



## Bioerosión por ramoneo en los arrecifes coralinos del Pacífico colombiano: el caso de *Diadema mexicanum* (Echinoidea: Diadematidae)

### Coral reef bioerosion in the Colombian Pacific: *Diadema mexicanum* (Echinoidea: Diadematidae) study case

Levy D. Obonaga, Mauro Giovanni Zucconi y Edgardo Londoño-Cruz

0000-0001-8329-9359

0000-0002-4925-2298

Universidad del Valle, Departamento de Biología, Grupo de Investigación en Ecosistemas Rocosos Intermareales y Submareales Someros-LITHOS, Apartado aéreo 25360, Cali, Colombia.

levy.obonaga@correounivalle.edu.co, mauro.zucconi@correounivalle.edu.co, edgardo.londono@correounivalle.edu.co

#### RESUMEN

Los equinoideos son un componente importante de las comunidades bentónicas y pueden llegar a modificar directamente la distribución y abundancia relativa de algas y corales, y ser un agente importante en el proceso de bioerosión. A pesar de los estudios realizados en el Pacífico colombiano sobre equinoideos, se desconoce la tasa de bioerosión por ramoneo del equinodermo *Diadema mexicanum* en los arrecifes de la isla Gorgona; considerando las abundancias de este equinoideo y su potencial efecto sobre el ecosistema coralino, en este trabajo se calculó la tasa de bioerosión. Para esto, se efectuaron muestreos aleatorios con cuadrantes de 1 m<sup>2</sup> en las tres zonas (Trasarrecife ±1.0 m de profundidad, Planicie ±0.5 m y Frente ±3.0 m en marea baja) del arrecife La Azufrada (Parque Nacional Natural Isla Gorgona). Los erizos dentro del cuadrante fueron contados y medidos (ancho de la testa). En adición, se capturaron 90 individuos (30 por zona), para determinar la tasa de bioerosión. La densidad y talla promedio fueron de 8.28±11.65 ind./m<sup>2</sup> y 19.62±5.02 mm, respectivamente. La tasa promedio de bioerosión fue de 0.083 KgCaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>/año, y se vio afectada significativamente por el tamaño del equinoideo ( $p<0.001$ ) y la zona arrecifal ( $p=0.0002$ ). También se observó una relación directa entre la cantidad de carbonato de calcio intestinal y la profundidad ( $p=0.043$ ) y la talla ( $p<0.001$ ). Finalmente, se puede afirmar que, aunque los erizos grandes pueden ocasionar un efecto importante sobre el arrecife, debido a su baja abundancia relativa es probable que la erosión causada por *D. mexicanum* no sea una amenaza para el arrecife La Azufrada, lo que se ve reflejado en una tasa de bioerosión relativamente baja en comparación con otros arrecifes del Pacífico Oriental Tropical.

**PALABRAS CLAVE:** Bioerosión, Pacífico Oriental, Erizo de mar, Arrecife coralino, Isla Gorgona.

#### ABSTRACT

Echinoids are an important component of benthic communities; they can directly modify the distribution and relative abundance of algae and corals as well as be an agent in the process of bioerosion. Despite research on echinoids in the Colombian Pacific, the bioerosion rate due to grazing by *Diadema mexicanum* on the coral reefs of Gorgona Island remains unknown. Therefore, considering the relative high abundance of this echinoid and its potential negative effects on coral reefs, the main objective of this study was to determine the rate of bioerosion. To accomplish this, 1-m<sup>2</sup> quadrats were randomly established in each of three reef zones (at low tide, Backreef: ±1 m depth, Reef plain: ±0.5 m and Reef front: ±3.0 m) of La Azufrada fringing reef (Gorgona Island National Natural Park). Sea urchins were counted and measured (test diameter) inside the quadrats, and 30 urchins per zone (90 in total) were collected to estimate the bioerosion rate. The average sea urchin density and size (±SD) were 8.28±11.65 ind./m<sup>2</sup> and 19.62±5.02 mm, respectively. The average bioerosion rate for the reef was 0.083 kg CaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>/yr, and it was significantly affected by echinoid size ( $p<0.001$ ) and reef zone ( $p=0.0002$ ). Additionally, a direct relationship was observed between intestinal calcium carbonate (CaCO<sub>3</sub>) and depth ( $p=0.043$ ) and size ( $p<0.001$ ). Finally, although large sea urchins may have important effects, it is unlikely that the bioerosion caused by *D. mexicanum* presents a threat to La Azufrada fringing reef due to its low relative abundance; this is reflected by the relatively low bioerosion rate relative to other reefs in the Tropical Eastern Pacific.

**KEYWORDS:** Bioerosion, Eastern Pacific, Sea urchin, Coral reefs, Gorgona Island.

DOI: 10.25268/bimc.invemar.2017.46.2.726

Publicado por INVEMAR

Este es un manuscrito de acceso abierto bajo la licencia CC Reconocimiento-No Comercial-Compartir Igual

Published by INVEMAR

This is an open Access article under the CC BY-NC-SA

## INTRODUCCIÓN

Los arrecifes coralinos son considerados como uno de los ecosistemas más biodiversos del mundo (Hoegh-Guldber *et al.*, 2007). Dentro de las especies que albergan estos ecosistemas, se encuentran organismos causantes de bioerosión. De acuerdo con Neumann (1966), la bioerosión es la destrucción y remoción de material consolidado o sustrato lítico por la acción directa de organismos. Los organismos causantes de bioerosión han sido divididos en microperforadores, macroperforadores y raspadores (Tribollet y Golubic, 2011). Dentro de los raspadores se encuentran principalmente peces [*e.g.* Labridae (subfamilia Scarinae), Balistidae y Tetraodontidae] y erizos regulares (*e.g.* Diadematidae y Cidaridae) (Downing y El-Zahr, 1987; Londoño-Cruz *et al.*, 2003; Hernández-Ballesteros *et al.*, 2013).

Los equinoideos o erizos regulares son un grupo de la fauna bentónica que juega un papel ecológico importante en la estructura comunitaria (Herrera-Escalante *et al.*, 2005; Barberá *et al.*, 2011). Estos organismos son generalmente herbívoros y se alimentan tanto de micro como de macroalgas (Lawrence, 1975), las cuales desprenden del sustrato utilizando su pico corneo (linterna de Aristóteles). Mediante este ramoneo, como es conocida esta forma de alimentación, los erizos remueven (*i.e.* bioerosionan) pequeñas fracciones del material sobre el cual crecen las algas que, en el caso de los arrecifes coralinos, es carbonato de calcio. Cuando las densidades poblacionales de equinoideos son bajas, los efectos sobre la comunidad arrecifal, en particular sobre los corales, pueden ser positivos, pues liberan espacio para el asentamiento coralino (Sammarco, 1982; Morrison, 1988; Sánchez-Jeréz *et al.*, 2001; Dumont *et al.*, 2013), pero cuando son altas, las tasas de bioerosión pueden ser excesivas con un concomitante deterioro y debilitamiento arrecifal (Glynn *et al.*, 1979; Bak, 1990; Glynn y Leyte-Morales, 1997). En adición, se ha documentado que existen una serie de factores, tanto bióticos (*e.g.* depredación, territorialidad, densidad poblacional y tamaño de los individuos), como abióticos (*e.g.* hora del día, zona del arrecife y profundidad), que afectan la tasa de bioerosión por equinoideos (Glynn, 1988; Eakin, 1992; Bak, 1994; Nodarse, 2001; Toro-Farmer *et al.* 2002; Herrera-Escalante *et al.*, 2005).

Dentro de los equinoideos, algunas de las especies pertenecientes al género *Diadema* se destacan por su capacidad bioerosionadora (*e.g.* *D. antillarum* Philippi en el Caribe y Atlántico y *D. savignyi* (Audouin) y *D. setosum* (Leske) en el Indo-Pacífico – Bak, 1990, 1994; Carreiro-Silva y McClanahan, 2001; Dumont *et al.*, 2013). En el Pacífico Oriental Tropical, *D. mexicanum* A. Agassiz es una de las especies más conspicuas (Lawrence, 2007) y su efecto bioerosivo ha sido estudiado en

## INTRODUCTION

Coral reefs are one of the most biodiverse ecosystems in the world (Hoegh-Guldber *et al.*, 2007); however, some of the species these ecosystems harbor, cause bioerosion. According to Neumann (1966), bioerosion is the destruction and removal of consolidated material or lytic substrate by the direct action of organisms, which have been divided into microborers, macroborers and grazers (Tribollet and Golubic, 2011). Grazers are mainly fish [*e.g.*, Labridae (subfamily Scarinae), Balistidae and Tetraodontidae] and regular urchins (*e.g.*, Diadematidae and Cidaridae) (Downing and El-Zahr, 1987; Hernández-Ballesteros *et al.*, 2013; Londoño-Cruz *et al.*, 2003).

The echinoids, or regular sea-urchins, are a group of benthic fauna that play an important ecological role in community structure (Herrera-Escalante *et al.*, 2005; Barberá *et al.*, 2011). These organisms are generally herbivorous and feed on both micro- and macroalgae (Lawrence, 1975), which they detach from the substrate using their beak (Aristotle's lantern). Using this method of feeding, known as grazing, sea-urchins remove (*i.e.*, bioerode) small fractions of the material on which the algae grow, *i.e.*, calcium carbonate (CaCO<sub>3</sub>) in the case of coral reefs. When the densities of echinoid populations are low, the effects of grazing on the reef community, particularly on corals, can be positive, as it opens space for coral settlement (Sammarco, 1982; Morrison, 1988; Sánchez-Jeréz *et al.*, 2001; Dumont *et al.*, 2013), but when densities are high, rates of bioerosion may be excessive and may cause reef deterioration and weakening (Glynn *et al.*, 1979; Bak, 1990; Glynn and Leyte-Morales, 1997). In addition to population density, there are other factors, both biotic (*e.g.*, predation, territoriality, population density and the size of individuals) and abiotic (*e.g.*, time of day and reef area and depth), that affect the rate of bioerosion by echinoids (Glynn, 1988; Eakin, 1992; Bak, 1994; Nodarse, 2001; Toro-Farmer *et al.* 2002; Herrera-Escalante *et al.*, 2005).

Some echinoid species in the genus *Diadema* stand out for their bioerosion capacity (*e.g.*, *D. antillarum* Philippi in the Caribbean and Atlantic and *D. savignyi* (Audouin) and *D. setosum* (Leske) in the Indo-Pacific - Bak, 1990, 1994; Carreiro-Silva and McClanahan, 2001; Dumont *et al.*, 2013). In the Tropical Eastern Pacific, *D. mexicanum* A. Agassiz is one of the most conspicuous species (Lawrence, 2007), and its bioerosive effect has been studied in regions such as the Galapagos (Ecuador), Panama, Costa Rica and Mexico

regiones como las Galápagos (Ecuador), Panamá, Costa Rica y México (Glynn, 1988; Guzmán y Cortes, 1992; Herrera-Escalante *et al.*, 2005; Alvarado *et al.*, 2012). En Colombia, los arrecifes de la isla Gorgona han sido objeto de diversos estudios (Zapata, 2001; Zapata y Vargas-Ángel, 2003; Zapata *et al.*, 2010); sin embargo, han sido pocos los realizados sobre equinoideos y en particular sobre *D. mexicanum*. En adición, los pocos trabajos realizados sobre equinoideos se han centrado más en la taxonomía y en la distribución espacial (Vargas-Ángel, 2003; Neira y Cantera, 2005), que en el papel como bioerosionadores. Los únicos registros que se tienen de bioerosión por equinoideos en el Pacífico colombiano son el de Toro-Farmer *et al.* (2002) en arrecifes coralinos (Playa Blanca, isla Gorgona) y el de Lozano *et al.* (2011) en ecosistemas rocosos (isla Palma, bahía Málaga). Por lo anterior, el presente trabajo tuvo como objetivo determinar la tasa de bioerosión por *D. mexicanum* en el arrecife de La Azufrada (isla Gorgona) y evaluar si dicha tasa fue afectada por el tamaño de los individuos, la zona arrecifal y la profundidad.

## ÁREA DE ESTUDIO

La isla Gorgona, la cual hace parte del Parque Nacional Natural Gorgona (una de las cinco áreas protegidas dentro del Pacífico colombiano), está ubicada a 30 km del continente (Guapi, Cauca) (3°00'55" N, 78°14'30" W) y constituye el territorio insular más extenso (13.2 km<sup>2</sup>) sobre la plataforma continental del Pacífico colombiano (Figura 1). Gorgona está influenciada por la Zona de Convergencia Intertropical, lo que determina su clima biestacional y el patrón anual de precipitación unimodal (Zapata *et al.*, 2010). El ciclo mareal en la isla es semidiurno, con una amplitud de aproximadamente 4 m (Prahl *et al.*, 1979). Uno de los principales arrecifes coralinos en la isla es La Azufrada, el cual es relativamente pequeño (aproximadamente 0.094 km<sup>2</sup>) y poco desarrollado. Los principales constructores del andamio arrecifal son corales ramificados del género *Pocillopora* (*e.g.* *P. damicornis* (Linnaeus) y *P. capitata* Verrill), seguido de algunas colonias de corales masivos (*e.g.* *Porites* spp. y *Pavona* spp.). El arrecife presenta un patrón de zonación poco definido con tres zonas características: Trasarrecife (TR), Planicie (PL) y Frente (FR), desde costa hacia mar afuera: la primera zona posee una cobertura de coral menor a 50%, con parches de coral y arena, y su profundidad es  $\pm 1$  m en marea baja; en la segunda la cobertura de coral vivo está entre 80 y 90%, y es la zona más somera ( $\pm 0.5$  m) en marea baja; en la tercera la cobertura coralina disminuye drásticamente al aumentar la profundidad ( $\pm 3.0$  m). Para más información sobre los arrecifes coralinos de la isla ver Zapata (2001).

(Glynn, 1988; Guzmán and Cortes, 1992; Herrera-Escalante *et al.*, 2005; Alvarado *et al.*, 2012). In Colombia, the reefs of Gorgona Island have been the subject of several studies (Zapata, 2001, Zapata and Vargas-Ángel, 2003, Zapata *et al.*, 2010), but few have been conducted on echinoids, particularly *D. mexicanum*. In addition, the few studies on echinoids have focused more on their taxonomy and spatial distribution (Vargas-Ángel, 2003; Neira and Cantera, 2005) than on their role as bioeroders. The only records of echinoid bioerosion in the Colombian Pacific are from Toro-Farmer *et al.* (2002) in coral reefs (Playa Blanca, Gorgona Island) and Lozano *et al.* (2011) in rocky ecosystems (Palma Island, Málaga bay). Therefore, the objective of this work was to determine the rate of bioerosion by *D. mexicanum* on La Azufrada reef (Gorgona Island) and to evaluate if this rate was affected by the size of individuals, reef zone and depth.

## STUDY AREA

Gorgona Island (2° 58'N, 78°11'W), which is part of Gorgona National Natural Park (one of the five protected areas within the Colombian Pacific), located 30 km off Guapi (Cauca), the nearest populated area in the mainland, is the largest island (13.2 km<sup>2</sup>) on the Colombian Pacific continental shelf (Fig. 1). The position of Gorgona Island with respect to the Intertropical Convergence Zone determines the bi-seasonal climate and unimodal annual precipitation pattern (Zapata *et al.*, 2010). The tidal cycle on the island is semidiurnal with an amplitude of approximately 4 m (Prahl *et al.*, 1979). One of the main coral reefs on the island is La Azufrada, which is relatively small (approximately 0.094 km<sup>2</sup>) and underdeveloped. The main builders of the reef framework are branching corals of the genus *Pocillopora* (*e.g.*, *P. damicornis* (Linnaeus) and *P. capitata* (Verrill)) followed by some colonies of massive corals (*e.g.*, *Porites* spp. and *Pavona* spp.). The reef lacks a clear zonation pattern; however, three zones can be recognized: Back-reef (TR), Reef flat (PL) and Reef front (FR). The coral cover of the first zone is less than 50% with patches of coral and sand, and its depth is  $\pm 1$  m at low tide. The second zone is the shallowest area ( $\pm 0.5$  m) at low tide, and the living coral cover is between 80 and 90%. In the third zone, the coral cover drastically decreases as depth increases ( $\pm 3.0$  m). For more information on the coral reefs of the island, see Zapata (2001).

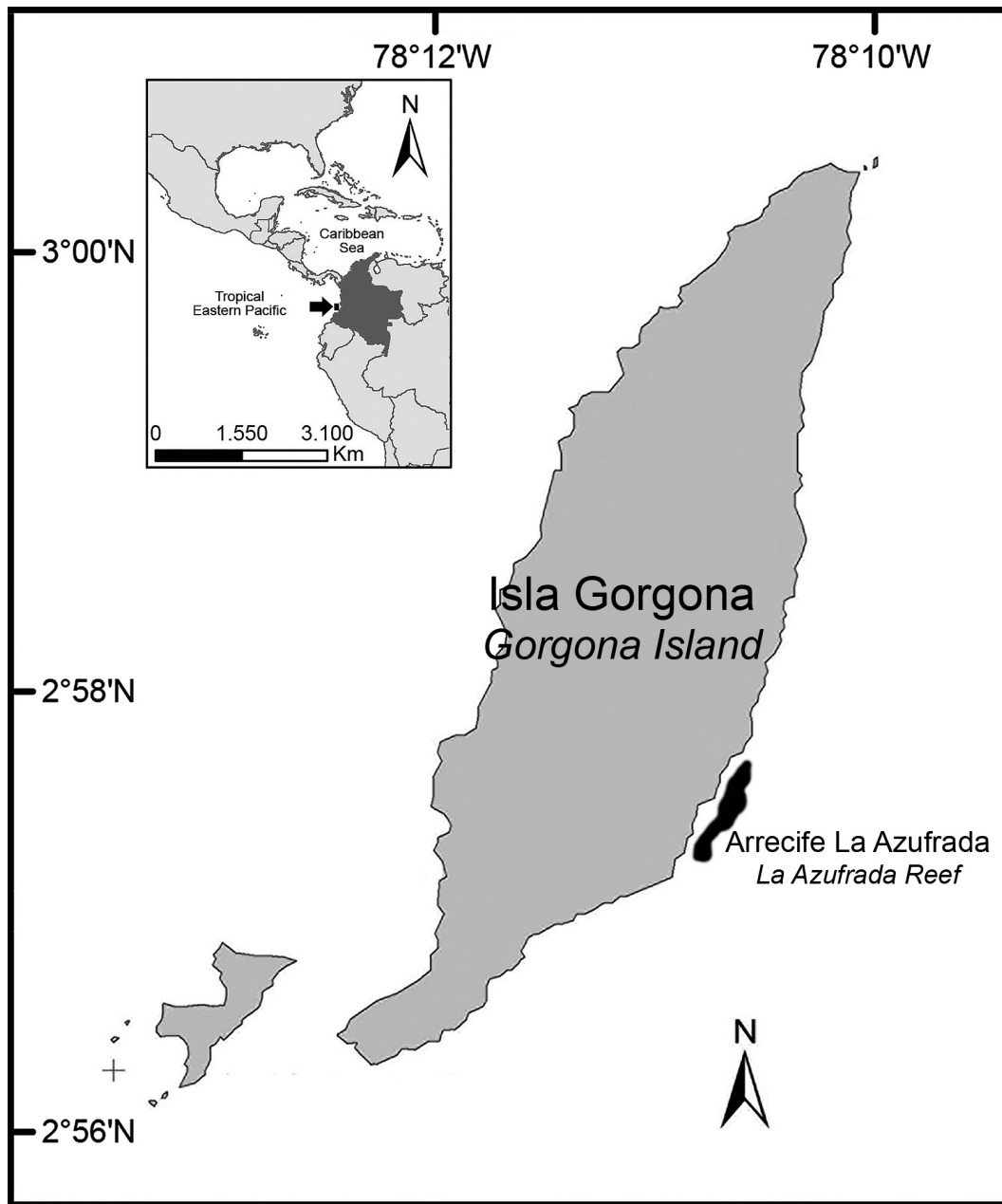


Figura 1. Ubicación de la Isla Gorgona (flecha) en el Pacífico colombiano y el arrecife La Azufrada en la Isla.

Figure 1. Location of Gorgona Island in the Colombian Pacific (arrow) and La Azufrada reef in the Island.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Densidad, talla y profundidad

Los muestreos poblacionales fueron realizados en noviembre de 2014 y abril y julio de 2015, siguiendo el método propuesto por Toro-Farmer *et al.* (2002). Se utilizaron 320 cuadrantes de 1 m<sup>2</sup> distribuidos de manera aleatoria en cada zona arrecifal, TR (n=100), PL (n=115) y FR (n=105). Para determinar el tamaño corporal se midió

## MATERIALS AND METHODS

### Density, size and depth

Population samples were conducted in November 2014 and April and July 2015 following the method proposed by Toro-Farmer *et al.* (2002). Three hundred and twenty 1 m<sup>2</sup> quadrats were randomly distributed in each reef zone, TR (n=100), PL (n=115) and FR (n=105). To determine body size, test width of all individuals within the quadrats

el ancho de la testa de todos los individuos dentro de los cuadrantes, con un calibrador digital subacuático (Zebra Tech), el cual, a su vez, registraba la profundidad a la cual se hizo la medición. Todos los individuos muestreados fueron clasificados en tres clases de tamaño: Pequeños (< 15 mm): P, Medianos (>15mm - < 20mm): M, y Grandes (> 20mm): G, según lo propuesto por Herrera-Escalante *et al.* (2005). Para determinar el contenido de carbonato de calcio (CaCO<sub>3</sub>) intestinal se recolectó de manera sistemática el último individuo de cada diez contados (dentro del cuadrante) hasta completar 30 por zona arrecifal. Posteriormente, los erizos recolectados fueron fijados (inyección con formalina al 10%), debidamente rotulados y transportados en recipientes plásticos (5 L) con formalina al 10% hasta los laboratorios de Biología Marina de la Universidad del Valle en Cali.

### Tasa de bioerosión

La cantidad de carbonato de calcio (CaCO<sub>3</sub>) intestinal de los 90 erizos recolectados fue calculada haciendo algunas modificaciones del protocolo propuesto por Carreiro-Silva y McClanahan (2001): El sistema digestivo fue extraído, secado en un horno a 60°C por 48 h y pesado en una balanza analítica (precisión 0.0001 g). Posteriormente, fue calcinado en una mufla a 550°C por 3 h, para eliminar el material orgánico y conservar solamente la porción inorgánica. La diferencia de peso antes y después de la incineración fue usada para calcular la materia orgánica. Finalmente, la fracción inorgánica fue tratada con ácido clorhídrico HCL a 5% y lavada con agua destilada en papel filtro, para ser secada al horno a 60 °C por 12 h. La diferencia de peso seco antes y después de la digestión fue usada para calcular la cantidad de CaCO<sub>3</sub> intestinal de cada individuo. Para calcular la tasa de bioerosión se asumió un tiempo de recambio intestinal de 24 h (Glynn *et al.*, 1979; Bak, 1990; Herrera-Escalante *et al.*, 2005).

La tasa de bioerosión fue calculada teniendo en cuenta: 1) el promedio de carbonato de calcio presente en individuos de una talla dada (P, M, G) expresada en kilogramos y 2) densidad promedio de individuos de esa talla en cada zona arrecifal (TR, PL, FR). La sumatoria de las tasas parciales, a través de las zonas arrecifales o a través de las clases de tamaño, permitió calcular la tasa de bioerosión total para el arrecife corrigiendo por la densidad etaria (ver ecuación 1).

was measured with an underwater digital caliper (Zebra Tech) that also recorded depth at which the measurement was made. All sampled individuals were classified into three size classes: Small (<15 mm, P), Medium (>15 mm-<20 mm, M) and Large (>20 mm, G) as proposed by Herrera-Escalante *et al.* (2005). To determine the intestinal content of CaCO<sub>3</sub>, the last individual of every ten that was counted (within the quadrat) was systematically collected for a total of 30 per reef zone. The collected urchins were subsequently fixed (injection with 10% formalin), properly labeled and transported in plastic containers (5 L) containing 10% formalin to the Marine Biology laboratories of the Universidad del Valle in Cali.

### Bioerosion rate

The amount of intestinal CaCO<sub>3</sub> in the 90 collected sea-urchins was determined following the protocol proposed by Carreiro-Silva and McClanahan (2001) with modifications: the digestive system was extracted, dried in an oven at 60 °C for 48 h and weighed on an analytical balance (precision of 0.0001 g). It was subsequently burned in a muffle furnace at 550 °C for 3 h to remove the organic material so that only the inorganic portion was preserved; the difference in weight before and after incineration was used to calculate the amount of organic matter. Finally, the inorganic fraction was treated with 5% HCl and washed with distilled water on filter paper before being dried at 60 °C for 12 h. The difference in the dry weight before and after digestion was used to calculate the amount of intestinal CaCO<sub>3</sub> in each individual. To calculate the bioerosion rate, a 24-h intestinal turnover period was assumed (Glynn *et al.*, 1979; Bak, 1990; Herrera-Escalante *et al.*, 2005).

The bioerosion rate was calculated considering 1) the average CaCO<sub>3</sub> present in individuals of a given size (P, M, G) expressed in kg and 2) the average density of individuals of that size in each reef zone (TR, PL, FR). The sum of the partial rates by reef zones or size classes allowed us to calculate the total bioerosion rate for the reef, correcting for age density (see Equation 1).

Ecuación

Equation

$$TBT(Dm) = \sum_{i=1}^3 \sum_{j=1}^3 \bar{X}_{ij} \times \rho_{ij} \times 365$$

Donde:

TBT(Dm) = Tasa de bioerosión total por *D. mexicanum* en el arrecife La Azufrada

*i* = Clase de tamaño

*j* = Zona arrecifal

$\bar{X}_{ij}$  = Promedio de carbonato de calcio (en kg) para un tamaño dado en una zona arrecifal dada

$p_{ij}$  = Densidad de *D. mexicanum* de un tamaño dado en una zona arrecifal dada.

### Análisis de los datos

Se calculó la densidad poblacional para todo el arrecife y para cada zona. En adición, se determinó el tipo de distribución espacial (*i.e.* agregada, uniforme, aleatoria) de la población usando el índice de dispersión ( $I = \text{Varianza}/\text{Media}$ ), el cual se evaluó a través de la prueba Chi-cuadrado ( $\chi^2$ ) (Elliot, 1977). La densidad de los erizos fue evaluada entre zonas arrecifales a través de un modelo lineal generalizado siguiendo una distribución binomial negativa, debido a la sobredispersión de los datos ( $z=3.71$ ;  $p < 0.001$ ). Como los datos de talla no cumplieron los supuestos de normalidad (Anderson-Darling,  $A=6.52$ ;  $p < 0.0001$ ) y homogeneidad de varianzas (Levene,  $F=20.81$ ;  $p < 0.000$ ), se realizó una prueba de aleatorización (10000 iteraciones), con la cual se generó una distribución de referencia (Edgington y Onghena, 2007), para evaluar el efecto de las zonas arrecifales sobre la talla de los erizos. Cuando se encontraron diferencias significativas, se realizaron pruebas de comparación múltiple. Por otro lado, la tasa de bioerosión (transformada con logaritmo natural) se evaluó utilizando ANOVA factorial, con tallas (tres niveles) y zona arrecifal (tres niveles) como factores explicativos. Dado que una de las combinaciones de los factores (P-TR) no tenía repeticiones, no se incluyó en el modelo la interacción entre factores. Cuando se hallaron diferencias significativas, se utilizó la prueba de comparación múltiple de Tukey. Finalmente, se realizaron dos regresiones lineales para determinar la dependencia del contenido de  $\text{CaCO}_3$  intestinal; la primera con la talla de los individuos y la segunda con la profundidad de recolecta del individuo. El dato de profundidad de recolecta fue estandarizado con relación al Chart Datum, utilizando el programa de licencia libre WXTide32, versión 4.7 (Free Software Foundation Inc. 2007). Todos los análisis fueron realizados con el programa de licencia libre R (R Core Team, 2014), versión 3.1.0, con un valor de significancia de  $\alpha=0.05$  y siguiendo los supuestos estadísticos (Zar, 1999).

Where:

TBT(Dm)=Total bioerosion rate by *D. mexicanum* in La Azufrada reef

*i*=Size class

*j*=Reef zone

$\bar{X}_{ij}$  =Average  $\text{CaCO}_3$  (in kg) for a given size class in a given reef zone

$p_{ij}$  =Density of *D. mexicanum* of a given size in a given reef zone.

### Data analysis

The population density of *D. mexicanum* was calculated for the entire reef and for each reef zone. The spatial distribution (*i.e.*, clustered, uniform, random) of the population was determined using the dispersion index ( $I = \text{variance}/\text{mean}$ ) and tested with a Chi-square ( $\chi^2$ ) test (Elliot, 1977). Sea-urchin density was tested between reef zones with a generalized linear model under a negative binomial distribution due to the overdispersion of the data ( $z=3.71$ ,  $p < 0.001$ ). Because size data was not normal (Anderson-Darling,  $A=6.52$ ,  $p < 0.0001$ ) and homoscedastic (Levene,  $F=20.81$ ;  $p < 0.000$ ), a randomization test was performed (10,000 iterations), from which a reference distribution was generated (Edgington and Onghena, 2007) in order to evaluate the effect of reef zones on sea-urchin size. When significant differences were found, multiple comparison tests were performed. The rate of bioerosion (transformed with natural logarithm) was evaluated using a factorial ANOVA with size (three levels) and reef zone (three levels) as explanatory factors. Because one of the factor combinations (P-TR) had no replicates, the interaction between factors was not included in the model. When significant differences were found, Tukey's multiple comparison test was used. Finally, two linear regressions were performed to determine the dependence of the intestinal  $\text{CaCO}_3$  content on the size of the individuals and the capture depth, respectively. The capture depth data were standardized relative to the chart datum using the free software WXTide32, version 4.7 (Free Software Foundation Inc. 2007). All analyses were performed with the free software R (R Core Team, 2014), version 3.1.0, using a significance value of  $\alpha=0.05$  and following the relevant statistical assumptions (Zar, 1999).

## RESULTADOS

### Densidad, talla y profundidad

Se contaron 2650 individuos de *D. mexicanum*, lo que arrojó una densidad arrecifal promedio de  $8.28 \pm 11.65$  ind/m<sup>2</sup>. Las densidades poblacionales entre las zonas difirieron significativamente, siendo FR la zona con mayor densidad promedio ( $13.0 \pm 11.53$  ind/m<sup>2</sup>), seguida por PL ( $6.73 \pm 8.46$  ind/m<sup>2</sup>) y TR ( $5.11 \pm 13.38$  ind/m<sup>2</sup>) (Fig. 2A). Aunque la densidad fue más baja en TR, fue en esta zona donde se contó el mayor número de individuos ( $n = 77$ ) en un cuadrante. Por otra parte, el índice de dispersión (*I*) mostró que *D. mexicanum* se distribuyó de manera agregada.

En relación con la talla, se midieron un total de 860 individuos, de los cuales 45.7% correspondieron a individuos de tamaño M, 40.6% a G y 13.7% a P. La talla promedio de los equinoideos fue de  $19.62 \pm 5.02$  mm, con un máximo de 41.5 mm y un mínimo de 9.0 mm. Se encontraron diferencias significativas en las tallas entre todas las zonas, siendo TR la zona con la mayor talla promedio ( $22.86 \pm 5.62$  mm), seguida por PL ( $19.80 \pm 4.98$  mm) y FR ( $17.86 \pm 3.75$  mm) (Fig. 2B). Las tallas mostraron un patrón inverso a lo encontrado en la densidad; es decir, la zona con mayor densidad (FR) presentó los individuos más pequeños y viceversa (Fig. 2B). Finalmente, la profundidad media a la cual se hicieron las mediciones de los equinoideos aumentó gradualmente desde la costa hacia mar afuera, así: TR – 1.49 m, PL – 1.83 m y FR – 3.62 m.

## RESULTS

### Density, size and depth

A total of 2,650 individuals of *D. mexicanum* were counted, which resulted in an average reef density of  $8.28 \pm 11.65$  ind/m<sup>2</sup>. Population densities differed significantly between reef zones, with FR showing the highest average density ( $13.0 \pm 11.53$  ind/m<sup>2</sup>) followed by PL ( $6.73 \pm 8.46$  ind/m<sup>2</sup>) and TR ( $5.11 \pm 13.38$  ind/m<sup>2</sup>) (Fig. 2A). Although density was lowest in TR, the largest number of individuals ( $n = 77$ ) in a quadrant was counted in this area. Finally, the dispersion index (*I*) showed that *D. mexicanum* depicts an aggregated distribution pattern.

Size was measured in a total of 860 individuals, of which 45.7% corresponded to individuals of size M, 40.6% to G and 13.7% to P. The mean size of the sea-urchins was  $19.62 \pm 5.02$  mm, with a maximum of 41.5 mm and a minimum of 9.0 mm. There were significant differences in size among all reef zones, with TR being the zone with the greatest average sized individuals ( $22.86 \pm 5.62$  mm) followed by PL ( $19.80 \pm 4.98$  mm) and FR ( $17.86 \pm 3.75$  mm) (Fig. 2B). The sizes were inversely related to the density; *i.e.*, the area with the highest density (FR) had the smallest individuals and vice versa (Fig. 2B). Finally, the mean depth at which the echinoid measurements were performed gradually increased from the coast to the sea as follows: TR: 1.49 m, PL: 1.83 m and FR: 3.62 m.

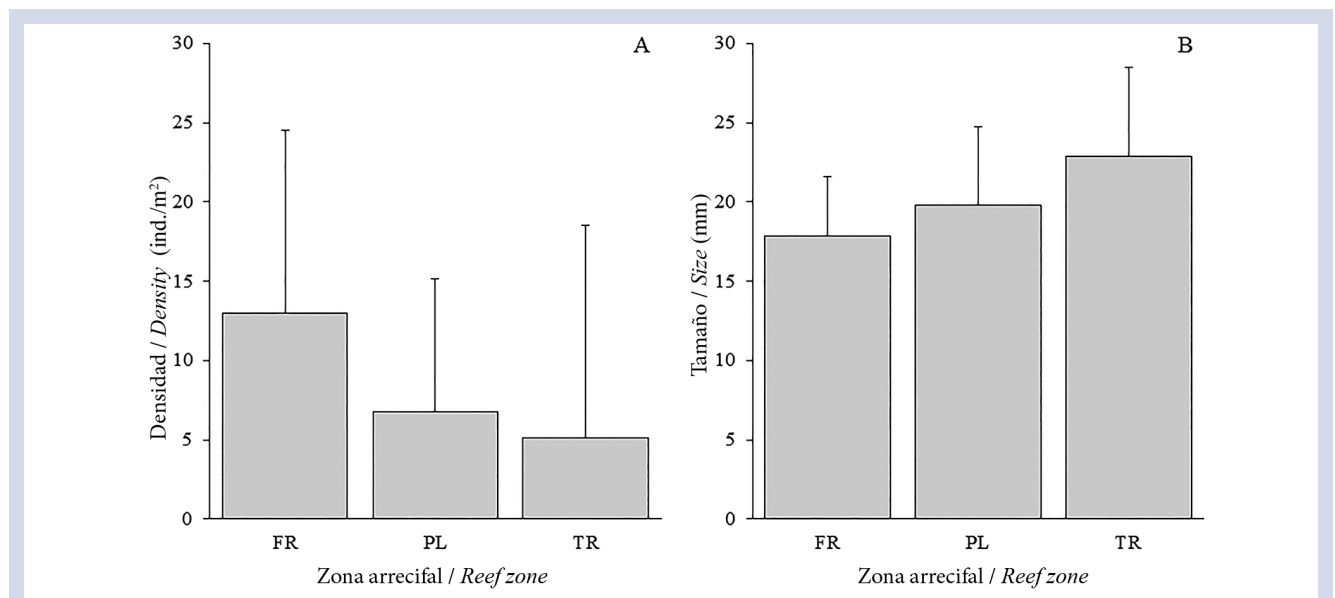


Figura 2. Promedio ( $\pm$ DE) de la densidad (A) y tamaño (B) del erizo *Diadema mexicanum* en cada zona arrecifal (FR= Frente, PL= Planicie, TR= Trasarrecife) del arrecife La Azufrada, isla Gorgona, Pacífico colombiano.

Figure 2. Mean ( $\pm$ SD) density (A) and size (B) of the sea urchin *Diadema mexicanum* in each reef zone (FR=Front, PL=Plateau-ridge, TR=Transarrecife) of the Azufrada Reef, Gorgona Island, Colombian Pacific.

### Tasa de bioerosión

En los cálculos de la tasa de bioerosión se utilizaron 81 de los 90 datos disponibles, debido a posibles errores en el proceso de calcinado y digestión de la muestra. El tamaño de los equinoideos afectó significativamente la tasa de bioerosión en términos generales, los individuos de tamaño G removieron mayores volúmenes que los M y los P (Fig. 3A). También se observó un efecto significativo de la zona arrecifal sobre la tasa de bioerosión; en este caso, solo se encontraron diferencias marginales entre FR y TR. La mayor tasa se presentó en FR, seguido por PL y TR (Fig. 3B). Por otro lado, se observó que el tamaño de los equinoideos (Fig. 4A) y la profundidad (Fig. 4B) afectaron significativamente el contenido de  $\text{CaCO}_3$  intestinal. Finalmente, la tasa promedio anual de bioerosión por *D. mexicanum* para el arrecife La Azufrada, considerando las abundancias relativas de cada clase de tamaño en cada zona arrecifal, fue de (Tabla 1).

### DISCUSIÓN

Conocer la densidad poblacional de los equinoideos en ecosistemas marinos como los arrecifes coralinos es importante, no solo porque afecta de forma directa la tasa de bioerosión sobre estos (*i.e.* a mayores densidades, mayores tasas de bioerosión), sino también porque ellos ayudan a modular las abundancias relativas y la composición de especies de algas y corales (Herrera-Escalante *et al.*, 2005). Las densidades poblacionales de *D. mexicanum* fueron relativamente altas si se comparan con otras zonas del Pacífico Oriental Tropical (Tabla 1); solo se han encontrado valores más altos en localidades (*e.g.* Isla Uva, Panamá) afectadas por eventos anómalos (*e.g.* fenómeno de El Niño) (Eakin, 1992). En dichas ocasiones, las altas densidades de equinoideos son la respuesta final a una serie de cambios ocasionados por el aumento en la temperatura del agua: incremento en la mortalidad del coral, rápido crecimiento de algas sobre el esqueleto coralino y finalmente un incremento en la abundancia de los equinoideos que se alimentan de estas (Glynn, 1988; Toro-Farmer *et al.*, 2002).

Durante el periodo de estudio se observaron grandes parches de coral muerto como resultado, quizás, de eventos anómalos de temperatura registrados para la región (NOAA, 2016). Además, se registraron mareas bajas extremas durante el mismo periodo (IDEAM, 2015). Es probable que este tipo de eventos desencadenaran el proceso antes mencionado, con el concomitante incremento en las densidades de los equinoideos. En adición, se ha

### Bioerosion rate

The calculation of the bioerosion rate was performed with 81 of the 90 collected sea-urchins, due to possible errors during the calcination and digestion of the samples. The size of sea-urchins significantly affected bioerosion rate; size G individuals removed larger volumes than the M and P individuals (Fig. 3A). There was also a significant effect of the reef zone on the bioerosion rate, but in this case, only marginal differences were found between FR and TR. The highest rate was in the FR followed by PL and TR (Fig. 3B). Furthermore, the size of the echinoids (Fig. 4A) and collection depth (Fig. 4B) also affected the content of  $\text{CaCO}_3$ . Finally, the average annual rate of bioerosion by *D. mexicanum* on La Azufrada reef, considering the relative abundances of each size class in each reef zone, was (Table 1).

### DISCUSSION

It is important to know the population density of echinoids in marine ecosystems, such as coral reefs, not only because it directly affects the bioerosion rate (*i.e.*, higher densities result in higher rates of bioerosion) but because echinoids help modulate the relative abundances and composition of algae and coral species (Herrera-Escalante *et al.*, 2005). In this study, the population densities of *D. mexicanum* on La Azufrada were relatively high compared to other areas of the Tropical Eastern Pacific (Table 1); higher values have only been found in localities (*e.g.*, Uva Island, Panama) affected by anomalous events (*e.g.*, El Niño) (Eakin, 1992). Under such conditions, the high densities of echinoids are the final response to a series of changes caused by higher water temperatures including increased coral mortality, rapid algal growth on the coral skeletons and, finally, an increase in the abundance of the echinoids that feed on them (Glynn, 1988; Toro-Farmer *et al.*, 2002).

During the study period, large patches of dead coral were observed, which possibly resulted from anomalous temperature events in the region (NOAA, 2016). Extreme low tides were also recorded during the same period (IDEAM, 2015). These types of events probably triggered the process of coral mortality with the concomitant increase in the densities of echinoids. In addition, echinoid densities are known to be related to individual size and substrate complexity (Londoño *et al.*, 2003; Lee, 2006); that is, the relationship between the number and size of refuges



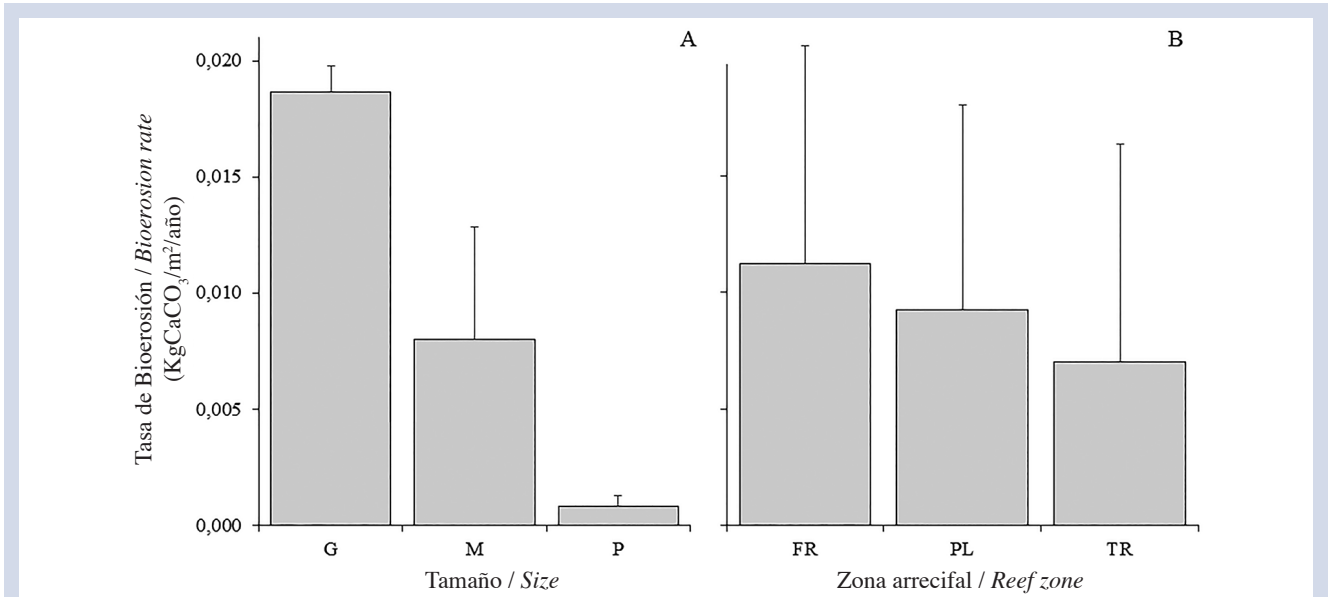


Figura 3. Tasa promedio de bioerosión (KgCaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>/año ± DE) por *Diadema mexicanum* discriminada por clase de tamaño (A) y zona arrecifal (B), en el arrecife La Azufrada, isla Gorgona, Pacífico colombiano.

Figure 3. Average rate of bioerosion (kg CaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>/yr±SD) by *Diadema mexicanum* by size class (A) and reef zone (B) on La Azufrada reef, Gorgona Island, Colombian Pacific.

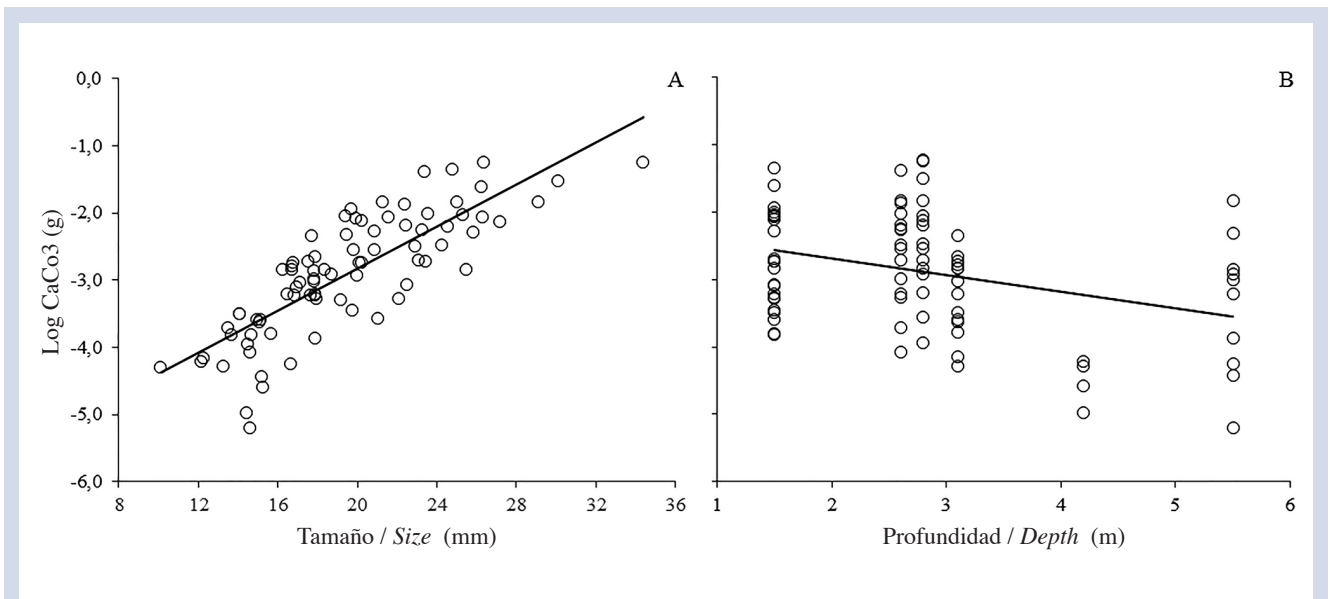


Figura 4. Cantidad de carbonato de calcio (CaCO<sub>3</sub>) intestinal (g) del erizo *Diadema mexicanum* en relación con el tamaño (mm) (A) y la profundidad (m) (B), en el arrecife La Azufrada, isla Gorgona, Pacífico colombiano.

Figure 4. Amount (g) of intestinal calcium carbonate (CaCO<sub>3</sub>) in the urchin *Diadema mexicanum* in relation to size (mm) (A) and depth (m) (B) on La Azufrada reef, Gorgona Island, Colombian Pacific.

documentado que las densidades de equinoideos están relacionadas con la complejidad del sustrato y la talla de los mismos (Londoño *et al.*, 2003; Lee, 2006); es decir, la relación entre el número y tamaño de refugios condiciona tanto la abundancia como el tamaño de los equinoideos que pueden colonizar un lugar determinado (Lozano-Cortés

determines both the abundance and size of the echinoids that can colonize an area (Lozano-Cortés *et al.*, 2011). In this study, the FR echinoids were smaller but more abundant than those of TR, which may be indicative of the structural complexity of these two areas. Although this characteristic was not measured, field observations suggest

*et al.*, 2011). Los equinoideos de FR son más pequeños, pero más abundantes que los de TR; esto puede ser un indicativo de la complejidad estructural de estas dos zonas; aunque esta característica no fue medida, observaciones en campo sugieren que los refugios en el TR son más grandes, pero menos abundantes que en FR, lo que permitiría la presencia de animales con tallas promedio más grandes, pero en menores abundancias, como se observó en este estudio. Además, se ha mostrado que existe una relación inversamente proporcional entre la cobertura coralina y la abundancia de los equinoideos (Glynn *et al.*, 1979; Bak, 1990), lo que podría explicar la alta abundancia de *D. mexicanum* en FR comparado con PL, la cual presenta una mayor cobertura coralina (Zapata, 2001). A pesar de lo anterior, lo más probable es que no sea un solo factor (*e.g.* cobertura coralina o tamaño de refugios) el que module tanto la estructura de tallas como la densidad poblacional de una especie en particular en las diferentes zonas de un ecosistema complejo, como un arrecife coralino, sino la interacción de varios factores (bióticos y abióticos) que se combinan para determinar las características individuales y poblacionales, de los organismos que se encuentran en una subdivisión particular (*e.g.* TR, PL, FR) del ecosistema.

Por otra parte, se ha sugerido la existencia de tres factores principales y significativos, a la hora de evaluar el efecto erosivo de los equinoideos en los arrecifes coralinos: la especie, la talla de los individuos y la densidad (Bak, 1994). Los resultados de este trabajo muestran evidencia del efecto que tiene la talla de los equinoideos sobre la cantidad de material removido desde el arrecife por individuos por unidad de área y tiempo (*i.e.* la tasa de bioerosión). Este resultado es congruente con lo registrado por otros autores en diferentes especies de equinoideos, *Echinometra mathaei* (McClanahan y Muthiga, 1989), *Centrostephanus coronatus* (Toro-Farmer *et al.*, 2002), *Diadema mexicanum* (Herrera-Escalante *et al.*, 2005; Alvarado *et al.*, 2012) y *D. setosum* (Dumont *et al.*, 2013) o el grupo en general (Bak, 1990; Carreiro-Silva y McClanahan, 2001). Resultados como el anterior no son sorprendentes, pero vale la pena resaltar, como se mencionó anteriormente, que la talla es solo un factor de la ecuación y, por lo tanto, evaluar su efecto combinado con los otros factores (*e.g.* zona arrecifal) es un reto interesante. En este sentido, el impacto ocasionado por equinoideos de una talla determinada, puede verse modulado por la densidad de los mismos, en cada zona o en el arrecife en general. Es plausible suponer que individuos con tallas pequeñas, pero en altas densidades (*e.g.* lo ocurrido en FR),

that the refuges in the TR are larger but less abundant than in FR, which would accommodate animals with larger average sizes but smaller abundances, as observed in the present study. In addition, it has been shown that there is an inversely proportional relationship between coral cover and the abundance of echinoids (Glynn *et al.*, 1979; Bak, 1990), which could explain the high abundance of *D. mexicanum* in FR compared to PL, which has greater coral cover (Zapata, 2001). Nevertheless, it is likely that no single factor (*e.g.*, coral cover or refuge size) modulates both the size structure and the population density of a particular species in the different zones of a complex ecosystem, such as a coral reef; instead, several factors (biotic and abiotic) combine to determine the individual and population characteristics of organisms found in a particular subdivision (*e.g.*, TR, PL, FR) of an ecosystem.

Three primary and significant factors have been suggested to influence the erosive effect of echinoids on coral reefs: species, individual size and density (Bak, 1994). The results of the present study indicate the effect of echinoid size on the amount of material removed from the reef by individuals per unit area and time (*i.e.*, the rate of bioerosion), which is consistent with results reported by other authors for different echinoid species: *Echinometra mathaei* (McClanahan and Muthiga, 1989), *Centrostephanus coronatus* (Toro-Farmer *et al.*, 2002), *D. mexicanum* (Herrera-Escalante *et al.*, 2005; Alvarado *et al.*, 2012) and *D. setosum* (Dumont *et al.*, 2013) or echinoids in general (Bak, 1990; Carreiro-Silva and McClanahan, 2001). Such results are not surprising, but it is worth noting, as mentioned above, that size is only one factor in the equation, so investigating its effect combined with those of other factors (*e.g.*, the reef zone) is an interesting challenge. In this sense, the impact caused by echinoids of a certain size can be modulated by their density in each zone or on the reef in general. It seems plausible to think that small individuals at high densities (*e.g.*, as observed in FR) may have a similar impact as large individuals at low densities (*e.g.*, as observed in TR), resulting in similar rates of bioerosion across the different reef zones.

To clearly understand the true bioerosive effect of echinoids, obtaining overall averages is not enough; it is necessary to consider both size and specific density. Although echinoid densities on La Azufrada reef are high, mean sizes are relatively small, so the values of CaCO<sub>3</sub> removal are within the range reported for both the Colombian Pacific (Lozano-Cortés, *et al.*, 2011) and the

pueden tener un impacto similar al de individuos grandes, pero con bajas densidades (e.g. lo ocurrido en TR), dando como resultado una tasa de bioerosión similar entre las diferentes zonas del arrecife.

Como se puede ver, para poder tener una idea clara sobre el verdadero efecto bioerosivo de los equinoideos, no basta solo con obtener promedios, sino que es necesario considerar tanto la talla como la densidad específica. Aunque las densidades en La Azufrada son altas, las tallas medias son relativamente pequeñas, por lo cual los valores de remoción de carbonato de calcio se encuentran dentro de lo registrado tanto para el Pacífico colombiano (Lozano-Cortés, *et al.*, 2011), como para el Pacífico Oriental Tropical (México – Herrera-Escalante *et al.*, 2005; Costa Rica – Alvarado *et al.*, 2012).

Una característica importante en la determinación de las tasas de bioerosión, por cualquier tipo de organismo, es el tiempo de recambio intestinal. Algunos autores (Glynn *et al.*, 1979; Bak, 1990; Toro-Farmer *et al.*, 2002), han utilizado intervalos de 24 h en sus cálculos; sin embargo, otros han mostrado que este puede ser mayor (1.18 días para *Diadema setosum* – Carreiro-Silva y McClanahan, 2001) o menor (0.5 días para *Echinometra vanbrunti* – Lozano-Cortés *et al.*, 2011). Dado lo anterior, es importante que en futuros estudios se hagan estimaciones específicas del tiempo de recambio para la especie en particular, pues dependiendo de este valor, los cálculos podrían variar ampliamente.

Por otro lado, se considera que la profundidad, en términos biológicos, no influye de manera significativa sobre las tasas medias de bioerosión, debido principalmente a que las amplitudes de profundidad tratadas en este estudio son pequeñas (entre 1 y 7 m aproximadamente). Además, otros autores han considerado este factor como secundario en arrecifes cercanos (Londoño-Cruz *et al.*, 2003), debido a que no se observa un marcado gradiente de profundidad y el cambio mareal en la zona es relativamente amplio ( $\pm 4$  m), lo que conlleva a una variación amplia a pequeña escala que podría afectar la zonación de los organismos productores de erosión. Aunque esta “inestabilidad” podría ocasionar un efecto insignificante sobre los equinoideos, es necesario realizar estudios detallados para poner a prueba este tipo de hipótesis. En este sentido, cabe mencionar que algunos trabajos han encontrado un efecto significativo de la profundidad sobre la bioerosión (Glynn y Leyte-Morales, 1997; Griffin *et al.*, 2003; Herrera-Escalante *et al.*, 2005), pero la amplitud en el ámbito de profundidad fue mayor en dichos estudios (entre 1 y 13 m).

Tropical Eastern Pacific (Mexico - Herrera-Escalante *et al.*, 2005; Costa Rica - Alvarado *et al.*, 2012).

When determining rates of bioerosion, by any type of organism, an important parameter to take into account, is the time of intestinal turnover. Some authors (Glynn *et al.*, 1979; Bak, 1990; Toro-Farmer *et al.*, 2002) have calculated 24-h, but others have shown that they may be longer (1.18 days for *Diadema setosum* - Carreiro-Silva and McClanahan, 2001) or shorter (0.5 days for *Echinometra vanbrunti* - Lozano-Cortés *et al.*, 2011). Therefore, it is important that future studies estimate species-specific turnover times because results could vary amply depending on this value.

In contrast, depth, in biological terms, does not significantly influence the average rate of bioerosion, mainly because the depth amplitudes encountered in this study were small (between approximately 1 and 7 m). In addition, other authors have considered depth to be a secondary factor in nearby reefs (Londoño-Cruz *et al.*, 2003) due to the lack of a marked depth gradient and the relatively wide ( $\pm 4$  m) tidal range in the zone, which leads to wide-ranging, small-scale variation that could affect the zonation of erosion-producing organisms. Although this “instability” could have an insignificant effect on echinoids, detailed studies are necessary to test this hypothesis. In this sense, some studies have found a significant effect of depth on bioerosion (Glynn and Leyte-Morales, 1997; Griffin *et al.*, 2003; Herrera-Escalante *et al.*, 2005), but the depth range was larger in those studies (between 1 and 13 m).

Finally, some studies have shown that the rate of  $\text{CaCO}_3$  production by pocilloporid corals on La Azufrada reef can be as much as three orders of magnitude higher (5.56  $\text{kg CaCO}_3/\text{m}^2/\text{yr}$  - Palacios *et al.*, 2014) than the bioerosion values recorded for *D. mexicanum* (0.083  $\text{kg CaCO}_3/\text{m}^2/\text{yr}$ ) in the present study. Therefore, the bioerosive effect of this echinoid may not have a significant effect on the stability of the reef. It is necessary to emphasize, however, that both the calculations by Palacios *et al.* (2014) and those reported here constitute only two components of the balance between accretion and bioerosion. To elucidate the bioerosive effect, it is necessary to consider the contribution of other coral species (e.g., massive species) and coralline algae in the process of accretion and the contributions of other organisms, both borers (e.g., sponges, worms, crustaceans and bivalves) and grazers (e.g., fish and other echinoids), in the process of bioerosion.

Finalmente, algunos estudios han mostrado que la tasa de producción de carbonato de calcio por corales pocilloporidos en La Azufrada puede llegar a ser hasta tres órdenes de magnitud superior (5.56 KgCaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>/año – Palacios *et al.*, 2014) a los valores de bioerosión registrados para *D. mexicanum* (0.083 KgCaCO<sub>3</sub>/m<sup>2</sup>/año) en este estudio. Dado lo anterior, se puede considerar que el efecto bioerosivo de este equinoideo no tiene un efecto importante sobre la estabilidad del arrecife. Sin embargo, es necesario resaltar que tanto los cálculos de Palacios *et al.* (2014) como los registrados en este trabajo, constituyen solo dos componentes del balance entre crecimiento y bioerosión. Para tener una idea más clara es necesario incluir, en el proceso de crecimiento, el aporte de otras especies de coral (*e.g.* especies masivas) y de algas coralinas, y es necesario considerar en el proceso de bioerosión los aportes generados por otros organismos, tanto perforadores (*e.g.* esponjas, gusanos, crustáceos, bivalvos) como abrasionadores (*e.g.* peces y otros equinoideos).

## AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a la Universidad del Valle por la financiación del estudio, el cual se realizó bajo el proyecto con referencia “Centro de Información 7970”. Igualmente, se agradece a la Unidad de Parques Nacionales Naturales y especialmente a los funcionarios del PNN Isla Gorgona por el acompañamiento, ayuda y organización en campo. Finalmente, se agradece a Juan F. Lazarus, Wilmar Torres y José Tavera por sus consejos en los análisis estadísticos, a Juan Carlos Mejía por la elaboración y diseño del mapa, y así mismo a los integrantes del Grupo LITHOS por la ayuda durante la escritura del manuscrito.

## ACKNOWLEDGEMENTS

The authors thank the Universidad del Valle for funding the study, which was carried out under the “Information Center 7970” project. We also thank the Natural National Parks Unit and especially the officials of the Gorgona Island Natural National Park for their assistance in the field. Finally, we thank Juan F. Lazarus, Wilmar Torres and José Tavera for their advice on the statistical analysis, Juan Carlos Mejía for drafting and designing the map, and the members of the LITHOS Group for assistance during the writing of the manuscript.

## BIBLIOGRAFÍA / LITERATURE CITED

- Alvarado, J.J., J. Cortés and H. Reyes-Bonilla. 2012. Reconstruction of *Diadema mexicanum* bioerosion impact on three Costa Rican Pacific coral reefs. *Rev. Biol. Trop.*, 60: 121-132.
- Bak, R.P.M. 1990. Patterns of echinoid bioerosion in two Pacific coral reef lagoons. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 66: 267-272.
- Bak, R.P.M. 1994. Sea urchin bioerosion on coral reefs: Place in the carbonate Budget and relevant variables. *Coral Reefs*, 13: 99-103.
- Barberá, C, D. Fernández-Jover, J.A. López Jiménez, D. González Silvera, H. Hinz and J. Moranta. 2011. Trophic ecology of the sea urchin *Spatangus purpureus* elucidates from gonad fatty acids composition analysis. *Mar. Environ. Res.*, 71: 235-246.
- Carreiro-Silva, M. and T.R. McClanahan. 2001. Echinoid bioerosion and herbivory on Kenya coral reefs: the role of protection from fishing. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 262: 133-153.
- Downing, N. and C.R. El-Zahr. 1987. Gut evacuation and filling rates in the rock-boring sea urchin, *Echinometra mathaei*. *Bull. Mar. Sci.*, 41(2): 579-584.
- Dumont, C.P., D. Lua, J.C. Astudillo, K. Fong, S. Chak and J.W. Qiu. 2013. Coral bioerosión by the sea urchin *Diadema setosum* in Hong Kong: Susceptibility of different coral species. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 441: 71-79.



- Eakin, C.M. 1992. Post-El Niño Panamanian reefs: Less accretion, more erosion and damselfish protection. Proc. 7<sup>th</sup> Int. Coral Reef Symp. Guam 1:387-396.
- Edgington, E.S. and P. Onghena. 2007. Randomization tests. Chapman and Hall/CRC, 4<sup>th</sup> Edition. Boca Raton, USA. 338 p.
- Elliot J.M. 1977. Some methods for the statistical analysis of sample benthic invertebrates. Segunda Edic. Freshwater Biol. Assoc. Ambleside, UK. 156 p.
- Free Software Foundation, Inc. 2007. WXTide32, ver. 4.7. <http://www.wxtide32.com/download.html>. 16/05/2016.
- Glynn, P.W. 1988. El Niño warming, coral mortality and reef framework destruction by echinoid bioerosion in the Eastern Pacific. *Galaxea*, 7: 129–160.
- Glynn, P. W. and G.E. Leyte-Morales. 1997. Coral reefs of Huatulco, west México: reef development in upwelling Gulf of Tehuantepec. *Rev. Biol. Trop.*, 45(3): 1033-1047.
- Glynn, P.W., G.M. Wellington and C. Birkeland. 1979. Coral reef growth in the Galapagos: Limitation by sea urchins. *Science, New Series*, 203(4375): 47-49.
- Griffin, S.P., R.P. García and E. Weil. 2003. Bioerosion in coral reef communities in southwest Puerto Rico by the sea urchin *Echinometra viridis*. *Mar. Biol.*, 143: 79-84.
- Guzmán, H.M. and J. Cortés. 1992. Cocos Island (Pacific of Costa Rica) coral reefs after the 1982-83 El Niño disturbance. *Rev. Biol. Trop.*, 40: 309-324.
- Hernández-Ballesteros, L., E. Elizalde-Rendón, J. Carballo and J. Carricart. 2013. Sponge bioerosion on reef-building corals: Dependent on the environment or on skeletal density? *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 441: 23-27.
- Herrera-Escalante, T., R. López-Pérez and G. Leyte-Morales. 2005. Bioerosion caused by the sea urchin *Diadema mexicanum* (Echinodermata: Echinoidea) at Bahías de Huatulco, western México. *Rev. Biol. Trop.*, 53: 263-273.
- Hoegh-Guldberg, O., P.J. Mumby, A.J. Hooten, R.S. Steneck, P. Greenfield, E. Gómez, 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 and M.E. Hatzioiols. 2007. Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science*, 318: 1737 – 1742.
- IDEAM. 2015. Pronóstico de pleamares y bajamares en la costa Pacífica colombiana. IDEAM. Bogotá. 177 p.
- Lawrence, J.M. 1975. On the relationships between marine plants and sea-urchins. *Oceanogr. Mar. Biol. An. Rev.*, 13: 213-286.
- Lawrence, J.M. 2007. Edible sea urchins: biology and ecology. *Develop. Aquac. Fish. Sci.*, 37, 529 p.
- Lee, S.C. 2006. Habitat complexity and consumer-mediated positive feedbacks on a Caribbean coral reef. *Oikos*, 112: 442-447.
- Londoño-Cruz, E., J. Cantera, G. Toro-Farmer and C. Orozco. 2003. Internal bioerosion by macroborers in *Pocillopora* spp. in the tropical Eastern Pacific. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 265: 289-295.
- Lozano-Cortés, D., E. Londoño-Cruz y F. Zapata. 2011. Bioerosión de sustrato rocoso por erizos en bahía Málaga (Colombia), Pacífico Tropical. *Rev. Cienc.*, 15: 9-22.
- McClanahan T. and N. Muthiga. 1989. Patterns of predation on a sea urchin, *Echinometra mathaei* (de Blainville), on Kenya coral reefs. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 126: 77-94.
- Morrison, D. 1988. Comparing fish and urchin grazing in shallow and deeper coral reef algal communities. *Ecology*, 69: 1367-1382.
- Neira, R. y J. Cantera. 2005. Composición taxonómica y distribución de las asociaciones de equinodermos en los ecosistemas litorales del Pacífico colombiano. *Rev. Biol. Trop.*, 53: 195-206.
- Neumann, A.C. 1966. Observations on coastal bioerosion in Bermuda and measurements of the boring rate of the sponge *Cliona lampa*. *Limnol. Oceanogr.*, 11: 92-108.
- NOAA. 2016. National Centers for Environmental Information, State of the Climate: Global Climate Report for Annual 2015. <https://www.ncdc.noaa.gov/sotc/global/201513>.
- Nodarse, A. 2001. Abundancia y distribución del erizo *Echinometra lucunter* (Linnaeus) (Echinodermata, Echinoidea) en un arrecife del litoral norte de ciudad de la Habana. *Rev. Invest. Mar.*, 22: 107-115.
- Palacios, M.M., C.G. Muñoz and F.A. Zapata. 2014. Fish corallivory on a pocilloporid reef and experimental coral responses to predation. *Coral Reefs*, 33: 625-636.
- Prahl, H.v., F. Guhl y M. Grögl. 1979. Gorgona. Futura, Bogotá. 279 p.
- R Core Team. 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Viena. URL <http://www.R-project.org/> (18/05/2016)
- Sammarco, P.W. 1982. Echinoid grazing as a structuring force in coral communities: whole reef manipulations. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 61: 31-35.
- Sánchez-Jerez, P., A. Cesar, F. Cortez, C. Pereira y S. Silva. 2001. Distribución espacial de las poblaciones más abundantes de erizos de la costa sudeste del litoral de São Paulo (Brasil). *Cienc. Mar.*, 27(1): 139-153.
- Toro-Farmer, G., J. Cantera, E. Londoño-Cruz, C. Orozco y R. Neira. 2002. 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.
- Tribollet, A. and S. Golubic. 2011. Reef bioerosion: agents and processes: 117-134. En Dubinsky, Z. y N. Stambler (Eds.). *Coral Reefs: An Ecosystem in Transition*. Springer. Dordrecht, Germany. 541 p.

- Vargas-Ángel, B. 2003. Coral community structure off the Pacific coast of Colombia: Onshore vs offshore coral reef. *Atoll. Res. Bull.*, 499: 1-21.
- Zapata, F.A. 2001. Formaciones coralinas de Isla Gorgona: 27-40. En Barrios, L.M. y M. López-Victoria (Ed.). *Gorgona marina: contribución al conocimiento de una isla única*. INVEMAR, Ser. Publ. Espec. 7, 160 p.
- Zapata, F. and B. Vargas-Ángel. 2003. Corals and coral reefs of the Pacific coast of Colombia. 419-447. En Cortés, J. (Ed.) *Latin America coral reefs*. Elsevier Science B. V. Amsterdam. 497 p.
- Zapata, F.A., A. Rodríguez-Ramírez, C. Caro-Zambrano and J. Garzón-Ferreira. 2010. Mid-term coral-algal dynamics and conservation status of a Gorgona Island (Tropical Eastern Pacific) coral reef. *Rev. Biol. Trop.*, 58: 81-94.
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical analysis*. Cuarta Edic. Prentice Hall. New Jersey. 663 p.

RECIBIDO/ *RECEIVED*: 24/03/2017

ACEPTADO/ *ACCEPTED*: 10/08/2017

