

# Bioerosión en colonias muertas del coral *Orbicella annularis* (Scleractinia: Merulinidae) en un arrecife del Parque Nacional Morrocoy, estado Falcón, Venezuela

Patricia Manuitt<sup>1‡</sup> | Estrella Villamizar<sup>1</sup> | Héctor Guzmán <sup>2</sup>

<sup>1</sup>Laboratorio de Ecología de Sistemas Acuáticos, Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Universidad Central de Venezuela (UCV), Caracas, Venezuela.

<sup>2</sup>Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, República de Panamá.

## Correspondencia

Patricia Manuitt, Laboratorio de Ecología de Sistemas Acuáticos, Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Universidad Central de Venezuela (UCV), Caracas, Venezuela.  
Email: pmanuitt@gmail.com

## Afiliación actual

<sup>‡</sup>Laboratorio de Toxicología Celular, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, PR, Brazil.

## Financiamiento

N/A

## Editor Académico

Aldo Cróquer

## RESUMEN

Se estimó la tasa de bioerosión interna y externa sobre colonias muertas de *Orbicella annularis* en el arrecife de Playa Mero del Parque Nacional Morrocoy (estado Falcón, Venezuela), como parte de una evaluación preliminar de los potenciales efectos de la pérdida de esqueleto coralino en la estructura del arrecife y el reclutamiento de especies tras la mortandad masiva de corales ocurrida en el parque nacional durante el año 1996. Se realizaron colectas aleatorias de 12 pilares de colonias de *O. annularis* a profundidades de tres, seis y nueve metros, respectivamente. Posteriormente, siguiendo el eje principal de crecimiento, cada colonia fue cortada a un espesor de 10 mm y fotografiadas mediante rayos X para la detección de huellas correspondientes a grupos bioerosionadores. Para cada corte y huella se determinó el área de superficie erosionada ( $kg.m^{-2}.año^{-1}$ ), las tasas de bioerosión externa a partir del ancho de las bandas de crecimiento coralino anual ( $\#bandas.año^{-1}$ ) y el Índice de Valor de Importancia (IVI) de cada grupo bioerosionador. Se estimó una pérdida de sustrato coralino atribuible a una bioerosión interna promedio de  $0,068 kg.m^{-2}.año^{-1}$ , siendo el grupo de los bioerosionadores internos dominante (IVI = 196,78). La tasa de bioerosión externa estimada fue de  $2,97 cm.año^{-1}$  equivalente a  $2 bandas.año^{-1}$ . Se observaron diferencias estadísticas únicamente entre el número de huellas totales y área total erosionada por los grupos bioerosionadores, descartando un posible efecto de la profundidad en el proceso de bioerosión en colonias muertas de *O. annularis* del arrecife de Playa Mero.

## PALABRAS CLAVE

Arrecifes, bioerosionadores, esqueletos coralinos, Playa Mero

**Cómo citar este artículo:** Manuitt P, Villamizar E & Guzmán, H. 2019. Bioerosión en colonias muertas del coral *Orbicella annularis* (Scleractinia: Merulinidae) en un arrecife del Parque Nacional Morrocoy, estado Falcón, Venezuela. *Ecotrópicos* 31: e0009

Los arrecifes de coral son el resultado entre fuerzas constructivas (calcificación de corales y algas incrustantes) y destructivas (procesos de bioerosión) resultante de la actividad mecánica y/o química de los organismos vivos (Glynn & Manzello, 2015; Scoffin *et al.*, 1980; Tribollet & Golubic, 2011). Aunque una alta diversidad de organismos participa en los procesos de acreción, son los corales quienes proporcionan la principal estructura dentro la agregación de materia dada la producción de sustrato de carbonato de calcio (Yarlett *et al.*, 2018). No obstante, en los últimos decenios los arrecifes de coral han experimentado mayores descensos en su cobertura (Bruno & Selig, 2007; Schutte *et al.*, 2010), incluyendo una reducción en su complejidad estructural (Alvarez-Filip *et al.*, 2009). Estos cambios amenazan el funcionamiento de estos ecosistemas marinos (Alvarez-Filip *et al.*, 2009; Schutte *et al.*, 2010) debido a que cuando las condiciones ambientales no son óptimas para el desarrollo de los arrecifes de coral, en estos ocurren perturbaciones (sedimentación, eutrofización, contaminación, enfermedades, etc.) que favorecen la mortalidad coralina y el proceso de bioerosión (Hernández-Ballesteros *et al.*, 2013).

La bioerosión, definida como la degradación del carbonato de calcio por un organismo (Glynn & Manzello, 2015), es el proceso destructivo más importante observado dentro de los arrecifes de coral (Hutchings, 1986). Los organismos bioerosionadores (ej. esponjas, bivalvos, poliquetos y sipuncúlidos) penetran por vía mecánica y/o química en los esqueletos de carbonato de corales principalmente, muertos para crear refugios (Hutchings, 1986; Le Grand & Fabricius, 2011; Fonseca *et al.*, 2006; Tribollet & Golubic, 2011; Glynn & Manzello, 2015). No obstante, trabajos recientes destacan la variabilidad en las tasas de bioerosión, en tiempo y espacio, debido a diferencias entre localidades, factores ambientales, especies y densidades de corales (Hutchings, 1986; Holmes *et al.*, 2000; Hutchings *et al.*, 2005; Fonseca *et al.*, 2006; Glynn & Manzello, 2015).

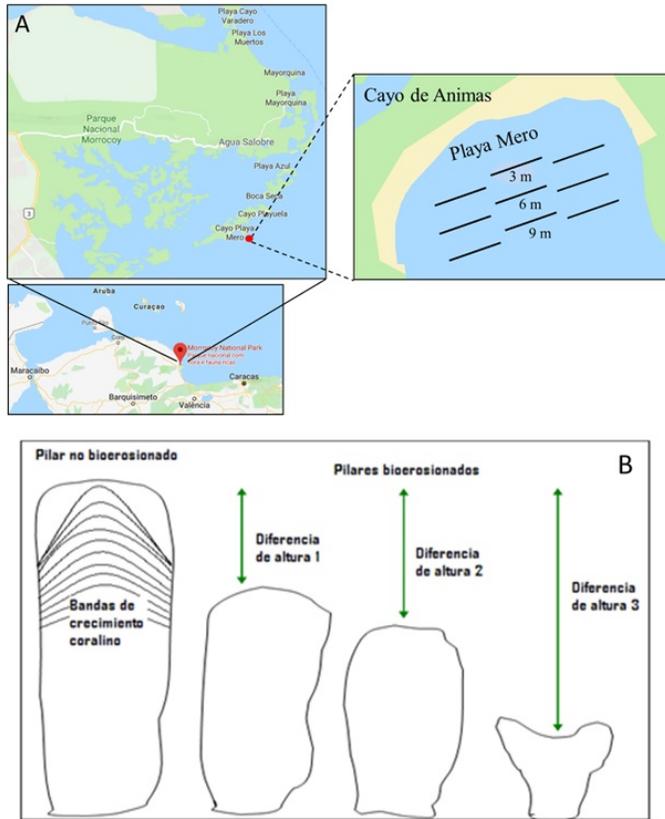
Desafortunadamente, este tipo de información continua siendo relativamente escasa para diversas regiones con arrecifes de coral en el Caribe, y principalmente en Venezuela. De hecho, en el país los estudios realizados corresponden a evaluaciones sobre la diversidad de bivalvos en corales muertos en La Güajira Venezolana (Morán *et al.*, 2014) y el Archipiélago Los Roques (Jiménez *et al.*, 2014). Otros estudios fueron enfocados en los poliquetos asociados a la especie *Orbicella*

*annularis* en los arrecifes de los parques nacionales San Esteban y Archipiélago de Los Roques (Fernández *et al.*, 2012; Rivolta *et al.*, 2015). Esta realidad demanda el conocimiento sobre los tipos de bioerosión y las tasas a las cuales se encuentran actuando en los arrecifes, especialmente considerando el observado incremento en la cobertura de coral muerto y la lenta recuperación de la cobertura de coral vivo en el país, por lo cual se requieren de estudios que permitan comprender la dinámica poblacional de la especie.

Considerando que en 1996 ocurrió una alta mortandad de organismos bentónicos en el Parque Nacional Morrocoy, localizado en el estado Falcón al noroeste de Venezuela (Fig. 1), produciendo el deterioro de los arrecifes e incrementando (de 36,56 a 58,98 %) la cobertura de coral muerto (Villamizar, 2000; Villamizar *et al.*, 2014), en este estudio se estimó la tasa de bioerosión interna y externa sobre colonias de *Orbicella annularis* (Scleractinia: Merulinidae) —considerada entre los principales constructores de los arrecifes del Caribe (Gischler & Hudson, 2004; Hubbard *et al.*, 2005; Pandolfi & Jackson, 2007)— en una localidad del noroccidente de Venezuela. Esta información permitió establecer una evaluación de los potenciales efectos de la pérdida de esqueleto coralino y el reclutamiento de especies bioerosionadoras en un corto plazo de tiempo (cinco años) posterior al evento de mortandad.

El estudio fue desarrollado durante los meses de julio y agosto de 2001, en el arrecife coralino de Playa Mero (10° 46'—10° 53' N y 68° 12'— 68° 18' O; Fig. 1), Cayo de Animas, Parque Nacional Morrocoy, estado Falcón, Venezuela; localizado entre las poblaciones de Tucacas y Chichiriviche (Estaba, 1998). Se seleccionó a *O. annularis* como modelo de estudio debido a que esta especie representaba, antes de 1996, el 51,4% de la cobertura coralina del arrecife (Villamizar, 2000), con una amplia distribución tanto en sentido vertical y horizontal en todo el estrato de profundidad, por lo cual se le considera como altamente representativa de todo el parque (Almeida, 1976; Rodríguez & Villamizar, 2000; Villamizar, 2000). Además, esta especie presenta una distribución geográfica de los arrecifes someros del Caribe, desde el sur de Florida y norte de Bahamas hasta el Caribe Sur en Colombia, Trinidad y Tobago, y Venezuela (Goreau, 1959); por lo que puede ser considerada como una especie de interés para futuros estudios de arrecifes en la región.

La estimación de las tasas de bioerosión interna fue reali-



**FIGURA 1** (A) Ubicación geográfica relativa del arrecife coralino de Playa Mero, Cayo de Animas, dentro del Parque Nacional Morrocoy, en el extremo oriental del estado Falcón, Venezuela. Puntos en el mapa corresponden a los sitios de colecta de las colonias de muertas de *Orbicella annularis* durante el año 2001. (B) Esquema de la metodología empleada para la estimación de la bioerosión externa de los pilares de *Orbicella annularis* en el arrecife de Playa Mero, donde se señalan las diferencias de altura y las bandas de crecimiento que se evidencian en los cortes de coral.

zada utilizando la metodología propuesta por Hein & Risk (1975), con modificaciones de Highsmith *et al.* (1983), Klein *et al.* (1991) y Risk *et al.* (1995). Se realizaron colectas aleatorias de pilares de colonias muertas de *O. annularis* a profundidades de tres, seis y nueve metros, cortando desde la base de la colonia, con una altura similar de aproximadamente 80 cm. Las muestras fueron secadas en una estufa a 60 °C durante siete días. Posteriormente, siguiendo el eje principal de crecimiento, cada colonia fue cortada a un espesor de 10 mm y fotografiadas mediante rayos X. Las imágenes fueron analizadas con el programa Photoimpact ver. 6.0 siguiendo el protocolo propuesto por Dunn *et al.* (2000) a fin de identificar las huellas

a nivel de grupos bioerosionadores. Subsecuentemente, utilizando el programa SigmaScan ver. Pro4 (Reynaud-Vaganay *et al.*, 1999), para cada corte y huella detectada fue determinada el área de superficie correspondiente. Todos los resultados fueron expresados en términos de tasas ( $kg.m^{-2}.año^{-1}$ ) considerando la relación entre el peso del corte y el área erosionada por grupo (Hein & Risk, 1975; Highsmith *et al.*, 1983; Klein *et al.*, 1991; Risk *et al.*, 1995). Por otra parte, la estimación de las tasas de bioerosión externa fue realizada a partir del ancho de las bandas de crecimiento coralino anual (Reaka-Kudla *et al.*, 1996; Roff *et al.*, 2015). En este sentido, considerando el pilar más alto de una colonia como el menos per-

turbado por bioerosión externa, se midieron las diferencias de altura entre un pilar con evidente bioerosión y el pilar más alto (Fig. 1), expresando la tasa como  $\#bandas.a\tilde{no}^{-1}$  (Reaka-Kudla *et al.*, 1996; Roff *et al.*, 2015).

A fin de estimar la contribución relativa —según su abundancia, frecuencia de aparición y área bioerosionada relativa en los cortes— de cada uno de los grupos bioerosionadores se calculó el Índice de Valor de Importancia (IVI), mediante la siguiente fórmula:  $IVI = \%AR + \%FR + \%ABR$ ; donde:  $\%AR$  corresponde a la abundancia relativa ([número de huellas del grupo/número de huellas totales]\*100),  $\%FR$  a la frecuencia relativa ([frecuencia de huellas del grupo/frecuencia de huellas totales]\*100), y  $\%ABR$  es el área bioerosionada relativa ([área bioerosionada por el grupo/área bioerosionada total]\*100). Considerando la hipótesis de que la estructura de las especies coralinas varía de acuerdo a la profundidad así como de la abundancia de los organismos bioerosionadores y pastoreadores (Hutchings, 1986; Holmes *et al.*, 2000; Hutchings *et al.*, 2005; Fonseca *et al.*, 2006; Glynn & Manzello, 2015), en este estudio se compararon para las tres diferentes profundidades: (a) la estructura de las colonias (altura, perímetro y diámetro); (b) el número de huellas y área erosionada entre grupo de bioerosionadores; y (c) las bandas de crecimiento y bioerosión externa (basados en que el pastoreo y los peces bioerosionadores probablemente sean más abundantes en el estrato más somero). Las diferencias estadísticas entre las comparaciones fueron evaluadas mediante pruebas de Levene (Brown & Forsythe, 1974) en el programa estadístico MINITAB ver. 17.

Durante las actividades de muestreo de este estudio, las colonias muertas de *O. annularis* presentaron una distribución amplia y uniforme a lo largo del gradiente de profundidad del arrecife coralino de Playa Mero. No obstante, a nivel de estructura morfológica, las colonias presentaron variaciones en el diámetro (Levene  $p = 0,094$ ), y altura (Levene  $p = 0,130$ ) en relación a la profundidad de observación. Los pilares a los tres y seis metros, presentaron un mayor diámetro ( $0,72 \pm 0,20$  y  $0,67 \pm 0,88$  cm, respectivamente) que aquellas colonias encontradas a los nueve metros de profundidad ( $0,55 \pm 0,04$  cm). Así mismo, se observó una probable relación entre la altura de los pilares con respecto al incremento de la profundidad, siendo los mayores valores ( $52,75 \pm 18,17$  cm) encontrados en pilares a nueve metros de profundidad, mientras que a seis y tres me-

tros la altura observada fue de ( $45,67 \pm 6,02$  cm) y ( $40,00 \pm 1,41$  cm), respectivamente.

Para las colonias muertas de *O. annularis* se estimó una pérdida de sustrato coralino atribuible a la bioerosión interna promedio de  $0,068$  ( $0,0017-0,2201$ )  $kg.m^{-2}.a\tilde{no}^{-1}$ , siendo el grupo de los bivalvos el bioerosionador interno dominante (IVI = 196,78), seguido por las esponjas (IVI = 116,55), los sipuncúlidos (IVI = 75,78) y, por último, los poliquetos (IVI = 23,34) (Tabla 1). De hecho, si bien se observó una diferencia significativa (Levene  $p = 0,002$ ) entre el número de huellas de los grupos reportado (Tabla 1), la superficie de área erosionada entre grupo fue solo estadísticamente diferente (Levene  $p = 0,000$ ) al comparar los poliquetos (los de menor área erosionada:  $0,04 \pm 0,11$   $cm^2$ ) con el resto de los grupos: bivalvos ( $3,34 \pm 3,02$   $cm^2$ ), esponjas ( $0,83 \pm 1,45$   $cm^2$ ) y sipuncúlidos ( $0,53 \pm 1,17$   $cm^2$ ). Si bien las tasas de bioerosión promedio estimadas fueron diferentes a tres ( $0,059$   $kg.m^{-2}.a\tilde{no}^{-1}$ ), seis ( $0,046$   $kg.m^{-2}.a\tilde{no}^{-1}$ ) y nueve ( $0,142$   $kg.m^{-2}.a\tilde{no}^{-1}$ ) metros de profundidad, no fueron estadísticamente diferentes entre ellas (Levene  $p = 0,26$ ). Esta tendencia fue igualmente encontrada al comparar las proporciones de grupos bioerosionadores (Levene  $p = 0,120$ ) y sus números de huellas (Levene  $p = 0,81$ ) entre los tres niveles de profundidad analizados.

Por otro lado, las bandas de crecimiento identificadas en los pilares de las colonias muertas de *O. annularis* presentaron un ancho promedio de  $1,45 \pm 0,37$  cm, sin mostrar diferencias estadísticamente significativas (Levene  $p = 0,24$ ) entre colonias a distintas profundidades. La bioerosión externa total sobre las colonias muertas de *O. annularis* mostró valores de  $14,7$  cm de altura en los pilares. Asumiendo que este proceso de bioerosión comenzó luego de la mortandad masiva de corales en 1996, se estimó una tasa de bioerosión externa de  $2,97$   $cm.a\tilde{no}^{-1}$ , la cual es equivalente a  $2$   $bandas.a\tilde{no}^{-1}$ . Al realizar comparaciones de la pérdida de altura promedio entre pilares a las distintas profundidades no se observaron diferencias estadísticamente significativas (Levene  $p = 0,213$ ) entre ellas.

En este estudio observamos que la criptofauna asociada a las colonias muertas de *O. annularis* estuvo integrada por esponjas, poliquetos, sipuncúlidos y bivalvos. Este fue un resultado similar a lo descrito en el género *Porites* (Sammarco & Risk, 1990) y en *Acropora palmata* tanto en el Caribe colombiano (Navas *et al.*, 1998) como en el Parque Nacional Archi-

**TABLA 1** Valores promedios para el número de huellas, área total erosionada y porcentaje de erosión interna estimado para los diferentes grupos de bioerosionadores observados en los pilares de las colonias muertas de *Orbicella annularis* en el arrecife de Playa Mero, estado Falcón, Venezuela, durante los muestreos realizados en el año 2001. Los valores de área erosionada y porcentaje de erosión fueron estandarizados respecto al área total de los cortes. Los valores son la media  $\pm$  ES ( $n = 24$ ). Para cada uno de los grupos de bioerosionadores observados se reportan los respectivos valores de abundancia relativa (%AR), frecuencia relativa (%FR), área bioerosionada relativa (%ABR) e Índice de Valor de Importancia (IVI).

Grupo	No. de huellas por pilar	Área erosionada por pilar (cm <sup>2</sup> )	Porcentaje de erosión (%)	%AR	%FR	%ABR	IVI
Bivalvos	1,68 $\pm$ 1,36	3,34 $\pm$ 3,02	69,7 $\pm$ 31,46	34,77	91,66	70,35	196,78
Esponjas	2,16 $\pm$ 3,22	0,83 $\pm$ 1,45	18,69 $\pm$ 29,96	49,03	50,00	17,52	116,55
Sipuncúlidos	0,70 $\pm$ 0,88	0,53 $\pm$ 1,17	10,45 $\pm$ 18,57	14,53	50,00	11,25	75,78
Poliquetos	0,08 $\pm$ 0,21	0,04 $\pm$ 0,11	0,48 $\pm$ 1,12	1,65	20,83	0,86	23,34

pielágo de Los Roques, en Venezuela (Fernández *et al.*, 2012). Adicionalmente, la diferencia en estructura morfológica observada entre las colonias a diferentes profundidades coinciden con lo reportado por Özalp *et al.* (2018), quienes explican que la altura promedio del coral tiende a disminuir debido a la velocidad de las corrientes, la acción del oleaje, y el aumento de la fotoprotección en condiciones de alta radiación.

Nuestros resultados sugieren que tanto la bioerosión interna como externa de los esqueletos coralinos de *O. annularis* en Playa Mero son motivo de preocupación debido a que, tal como reportan estudios previos (Perry *et al.*, 2015; Roff *et al.*, 2015), estas altas tasas podrían estar limitando el reclutamiento de las especies y, en consecuencia, afectando la estructura del arrecife y su posible recuperación. Si bien la tasa de bioerosión interna pudiese considerarse baja al ser comparada con las reportadas (1,4  $kg.m^{-2}.año^{-1}$  y 3,0–13,4  $kg.m^{-2}.año^{-1}$ ) para la misma especie (Frydl & Stearn, 1978; Hutchings, 1986), es importante considerar que Roff *et al.* (2015) concluyen que bajas tasas de bioerosión interna pueden ser encontradas, igual que en este estudio, cuando las tasas externas son elevadas. Esto es atribuible a la limitación de las especies perforadoras de reclutar y penetrar el sustrato coralino, debido a la presencia de algas en la superficie del coral muerto, y al propio pastoreo. De hecho, la tasa de bioerosión externa aquí reportada es muy superior mostrada en corales de las islas Galápagos, Ecuador, las cuales correspondieron a una tasa de 0,2  $bandas.año^{-1}$  (Reaka-Kluda *et al.*, 1996), pero muy similar

a las reportadas (1,75–2,17  $bandas.año^{-1}$ ) en el Caribe por Perry *et al.* (2012) para colonias a las mismas profundidades. Además, teniendo en cuenta que los peces loros (Familia Scaridae) son actualmente los bioerosionadores dominantes (contribuyendo con más del 75% del total de bioerosión) en los arrecifes del Caribe (Perry *et al.*, 2015), resulta sumamente alarmante no haber registrado a ninguno de estos pastoreadores o bioerosionadores externos durante el estudio.

Cuando toda una colonia coralina muere, su estructura esquelética se convierte en un nuevo sustrato duro, extendiendo así la superficie de la estructura del arrecife que puede ser colonizada por nuevos corales, organismos bioerosionadores y por macroalgas (Fonseca *et al.*, 2006; Denis *et al.*, 2013; Jafari *et al.*, 2016). No obstante, con base en estos resultados se puede concluir que la bioerosión externa es motivo de creciente preocupación sobre los esqueletos coralinos de *O. annularis* en la localidad de Playa Mero. Tal como fue reportado por diversos autores (Perry *et al.*, 2015; Roff *et al.*, 2015) en otras localidades del Caribe, una alta tasa de bioerosión externa podría limitar el reclutamiento de las especies perforadoras internas, lo cual consecuentemente afectaría la estructura del arrecife y por ende su posible recuperación. Esto es sumamente importante considerando que en las últimas tres décadas este tipo de ecosistemas se encuentra altamente amenazados a nivel mundial (IUCN, 2015; USFWS, 2014), por lo cual es necesario continuar el desarrollo de este tipo de estudios para la comprensión de este fenómeno escasamente estudiado y difícil

de analizar.

## AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue llevado a cabo gracias a la Agenda Parque Nacional Morrocoy (FONACIT) y a la Universidad Central de Venezuela. Queremos agradecer igualmente a José Gregorio Rodríguez, Ana María Estévez y Felipe Madrid por el apoyo brindado durante el estudio. Así mismo, agradecemos a Alicia González por las fotografías que permitieron la identificación de las huellas de los organismos bioerosionadores. Extendiendo un agradecimiento especial al Editor Académico asignado y a los tres revisores anónimos por sus valiosos comentarios sobre el manuscrito para mejorar la presentación final del trabajo.

## CONFLICTO DE INTERESES

Los autores no declararon ningún conflicto de interés para la realización y publicación de este trabajo.

## ABSTRACT

### **Bioerosion in dead colonies of the coral *Orbicella annularis* (Scleractinia: Merulinidae) in a reef of Morrocoy National Park, Falcón state, Venezuela.**

We estimated both internal and external bioerosion rates in dead colonies of coral *Orbicella annularis* at reef from Playa Mero at Morrocoy National Park (Falcón State, Venezuela), establishing a preliminary assessment of skeleton-structure loss after mortality of corals Morrocoy National Park during 1996. We collected randomly 12 pillars of *O. annularis* colonies from three different depths: three, six and nine meters. Then, based on the growth axis of colonies, we performed cut of 10mm thick in each collected colony and photographed them by X-rays in order to detect the fingerprints of bio-erosion groups. For each cut and footprint herein detected, we determined the eroded surface area ( $kg.m^{-2}.year^{-1}$ ), the rates of external bioerosion (based on the width of the annual growth bands  $\#bands.year^{-1}$ ), and the Importance Value Index (IVI) of each bio-erosion group. We estimated a coral substrate loss by an internal bioerosion, on average, of  $0.068 kg.m^{-2}.year^{-1}$ ,

being the bivalve the dominant internal bioerosion group (IVI = 196.78). Likewise, the external bioerosion rate was of  $2.97 cm.year^{-1}$  equivalent to  $2 bands.year^{-1}$ . We only observed statistical significant differences between the number of total footprints and total area eroded by the bio-erosion groups. This result discarded a possible effect from depth variable within the bioerosion process in dead colonies of *O. annularis* at reef from Playa Mero.

**KEYWORDS:** Coral reef, borers, coral skeletons, Playa Mero.

## REFERENCIAS

- Almeida P. 1976.** Biología y ecología de los arrecifes coralinos de Tucacas-Cayo Sombrero, Estado Falcón, Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* **32**: 43–70.
- Alvarez-Filip L, Dulvy NK, Gill JA, Côté IM & Watkinson AR. 2009.** Flattening of Caribbean coral reefs: region-wide declines in architectural complexity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **276**: 3019–3025.
- Brown MB & Forsythe AB. 1974.** The small sample behavior of some statistics which test the equality of several means. *Technometrics* **16**: 129–132.
- Bruno JF & Selig ER. 2007.** Regional decline of coral cover in the Indo-Pacific: timing, extent, and subregional comparisons. *PLoS one* **2**: e711.
- Denis V, Mezaki T, Tanaka K, Kuo CY, De Palmas S, Keshavmurthy S & Chen CA. 2013.** Coverage, diversity, and functionality of a high-latitude coral community (Tatsukushi, Shikoku Island, Japan). *PLoS One* **8**: e54330.
- Dunn J, Binder K & Rodel J. 2000.** *PhotoImpact Solutions*. Muska & Lipman Publishing, Ohio, USA.
- Estaba RM. 1998.** Parques nacionales y monumentos naturales de Venezuela: un esfuerzo para la memoria colectiva. *Terra* **14**: 23–52.
- Fernández PV, Bone D & Rodríguez C. 2012.** Cryptofaunal polychaetes from oceanic and continental reefs in Venezuela. *Bulletin of Marine Science* **88**: 339–352.
- Fonseca E, Dean HK, Cortés J et al. 2006.** Non-colonial coral macro-borers as indicators of coral reef status in the south Pacific of Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* **54**: 101–115.
- Frydl P & Stearn CW. 1978.** Rate of bioerosion by parrotfish in Barbados reef environments. *Journal of Sedimentary Research* **48**: 1149–1157.

- Gischler E & Hudson JH. 2004.** Holocene development of the Belize barrier reef. *Sedimentary Geology* **164**: 223–236.
- Glynn PW & Manzello DP. 2015.** Bioerosion and coral reef growth: a dynamic balance. En: **Birkeland C** (Ed.) *Coral reefs in the Anthropocene*, Springer, pp. 67–97.
- Goreau TF. 1959.** The ecology of Jamaican coral reefs I. Species composition and zonation. *Ecology* **40**: 67–90.
- Hein FJ & Risk MJ. 1975.** Bioerosion of coral heads: inner patch reefs, Florida reef tract. *Bulletin of Marine Science* **25**: 133–138.
- Hernández-Ballesteros LM, Elizalde-Rendón EM, Carballo JL & Carricart-Ganivet JP. 2013.** Sponge bioerosion on reef-building corals: Dependent on the environment or on skeletal density? *Journal of experimental marine biology and ecology* **441**: 23–27.
- Highsmith RC, Lueptow RL & Schonberg SC. 1983.** Growth and bioerosion of three massive corals on the Belize barrier reef. *Marine ecology progress series. Oldendorf* **13**: 261–271.
- Holmes KE, Edinger EN, Limmon GV, Risk MJ et al. 2000.** Bioerosion of live massive corals and branching coral rubble on Indonesian coral reefs. *Marine Pollution Bulletin* **40**: 606–617.
- Hubbard DK, Zankl H, Van Heerden I & Gill IP. 2005.** Holocene reef development along the northeastern St. Croix shelf, Buck Island, US Virgin Islands. *Journal of Sedimentary Research* **75**: 97–113.
- Hutchings MT, Withers PJ, Holden TM & Lorentzen T. 2005.** *Introduction to the characterization of residual stress by neutron diffraction*. CRC press, Boca Ratón, FL, USA.
- Hutchings P. 1986.** Biological destruction of coral reefs. *Coral reefs* **4**: 239–252.
- IUCN. 2015.** The IUCN Red list of threatened species. Disponible en: <https://www.iucnredlist.org/>. (Consultado el 30 de Marzo de 2019).
- Jafari MA, Seyfabadi J & Shokri MR. 2016.** Internal bioerosion in dead and live hard corals in intertidal zone of Hormuz Island (Persian Gulf). *Marine pollution bulletin* **105**: 586–592.
- Jiménez M, Allen T, Fernández J & Narciso S. 2014.** Moluscos asociados al coral *Montastraea annularis* en Parque Nacional Archipiélago de Los Roques. *Acta Biológicas Venezolanas* **34**: 233–243.
- Klein R, Mokady O & Loya Y. 1991.** Bioerosion in ancient and contemporary corals of the genus *Porites*: Patterns and palaeoenvironmental implications. *Marine ecology progress series. Oldendorf* **77**: 245–251.
- Le Grand HM & Fabricius K. 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.
- Morán L, Severein H & Barrios-Garrido H. 2014.** Moluscos bivalvos perforadores de rocas coralinas submareales de la alta Guajira, Golfo de Venezuela. *Interciencia* **39**: 136–139.
- Navas GR, Moreno-Forero SK, Solano OD & Diaz-Pulido G. 1998.** Ensamblajes arrecifales epiliticos del coral *Acropora palmata* muerto, isla Grande, Islas del Rosario, Caribe Colombiano. *Caribbean Journal of Science* **34**: 58–66.
- Özalp H, Caroselli E, Raimondi F & Goffredo S. 2018.** Skeletal growth, morphology and skeletal parameters of a temperate, solitary and zooxanthellate coral along a depth gradient in the Dardanelles (Turkey). *Coral Reefs* **37**: 633–646.
- Pandolfi JM & Jackson JB. 2007.** Broad-scale patterns in Pleistocene coral reef communities from the Caribbean: Implications for ecology and management. En: **Aronson RB** (Ed.) *Geological approaches to coral reef ecology*, Springer, New York, NY, USA, pp. 201–236.
- Perry C, Edinger E, Kench P, Murphy G, Smithers S, Steneck R & Mumby P. 2012.** Estimating rates of biologically driven coral reef framework production and erosion: a new census-based carbonate budget methodology and applications to the reefs of Bonaire. *Coral Reefs* **31**: 853–868.
- Perry CT, Steneck RS, Murphy GN, Kench PS, Edinger EN, Smithers SG & Mumby PJ. 2015.** Regional-scale dominance of non-framework building corals on Caribbean reefs affects carbonate production and future reef growth. *Global Change Biology* **21**: 1153–1164.
- Reaka-Kudla M, Feingold JS & Glynn W. 1996.** Experimental studies of rapid bioerosion of coral reefs in the Galapagos Islands. *Coral Reefs* **15**: 101–107.
- Reynaud-Vaganay S, Gattuso JP, Cuif JP, Jaubert J & Juillet-Leclerc A. 1999.** A novel culture technique for scleractinian corals: application to investigate changes in skeletal  $\delta^{18}\text{O}$  as a function of temperature. *Marine Ecology Progress Series* **180**: 121–130.
- Risk M, Sammarco P & Edinger E. 1995.** Bioerosion in *Acropora* across the continental shelf of the Great Barrier Reef. *Coral reefs* **14**: 79–86.

- Rivolta A, Rodríguez C, Rodríguez JG & Molins L. 2015.** Criptofauna asociada a colonias muertas de *Orbicella annularis* en el Parque Nacional San Esteban, Venezuela. *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela* **54**.
- Rodríguez J & Villamizar E. 2000.** Estructura de la comunidad de peces arrecifales de Playa Mero, Parque Nacional Morrocoy, Venezuela. *Revista de Biología Tropical* **48 Suplemento 1**: 107–113.
- Roff G, Zhao Jx & Mumby PJ. 2015.** Decadal-scale rates of reef erosion following El Niño-related mass coral mortality. *Global Change Biology* **21**: 4415–4424.
- Sammarco PW & Risk MJ. 1990.** Large-scale patterns in internal bioerosion of Porites: cross continental shelf trends on the Great Barrier Reef. *Marine Ecology Progress Series* **59**: 145–156.
- Schutte VG, Selig ER & Bruno JF. 2010.** Regional spatio-temporal trends in Caribbean coral reef benthic communities. *Marine Ecology Progress Series* **402**: 115–122.
- Scoffin T, Stearn C, Boucher D, Frydl P, Hwkins C, Hunter I & MacGeachy J. 1980.** Calcium carbonate budget of a fringing reef on the west coast of Barbados. *Bulletin of Marine Science* **30**: 475–508.
- Tribollet A & Golubic S. 2011.** Reef bioerosion: agents and processes. En: **Dubinsky Z & Stambler N** (Eds.) *Coral Reefs: An Ecosystem in Transition*, Springer, Berlin Heidelberg, pp. 435–450.
- USFWS. 2014.** *Endangered and Threatened Wildlife and Plants; Adding 20 Coral Species to the List of Endangered and Threatened Wildlife*, volume 79. US Government Printing Office: United States Fish and Wildlife Service (USFWS), Washington D.C., USA, 67356–67359 pp.
- Villamizar E. 2000.** Estructura de una comunidad arrecifal en Falcón, Venezuela, antes y después de una mortalidad masiva. *Revista de Biología Tropical* **48 Suplemento 1**: 19–30.
- Villamizar E, Yranzo A, González M, Herrera AT, Pérez J & Camisotti H. 2014.** Diversidad y condición de salud de corales pétreos en algunos arrecifes del Parque Nacional Archipiélago Los Roques, Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica* **34**: 257–279.
- Yarlett RT, Perry CT, Wilson RW & Philpot KE. 2018.** Constraining species-size class variability in rates of parrotfish bioerosion on Maldivian coral reefs: Implications for regional-scale bioerosion estimates. *Marine Ecology Progress Series* **590**: 155–169.