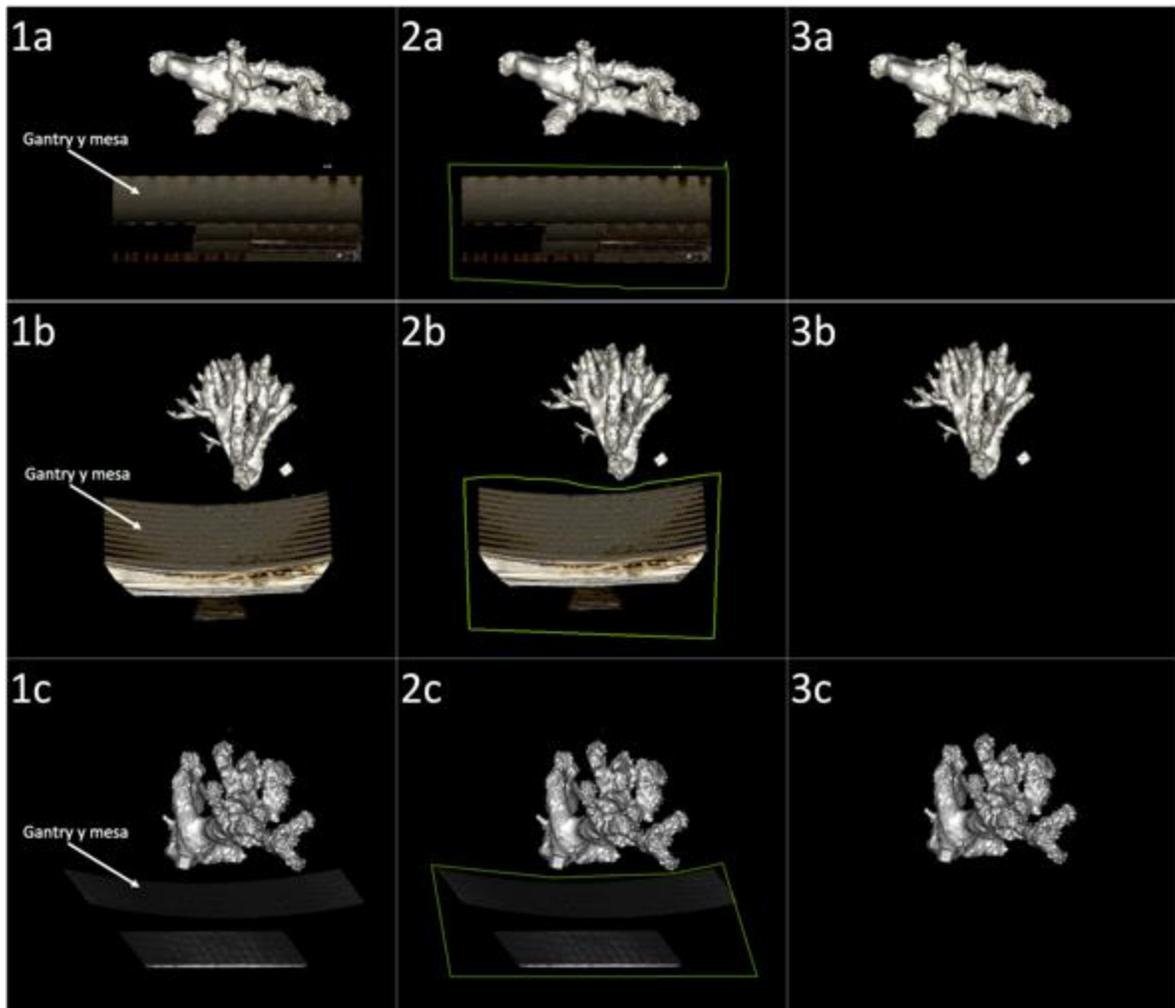
**Figura 2.** Medición de coral masivo (*Pavona gigantea*) 1: eje mayor, 2: eje menor y 3: grosor.



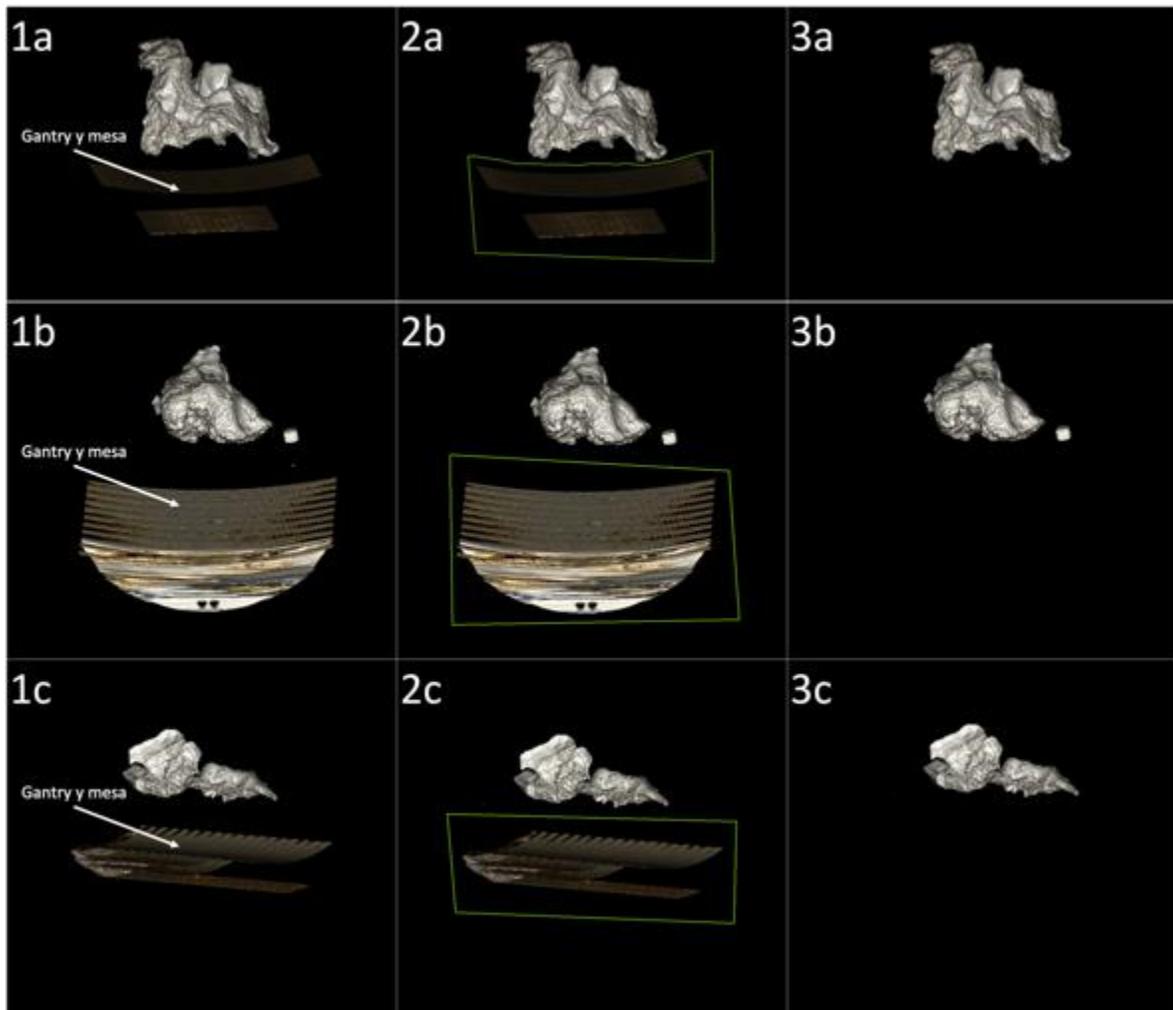
**Figura 3.** Medición de coral ramificado (*Pocillopora capitata*) 1: ancho, 2: alto y 3: diámetro de la base.

#### *Reconstrucciones para la diferenciación e identificación de los perforadores*

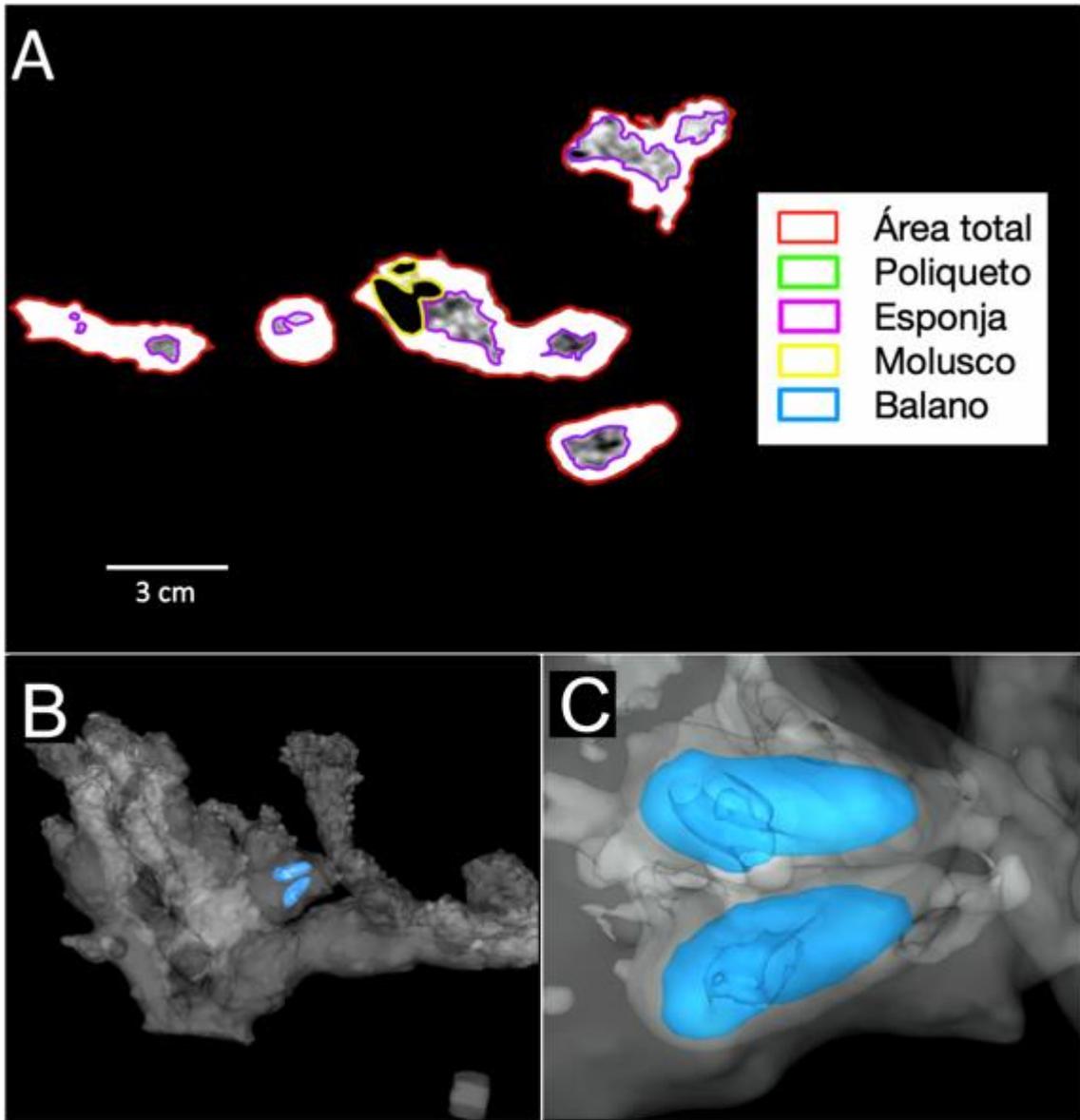
Para poder identificar a los diferentes grupos de organismos perforadores se utilizó un renderizado de volumen en 3D para eliminar las estructuras externas a los corales. Por ejemplo, estructuras del propio tomógrafo como el gantry y la mesa (Fig. 4). Con la visualización de cortes en 2D de 1 milímetro de grosor, se marcaron todas las perforaciones y se distinguieron las perforaciones de los diferentes horadores con el renderizado de superficie en 3D de dos superficies con transparencias variables (Fig. 5, 6, 7, 8, 9, 10 y 11).



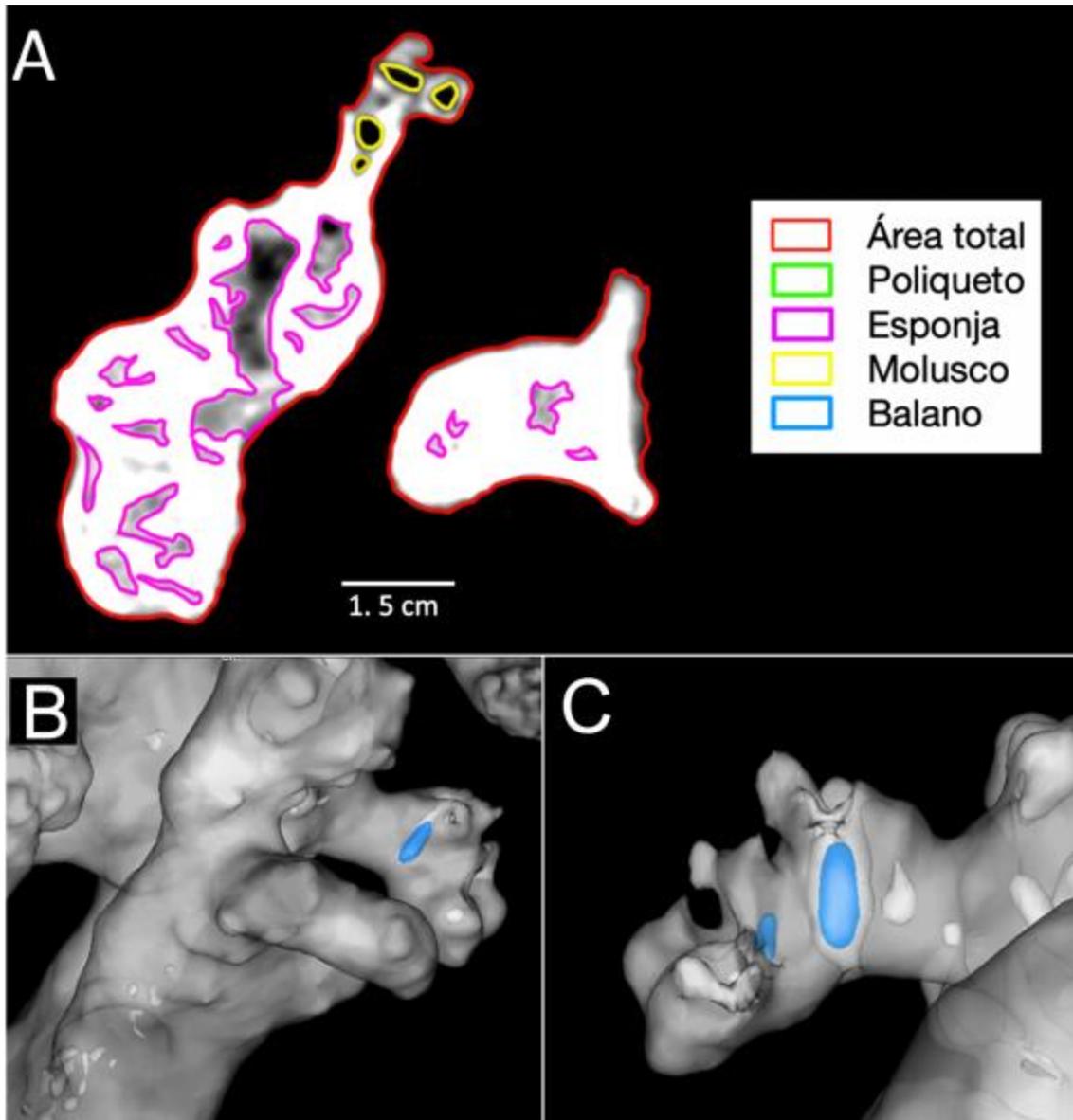
**Figura 4.** Eliminación de las estructuras externas a los fragmentos coralinos ramificados, 1: se muestra el gantry y la mesa, 2: se seleccionan las estructuras a eliminar, 3: imágenes limpias.



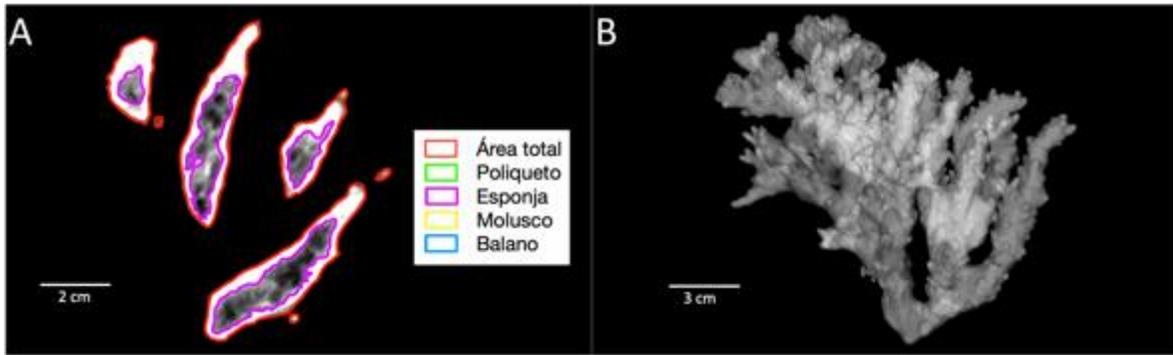
**Figura 5.** Eliminación de las estructuras externas a los fragmentos coralinos masivos, 1: se muestra el gantry y la mesa, 2: se seleccionan las estructuras a eliminar, 3: imágenes limpias.



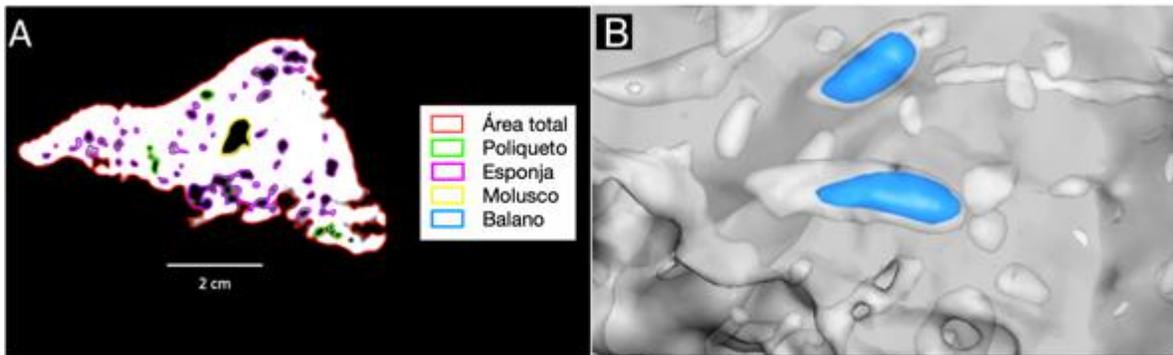
**Figura 6.** *Pocillopora capitata* muestra EBc01. A: muestra las zonas de bioerosión atribuidas a macroperforadores invertebrados y sus categorías taxonómicas. B y C: identificación de moluscos del género *Leiosolenus*.



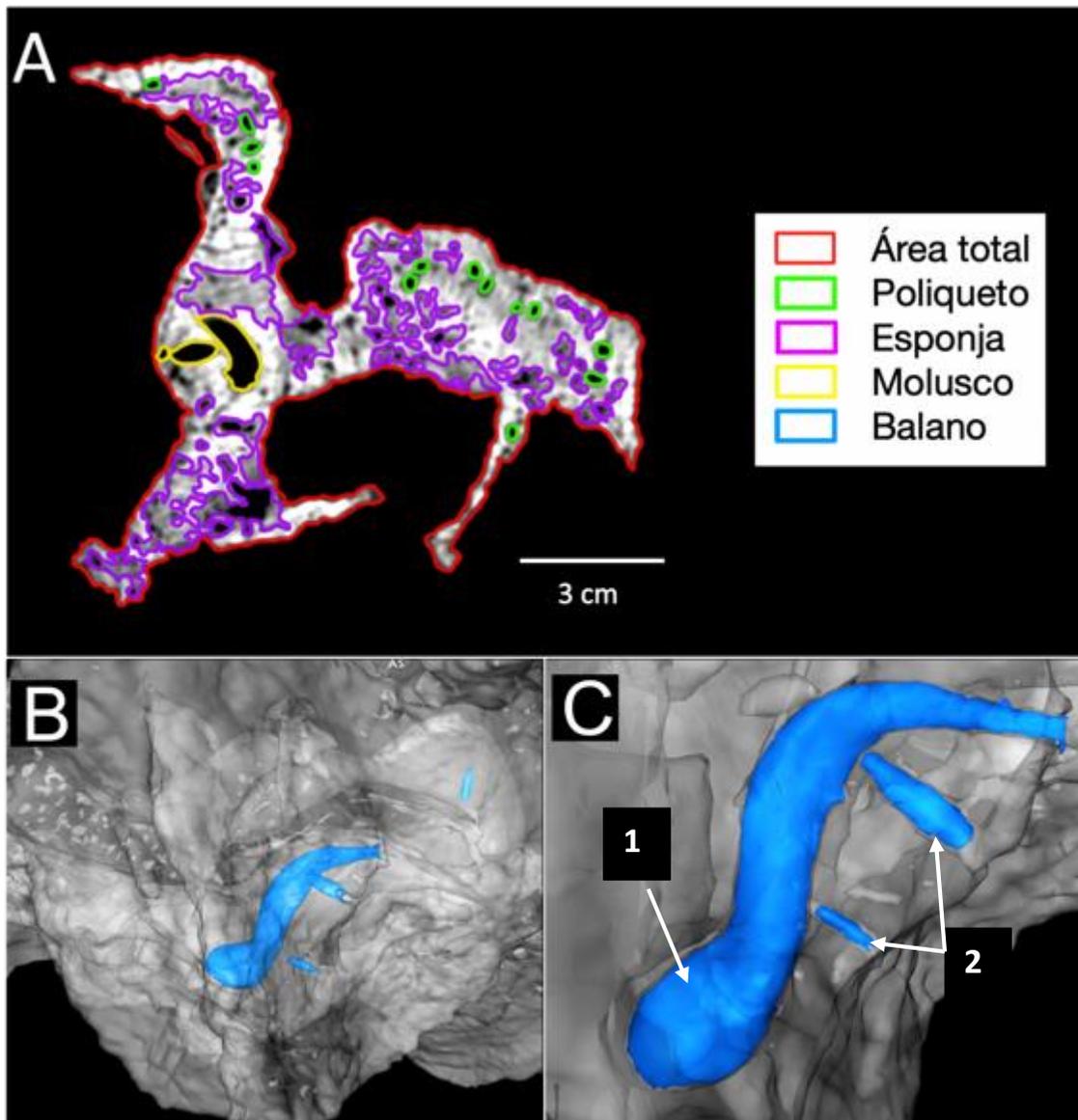
**Figura 7.** *Pocillopora capitata* muestra EBc02. a: muestra las zonas de bioerosión atribuidas a macroperforadores invertebrados y sus categorías taxonómicas. B y C: identificación de moluscos del género *Leiosolenus*.



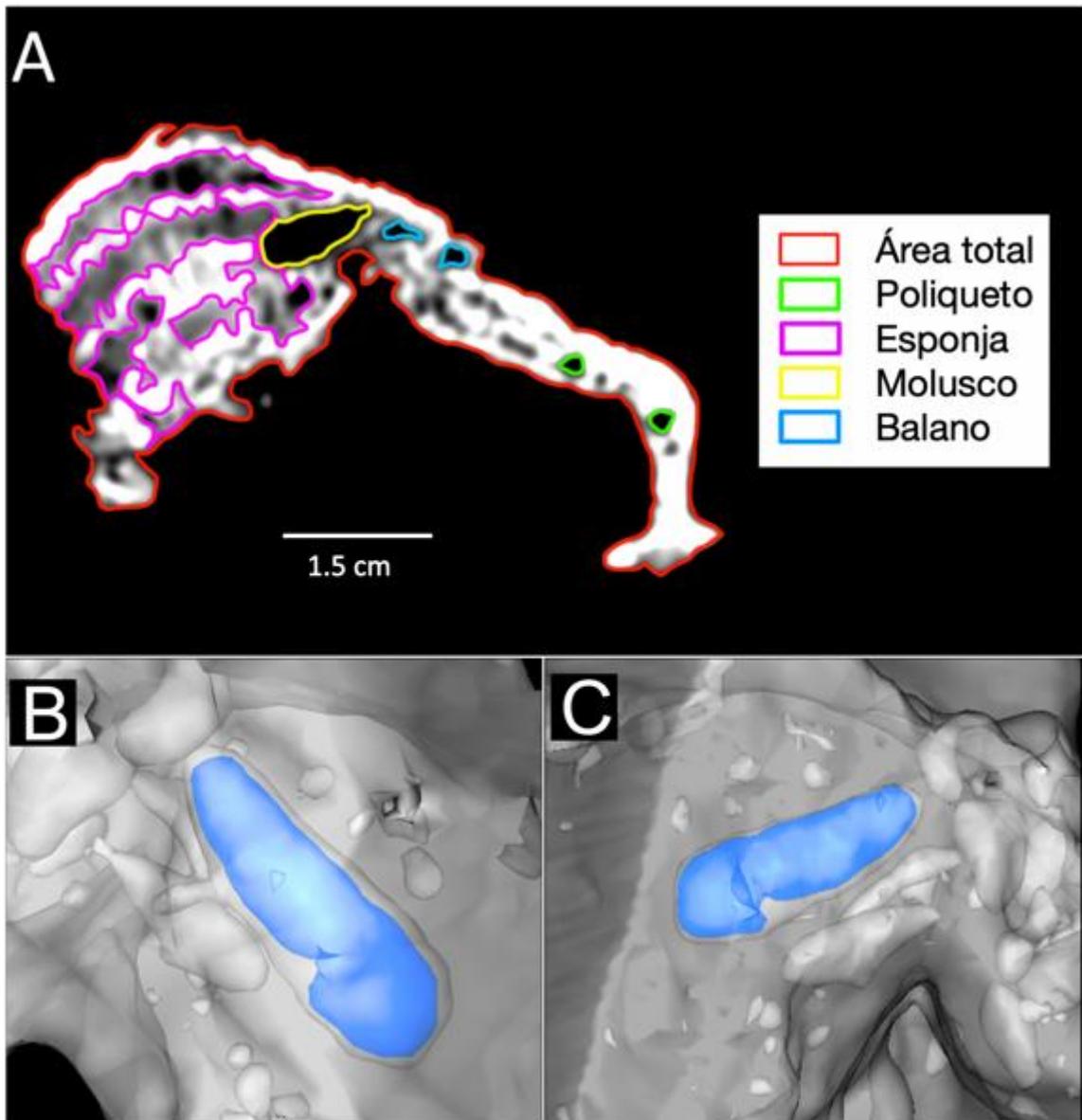
**Figura 8.** *Pocillopora capitata* muestra ebc03. a: muestra las zonas de bioerosión atribuidas a esponja. b imagen completa en 3d, no se encontraron bivalvos perforadores.



**Figura 9.** *Pavona gigantea* muestra EBg03. a: muestra las zonas de bioerosión atribuidas a macroperforadores invertebrados y sus categorías taxonómicas. b: identificación de moluscos del género *Leiosolenus*.



**Figura 10.** *Pavona gigantea* muestra EBg01. a: muestra las zonas de bioerosión atribuidas a macroperforadores invertebrados y sus categorías taxonómicas. B y C: identificación de moluscos del género *Gastrochaena* (1) y *Leiosolenus* (2).



**Figura 11.** *Pavona gigantea* muestra EBg02. a: muestra las zonas de bioerosión atribuidas a macroperforadores invertebrados y sus categorías taxonómicas. b y c: identificación de moluscos del género *Leiosolenus*.

### ***Medición del CaCO<sub>3</sub> removido por bivalvos perforadores***

Después de identificar los bivalvos perforadores se realizó la medición del CaCO<sub>3</sub> removido de cada perforación con visualizaciones en 2D y cortes de 1 mm de grosor,

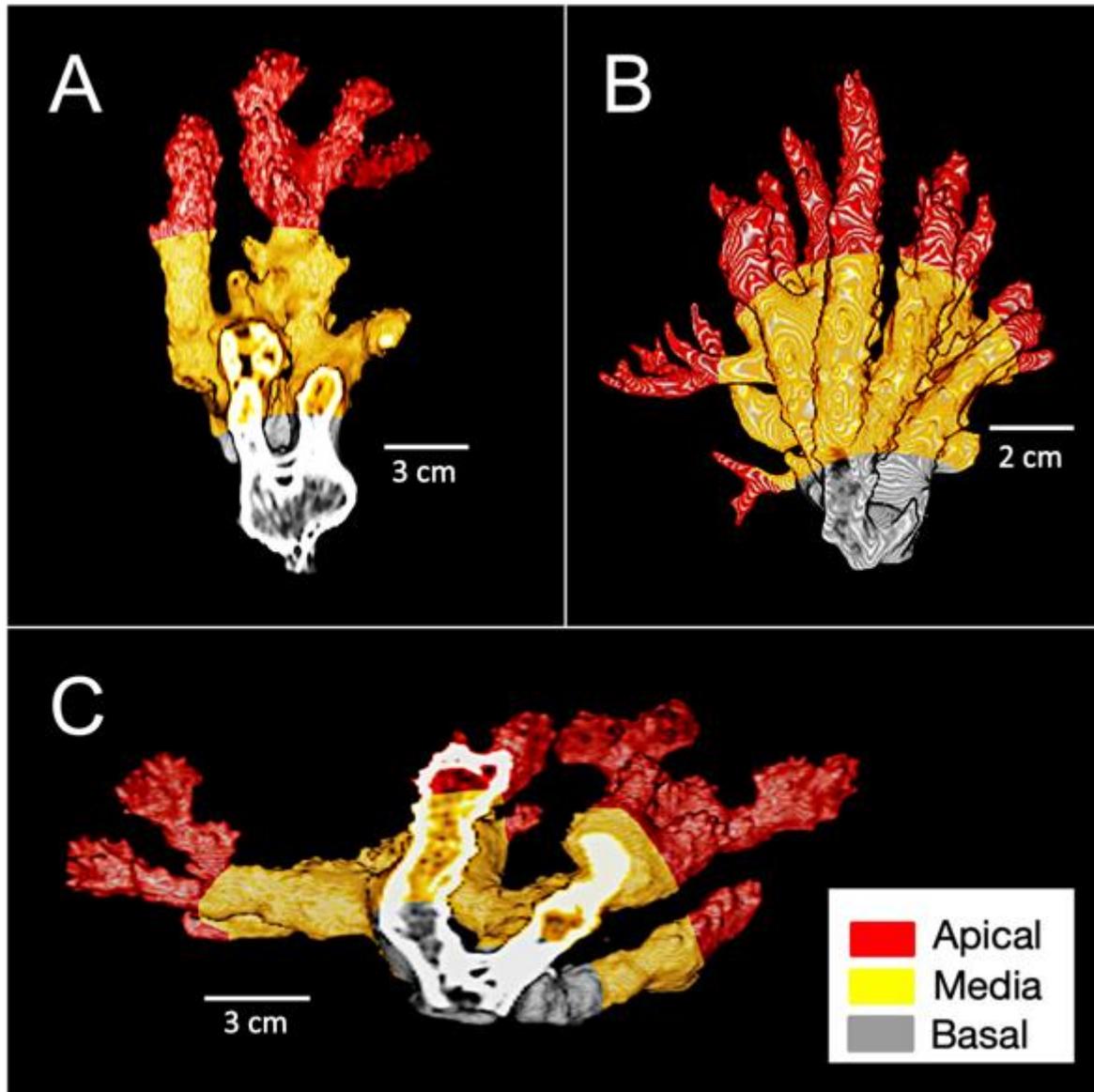
en la figura 12 se muestra una de las mediciones de  $\text{CaCO}_3$  removido por un bivalvo perforador del género *Gastrochaena*.



**Figura 12.** Seguimiento y medición de una perforación provocada por un bivalvo perforador del género *Gastrochaena*. la perforación es marcada en cada corte de 1mm de grosor y los valores arrojados por el programa son del área (mm<sup>2</sup>), longitud (cm) y densidad (uH).

**Medición de la densidad de los fragmentos coralinos**

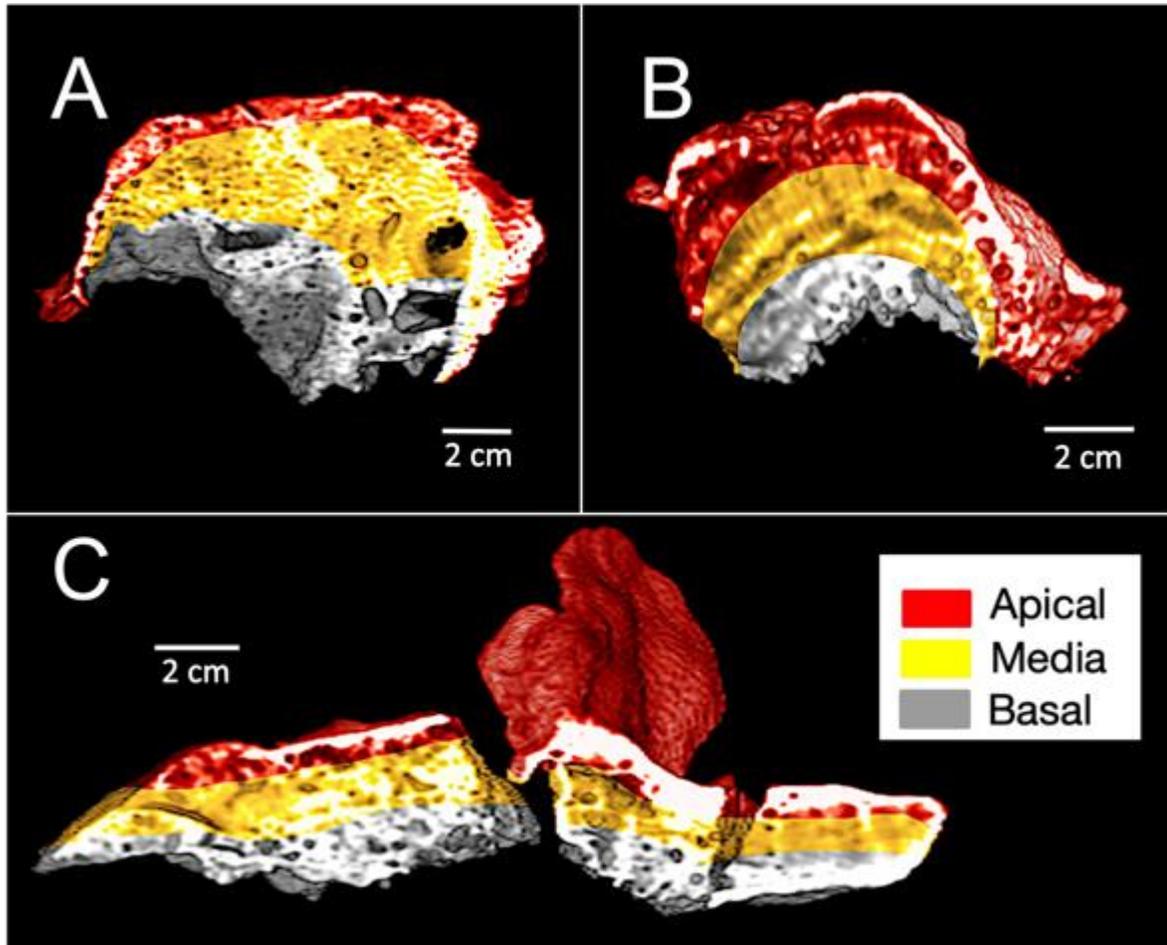
Para la regionalización de los fragmentos, se utilizó el método empleado por Vargas-Muñoz (2018) con base a lo descrito por Pedraza-Pohlenz *et al.* (2023) quienes describieron que la parte media de los fragmentos coralinos presenta alteraciones (cambios en la forma) en los coralites debido al crecimiento y al dimorfismo sexual, diferenciando tres zonas: apical, media y basal (Fig. 13 y 14), estas alteraciones de los coralites pueden ocasionar diferencias de densidad en el mismo fragmento.



**Figura 13.** Fragmentos coralinos ramificados divididos en zonas. A: EBc02, B: EBc03 y C: EBc01.

Dentro de cada zona se seleccionaron los ejes de crecimiento máximos y libres de erosión. Se realizaron 10 mediciones de cada zona y de cada fragmento coralino, obteniendo un total de 180 mediciones de densidad en unidades Hounsfield, las

cuales son unidades estandarizadas empleadas en los estudios de tomografía computarizada (TC) para medir de forma cuantitativa la atenuación de las estructuras en el sujeto de estudio (Armiñana *et al.* 2023)



**Figura 14.** Fragmentos coralinos masivos divididos en zonas. A: EBg01, B: EBg02 y C: EBg03.

## **Análisis de datos**

Se utilizó el Software Statistica 8.0 para realizar los análisis de la varianza y las pruebas “a priori”. De esta manera se determinó si los valores de CaCo<sub>3</sub> removido por los bivalvos perforadores y la densidad de los fragmentos coralinos cumplen con los supuestos de homocedasticidad y normalidad. Se trabajó con un nivel de significancia de  $\alpha= 0.05$ , basado en literatura especializada (Zar 2010).

## **Análisis de distribución**

La imagen reconstruida en 3D nos permitió dividir los fragmentos coralinos en tres zonas: zona basal (ZB), zona media (ZM) y zona apical (ZA). Estas zonas fueron consideradas como unidad muestral y se determinó su distribución utilizando el índice de Morisita (Morisita 1962) a través el software de Microsoft Excel. Esta prueba nos permite determinar los tres tipos de distribución (Agregada, uniforme y al azar) considerando la relación de la media ( $\chi$ ) y la varianza ( $S^2$ ).

*Fórmulas para calcular la media y la varianza:*

$$\chi = \frac{\sum(Xi * f(x))}{N}$$

$$S^2 = \sum \frac{((Xi - \chi)^2 * f(x))}{N - 1}$$

Donde:

$Xi$  = Clases

$f(x)$  = Número de unidades muestrales por clase

$N$  = Número total de unidades de muestreo

El índice de Morisita se calcula mediante la fórmula:

$$I_s = \frac{\sum n_i(n_i - 1)}{n(n - 1)} N$$

Donde:

$I_s$  = Índice de agregación.

$n_i$  = Número de individuos en cada una de las muestras.

$n$  = Total de individuos en el total de muestras.

$N$  = Número total de unidades de muestreo.

La distribución es uniforme si:

$$\frac{s^2}{x} = < [1 - ((t_{0.05}, gl = n - 1 * EE)]$$

Donde:

$$EE = \sqrt{2/(n - 1)}$$

$n$  = Número de datos

La distribución es al azar si:

$$[1 - ((t_{0.05}, gl = n - 1 * EE)] < \frac{s^2}{x} < [1 - ((t_{0.05}, gl = n - 1 * EE)]$$

La distribución es agregada si:

$$[1 - ((t_{0.05}, gl = n - 1 * EE)] < \frac{s^2}{x}$$

### ***Análisis de homocedasticidad para los valores de densidad de los fragmentos coralinos***

Para comprobar que los valores de densidad de los fragmentos coralinos cumplen con el supuesto de homocedasticidad se utilizó la prueba de Levene, definida por:

$$W = \frac{(N - K) \sum_{i=1}^K N_i (Z_{i.} - Z_{..})^2}{(K - 1) \sum_{i=1}^K \sum_{j=1}^{N_i} (Z_{ij} - Z_{i.})^2}$$

Donde:

K= es el número de grupos a los que pertenecen los casos muestreados.

N= es el número total de casos en todos los grupos.

N<sub>i</sub>= es el número de casos en el grupo i.

Z<sub>ij</sub>= es el valor de la variable media para el j-ésimo caso de i-ésimo grupo.

Z<sub>..</sub>= es la media de Z<sub>ij</sub>.

Z<sub>i.</sub>= es la media de Z<sub>ij</sub> para el grupo i.

## ***ANÁLISIS DE NORMALIDAD PARA LOS VALORES DE DENSIDAD DE LOS FRAGMENTOS CORALINOS***

Para saber si los datos cumplen el supuesto de normalidad, los datos se analizaron mediante un contraste de bondad de ajuste a una variable normal utilizando la prueba K-S de Kolmogorov-Smirnov, definida por:

$$D = \text{máx}|F_n(x) - F_0(X)|$$

Donde:

$F_n(x)$ = es la función de distribución muestral.

$F_0(X)$ = es la función teórica o correspondiente a la población normal especificada en la hipótesis nula.

## ANÁLISIS DE LA VARIANZA

Los datos que cumplen con los supuestos de homocedasticidad y normalidad se utilizaron para realizar el análisis de la varianza (ANOVA) definida por:

$$X_{ij} = \mu + \alpha_i + \varepsilon_{ij}$$

Donde:

$\mu$ = es la media total.

$\alpha_i$ = es el efecto del factor.

$\varepsilon_{ij}$ = es el error o residuo.

En algunos casos los datos no cumplieron con los supuestos de homocedasticidad y normalidad, por lo que se aplicó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis, la cual se encuentra definida por:

$$H = \frac{12}{N(N+1)} \sum_{i=1}^n \frac{R_i^2}{n_i} - 3(N+1)$$

Donde:

$n_i$ = es el número de observaciones en el grupo i.

$\sum_{i=1}^n \frac{R_i^2}{n_i}$ = número total de observaciones en todos los grupos k.

$R_i$ = es la suma de rangos de  $n_i$  observaciones en el grupo.

## **ANÁLISIS DE HOMOCEDASTICIDAD PARA LOS VALORES DE CaCO<sub>3</sub> REMOVIDO POR LOS BIVALVOS PERFORADORES.**

La evaluación de los datos de remoción de CaCO<sub>3</sub> por los bivalvos perforadores se realizó con la prueba "F", calculando el cociente entre las varianzas de ambos grupos.

$$F = \text{Varianza}_{\text{mayor}} / \text{Varianza}_{\text{menor}}$$

Y se buscó en las tablas de la *F* de Snedecor el valor crítico (para  $p=0.05$ ).

Esta prueba nos indicó que las varianzas de estos dos grupos (*Leiosolenus* vs *Gastrochaena* y *P. capitata* vs *P. gigantea*) no son iguales. Por lo tanto, las diferencias en la media muestral en la remoción de CaCO<sub>3</sub> entre bivalvos perforadores y entre las especies de coral se evaluaron mediante la prueba "T" para dos muestras suponiendo varianzas desiguales en ambos casos.

Adicionalmente se realizó un análisis de regresión lineal simple, con el coeficiente de correlación (R de Pearson) y el de determinación (R<sup>2</sup>), para evaluar la relación entre los valores de CaCO<sub>3</sub> removido y densidad del esqueleto.

## RESULTADOS

### ***Peso y longitud de las colonias coralinas***

El promedio del peso, el eje mayor/alto, eje menor/ancho y grosor de las colonias coralinas fueron:  $383.16 \pm 230.11$  g,  $16.33 \pm 4.12$  cm  $12.12 \pm 6.5$  cm y  $5.55 \pm 3.9$  cm, respectivamente (número de colonias=6). Los valores de cada uno de los parámetros se muestran en la tabla I.

**Tabla I.** Medición de los fragmentos coralinos

<b>Coral</b>	<b>Peso (g)</b>	<b>Eje mayor/Alto (cm)</b>	<b>Eje menor/Ancho (cm)</b>	<b>Grosor (cm)</b>
<i>Pavona gigantea</i> (EBg01)	804	20.09	8.9	13.21
<i>Pavona gigantea</i> (EBg02)	184	12.82	7.43	5.21
<i>Pavona gigantea</i> (EBg03)	416	21.73	8.47	5
<i>Pocillopora capitata</i> (EBc01)	412	11.19	23.83	3.49
<i>Pocillopora capitata</i> (EBc02)	187	17.3	8.26	2.33
<i>Pocillopora capitata</i> (Ebc03)	296	14.86	15.83	4.04

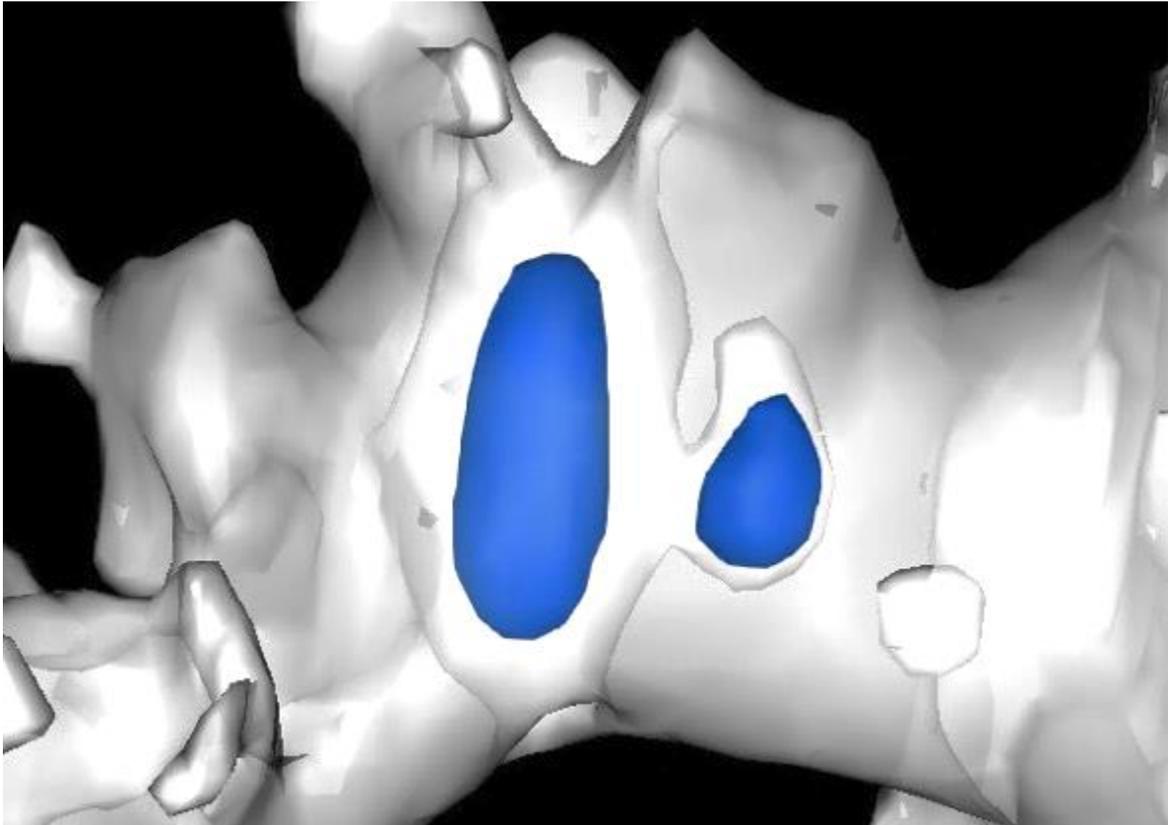
### ***Identificación de los organismos perforadores de coral***

Se identificaron 21 bivalvos a nivel de género, 19 pertenecen al género *Leiosolenus* y dos al género *Gastrochaena*. Tres tipos característicos de organismos perforadores estuvieron presentes en las muestras. Para la identificación de los perforadores se elaboró una tabla comparativa (tabla II) con la cual, se identificaron dos géneros de bivalvos perforadores.

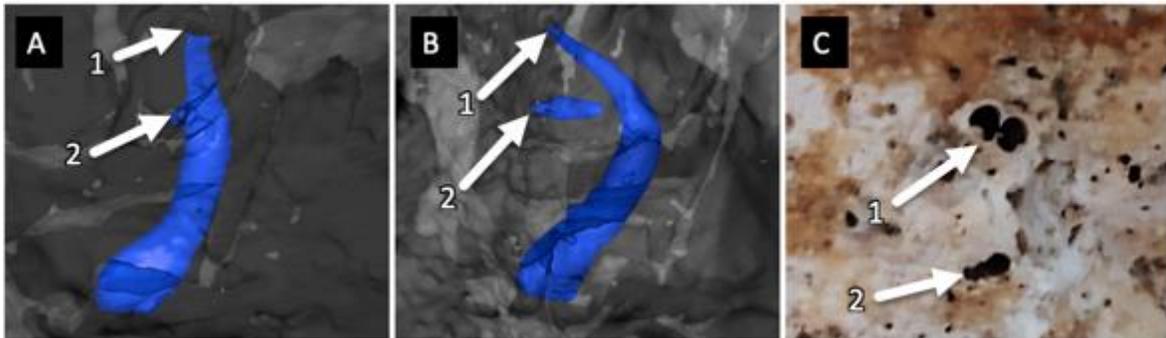
**Tabla II.** Características de las cavidades de los perforadores coralinos

Característica	Esponja	Poliqueto	Moluscos bivalvos	
			<i>Leiosolenus</i>	<i>Gastrochaena</i>
Galerías ramificadas	X			
Diámetro variable	X		X	X
Diámetro constante		X		
Superficies picadas	X			
Perforación con forma de U		X		
Agujeros rectos		X	X	
Orificio de entrada con forma de cerradura				X

Gracias a la reconstrucción de imágenes en 3D pudimos observar que los bivalvos perforadores del género *Leiosolenus* realizan sus perforaciones rectas y no se alejan de la zona de perforación, además, el segundo asentamiento lo realizan en posición paralela (Fig. 15), en contraste, los bivalvos del género *Gastrochaena* pueden penetrar a mayor profundidad e inclusive cambiar la dirección de sus galerías (Fig. 16).



**Figura 15.** Bivalvo perforador del género *Leiosolenus*. se observa el primer asentamiento de mayor tamaño y el segundo asentamiento en posición paralela al primero.



**Figura 16.** Identificación de entradas de los bivalvos perforadores. A: imagen reconstruida en 3d, muestra dos perforaciones traslapadas de dos géneros diferentes de bivalvo, B: imagen reconstruida y rotada 45°, se puede observar que la perforación más larga cambia la dirección de la perforación. C: imagen fotográfica de los orificios de entrada 1: *Gastrochaena*, 2: *Leiosolenus*.

### **Cuantificación del volumen de CaCO<sub>3</sub> removido por bivalvos perforadores**

El valor total de volumen de CaCO<sub>3</sub> removido por bivalvos perforadores fue de 4.9 cm<sup>3</sup>. La especie con mayor cantidad CaCO<sub>3</sub> removido por los bivalvos fue *P. gigantea* con 3.51 cm<sup>3</sup>, en promedio, el volumen total de CaCO<sub>3</sub> removido por los bivalvos perforadores fue de 0.23 cm<sup>3</sup> (tabla III).

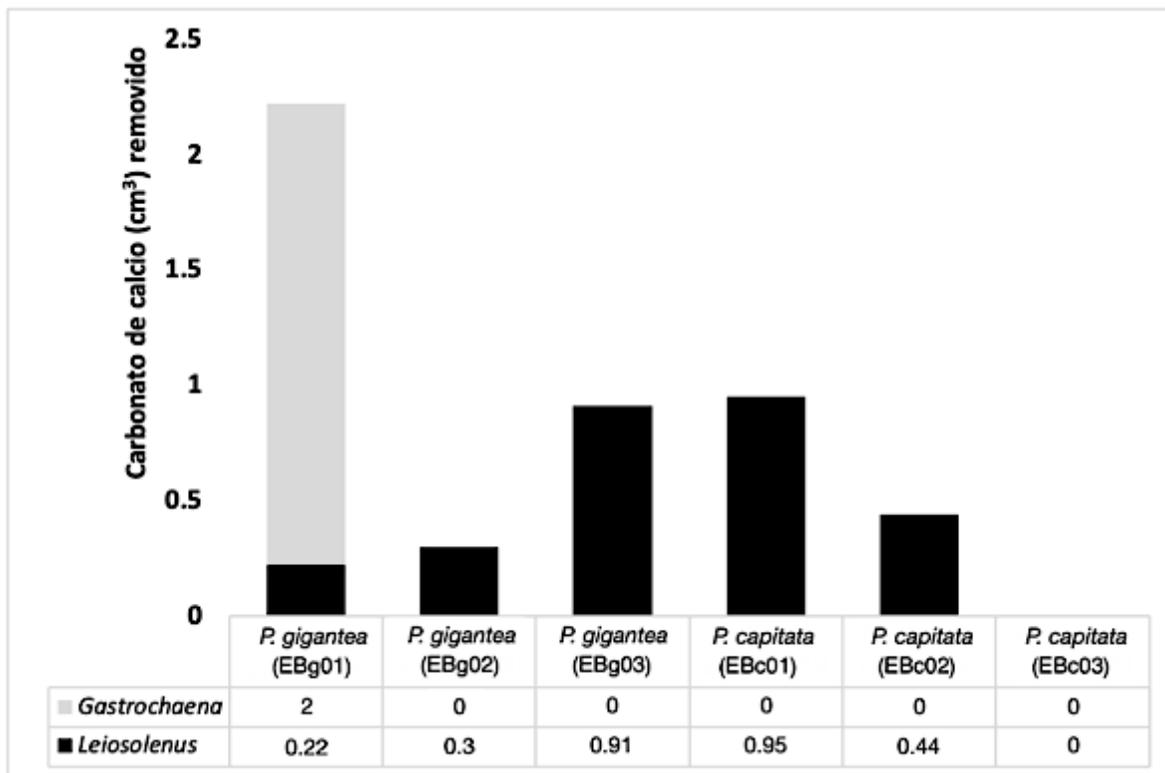
**Tabla III.** Valores de volumen de CaCO<sub>3</sub> removido por cada bivalvo perforador.

<b>Especie de coral</b>	<b>Bivalvo perforador</b>	<b>Volumen CaCO<sub>3</sub> removido (cm<sup>3</sup>)</b>	<b>Promedio del Volumen CaCO<sub>3</sub> por especie de coral (cm<sup>3</sup>)</b>
	<i>Gastrochaena spp.</i>	0.06	
	<i>Gastrochaena spp.</i>	1.94	
	<i>Leiosolenus spp.</i>	0.051	
	<i>Leiosolenus spp.</i>	0.12	
	<i>Leiosolenus spp.</i>	0.1	
	<i>Leiosolenus spp.</i>	0.23	
	<i>Leiosolenus spp.</i>	0.08	
<i>P. gigantea</i>	<i>Leiosolenus spp.</i>	0.08	0.22
	<i>Leiosolenus spp.</i>	0.05	
	<i>Leiosolenus spp.</i>	0.09	
	<i>Leiosolenus spp.</i>	0.15	
	<i>Leiosolenus spp.</i>	0.11	
	<i>Leiosolenus spp.</i>	0.15	
	<i>Leiosolenus spp.</i>	0.18	
	<i>Leiosolenus spp.</i>	0.07	
	<i>Leiosolenus spp.</i>	0.05	
	<i>Leiosolenus spp.</i>	0.41	
<i>P. capitata</i>	<i>Leiosolenus spp.</i>	0.52	0.28
	<i>Leiosolenus spp.</i>	0.02	
	<i>Leiosolenus spp.</i>	0.36	
	<i>Leiosolenus spp.</i>	0.08	
<b>Promedio total</b>			<b>0.23</b>

El volumen total de CaCO<sub>3</sub> removido (4.9 cm<sup>3</sup>) por los bivalvos perforadores en las seis colonias coralinas perteneciente al 0.34% del total de CaCO<sub>3</sub> disponible en las seis colonias (Figura 17). El género *Gastrochaena* con dos organismos removió un

total de 2 cm<sup>3</sup> pertenecientes al 0.14% del total de CaCO<sub>3</sub>, mientras que *Leiosolenus* (19 organismos) removió 2.89 cm<sup>3</sup> pertenecientes al 0.2% del total de CaCO<sub>3</sub>.

La mayor cantidad de bivalvos se encontró habitando el coral *P. gigantea* siendo el género *Leiosolenus* el que presentó la mayor cantidad de organismos, sin embargo, no se encontraron diferencias significativas en la remoción provocada por los dos géneros de bivalvos (P=0.266), ni entre especies de coral (P=0.446).



**Figura 17.** CaCO<sub>3</sub> removido por los bivalvos perforadores en las colonias coralinas.

### ***Distribución microespacial de bivalvos perforadores.***

Los bivalvos perforadores se encontraron habitando a lo largo de los fragmentos coralinos, sin embargo, el índice de Morisita ( $1.86 < IM$ ) indicó que estas especies se encuentran agrupadas, siendo la parte basal la zona en donde se encontró la mayor cantidad de estos organismos (Tabla IV).

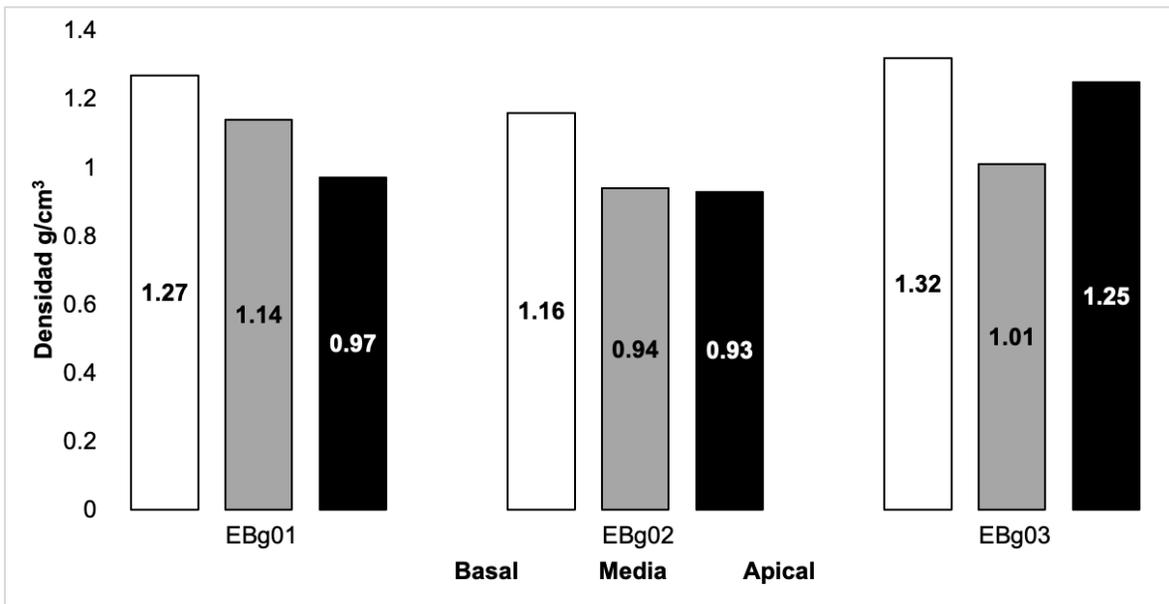
**Tabla IV.** Género de bivalvo perforador y zona en la que se encontró la entrada de la perforación

<b>Bivalvo perforador</b>	<b>Zona del coral</b>
<i>Gastrochaena</i>	Basal
<i>Gastrochaena</i>	Basal
<i>Leiosolenus</i>	Apical
<i>Leiosolenus</i>	Basal
<i>Leiosolenus</i>	Apical
<i>Leiosolenus</i>	Apical
<i>Leiosolenus</i>	Apical
<i>Leiosolenus</i>	Basal
<i>Leiosolenus</i>	Media

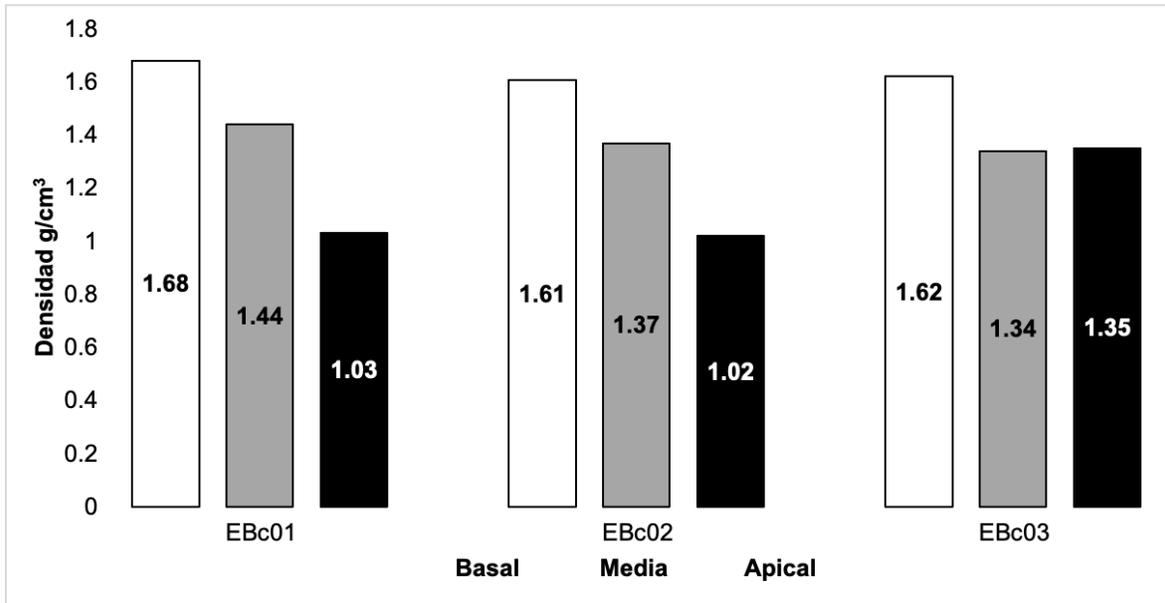
### ***Medición de la densidad esquelética***

La densidad esquelética promedio de las colonias coralinas fue de  $1.34 \pm 0.32 \text{ g/cm}^3$  de  $\text{CaCO}_3$ . Por especie, la densidad fue de  $1.12 \pm 0.14 \text{ g/cm}^3$  de  $\text{CaCO}_3$  para *P. gigantea* y  $1.55 \text{ g} \pm 0.3 \text{ g/cm}^3$  de  $\text{CaCO}_3$  para *P. capitata*. El análisis mostró diferencias significativas entre las dos especies ( $P=3.086\text{E}^{-26}$ ) siendo *P. capitata* la especie de coral con mayor densidad

Se obtuvieron los valores de densidad de las diferentes áreas (ZB, ZM y ZA) de las colonias de *P. gigantea* y *P. capitata*, las cuales se muestran en las figuras 18 y 19 respectivamente.

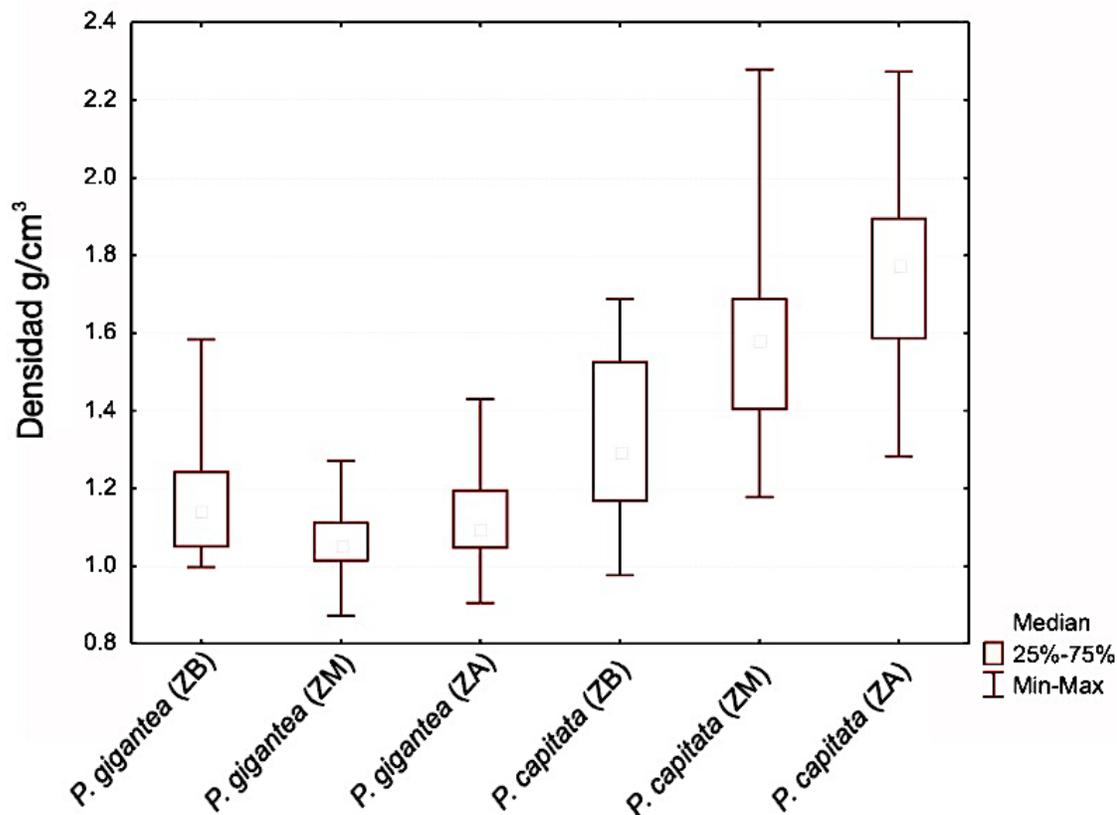


**Figura 18.** Densidad del esqueleto ( $\text{g/cm}^3$ ) por zona de los fragmentos del coral *P. gigantea*.



**Figura 19.** Densidad del esqueleto ( $\text{g/cm}^3$ ) por zona de los fragmentos del coral *P. capitata*.

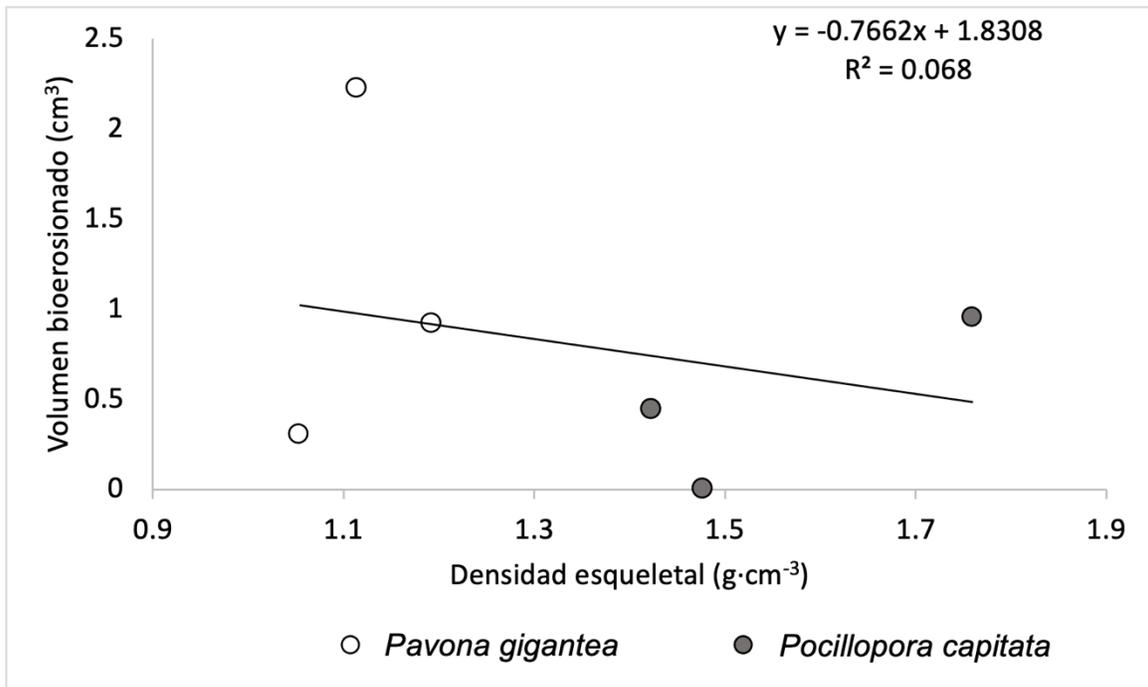
*P. gigantea* mostró diferencias significativas ( $p=0.0089$ ) de densidad entre las colonias “EBg01” vs “EBg02” ( $p=0.002$ ) y “EBg01” vs “EBg03” ( $p=0.0002$ ). *P. capitata* también mostró diferencias significativas ( $p=0.0000$ ), entre las colonias “EBc01” vs “EBc02” ( $p=0.0001$ ) y “EBc01” vs “EBc03” ( $p=0.0001$ ), en la figura 20 podemos observar que la especie de coral *P. capitata* tiene los valores más altos de densidad, principalmente las zonas media y apical. El resultado del ANOVA no paramétrica de Kruskal-Wallis indicó que la diferencias que la parte media y basal de *P. capitata* son significativas en comparación con el resto (tabla V). El análisis de regresión lineal no mostró asociación entre la densidad y el volumen de  $\text{CaCO}_3$  removido (Fig. 21).



**Figura 20.** Grafica de caja y bigotes con las densidades de las dos especies de coral y entre las diferentes zonas.

**Tabla V.** Comparación múltiple de los valores de “p” de la densidad por zonas de las dos especies de coral (*P. gigantea* y *P. capitata*) bajo el anova no paramétrica de Kruskal-Wallis.

	<i>P. gigantea</i> apical	<i>P. gigantea</i> media	<i>P. gigantea</i> basal	<i>P. capitata</i> apical	<i>P. capitata</i> media	<i>P. capitata</i> basal
<i>P. gigantea</i> apical		0.541114	1.000000	0.728789	0.000004	0.000000
<i>P. gigantea</i> media	0.541114		1.000000	0.000710	0.000000	0.000000
<i>P. gigantea</i> basal	1.000000	1.000000		0.077901	0.000000	0.000000
<i>P. capitata</i> apical	0.728789	0.000710	0.077901		0.021992	0.000208
<i>P. capitata</i> media	0.000004	0.000000	0.000000	0.021992		1.000000
<i>P. capitata</i> basal	0.000000	0.000000	0.000000	0.000208	1.000000	



**Figura 21.** Relación entre el volumen de CaCO<sub>3</sub> removido (cm<sup>3</sup>) y la densidad del esqueleto (g·cm<sup>-3</sup>) en los corales *Pavona gigantea* y *Pocillopora capitata* de la bahía de las Dos Hermanas. Se muestra la ecuación y la línea de regresión con intervalo de confianza (95%).

## DISCUSIÓN

En un contexto global, los arrecifes coralinos se encuentran afectados por estresores naturales y antrópicos, ocasionando la pérdida de la estructura comunitaria debido a la disminución en su tasa de crecimiento y en la producción de carbonato (Glynn 2001, Manzello *et al.* 2008, Manzello 2010, Tortolero-Langarica *et al.* 2017, Cabral-Tena *et al.* 2018). El material calcáreo puede ser removido del esqueleto coralino por agentes físicos, químicos y biológicos. Aún así, pocos estudios han estimado la tasa de bioerosión en comunidades coralinas de la costa mexicana del Pacífico (Cosain-Díaz *et al.* 2021).

En este estudio, nos enfocamos en la cuantificamos de la remoción de  $\text{CaCO}_3$  provocado por bivalvos perforadores, obtuvimos un total de  $4.9 \text{ cm}^3$  de  $\text{CaCO}_3$  removido, el cual alcanzó un porcentaje del 0.34% de bioerosión en 9 fragmentos de dos especies de coral (*P. gigantea* y *P. capitata*), del total de  $\text{CaCO}_3$  removido, el 58.98% pertenece al género *Leiosolenus* con 19 organismos ( $2.89 \text{ cm}^3$ ), y el 40.82% pertenece al género *Gastrochaena* ( $2 \text{ cm}^3$ ) con dos organismos dando una proporción de 9.5:1 respectivamente.

El valor de bioerosión que obtuvimos se considera bajo si lo comparamos con lo reportado por Hein & Risk (1975), Scott & Risk (1988), Hernández-Ballesteros *et al.* (2013) y Cosain-Díaz *et al.* (2021), quienes cuantificaron valores entre 7 y 39.81%. A diferencia de nuestro estudio, el trabajo de estos autores abarcó diversos grupos de bioerosionadores internos, por ejemplo; esponjas, moluscos, poliquetos etc. Esa es una de las razones por la que sus valores son mayores a los nuestros.

Otro factor que pudo influenciar en la diferencia de nuestros resultados con los reportados previamente son los diferentes contextos ambientales y la utilización de diferentes metodologías (por ejemplo, peso boyante), sin embargo, es casi imposible sumergir el coral altamente poroso y que el agua fluya dentro de todo el esqueleto, lo que resulta en una sobreestimación de la densidad esquelética y balances de carbonatos poco certeros, un sesgo que es pronunciado en especies más porosas (Scoffin *et al.* 1992, Roche *et al.* 2010 y Lange *et al.* 2020). Dadas las

técnicas disponibles para medir continuamente la densidad del esqueleto a lo largo de núcleos de coral, este enfoque ha dejado de utilizarse.

Highsmith *et al.* (1983) afirman que la bioerosión en coral vivo aumenta con la densidad del coral, debido a que los bivalvos perforadores se encuentran más protegidos ante los depredadores en estructuras con mayores niveles de densidad. En contraste, Sammarco & Risk (1990) encuentran una relación inversa entre la actividad perforadora y la densidad, esto debido a que las especies de coral menos densas pueden ofrecer menor esfuerzo de perforación a los organismos horadadores (Sammarco & Risk 1990). Nuestros resultados (prueba “t”) indicaron que estadísticamente no existe diferencias significativas en la remoción provocada por los bivalvos ( $P=0.266$ ), ni entre las dos especies de coral ( $P=0.446$ ), es decir, la densidad de los fragmentos coralinos no es un factor que determine mayor o menor bioerosión. Por lo tanto, no nos inclinamos por ninguna de las dos hipótesis propuestas por Highsmith *et al.* (1983) y Sammarco & Risk (1990).

Cantera & Contreras (1988), Carricart-Ganivet (2007), Hernández-Ballesteros *et al.* (2013) y Cosain-Díaz *et al.* (2021) explican que además de la densidad, otras características estructurales y morfológicas como la tasa y forma de crecimiento, el grosor de la rama y el tamaño de la colonia, tienen un fuerte impacto en la susceptibilidad a la infestación por parte de los bivalvos perforadores, siendo factores que pueden explicar la variabilidad de bioerosión entre especies de coral. En el caso de los corales pociloporidos, el tejido vivo cubre toda la rama, ocasionando que este grupo de corales tenga defensas contra las larvas de bivalvos perforadores a lo largo de todo el esqueleto coralino, disminuyen el asentamiento de larvas y dificultan el trabajo de perforación (Cantera & Contreras 1988).

Silbiger *et al.* (2014) se han centrado en gran medida a estudiar los impactos negativos de la acidificación de los océanos en el crecimiento de los arrecifes, su investigación demuestra que un pH bajo del océano también aumenta la degradación de los arrecifes, un doble golpe para los arrecifes de coral en un clima cambiante. Para llegar a esta conclusión, los investigadores, desplegaron pequeños bloques de coral masivo de *Porites sp.* a lo largo de un transecto de 32 m en la Bahía Kaneohe en Hawái durante un año, aprovechando la variabilidad natural del

pH en los arrecifes costeros, y midieron la bioerosión utilizando tomografía computarizada de alta resolución, de acuerdo a Silbiger *et al.* (2014), esta novedosa técnica proporciona una medición más precisa de las tasas de acreción y erosión. Entre las variables medidas (pH, disponibilidad de recursos, temperatura, distancia a la costa y profundidad), el pH fue el predictor más fuerte de la erosión. Los investigadores Manzello (2010) y Wizemann *et al.* (2018) concuerdan que la alta bioerosión en el POT se encuentra relacionada con procesos de mesoescala y regionales (por ejemplo., surgencias, eventos de El Niño/Oscilación del Sur) que generan bajos valores de pH (Cosain-Díaz *et al.* 2021), una condición que será cada vez más común durante el próximo siglo de cambio climático, la zona costera de Oaxaca también presenta valores bajos de pH (7.86 a 7.92), sin embargo, se encuentra influenciada también por otros procesos (entradas fluviales, eutrofización, oleaje etc.) que modulan el grado de exposición de los corales al agua corrosiva (Chapa-Balcorta *et al.* 2015). Es quizás esta una de las razones por las que encontramos un bajo porcentaje de bioerosión en este estudio debido a que la variación del pH afecta directamente proporcional a los niveles de bioerosión.

### ***Distribución microespacial de bivalvos perforadores***

Frente a la costa de Istria (Mar Adriático Norte) se documentó la competencia espacial entre tres especies de bivalvos por el sustrato que puede ser colonizado (Bartsch 1923, citado por Kleemann 1974). Kleemann (1974) observó que las litófagas construyen sus perforaciones de manera perpendicular a la superficie a menos que sea forzada por sedimentos o por la alta competencia intraespecífica, dando como resultado perforaciones superpuestas en poblaciones de litófagas. En el presente trabajo encontramos una baja densidad de bivalvos, provocando que los asentamientos de *Leiosolenus* conducen a perforaciones paralelas entre sí, otorgando un uso óptimo del espacio (Fig. 6, 9 y 15). En contraste, Kleemann (1974) observa que el género *Gastrochaena* es un género de bivalvo perforador que no muestra competencia por el espacio. Incluso en las zonas más densamente pobladas no detectaron interferencias mutuas. Kleemann (1974) menciona que, en el caso de ser necesario, los bivalvos del género *Gastrochaena* cambian la dirección

de perforación y así evitan otros endolíticos. En el presente trabajo tampoco observamos la obstrucción mutua del género *Gastrochaena*, incluso tampoco se observaron galerías interpuestas con los bivalvos del género *Leiosolenus*. Esto confirma que los bivalvos del género *Gastrochanea* son capaces de cambiar su dirección de perforación para evitar la superposición de otros endolíticos (Fig. 16), como lo menciona Kleemann (1974), acción que fue observada en el presente trabajo (Fig.16).

En general, la región basal de las colonias masivas, presentan mayor diversidad de especies perforadoras y al mismo tiempo mayor cantidad de individuos por unidad de área (Cantera & Contreras, 1988). Hassan (1997) menciona que los bivalvos perforadores habitan en toda la colonia coralina, siendo la parte basal la zona en donde se encuentra el mayor porcentaje de estos organismos, el resultados del análisis distribución microespacial coincidió con lo mencionado por Hassan (1997), a pesar de encontrar a estos organismos en diferentes zonas dentro de los fragmentos coralinos, el índice de Morisita indicó que su distribución es agregada ( $1.86 < IM$ ), siendo la parte basal la zona en donde se observó el mayor porcentaje (76.1 %) de bivalvos perforadores (Tabla IV). El análisis *a posteriori* indica que para obtener un nivel de precisión del 25% se requiere analizar un total de 352 unidades muestrales lo cual es inviable por el daño ecológico que esto ocasionaría. Aun así, la tendencia de los datos coincide con los resultados de los autores antes mencionados por lo que se consideran representativos.

### ***Uso de la Tomografía axial computarizada para el análisis de la bioerosión y densidad coralina***

La TAC es una herramienta muy útil para el análisis de la bioerosión interna tanto en corales masivos como ramificados (Bosscher 1993, Hassan 1997, Carricart-Ganivet *et al.* 2000, Carricart-Ganivet & Barnes 2007, Laforsch *et al.* 2008, Crook *et al.* 2013 y Lange *et al.* 2020), su utilización es rápida, no destructiva, de fácil calibración, comparable con diferentes estudios y más precisos que los métodos convencionales (Hein & Risk 1975, Logan & Anderson 1991, Hassan 1997, Becker & Reaka-Kudla 1997, Laforsch *et al.* 2008, Schönberg & Shields 2008, Crook *et al.* 2013, Lough & Cantin 2014 y Lange *et al.* 2020).

La TAC, a diferencia de los métodos tradicionales que suelen ser destructivos, nos permite visualizar imágenes reconstruidas y evaluarlas de manera bidimensional, con las cuales pudimos identificar a los organismos a nivel de género, sin embargo, para poder observar las estructuras taxonómicas que permitan determinar a nivel de especie, se requiere de un equipo de tomografía con mayor resolución (mayor número de cortes), una de estas técnicas se conoce como tomografía micro-computada (Hein & Risk 1975, Beuck *et al.* 2007, Schönberg & Shields 2008, Silbiguer *et al.* 2014 y Weinstein *et al.* 2019), sin embargo, esta técnica se concentra en muestras pequeñas (menores a 5 cm) y los costos suelen ser dos o tres veces mayores en comparación a la TAC.

El análisis de la remoción  $\text{CaCO}_3$  provocada por organismos internos en colonias de corales es difícil, de acuerdo a Lange *et al.* (2020), la actividad bioerosionadora de los organismos internos no es tomada en cuenta y los balances de carbonatos son poco certeros. Los cuales incluyen la destrucción del sustrato para facilitar la extracción y cuantificación de los organismos endolíticos (Brock & Brock 1977, Hutchings & Weate 1978, Hutchings & Bamber 1985, Hutchings & Peyrot Clausade 1988, Peyrot Clausade & Brunel 1990, Hutchings *et al.* 1992, Rosell 1994, Chazottes *et al.* 1995, Holmes 1997 Schönberg 2001), la transcripción bidimensional (Bak 1976, Emmermann 1994, Risk *et al.* 1995, Raeka-Kudla *et al.* 1997, Edinger & Risk 1996), e inclusive la radiografía convencional de rayos-X (Evans 1969, Warne & Marshall 1969, MacGeachy & Stearn 1976, Hudson 1977, Stearn & Scoffin 1977, Scoffin *et al.* 1989, Sammarco & Risk 1990, Hein & Risk 1975, Edinger & Risk 1996). Los métodos que requieren la elaboración de lajas presentan dos grandes desventajas, la primera es que en los corales ramificados es muy difícil e inclusive puede llegar a ser imposible la realización de lajas (Kizner *et al.* 2001) y la segunda es la reducción del  $\text{CaCO}_3$  por la pérdida de Kerf, aumentando la dificultad e inclusive impidiendo la diferenciación de algunos perforadores. En ese sentido, la implementación de nuevas tecnologías como la TAC, nos permiten estimar balances de carbonatos más precisos, es el único enfoque que permite cuantificar el volumen erosionado del interior de todas las secciones de la colonia, al igual que la medición de la densidad de las diferentes especies de corales y las regiones dentro de la

misma colonia, estos resultados mejoran la estimación del estado de salud en que se encuentran los arrecifes (Medellín-Maldonado *et. al.* 2023).

## CONCLUSIONES

1. La técnica de TAC combinada con la revisión de las colonias coralinas (diferencias en la entrada de los perforadores) fue eficiente para la identificación de los bivalvos perforadores a nivel de género (*Gastrochaena* y *Leiosolenus*).
2. La remoción de  $\text{CaCO}_3$  no presentó diferencias significativas entre las dos especies de coral (*P. gigantea* vs *P. capitata*), lo que indica que el efecto de los bivalvos es similar en ambas especies.
3. Se encontró que el género *Leiosolenus* remueve cantidades similares de  $\text{CaCO}_3$  en comparación con *Gastrochaena*, sin embargo, en cuanto a individuos de cada género se encontró una gran diferencia de proporción 9.5:1 respectivamente.
4. La distribución de los bivalvos perforadores es agregada, siendo la parte basal donde se encuentra el mayor número de estos organismos.
5. La zona basal de los fragmentos coralinos es la de mayor densidad en las dos especies de coral.
6. La mayor cantidad de bivalvos perforadores se encontró en el género *Pavona* (no significativo estadísticamente).
7. La densidad entre las dos especies de coral mostró diferencias significativas, siendo *P. capitata* el coral con mayor densidad.
8. La TAC permitió observar que el género *Gastrochaena* modifica la trayectoria de la perforación evitando la competencia por el sustrato.

## REFERENCIAS

- Allemand D. 2016. Coral Reefs and Climate Change. In: OCEAN AND CLIMATE – Scientific Notes. Second edition. Tome 2. 92 pp.
- Allemand D., C. Ferrier-Pagès, P. Furla, F. Houlbrèque, S. Puverel, S. Reynaud, É. Tambutté, S. Tambutté & D. Zoccola. 2004. Biomineralisation in reef-building corals: from molecular mechanisms to environmental control. *Comptes Rendus Palevolution*. 3(6-7):453-467.
- Allemand D., É. Tambutté, D. Zoccola & S. Tambutté. 2011. Coral calcification, cell to reefs. In: Dubinsky Z, E. Stambler (eds.), *Coral Reefs: An Ecosystem in Transition*. Berlin (Germany): Springer. p. 119-150.
- Alvarado J.J. & H. Reyes-Bonilla. 2010. Reseña “Esponjas perforadoras de sustratos calcáreos: Importancia en los ecosistemas arrecifales del Pacífico este. *Rev. Biol. Trop.* 58(4): 1591-1592.
- Armiñana A., C. Montón-Gómez, A. Puig-Chilet, T. Infante-Fuenzalida, C. Fontenla-Martinez, I. Torres-Espallardo & L. Martí-Bonmatí. 2023. Tomografía computarizada espectral y unidades Hounsfield. *An RANM*. 140(02): 101-113.
- Bagur M., C.A. Richardson, J.L. Gutiérrez, L.P. Arribas, M.S. Doldan, & M.G Palomo. 2013. Age, growth and mortality in four populations of the boring bivalve *Lithophaga patagonica* from Argentina. *Journal of Sea Research* 81(1):49-56.
- Bagur M., J.L. Gutiérrez, L.P. Arribas & M.G. Palomo. 2014. Endolithic invertebrate communities and bioerosion rates in southwestern Atlantic intertidal consolidated sediments. *Mar Biol*. 161: 2279-2292.
- Bak R.P.M. 1976. The growth of coral colonies and the importance of crustose coralline algae and burrowing sponges in relation with carbonate accumulation. *Netherl. J. Sea Res.* 10 (3): 285-337.

- Barton E.D., M.F. Lavín & A. Trasviña. 2009. Coastal circulation and hydrography in the Gulf of Tehuantepec, Mexico, during winter. *Continental Shelf Research*. 29(1): 485-500.
- Bartsch, P. 1923. Stenomorph, a new term in taxonomy. *Science*, N.Y. (N.S). 57:330.
- Bassi D., J.C. Braga, M. Owada, J. Aguirre, J.H. Lipps, H. Takayanagi & Y. Iryu. 2020. Boring bivalve trace in modern reef and deeper-water macroalgal and rhodolite beds. *Progress in Earth and Planetary Science*. 7: 41.
- Bastida-Zavala J.R., M.S. García-Madriral, E.F. Rosas-Alquicira, R.A. López-Pérez, F. Benítez-Villalobos, J.F. Meraz-Hernando, A.M. Torres-Huerta, A. Montoya-Márquez & N.A. Barrientos-Lujan. 2013. Marine and coastal biodiversity of Oaxaca, Mexico. *Check List*. 9(2):329-390.
- Beck M.W., I.J. Losada, P. Méndez, B.G. Reguero, P. Díaz-Simal, F. Fernández. 2018. The global flood protection savings provided by coral reefs. *Nature Communications*. 9(1):2186.
- Becker L., & M. Reaka-Kudla. 1997. The use of tomography in assessing bioerosion in corals. In: *Proc 8<sup>th</sup> Int Coral Reef Symp*, Panama. 2:1819-1824.
- Benítez-Villalobos F., M.T. Domínguez y Gómez & R.A. López-Pérez. 2008. Temporal variation of the sea urchin *Diadema mexicanum* population density at Bahías de Huatulco, Western Mexico. *Rev. Biol. Trop*. 56(3): 255-263.
- Beuck L., A. Vertino, E. Stepina, M. Karolczak & O. Pfannkuche. 2007. Skeletal response of *Lophelia pertusa* (Scleractinia) to bioeroding sponge infestation visualized with micro-computed tomography. *Facies*. 53: 157-176.
- Bonilla D. 1967. Estudio de la familia Mytilidae en aguas ecuatorianas. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Naturales, Universidad de Guayaquil. 1-50.
- Bosscher H. 1993. Computerized tomography and skeletal density of coral skeletons. *Coral Reefs*. 12: 97-103.

- Brock R.E. & J.H. Brock. 1977. A method for quantitatively assessing the infaunal community in coral rock. *Limnol. Oceanogr.*, 2: 948-951.
- Bromley R.G. 1978. Bioerosion of Bermuda reefs. Elsevier Scientific Publishing Company. 23: 169-197.
- Cabral-Tena R.A., A. López-Pérez, H. Reyes-Bonilla, L.E. Calderon-Aguilera, C.O. Norzagaray-López, F.A. Rodríguez-Zaragoza, A. Cupul-Magaña, A.P. Rodríguez-Troncoso & A. Ayala-Bocos. 2018. Calcification of coral assemblages in the eastern Pacific: Reshuffling calcification scenarios in the eastern Pacific: Reshuffling calcification scenarios under climate change. *Ecol Indicators*. 95(1):726-734.
- Cameron B. 1969. Paleozoic Shell-Boring Annelids and their Trace Fossils: *Am. Zool.* 9: 689-703.
- Cantera J.R.K. & R.R. Contreras. 1988. Bivalvos perforadores de esqueletos de corales escleractinarios en la Isla de Gorgona, Pacífico colombiano. *Rev. Biol. Trop.*, 36(1): 151-158.
- Carballo J.L., J.A. Cruz-Barraza, H. Nava, E. Bautista-Guerrero. 2008. Esponjas perforadoras de sustratos calcáreos. Importancia en los ecosistemas arrecifales del Pacífico este. México: Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad (CONABIO). 183 p.
- Carranza-Edwards A., L. Rosales-Hoz & K. Lozano-Santa Cruz. 1987. Estudio sedimentológico de playas del estado de Oaxaca, México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología* 15(2): 23-37.
- Carreiro-Silva M., T.R. McClanahan & W.E. Kiene. 2005. The role of inorganic nutrients and herbivory in controlling microbioerosion of carbonate substratum. *Coral Reefs*. 24: 214-221.
- Carricart-Ganivet J.P. 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.

- Carricart-Ganivet J.P. & D.J. Barnes. 2007. Densitometry from digitized images of X-radiographs: Methodology for measurement of coral skeletal density. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 344: 67-72.
- Carricart-Ganivet, J.P., A.U. Beltran-Torres, M. Merino, & M.A. Ruiz-Zarate. 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: 215–224.
- Chapa-Balcorta C., J.M. Hernández-Ayón, R. Durazo, E. Beier, S.R. Alin & A. López-Pérez. 2015. Influence of post-Tehuano oceanographic processes in the dynamics of the CO<sub>2</sub> system in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Journal of Geophysical Research: Oceans*. 120(12): 77752-77770.
- Chazottes V., T. Le-Campion-Alsumard & M. Peyrot-Clausade. 1995. Bioerosion rates on coral reefs: interactions between macroborers, microborers and grazers (Moorea, French Polynesia). *Palaeogeog. Palaeoclim. Palaeoecol.* 113: 189-198.
- Cobb W.R. 1969. Penetration of Calcium Carbonate Substrate by the boring sponge, *Cliona*: *Am. Zool.* 9: 783-790.
- Cosain-Díaz J.A., J. de 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.
- Crook E.D., A.L. Cohen, M. Rebolledo-Vieyra, L. Hernandez & A. Paytan. 2013. Reduced calcification and lack of acclimatization by coral colonies growing in areas of persistent natural acidification. *Proc Nat Acad Sci USA* 110: 11044-11049.
- Cruz M. 1977. Bivalvos de la Plataforma Continental de la Región Norte de Ecuador. *INOCAR CM. BIO.* 1(1): 55.

- Cruz M. 1983. Bivalvos del Golfo de Guayaquil; Acta Oceanográfica del Pacífico, Inst. Ocean. de la Armada del Ecuador, 2(2): 735-819.
- Cruz M. 2013. Moluscos bivalvos perforadores de rocas en la zona intermareal de la provincia de Esmeraldas-Ecuador, 2002-2005. Acta Oceanográfica del Pacífico. 18(1):131-142.
- Cruz M., M. Cornejo de González, E. Gualancañay & F. Villamar. 1980. Lista de la Fauna Sublitoral Bentónica del Estero Salado Inferior. Acta Oceanográfica del Pacífico. 1(1):82-96.
- D'Olivo J.P., M.T. McCulloch & K. Judd. 2013. Long-term records of coral calcification across the central Great Barrier Reef: assessing the impacts of river runoff and climate change. Coral Reefs. 32.
- de Alba E. & M.E. Reyes. 1998. Parte I. El País: Contexto físico, p. 1-35. *In* J.Sarukan-Kermez (ed). La diversidad biológica de México: estudio de país. 1998. CONABIO, México DF, México.
- Eakin C.M. 1992. Post-El Niño Panamanian reefs: less accretion, more erosion and damselfish protection. Proc. 7th Int. Coral Reef symp. Guam. 1:387-396.
- Eakin C.M. 1996. Where have all the carbonates gone? A model comparison of calcium carbonate budgets before and after the 1982-1983 El Niño at Uva Island in the eastern Pacific. Coral Reefs. 15:1-11.
- Edinger E.N., G.V. Limmon, J. Jompa, W. Widjatmoko, J.M. Heikoop & M.J. Risk. 2000. Normal coral growth rates on dying reefs: Are coral growth rates good indicators of reef health? Mar Pollut Bull. 40: 404-425.
- Edinger E.N. & M.J. Risk. 1996. Sponge borehole size as a relative measure of bioerosion and paleoproductivity. Lethaia. 29:275-286.
- Emmermann P. 1994. Untersuchung rezenter Bohrspuren endolithischer Makrobohrer in Riffgesteinen mit Hilfe der Computertomographie . Part 2. Laborarbeit. Thesis Univ. Kiel. 77 p.

- Evans J.W. 1969. Borers of the shell of the sea scallop, *Placopecten magellanicus*. Amer. Zoologist. 9: 775-782.
- Eyre B.D., A.J. Andersson & T. Cyronak. 2014. Benthic coral reef calcium carbonate dissolution in an acidifying ocean. Nature Clim Change. 4:969-976.
- Eyre B.D., T. Cryonak, P. Drupp, E.H. De Carlo. J.P. Sachs & Andersson A.J. 2018. Coral reefs will transition to net dissolving before end of century. Ciencia. 359:908-911.
- Fiedler P.C. 1992. Seasonal climatologies and variability of eastern tropical Pacific surface waters. NOAA. Tech Report. 109:1-65.
- Fiedler P.C. & L.D. Talley. 2006. Hydrography of the eastern tropical Pacific: A review, Prog. Pceanogr. 69 (2-4):143-180.
- Flores-Vidal X, R. Durazo, C. Chavanne & P. Flament. 2011. Coastal circulation in the absence of wind in the Gulf of Tehuantepec, Mexico: High-frequency radar observations. Ciencias marinas. 37:493-512.
- Fonseca E.A.C. 1999. Bioerosión y bioacreción en arrecifes coralinos del Pacífico sur de Costa Rica. Tesis de maestría. Universidad de Costa Rica, sistema de estudios de posgrado. 206 pp.
- Fox W.T. 2005. Bioerosion. In: Schwartz, M.L. (eds) Encyclopedia of Coastal Science. Encyclopedia of Earth Science Series. Springer, Dordrecht. 191-192 p.
- García E. 1973. Modificaciones al Sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). Instituto de Geografía de la Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México. 264 p.
- Glynn P.W. 1997. Bioerosion and Coral Reef Growth: A Dynamic Balance, In C. Birkeland (ed.). Life and Death of Coral Reefs., Chapman & Hall, New York. pp. 68-95.

- Glynn P.W. 2001. Eastern Pacific coral reef ecosystems. In: Seeliger U, Kjerfve B. Coastal Marine Ecosystems of Latin America 144. Germany: Springer-Verlag Berlin Heidelberg. Ecol Stud. P. 281-305.
- Glynn P.W. & G.L. Morales. 1997. Coral reefs of Huatulco, West Mexico: Reef development in upwelling Gulf of Tehuantepec. Rev. Biol. Trop. 45(3):1033-1047.
- Graham N.A.J. & K.L. Nash. 2013. The importance of structural complexity in coral reefs ecosystems. Coral Reefs. 32:315-326.
- Granja-Fernández M.R. & R.A. López-Pérez. 2008. Sedimentación en comunidades arrecifales de Bahías de Huatulco, Oaxaca, México. Rev. Biol. Trop. 56(3): 1179-1187.
- Grigg R.W. 1995. Coral reefs in an urban embayment in Hawaii: a complex case history controlled by natural and anthropogenic stress. Coral Reefs. 14:253-266 pp.
- Guzmán H.M. & D.R. Robertson. 1989. Population and feeding responses of the corallivorous pufferfish *Arothron meleagris* to coral mortality in the eastern Pacific. Mar. Ecol. Prog. Ser. 55: 121-131.
- Guzmán H.M. & J.D. Lopez. 1991. Diet of the corallivorous pufferfish *Arothron meleagris* (Pisces: Tetraodontidae) at Gorgona Island, Colombia. Rev. Biol. Trop. 39: 203-206.
- Hammer W.H. & M.S. Jones. 1976. Distribution burrowing and growth rates of the clam *Tridacna crocea* on interior reef flats. Oecología 24: 207-227.
- Hassan M. 1997. Modification of carbonate substrata by bioerosion and bioacretion on coral reefs of the Red Sea. Shaker Verlag, Kiel. 126 p.
- Hein F.J. & M.J. Risk. 1975. Bioerosión of coral heads: inner patch reefs, Florida reef tract. Bull. Mar. Sci. 25: 133-138.
- Heimberg H.C., S. De Luca, F. Troncoso, M.P. Lozano, M. Rey, S. Boffa & M.J. Pozzo. 2016. Densidad ósea volumétrica vertebral obtenida sin fotoma en

estudios de rutina de tomografía computarizada de abdomen: correlación con los valores medidos por densitometría ósea areal por rayos X. *Actual Osteol.* 12(3):180-187.

Helmle K.P., R.E. Dodge & R.A. Ketcham. 2000. Skeletal architecture and density banding in *Diploria strigose* by X-ray computed tomography. Proceedings 9<sup>th</sup> International Coral Reef Symposium. Bali, Indonesia. 1: 365-371.

Hernández-Ballesteros L.M., E.M. Elizalde-Rendón, J.L. Carballo & J.P. Carricart-Ganivet. 2013. Sponge bioerosion on reef-building corals: Dependent on the environment or on skeletal density? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology.* 441:23- 27.

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. *Rev. Biol. Trop.* 53: 236-273.

Hickman C.P. & Y. Finet. 1999. *A Field Guide to the Marine Molluscs of Galapagos.* Sugar Spring Press, Lexington, Virginia. 150 pp.

Highsmith R.C. 1980. Geographic patterns of coral bioerosion: a productivity hypothesis. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 46: 177-196.

Highsmith R.C. 1981. Coral bioerosion: damage relative to skeletal density. *Am Nat.* 117:193-198.

Highsmith R.C., R.L. Lueptow & S.C. Schonberg. 1983. Growth and bioerosion of three massive corals on the Belize barrier reef. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 13: 261-271.

Hoegh-Guldberg O., P.J. Mumby, A.J. Hooten, R.S. Steneck, P. Greenfield, E. Gomez, C.D. Harvell, P.F. Sale, A.J. Edwards, K. Caldeira, N. Knowlton, C.M. Eakin, R. Iglesias-Prieto, N. Muthiga, R.H. Bradbury, A. Dubi & M.E. Hatziolos. 2007. Coral Reefs Under Rapid Climate Change and Ocean Acidification. *Science.* 318 (5857): 1737-1742.

- Hounsfield N.G. 1973. Computerized transverse axial scanning tomography. *British J Radiology*. 46:1016.
- Holmes K.E. 1997. Eutrophication and its effect on bioeroding sponge communities. *Proc. 8<sup>th</sup> Internat. Coral Reef Symp. Panama*. 2: 1411-1416.
- Holmes K.E. 2000. Effects of eutrophication on bioeroding sponge communities with the description of new West Indian sponges, *Cliona* spp. (Porifera: Hadromerida: Clionidae). *Invertebr Biol*. 119:125-138.
- Holmes K.E., E.N. Edinger, Hariyadi, G.V. Limmon & M.J. Risk. 2000. Bioerosion of Live Massive Corals and Branching Coral Rubble on Indonesian Coral Reefs. *Marine Pollution Bulletin. Great Britain*. 40(7): 606-617
- Hudson J.H. 1977. Long-term bioerosion rates on a Florida reef: a new method. *Proc. 3<sup>rd</sup> International Coral Reef Symp. Miami FL*. 2:491-497.
- Hughes T.P., C.D. Reed & M. Boyle. 1987. Herbivory on coral reefs: community structure following mass mortalities of sea urchins. *Mar. Biol. Ecol*. 113: 39-59.
- Hutchings P.A. 1986. Biological destruction of coral reefs. *Coral Reefs Springer-Verlag*. 4:239-252.
- Hutchings P.A. 2011. Bioerosion. In *Encyclopedia of the Modern Coral Reefs Structure, Form and Processes*, D. Hopley (ed). Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag. 139-156 pp.
- Hutchings P.A., W.E. Kiene, R.B. Cunningham & C. Donnelly. 1992. Spatial and temporal patterns of non-colonial boring organisms (polychaetes, sipunculans and bivalve mollusk) in *Porites* at Lizars Islands, Great Barrier Reef. *Coral Reefs* 11:23-31.
- Hutchings P.A. & L. Bamber. 1985. Variability of bioerosion rates at Lizard Island, Great Barrier Reef: preliminary attempts to explain these rates and their significance. *Proc. 5<sup>th</sup> Internat. Coral Reef Congr. Tahiti*. 2: 333-338.

- Hutchings P.A. & M. Peyrot-Clausade. 1988. Macro-infaunal boring communities of *Porites* a biogeographical comparison. Proc. 6th Int. Coral Reef Symp., Australia. 3:263-267.
- Hutchings P.A., & P.B. Weate. 1978. Comments on the technique of acid dissolution of coral rock to extract endo-cryptolithic fauna. Austral. Zool. 19:315-320.
- Illescas-Espinoza O. 2019. Aspectos ecológicos y caracterización de la comunidad de bivalvos (Mollusca: Bivalvia) perforadores de coral en Bahías de Huatulco, Oaxaca, México. Tesis de licenciatura. Universidad del Mar, México. 70 pp.
- Jaccarini V., W.H. Bannister & H Micallef, 1968. The pallial glands and rock boring in *Lithophaga lithophaga* (Lamellibranchia, Mytilidae). Journal of Zoology. 154(4):397-401.
- Januchowski-Hartley F.A., A.G. Bauman, K.M. Morgan, J.C.L. Seah, D. Huang & P. A. Todd. 2020. Accreting coral reefs in a highly urbanized environment. Coral Reefs. 39:717-731.
- Jiménez C. 2001. Beach and mortality of reef organisms during a warming event in 1995 on the Caribbean coast of Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 49: 233-238.
- Jiménez C. & J. Cortés. 2001. Effects of the 1991-1992 El Niño on scleractinian corals of the Costa Rica central Pacific coast. Rev. Biol. Trop. 49: 239-250.
- Jones B. & G. Pemberton. 1988. *Lithophaga* borings and their influence on the diagenesis of corals in the Pleistocene Ironshore Formation of Grand Cayman Island, British Indies. Palaios 3:3-21.
- Kessler W.S. 2006. The circulation of the eastern tropical Pacific: A review. Prog. Oceanogr. 69(2-4): 181-127.
- Kiene W.E. & P.A. Hutchings. 1994. Bioerosion experiments at Lizard Island, Graet Barrier Reef. Coral Reefs. 13:19-98.
- Kizner Z., R. Vago & L. Vaky. 2001. Growth forms of hermatypic corals; stable states and noise-induced transitions. Ecological Modelling. 141: 227-239.

- Kleemann K.H. 1974. Raumkonkurrenz bei Atzmuscheln. *Marine Biology*. 26: 361-364.
- Kleemann K.H. 1990. Coral associations, biocorrosion, and space competition in *Pedum spondyloideum* (Gmelin) (Pectinacea, Bivalvia). *P.S.Z.N.I: Mar. Ecol.* 11:77-94.
- Klumpp D.W., A.D. Mc Kinnon & C.N. Mundy. 1988. Motile cryptofauna of a coral reef: abundance, distribution and trophic potential. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 45: 95-108.
- Kobluk D.R. & M. Kozelj. 1985. Recognition of a relationship between depth and macro-boring distribution in growth framework reef cavities, Bonaire, Netherlands Antilles. *Bull. of Can. Petr. Geol.* 33: 462-470.
- Kuffner I.B. & L.T. Toth. 2016. A geological perspective on the degradation and conservation of western Atlantic coral reefs. *Conservation Biology*. 30(4): 706-715.
- Laforsch C., E. Christoph, C. Glaser, M. Naumann & C. Wild. 2008. A precise and non-destructive method to calculate the surface area in living scleractinian corals using X-ray computed tomography and 3D modeling. *Springer-Verlag. Coral Reefs*. 27(4):811-820.
- 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.
- Le Grand H.M. & Fabricius K.E. 2011. Relationship of internal macrobioeroder densities in living massive *Porites* to turbidity and chlorophyll on the Australian Great Barrier Reef. *Coral Reefs*. 30:97-107.
- Leyte-Morales G.E. 2001. Estructura de la comunidad de corales y características geomorfológicas de los arrecifes coralinos de Bahías de Huatulco, Oaxaca, México. Tesis de Maestría. Universidad del Mar. Puerto Ángel, Oaxaca, México.

- Lluch-Cota S.E., S. Álvarez-Borrego, E.M. Santamaría-del Ángel, F.E. Muller-Karger & S. Hernández-Vásquez. 1997. El golfo de Tehuantepec y áreas adyacentes: variación espacio-temporal de pigmentos fotosintéticos derivados de satélite. *Ciencias Marinas* 23:329-340.
- Logan A. & I.H. Anderson. 1991. Skeletal extension growth rate assessment in corals, using CT scan imagery. *Bull. of Mar. Sci.* 49(3):847-850.
- López-Pérez A., R. Granja-Fernández, C. Aparicio-Cid, R.C. Zepeta-Vilchis, A.M. Torres-Huerta, F. Benítez-Villalobos, D.A. López-López, C. Cruz-Antonio, & O. Valencia-Méndez. 2014. Corales pétreos, equinodermos y peces asociados a comunidades y arrecifes coralinos del Parque Nacional Huatulco, Pacífico sur mexicano. *Rev. Mex. Biodiversidad.* 85(4):1145–1159.
- López-Pérez A. & Hernández-Ballesteros. 2004. Coral community structure and dynamics in the Huatulco area, western Mexico. *Bull. Mar. Sci.* 75(3):453–472.
- López-Pérez A. & D.A. López-López. 2016. Bioerosive impact of *Diadema mexicanum* on southern Mexican Pacific coral reefs. *Ciencias Marinas.* 42(1):67-79.
- Lough J.M. & N.E. Cantin. 2014. Perspectives on Massive Coral Growth Rates in a Changing Ocean. *Biol. Bull.* 226:187-202.
- MacGeachy J.K. & C.W. Stearn. 1976. Boring by macro-organisms in the coral *Montastrea annularis* on Barbados reefs. *Hydrobiol.* 61:715–745
- Mair J., E. Mora, M. Cruz, M.F. Arroyo, K. González & D. Merino. 2002. Manual de Campo de los Invertebrados Bentónicos Marinos: Moluscos, Crustáceos y Equinodermos de la zona litoral ecuatoriana. Proyecto Iniciativa Darwin, Universidad de Guayaquil y Heriot-Watt University. 108 pp.
- Manzello D.P. 2010. Coral growth with thermal stress and ocean acidification: Lessons from the eastern tropical Pacific. *Coral Reefs* 29:749-758.

- Manzello D.P., J.A. Kleypas, D.A. Budd, C.M. Eakin, P.W. Glynn y C. Langdon. 2008  
Poorly cemented coral reefs of the eastern tropical Pacific: possible insights  
into reef development in a high-CO<sub>2</sub> world. Proc Natl Acad Sci USA.  
105(30):10450-10455.
- Medellín-Maldonado F., R.A. Cabral-Tena, A. López-Pérez, L.E. Calderon-Aguilera,  
C.O. Norzagaray-López, C. Chapa-Balcorta & R.C. Zepeta-Vilchis. 2016.  
2016. Calcification of the main reef-building coral species on the Pacific coast  
of southern Mexico. Ciencias Marinas. 42(3):209-225.
- Mora E. 1989. Moluscos de importancia comercial en el Ecuador: Estado actual y  
sus perspectivas. Memorias del Simposio Internacional de los Recursos  
Vivos y las Pesquerías en el Pacífico Sudeste, Viña del Mar. Comisión  
Permanente del Pacífico Sur (CPPS), Rev. Pacífico Sur (Número Especial)  
435-454.
- Mora E. 1990. Catálogo de bivalvos marinos del Ecuador. Guayaquil, Ecuador,  
Instituto Nacional de Pesca, Boletín Científico y Técnico, 10(1):1-136.
- Neumann A.C. 1966. Observations on coastal erosion in Bermuda and  
measurements of the boring rate of the sponge, *Cliona lampa*. Limnology and  
Oceanography.
- Morisita M. 1962. Ig-Index, a measure of dispersion of individuals. Res. Popul. Ecol.  
5: 1-7.
- Norzagaray-López C.O., L.E. Calderon-Aguilera, J.M. Hernández-Ayón, H. Reyes-  
Bonilla, J.P. Carricart-Ganivet, R.A. Cabral-Tena & E.F. Balart. 2014. Low  
calcification rates and calcium carbonate production in *Porites panamensis* at  
its northernmost geographic distribution. Mar Ecol. 36(4):1244-1255.
- Obonaga L.D., M.G. Zucconi & E. Londoño-Cruz. 2017. Bioerosión por ramoneo en  
los arrecifes coralinos del Pacífico colombiano: el caso de *Diadema  
mexicanum* (Echinoidea: Diadematidae). Bulletin of Marine and Coastal  
Research. 45(2):41-54.

- Palacios-Hernández E., L.E. Carrillo, A. Filonov, L. Brito-Castillo & C.E. Cabrera-Ramos 2010. Seasonality and anomalies of sea surface temperature off the coast of Nayarit, Mexico. *Ocean Dynamics*. 60(1): 81-91.
- Pantoja D.A., S.G. Marinone, A. Parés-Sierra & F. Gómez-Valdivia. 2012. Numerical modeling of seasonal and mesoscale hydrography and circulation in the Mexican Central Pacific. *Cienc Mar*. 38(2): 363-379.
- Pennington J.T., K.L. Mahoney, V.S. Kuwahara, D.D. Kolber, R. Calienes & F.P. Chavez. 2006. Primary production in the eastern tropical Pacific: a review. *Progr. Oceanogr*. 69(2-4): 285-317.
- Pedraza-Pohlenz R.M., E.F. Balart, J.J.A. Tortolero-Langarica, A.P. Rodríguez-Troncoso, M.E. Hellberg, O. Norzagaray-López, R.A. Cabral-Tena, A.L. Cupul-Magaña & D.A. Paz-García. 2023. Sexual dimorphism in corallite size and modularity of a broadcast spawning coral, *Porites lobata*. *Front. Mar. Sci*. 9:1068391.
- Perry C.T. 1998. Macroborers within coral framework at Discovery Bay, north Jamaica: species distribution and abundance, and effects on coral preservation. *Coral Reefs*. 17: 277-287.
- 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*. 27:853-866.
- Perry C.T. & L. Alvarez-Filip. 2019. Changing geo-ecological functions of coral reefs in the Anthropocene. *Functional Ecology*. 33 (6):976-988.
- 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 Sci. Rev.* (86)106–144.
- Peyrot-Clausade M., P.A. Hutchings & G. Richards. 1992. Temporal variations of macroborers in massive *Porites lobata* on Moorea, French Polynesia. *Coral Reefs*, 11: 161-166.

- Peyrot-Clausade M. & J.F. Brunel. 1990. Distribution patterns of macroboring organisms on Tuleár reefs flats (S.W. Madagascar). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 61:133-144.
- Pratchett M., A.S. Hoey & S.K. Wilson. 2014. Reef degradation and the loss of critical ecosystem goods and services provided by coral reef fishes. *Current Opinion in Environmental Sustainability.* (7):37-43.
- Raeka-Kudla M.L. 1997. The global biodiversity of coral reefs: a comparison with Rain Forests. *Biodiversity II: Understanding and Protecting Our Biological Resources.* 83-108 pp.
- Reyes-Bonilla H. & L.E. Calderon-Aguilera. 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.
- Risk M.J., P.W. Sammarco & E.N. Edinger. 1995. Bioerosión in *Acropora* across the continental shelf of the Great Barrier Reef. *Coral Reefs.* 14: 79-86.
- Roche R.C., A.A. Richard, G.J. Kenneth & C.T. Perry. 2010. Quantification of porosity in *Acropora pulchra* (Brook 1891) using X-ray micro-computed tomography techniques. 396 (1): 1-9 pp.
- Romero-Centno R., J. Zavala-Hidalgo & G.B. Raga. 2007. Midsummer gap winds and low-level circulation over the Eastern Tropical Pacific. *J. Clim.* 20: 3768-3784.
- Rose C.S. & M.J. Risk. 1985. Increase in *Cliona delitrix* Infestation of *Montastrea cavernosa* Heads on an Organically Polluted Portion of the Grand Cayman Fringing Reef. *Marine Ecology.* 6(4): 345-363.
- Rosell D. 1994. Morphological and ecological relationships of two clionid sponges. *Ophelia.* 40 (I): 37-50.
- Ruiz-Pérez P.G. 2019. Efecto del río Copalita sobre el sistema de carbonatos en la zona costera de Bahías de Huatulco, Oaxaca, México. Tesis de licenciatura. Universidad del Mar, México. 66 pp.

- Sammarco P.W. & M.J. Risk 1990. Large-scale patterns in internal bioerosion of *Porites*. Cross continental shelf trends on the Great Barrier Reef. Mar. Ecol. Prog. Ser. 59: 145-156.
- Schmidt G.M. & C. Richter. 2013. Coral growth and bioerosion of *Porites lutea* in response to large amplitude internal waves. PLoS ONE. 8:e73236.
- Schönberg C.H.L. 2001. Estimating the Extent of Endolithic Tissue of a Great Barrier Reef Clionid Sponge. *Senckenbergiana maritima*. 31 (1): 29-39.
- Schönberg C.H.L. 2002. Substrate Effects on the Bioeroding Demosponge *Cliona orientalis*. *Marine Ecology*. 23 (4): 313-326.
- Schönberg C.H.L. & G. Shields. 2008. Micro-computed tomography for studies on *Entobia*: transparent substrate versus modern technology. In: Wisshak M., Tapanila L. (eds) *Current Developments in Bioerosion*. Erlangen Earth Conference Series. Springer, Berlin, Heidelberg. 147-164.
- Scoffin T.P., A.W. Tudhope & B.E. Brown. 1989. Fluorescent and skeletal density banding in *Porites lutea* from Papua New Guinea and Indonesia. *Coral Reefs*. 7: 169-178.
- Scoffin T.P., A.W. Tudhope & B.E. Brown. 1992. Patterns and possible environmental controls of skeletogenesis of *Porites lutea*, South Thailand. *Coral Reefs*. 11: 1-11.
- Scoffin T.P., C.W. Stearn, D. Boucher, P. Frydl, C.M. Hawkins, I.G. Hunter & J.K. MacGeachy. 1980. Calcium carbonate budget of a fringing reef on the west coast of Barbados. *Bull. Mar. Sci.* 30 (2): 475-508.
- Scott P.J.B. 1980. Associations between Scleractinians and coral-boring molluscs in Hong Kong. *Proc. First Int. Workshop Malacofauna Hong Kong South. China*: 121-138.
- Scott P.J.B. 1985. Aspects of living coral associates in Jamaica. *Proc. 5<sup>th</sup> Int. Coral Reef Cong., Tahiti*, 5: 345-350.

- Scott P.J.B. 1987. Associations between coral and micro-infaunal invertebrates in Jamaica, with a list of Caribbean and Atlantic coral associates. *Bull. Mar. Sci.* 40: 271-286.
- Scott P.J.B. 1988. Distribution, habitat and morphology of the Caribbean coral and rock boring *Lithophaga bisulcata* (d' Orbigny) (Mytilidae: Lithophaginae). *J. Moll Studies* 54: 83-95.
- Scott P.J.B. & M.J. Risk. 1988. The effects of *Lithophaga* (Bivalvia: Mytilidae) boreholes on the strength of the coral *Porites lobata*. *Coral Reefs*. 7:145-151.
- Silbiger N.J., Ò. Guadayol, F.I.M. Thomas & M.J. Donahue. 2014. Reefs shift from net accretion to net erosion along a natural environmental gradient. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 515: 33-44.
- Simone L.R.L & E.P. Gonçalves. 2006. Anatomical study on *Myoforceps aristatus*, an invasive boring bivalve in S.E. Brazilian Coast (Mytilidae). *Pap. Avuls Zool.* 46(6):57-65.
- Soliman G.N. 1969. Ecological Aspects of some Coral-Boring Gastropods and Bivalves of the Northwestern Red Sea: *Am. Zool.* 9: 887-894.
- Stearn C.W. & T.P. Scoffin. 1977. Carbonate budget of a fringing reef, Barbados. *Proc. 3<sup>rd</sup> International Coral Reef Symp.* Miami FL. 2:471-476.
- Stevenson A. & C. Rocha. 2013. Evidence for the bioerosion of deep-water corals by echinoids in the Northeast Atlantic. *Deep-Sea Research I.* 71: 73-78.
- Tapia-García M., A. García-Abad, A. Carranza-Edwards & F. Vázquez-Gutierrez. 2007. Environmental characterization of the continental shelf of the gulf of Tehuantepec, Mexico. *Geofisica International.* 46:249-260.
- Toth L.T., T.A. Courtney, M.A. Colella, S.A. Kupfner-Johnson & R.R. Ruzicka. 2022. The past, present, and future of coral reef growth in the Florida Keys. *Global Change Biology.* 28:5294-5309.
- Toro-Farmer G., J.R.K. Cantera, E. Londoño-Cruz, C. Orozco & R.O. Neira. 2004. Patrones de distribución y tasas de bioerosión del erizo *Centrostephanus*

*coronatus* (Diadematoida: Diadematidae), en el arrecife de Playa Blanca, Pacífico colombiano. Rev. Biol. Trop. 52(1): 67-76.

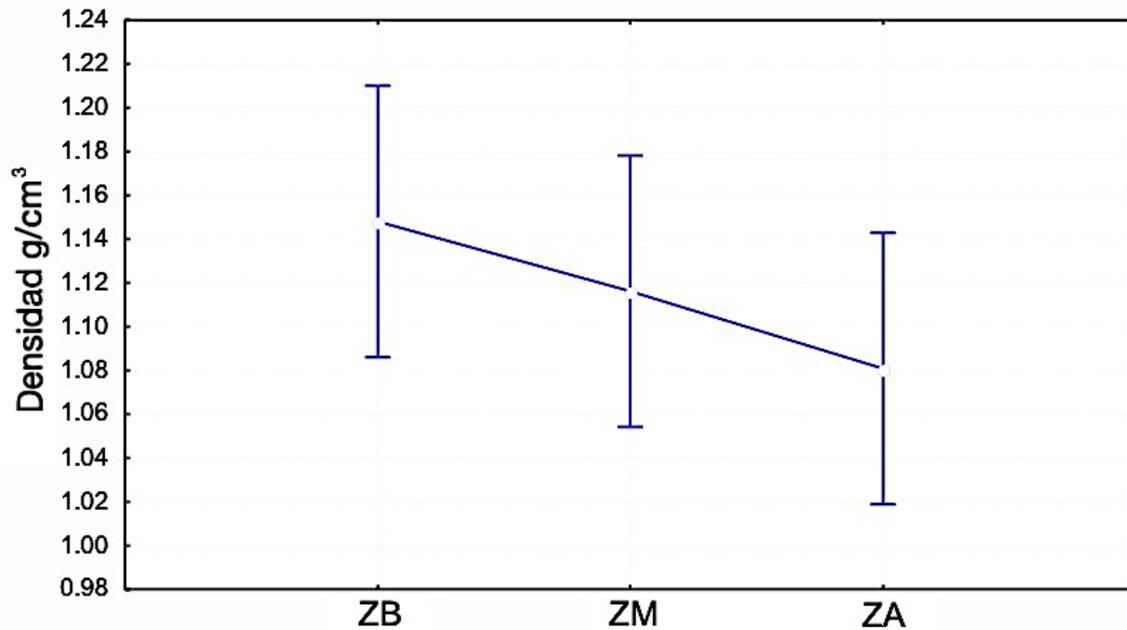
- Tortolero-Langarica J.J.A., A.P. Rodríguez-Troncoso, A.L. Cupul-Magaña, L.C. Alarcón-Ortega & J.D. Santiago-Valentín. 2019. Accelerated recovery of calcium carbonate production in coral reefs using low-tech ecological restoration. Ecol Eng. 128:89-97.
- Trasviña A., E.D. Barton, J. Brown, H.S. Velez, P.M. Kosro & R.L. Smith. 1995. Offshore wind forcing in the Gulf of Tehuantepec, Mexico: The asymmetric circulation, J. Geophys. Res. 100(C10), 20,649-20,663.
- Tribollet A. 2008. The boring microflora in modern coral reef ecosystems: a review of its roles. Current Developments in Bioerosion. Springer, Berlin Heidelberg New York. 67-94.
- Tribollet A., G. Decherf, P.A. Hutchings & M. Peyrot-Clausade. 2002. Large-scale spatial variability in bioerosion of experimental coral substrate on the Great Barrier Reef (Australia): importance of microborers. Coral Reefs. 21: 424-432.
- Tribollet A. & S. Golubic. 2005. Cross-shelf differences in the pattern and pace of bioerosion of experimental carbonate substrates exposed for 3 years on the northern Great Barrier Reef, Australia. Coral Reefs. 24: 422-434.
- Tribollet A. & S. Golubic. 2011. Reef bioerosión: Agents and processes. Springer: Netherlands. 435-449.
- Valentich-Scott P. & G.E. Dinesen. 2004. Rock and coral boring *Bivalvia* (Mollusca) from the middle Florida Keys, U.S.A. Malacologia 46(2): 339-354.
- Valentich-Scott P. & P. Tongkerd. 2008. Coral-boring bivalve mollusks of southeastern Thailand, with the description of a new species. The Raffles Bulletin of Zoology, Supplement 18:191-216.
- Vargas-Muñoz M. 2018. Análisis morfométrico del género *Pavona* (Scleractinia: Agariciidae), de la costa de Oaxaca y Guerrero. Tesis de licenciatura, Puerto Ángel, Oaxaca

- Velázquez-Muñoz F.A., J.A. Martínez, C. Chavanne, R. Durazo & P. Flament. 2011. Wind-driven coastal circulation in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Ciencias Marinas*. 37(4A):443-456.
- Veron, J.E.N. (2000). *Corals of the World*. Pp. 1-3. Townsville: Australian Institute of Marine Science, Townsville.
- Warne J-E. & N.F. Marshall. 1969. Marine borers in calcareous terrigenous rocks on the Pacific Coast. *Amer. Zoologist*. 9:765-774.
- Weinstein D.K., R.L. Maher & M.S. Correa. 2019. Bioerosion. In: Loya Y, Puglise, K.A., Brige, T. (ed) *Mesophotic coral ecosystems*. Springer International Publishing.
- Willett C.S., R.R. Leben & M.F. Lavín. 2006. Eddies and tropical instability waves in the eastern tropical Pacific: A review, *Prog. Oceanogr.* 69(2-4):218-238.
- Wizemann A., S.D. Nandini. I. Stuhldreler, C. Sánchez-Noguera, M. Wisshak, H. Westphal, T. Rixen, C. Wild & C.E. Reymond. 2018. Rapid bioerosion in a tropical upwelling coral reef. *PLoS ONE*. 13(9): e0202887.
- WoRMS Editorial Board. 2020. World Register of Marine Species. Checklist dataset. <https://doi.org/10.14284/170>.
- Zar J.H. 2010. *Biostatistical analysis* (5th ed.). Upper Saddle River, N.J: Prentice-Hall/Pearson. 944 pp.

## ANEXO I

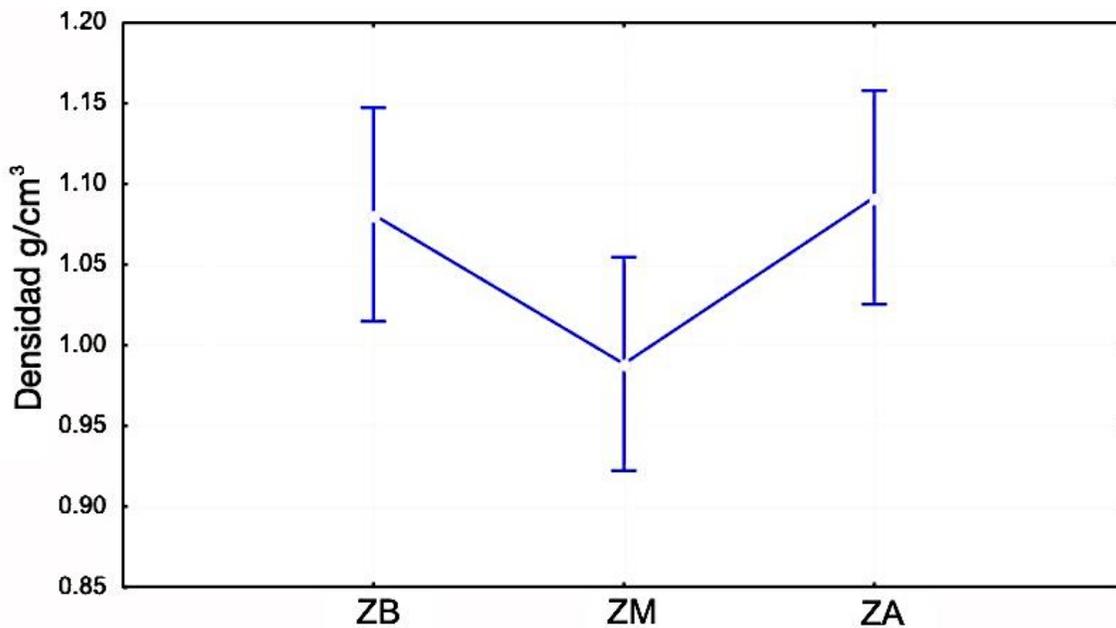
### Análisis de densidad

Se realizaron análisis de las varianzas entre las zonas de las colonias coralinas, los valores del fragmento EBg01 cumplían con los supuestos de normalidad y homocedasticidad por lo que se realizó el ANOVA de una vía. Los valores no mostraron diferencias estadísticamente significativas ( $p= 0.306$ ), (Fig. 22).



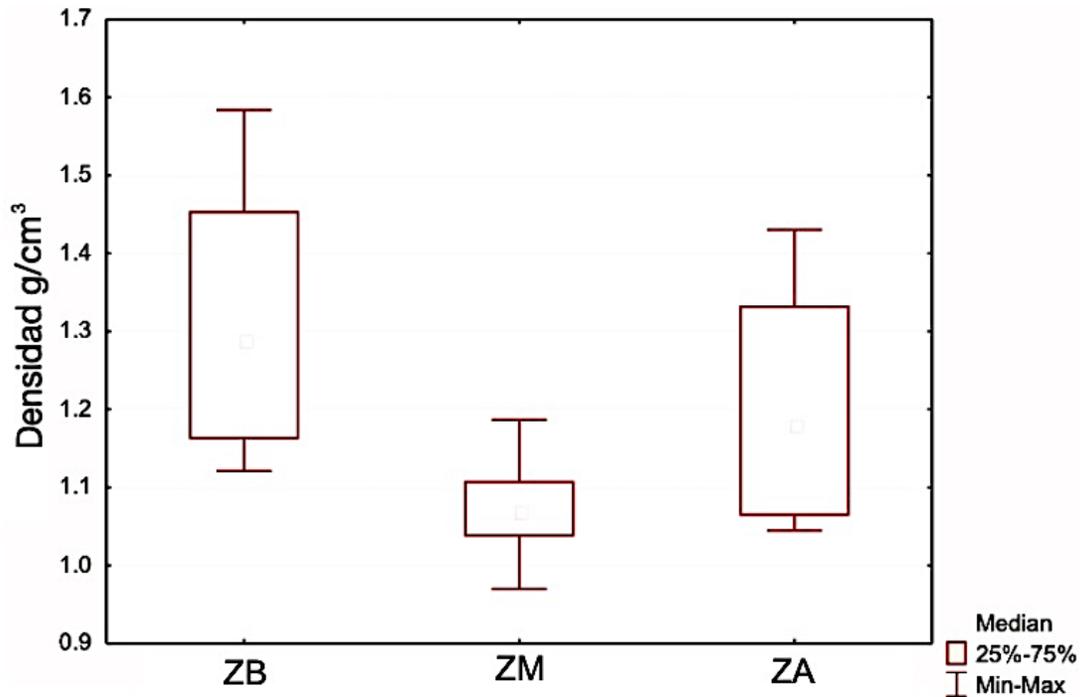
**Figura 22.** Grafica de intervalos de densidad de  $\text{CaCO}_3$  del fragmento de *P. gigantea* (EBg01). ZB; zona basal, ZM; zona media y ZA; zona apical.

Los valores del fragmento EBg02 cumplían con los supuestos de normalidad y homocedasticidad por lo que se aplicó un ANOVA de una vía. No se encontraron diferencias estadísticamente significativas de  $\text{CaCO}_3$  entre las tres zonas del fragmento coralino (Fig. 23).



**Figura 23.** Grafica de intervalos de densidad de  $\text{CaCO}_3$  del fragmento de *P. gigantea* (EBg02). ZB; zona basal, ZM; zona media y ZA; zona apical.

Los valores del fragmento EBg03 no cumplían con los supuestos de homocedasticidad por lo que se aplicó el ANOVA no paramétrico de Kruskal-Wallis. Se encontraron diferencias estadísticamente significativas de densidad ( $p=0.0011$ ) entre las zonas del fragmento coralino (Fig. 24). La tabla V muestra que zonas presentaron las diferencias.

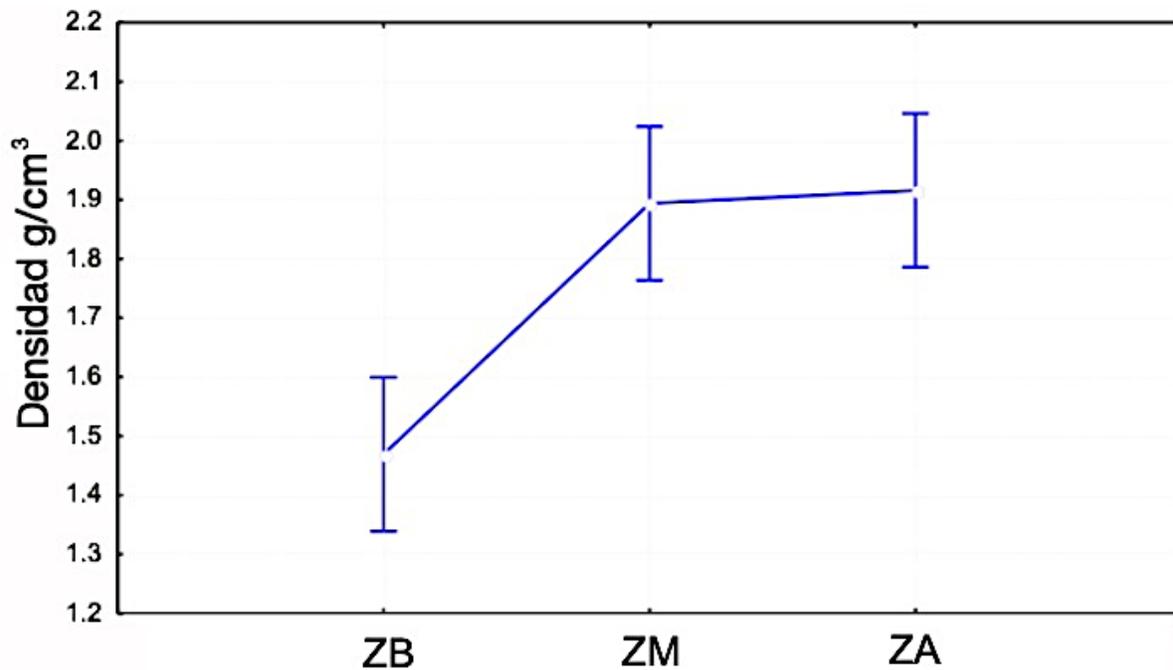


**Figura 24.** Grafica de caja y bigotes con los intervalos de densidad del fragmento de *P. gigantea* (EBg03). ZB; zona basal, ZM; zona media y ZA; zona apical.

**Tabla VI.** Comparación múltiple de los valores de “p” de la densidad por zonas de del fragmento EBg03 bajo la anova no paramétrica de Kruskal-Wallis.

	Basal	Media	Apical
Basal		0.000764	0.443018
Media	0.000764		0.081357
Apical	0.443018	0.081357	

También se obtuvieron los valores de densidad por zonas de los fragmentos de *P. capitata*, los valores del fragmento EBc01 cumplían con los supuestos de normalidad y homocedasticidad, por lo tanto, se aplicó el ANOVA de una vía. El análisis indicó que existen diferencias estadísticamente significativas de densidad entre las zonas ( $p= 0.00003$ ). La figura 25 y la tabla VII indica las zonas que presentaron estas diferencias.

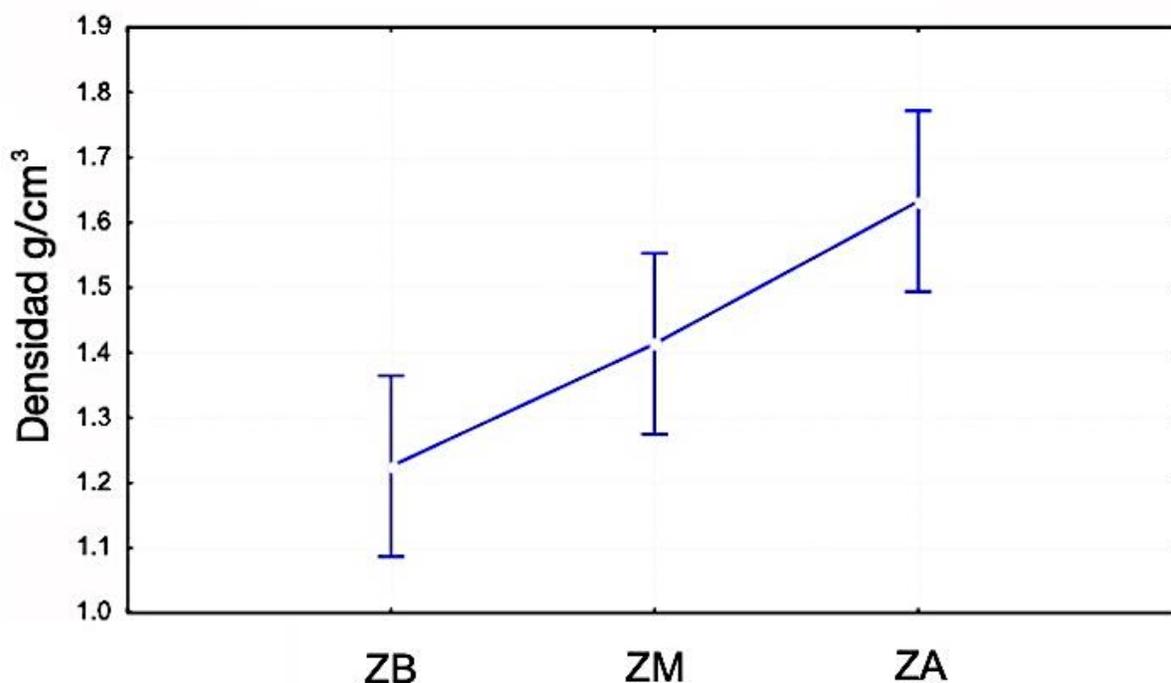


**Figura 25.** Grafica de intervalos de densidad del fragmento de *P. capitata* (EBc01). ZB; zona basal, ZM; zona media y ZA; zona apical.

**Tabla VII.** Prueba de Tukey entre la densidad por zonas del fragmento EBc01.

	Basal	Media	Apical
Basal		0.000296	0.000208
Media	0.000296		0.967266
Apical	0.000208	0.967266	

Los valores del fragmento EBc02 cumplían con los supuestos de normalidad y homocedasticidad, por lo tanto, se aplicó el ANOVA de una vía. El análisis indicó que existen diferencias estadísticamente significativas de densidad entre las zonas ( $p= 0.00098$ ). La figura 26 y tabla VIII indica las zonas que presentaron estas diferencias.

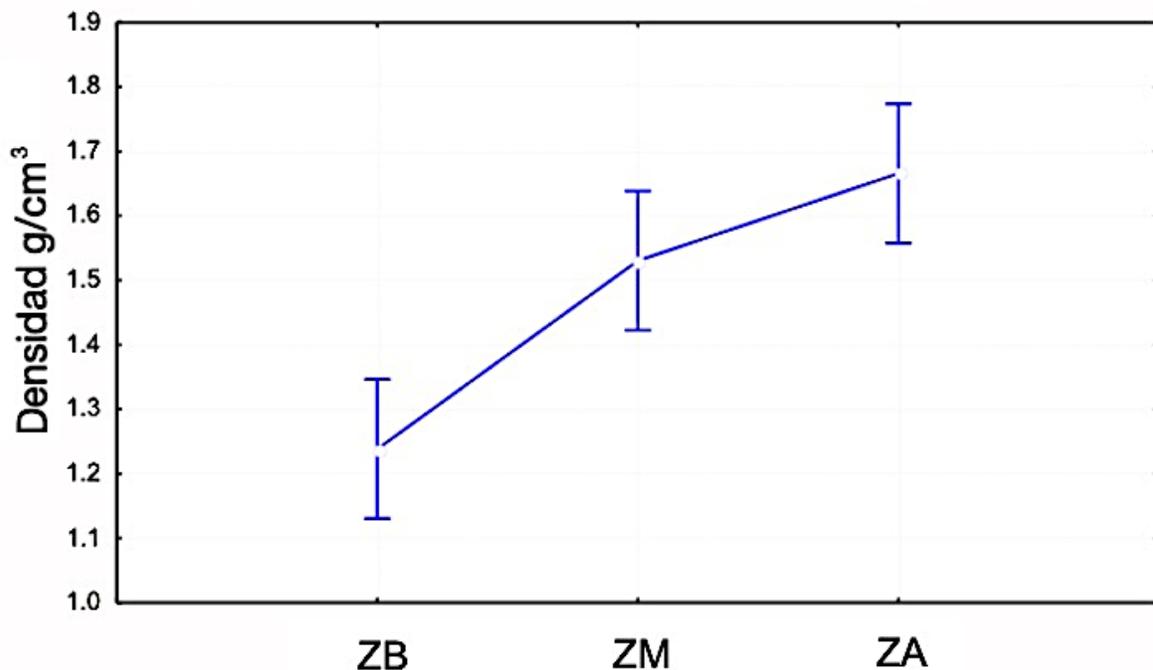


**Figura 26.** Grafica de intervalos de densidad del fragmento de *P. capitata* (EBc02). ZB; zona basal, ZM; zona media y ZA; zona apical.

**Tabla VIII.** Prueba de Tukey entre la densidad por zonas del fragmento EBc02.

	Basal	Media	Apical
Basal		0.140643	0.000751
Media	0.140643		0.075343
Apical	0.000751	0.075343	

Los valores del fragmento EBc03 cumplían con los supuestos de normalidad y homocedasticidad, por lo tanto, se aplicó el ANOVA de una vía. El análisis indicó que existen diferencias estadísticamente significativas de densidad entre las zonas ( $p= 0.00001$ ). La figura 27 y tabla IX indica las zonas que presentaron estas diferencias.

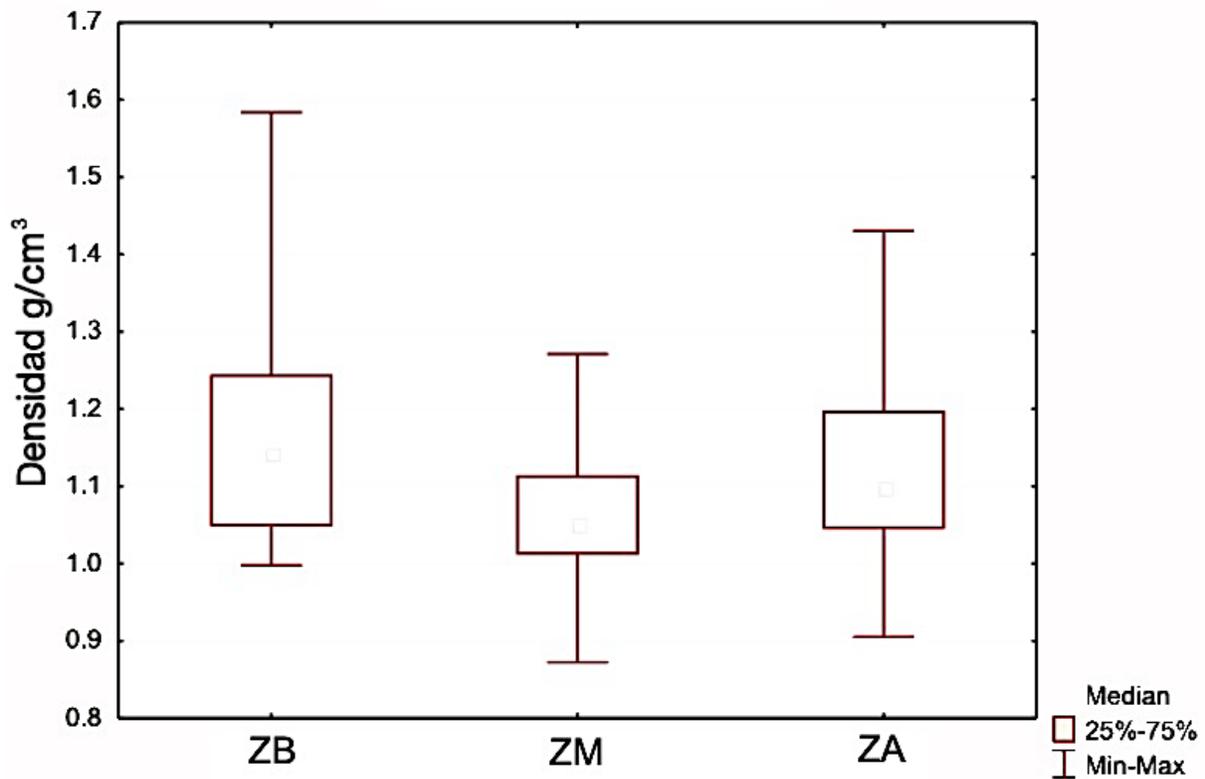


**Figura 27.** Grafica de intervalos de densidad del fragmento de *P. capitata* (EBc01). ZB; zona basal, ZM; zona media y ZA; zona apical.

**Tabla IX.** Prueba de Tukey entre la densidad por zonas del fragmento EBc03.

	Basal	Media	Apical
Basal		0.001614	0.000135
Media	0.001614		0.181985
Apical	0.000135	0.181985	

Se midió la densidad por especie de coral de manera general. Los valores de densidad del coral *P. gigantea* no cumplían con los supuestos de homocedasticidad, por lo tanto, se aplicó el ANOVA no paramétrico de Kruskal-Wallis. El análisis indicó que existen diferencias estadísticamente significativas de densidad entre las tres zonas ( $p= 0.0089$ ). La figura 28 y la tabla X indican entre que zonas se encontraron las diferencias.

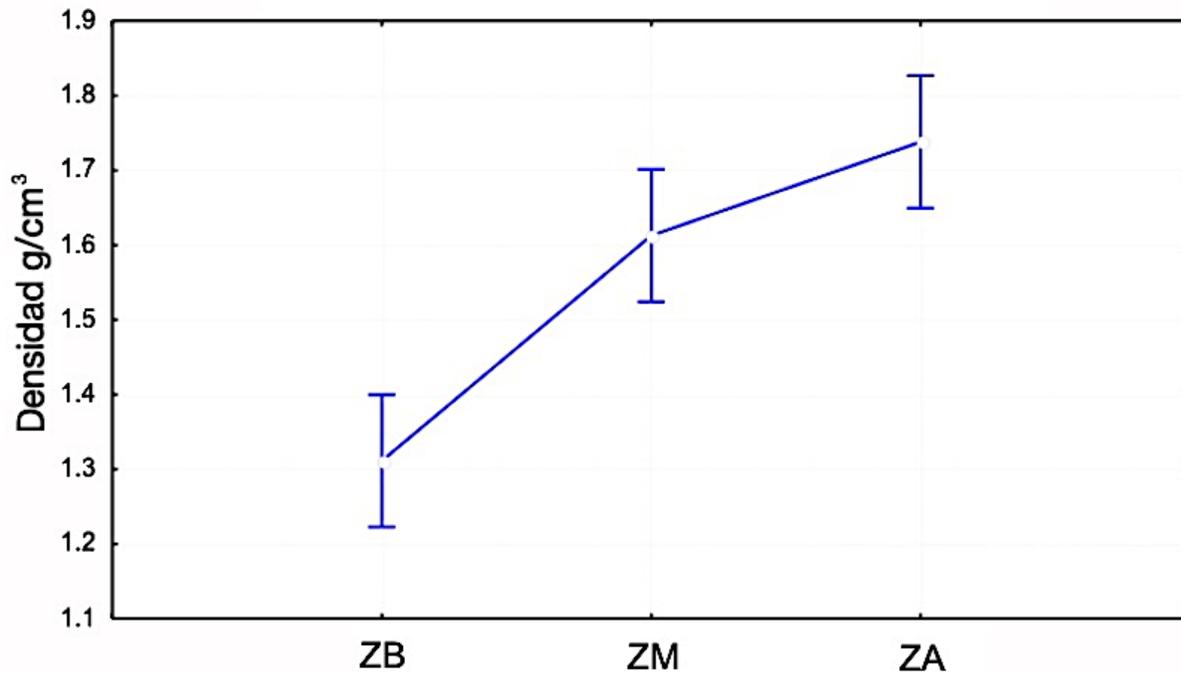


**Figura 28.** Grafica de intervalos de densidad del coral *P. gigantea*. ZB; zona basal, ZM; zona media y ZA; zona apical.

**Tabla X.** Comparación múltiple de los valores de “p” de la densidad por zonas de del coral *P. gigantea*.

	Basal	Media	Apical
Basal		0.007355	0.864084
Media	0.007355		0.147625
Apical	0.864084	0.147625	

Los valores de densidad del coral *P. capitata* cumplían con los supuestos de normalidad y homocedasticidad, por lo tanto, se aplicó el ANOVA de una vía. El análisis indicó que existen diferencias estadísticamente significativas de densidad entre las tres zonas ( $p= 0.0000$ ). La figura 29 y la tabla XI indican las zonas en las que se encontraron las diferencias.



**Figura 29.** Grafica de intervalos de densidad del coral *P. capitata*. ZB; zona basal, ZM; zona media y ZA; zona apical.

**Tabla XI.** Prueba de Tukey entre la densidad por zonas del coral *P. capitata*.

	Basal	Media	Apical
Basal		0.000124	0.000107
Media	0.000124		0.120625
Apical	0.000107	0.120625	