

**UNIVERSIDAD AUTONOMA DE
BAJA CALIFORNIA
UABC
FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS**

**MORFOMETRIA DEL GENERO PORITES
(ANTHOZOA: PORITIDAE)
DEL PACIFICO MEXICANO**

TESIS

**Que para obtener el grado de
MAESTRO EN CIENCIAS
EN OCEANOGRAFIA COSTERA**

Presenta

RAMON ANDRES LOPEZ PEREZ

Ensenada, Baja California, Octubre de 1998

MORFOMETRÍA DEL GÉNERO PORITES (ANTHOZOA: PORITIDAE)
DEL PACÍFICO MEXICANO.

Tesis que para obtener el
Grado de Maestro en Ciencias
Presenta:

BIOL. MAR. RAMÓN ANDRÉS LÓPEZ PÉREZ.

Aprobada por:



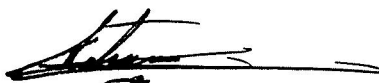
Presidente del Jurado
Dr. Francisco Correa Sandoval



Sinodal
Dra. Ann Budd Foster



Sinodal
M. en C. Hector Reyes Bonilla



Sinodal
Dr. Eduardo Santamaría Del Angel

A mi maestro: con mi más profundo respeto, amor y adoración.

A mi templo de peregrinación: Miriam.

A mis adorados padres.
Hermosos hermanos.

A quien aun no ve la luz, pero no le hace falta;
la trae dentro: mi hija.

AGRADECIMIENTOS

En esta ocasión nadie caerá en el olvido, ya que hemos sido tan pocos..... aunque suficientes.

Deseo agradecer de manera general, a todas aquellas personas que tuvieron que ver con la realización del trabajo; en especial, a quienes me facilitaron material o me permitieron hacer uso de sus instalaciones: Stephen D. Cairns, curador de la sección de Invertebrados del Instituto Smithsonian de Washington; Dra. Ann F. Budd (Nancy), Jefe del Departamento de Geología de la Universidad de Iowa; James Ketchum curador de la sección de Invertebrados del MHNUABCS, en La Paz, quien me facilitó la mayor parte de la valiosa colección de corales, y al Dr. Eduardo Santa María, quien se tubo que hacer a un lado para que pudiera escribir todo esto, amen (valga sólo como expresión) de la impresionante cantidad de programas, videos, tortas y demás que me facilitó.

Mi más sincera gratitud, a quienes son parte de mí comité: M. en C. Hector Reyes Bonilla, quien además de hacer unas excelentes correcciones al manuscrito, me sigue aportando conocimientos. Dr. Eduardo Santa María quien me hizo ver, mis peores errores estadísticos, además de brindarme su agradable amistad. Dra. Ann Foster Budd, quien confió en mí y compartió su invaluable experiencia en el tema. Finalmente al Dr. Francisco Correa Sandoval, quien fungió como mi director y tutor durante mi estancia en el posgrado, y cuyo entusiasmo todo lo contagió.

El presente trabajo recibió apoyo financiero de manera directa e indirecta, de las siguientes instancias: Museo de Historia Natural de la Universidad Autónoma de Baja California Sur (MHNUABCS), a CONABIO mediante el proyecto Riqueza específica y biogeografía de los corales hermatípicos de la sección sur del Golfo de California y las Islas Revillagigedo (H337); Proyecto CONACyT 1942P-N9507, al proyecto UABC 40544 y al Departamento de Geología de la Universidad de Iowa, quien pago parte de mi estancia en esa universidad. Y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología que me otorgo una beca para poder realizar mis estudios de posgrado.

Finalmente a los ácidos más fuertes, más agradables, además de compañeros de exilio: Luis, Momo, Jelipano, Echna, Jorge, Armando, y un no paceño, pero que se porta como tal: Miguel Angel.

A quien alguna vez me sonrió y a quien no lo hizo: infinitas gracias.

Pd. No fue necesario llamar a Comodon, el Mago.

RESUMEN

Desde hace más de 100 años, han sido estudiadas las comunidades coralinas del Pacífico mexicano. No obstante, la taxonomía y sistemática del grupo ha permanecido problemática y confusa, como consecuencia de las diferencias en criterios y nomenclaturas para la distinción de especies, hecho al cual no ha escapado el género *Porites*. La carencia de una aproximación cuantitativa a la taxonomía del género *Porites* en el Pacífico mexicano, es lo que motiva el estudio. El objetivo principal del presente trabajo, fue el de caracterizar morfométricamente a las especies de *Porites* del Pacífico mexicano, con base en las estructuras del coralite, así como evidenciar, cuantificar y comparar la variación interespecífica e intraespecífica. Se analizaron un total de 153 colonias del género, las cuales provienen del Golfo de California y las Islas Revillagigedo; además de los holotipos de: *P. sverdrupi*, *P. lichen* y *P. australiensis*. Se realizó un total de 16 coteos y medidas lineares a ocho coralites de cada colonia; dichas medidas se analizaron mediante análisis de agrupamiento y discriminante. Se encontró que en el Pacífico mexicano ocurren siete especies de poritidos: *P. australiensis*, *P. lichen*, *P. lobata*, *P. lutea*, *P. panamensis*, *P. sverdrupi* y *Porites* sp.4. Los caracteres morfológicos más importantes para la distinción de especies en el Pacífico mexicano son el número de pali, los caracteres encargados del desarrollo de la columna y el número de septos bifurcados. Se evidenció que los caracteres morfológicos de todas las especies, se modifican de acuerdo al sitio en que se desarrollan las colonias, a excepción de *P. panamensis*, donde las modificaciones obedecen a patrones geográficos más amplios. Los caracteres medidos en *P. panamensis* muestran una mayor variación latitudinal, cuando forman unidades morfológicas cohesivas que agrupan más de una localidad. La evidente zona de traslape morfológico entre grupos de colonias (especies o poblaciones), puede ser el resultado de: a) evolución reticular, b) mecanismo para ampliar el ámbito geográfico tanto en tiempo como en espacio del grupo implicado, c) una mera consecuencia de la amplia variación fenotípica desplegada por los corales.

INDICE

1. RESUMEN.....	i
2. INTRODUCCION.....	1
3. OBJETIVOS.....	5
4. MATERIAL Y METODO.....	6
Caracteres del coralite y procedimiento estadístico.....	9
Medición de caracteres.....	9
Análisis estadísticos.....	11
5. RESULTADOS.....	14
Identificación de especies.....	14
Variación intraespecífica.....	28
Variación intrapoblacional.....	58
6. DISCUSION.....	63
7. CONCLUSIONES.....	74
8. LITERATURA CITADA.....	75
9. APENDICE.....	82

INDICE DE TABLAS

Tabla I. Localidades incluidas en el estudio. Golfo de California, Pacífico mexicano, e Islas Revillagigedo.....	8
Tabla II. Lista y descripción de los caracteres del coralite analizados en Porites.....	10
Tabla III. Importancia relativa de los caracteres en el análisis discriminante....	11
Tabla IV. Importancia relativa de los caracteres en el análisis discriminante....	21
Tabla V. Distancia de Mahalanobis y valor p asociado a la distancia entre los centroides de cada especie.....	23
Tabla VI. Importancia relativa de los caracteres en el análisis discriminante...	26
Tabla VII. Distancia de Mahalanobis y valor p asociado a la distancia entre los centroides de los grupos en <i>P. panamensis</i>	36
Tabla VIII. Distancia de Mahalanobis y valor p asociado a la distancia entre los centroides de los grupos de <i>P. sverdrupi</i>	42
Tabla IX. Distancia de Mahalanobis y valor p asociado a la distancia entre los centroides de los grupos de <i>P. lichen</i>	45
Tabla X. Distancia de Mahalanobis y valor p asociado a la distancia entre los centroides de los grupos de <i>P. lutea</i>	48
Tabla XI. Distancia de Mahalanobis y valor p asociado a la distancia entre los centroides de los grupos de <i>P. lobata</i>	50
Tabla XII. Distancia de Mahalanobis y valor p asociado a la distancia entre los centroides de los grupos de <i>P. australiensis</i>	52
Tabla XIII. Variación morfológica intracolonia.....	62

INTRODUCCION

Los primeros estudios referentes a las comunidades coralinas del Pacífico Oriental Tropical fueron llevados a cabo hacia finales del siglo pasado (Verrill, 1868-1870). Desde aquellos primeros estudios, se incrementó substancialmente el conocimiento acerca de los corales constructores de arrecifes, sin embargo, la taxonomía y sistemática del grupo en la región permaneció altamente problemática y confusa, ya que existían fuertes diferencias de criterios y nomenclaturas para la identificación y caracterización de las especies.

El género *Porites* Link, 1807, único representante vivo de la familia Poritidae Gray, 1842 que habita en el Pacífico Oriental Tropical, no fue la excepción. Durante cerca de 100 años se ha descrito y registrado la presencia de un gran número de especies pertenecientes al género (Wells, 1983), muchas invalidas en la actualidad. Lo anterior ha sido resultado, principalmente, de que las especies de este género se encuentran entre los corales escleractinios con la mayor variación intraespecífica, lo que regularmente ocasiona un traslape de las características morfológicas entre las especies del género (Veron y Pichon, 1982). Para la región del Pacífico Oriental Tropical, esta variación fenotípica provocó confusión entre los taxónomos conduciéndolos a adoptar diferentes esquemas de clasificación para el género. Por ejemplo: Verrill (1868-1870) describió y reconoció cinco especies de *Porites* para el Golfo de California y Pacífico mexicano: *Porites californica*, *P. excavata*, *P. nodulosa*, *P. panamensis* y *P. porosa*. Durham (1947), luego de un examen de los especímenes tipo, estableció

la sinonimia entre *P. californica* y *P. porosa*, y describió una nueva especie *P. sverdrupi*, única forma ramificada del género en el Pacífico Oriental Tropical. Squires (1959), propuso la sinonimia de *P. sverdrupi* a *P. californica*, considerando a la primera como una forma de agua profunda de la segunda y adicionalmente describe una nueva especie, *P. baueri*. En la actualidad, se considera la presencia de ocho especies válidas para la zona: *P. australiensis* Vaughan, 1918; *P. lobata* Dana, 1846; *P. lichen* Dana, 1846; *P. lutea* Milne Edwards y Haime, 1860; *P. rus* Forskal, 1775; *P. panamensis* Verrill, 1866; *P. sverdrupi* Durham, 1947 y *P. baueri* Squires, 1959; siendo el resto sinonimias que han sido utilizadas para dichas especies en la región (Reyes-Bonilla, 1993; López-Pérez, 1996; Ketchum y Reyes-Bonilla, 1997).

Hasta el momento, la aproximación que se ha utilizado para la descripción y caracterización de especies en el Pacífico Oriental Tropical, ha estado basada principalmente en aspectos de morfología colonial, además de la comparación de la arquitectura de coralites individuales. Dicha aproximación, si bien puede ser conveniente para una rápida identificación en el campo, es relativamente imprecisa para el trabajo sistemático, debido a que se conoce que la morfología puede variar sobremanera en respuesta a factores ambientales (Foster, 1979a).

Durante más de 100 años se ha practicado una taxonomía cualitativa, y sólo recientemente se han adoptado técnicas cuantitativas y genéticas que han ayudado a reducir la confusión taxonómica en un gran número de taxa. Brakel (1977), utilizó por vez primera una aproximación cuantitativa para estudiar la variación en la estructura del coralite del género *Porites* en Jamaica, y si bien

observó que existían varios grupos de especímenes similares, la variación era casi continua, debido a lo cual, no fue capaz de clarificar la taxonomía. A partir de dicho trabajo, las aproximaciones cuantitativas para la caracterización de especies y el estudio de la variabilidad fenotípica, tanto en especies actuales como en fósiles, se ha incrementado, poniendo de manifiesto el poder que tienen este tipo de estudios para una acertada discriminación de las especies.

Los estudios más importantes al respecto han sido llevados a cabo para la región del Caribe y Atlántico, en donde los taxa más estudiados han sido principalmente los géneros *Montastraea* (Lasker, 1981; Foster, 1984; 1985; Budd, 1988; 1993; Budd y Coates, 1992; Amaral, 1994), *Porites* (Brakel, 1977; Foster, 1986; Budd, 1990; Weil, 1992; Jameson, 1997), y *Siderastrea* (Foster, 1977; 1979a; 1979b; 1980a; 1980b). Por otro lado, las aproximaciones mediante técnicas genéticas han mostrado ser altamente sensibles para la correcta discriminación de especies con grados de resolución muy altos (Ayre *et al.*, 1991; Garthwaite *et al.*, 1994). No obstante, Weil (1992) y Potts *et al.*, (1993) han puesto de manifiesto que el análisis morfométrico puede ser una herramienta tan poderosa como la caracterización molecular.

Para el Pacífico Oriental Tropical, las revisiones taxonómicas más recientes fueron llevadas a cabo por Wells (1983) y Reyes-Bonilla (1990), mediante aproximaciones tradicionales. Weil (1992) realizó un estudio donde analizó la variación morfológica de *Porites* para el Caribe e incluyó seis localidades del Pacífico Oriental, observando grupos diferenciables entre *P. lobata* y dos poblaciones de *P. panamensis*, sugiriendo la posibilidad de que

dichas poblaciones sean especies diferentes. Este trabajo sigue siendo, la única aproximación morfométrica a la taxonomía del género *Porites* en la región del Pacífico americano.

Lo anterior pone de manifiesto la carencia de estudios numéricos en la región, y la relativa imprecisión de los criterios taxonómicos actuales. El arreglo de este problema es clave, ya que es esencial el adecuado manejo de la taxonomía de las especies para estudios de distribución, conservación, biogeografía, etc. (Bernard *et al.*, 1991; Veron, 1995). Ante este panorama, el propósito de la presente investigación es el de distinguir a las especies de *Porites* del Pacífico mexicano (principalmente del Golfo de California e Islas Revillagigedo), mediante una caracterización morfométrica, así como evidenciar y comparar la variación intraespecífica que se presenta en el grupo.

OBJETIVOS

El propósito del presente estudio es la caracterización morfométrica de las especies del género *Porites* Link, 1807, que ocurren en el Pacífico mexicano a partir de las estructuras del coralite. En base a lo anterior, se determinó, describió y comparó la variación a dos niveles: 1) interespecíficos y, 2) intraespecíficos (I. poblaciones dentro de especies, y II. colonias dentro de poblaciones).

MATERIAL Y METODO

El material estudiado consta de 153 colonias del género *Porites*, mismas que se encuentran depositadas en la colección de referencia del Museo de Historia Natural de la Universidad Autónoma de Baja California Sur (MHNUABCS) en La Paz, Baja California Sur, México. Además se revisaron los holotipos de *Porites sverdrupi*, *P. lichen* y *P. australiensis*, que se encuentran depositados en el Instituto Smithsonian de Washington y que fueron facilitados por Stephen D. Cairns, curador de la sección de Invertebrados del museo.

El material ha sido colectado a lo largo de la historia del MHNUABCS (1975-1998), debido a lo cual no existe metodología o sistematización específica en cuanto al número de colonias por localidad o zona. Es decir, se trata de colonias que provienen de distintas profundidades y ambientes dentro de cada localidad. Las colonias que fueron seleccionadas para el presente trabajo provienen principalmente del Golfo de California e Islas Revillagigedo en el Pacífico mexicano (Figura 1). En la Tabla I se detalla tanto el número de colonias analizadas, como la localidad a la que pertenecen.

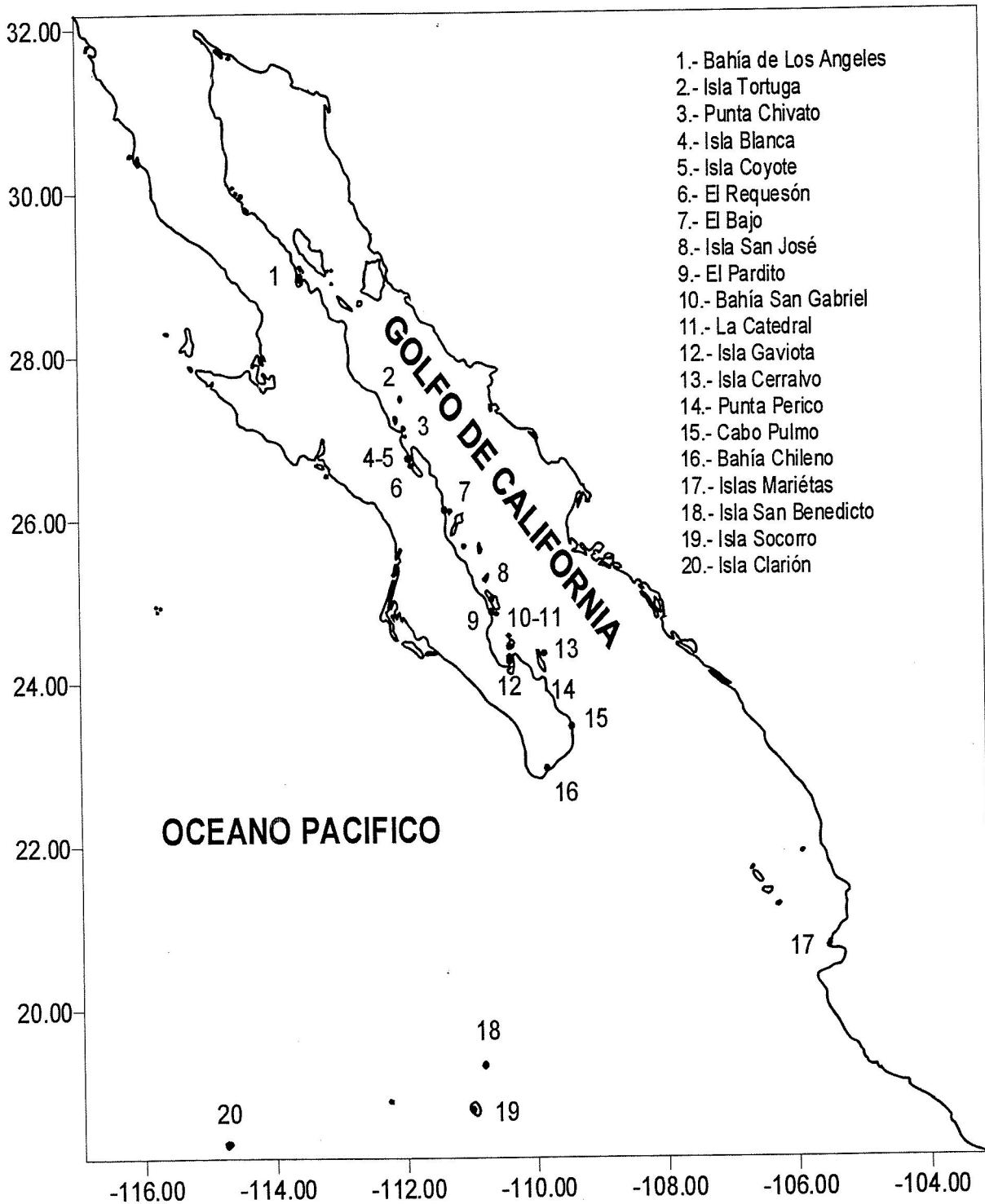


Figura 1. Golfo de California e Islas Revillagigedo en el Pacífico mexicano. Los números corresponden a localidades representadas en el estudio. La posición geográfica y el número de ejemplares de cada localidad se detalla en la Tabla I.

Tabla I. Localidades incluidas en el estudio. Golfo de California, Pacífico mexicano, e Islas Revillagigedo.

Localidad	Ubicación	Número de colonias
Golfo de California		
1. Bahía de Los Angeles	28° 55' N; 113° 30' W	5
2. Isla Tortuga, B. San Inés	27° 27' N; 112° 00' W	2
3. Punta Chivato	27° 06' N; 111° 57' W	5
4. Isla Blanca, B. Concepción	26° 44' N; 111° 52' W	2
5. Isla Coyote, B. Concepción	26° 44' N; 111° 53' W	1
6. El Requesón, B. Concepción	26° 38' N; 111° 50' W	5
7. El Bajo, Loreto	26° 06' N; 111° 20' W	5
8. Isla San José	25° 00' N; 110° 37' W	14
9. El Pardito	24° 51' N ; 110° 38' W	7
10. La Catedral, Isla Espíritu Santo	24° 25' N; 110° 21' W	4
11. Bahía San Gabriel, Isla E. Santo	24° 25' N; 110° 21' W	5
12. Isla La Gaviota	24° 17' N; 110° 21' W	2
13. Isla Cerralvo	24° 15' N; 110° 22' W	1
14. Punta Pericos	24° 02' N; 109° 49' W	4
15. Cabo Pulmo	23° 26' N; 109° 25' W	5
16. Bahía Chileno	22° 56' N; 109° 48' W	5
Pacífico mexicano		
17. Islas Marietas	20° 45' N; 105° 30' W	1
Islas Revillagigedo		
18. San Benedicto	19° 18' N; 110° 48' W	22
19. Isla Socorro	18° 45' N; 111° 00' W	38
20. Isla Clarión	18° 20' N; 114° 44' W	20
Total		153

CARACTERES DEL CORALITE Y PROCEDIMIENTO ESTADÍSTICO

Medición de caracteres. Los caracteres analizados conforman una serie de 16 conteos y medidas lineares realizadas en cada coralite (Tabla II, Figura 2), varios de los cuales han sido utilizados por Brakel (1977), Foster (1986), Weil (1992) y Jameson (1997) para discriminar especies fósiles y actuales del género *Porites* para la región del Atlántico. Dichos caracteres incluyen a la mayoría de las características diagnósticas que han sido comúnmente usadas tanto en el Atlántico (Foster, 1986), como en el Indo Pacífico (Veron y Pichon, 1982) para la identificación de especies de *Porites*. La medición y conteo de los caracteres en cada coralite, fue realizada de manera directa con la ayuda de un microscopio estereoscópico y un ocular con graduación.

Estudios previos han puesto de manifiesto que el número de coralites que se deben medir para poder caracterizar a una colonia puede variar entre 3 y 10 (Foster, 1977; 1979a; Lasker, 1981; Acero, *et al.*, 1990; Budd, 1990; Amaral, 1994), lo anterior depende principalmente de la magnitud de la variación intracolonia de cada especie, y del grado de resolución que se quiera lograr. No obstante, Foster (1985) ha evidenciado que el mínimo número de coralites necesarios para caracterizar a una colonia es de cinco, aunque para describir y explicar la variación en más detalle es necesario medir un mayor número de ellos. Debido a lo anterior, para la realización del presente estudio, se eligió tomar las medidas a ocho coralites en varias posiciones para cada una de las colonias.

Tabla II. Lista y descripción de los caracteres del coralite analizados en *Porites*.

Caracter	Abreviatura	Descripción
1. Diámetro del coralite	CD	Distancia lineal a través del centro del coralite entre los márgenes de la cavidad de la teca; promedio de la longitud paralela y perpendicular al eje dorso-ventral del coralite.
2. Espacio entre coralites	CS	Promedio de la distancia lineal entre los centros de los coralites adyacentes que se encuentran más cercano y más lejano a él.
3. Longitud del septo dorsal	L1	Distancia lineal entre la punta del septo dorsal y el margen interno de la teca.
4. Longitud del septo ventral	L2	Distancia lineal entre la punta del septo ventral y el margen interno de la teca.
5. Longitud del septo lateral	L3	Distancia lineal entre la punta de un septo lateral y el margen interno de la teca.
6. Número de coralites adyacentes	NN	Conteo
7. Número de septos	NS	Conteo
8. Número de septos bifurcados	NB	Conteo de bifurcaciones evidentes en la base de los septos, cerca de la pared.
9. Número de pali	PL	Conteo
10. Espesor del septo dorsal	T1	Distancia lineal a través del punto medio del septo dorsal.
11. Espesor del septo ventral	T2	Distancia lineal a través del punto medio del septo ventral.
12. Espesor del septo lateral	T3	Distancia lineal a través del punto medio del septo lateral.
13. Longitud de la columnela	C1	Longitud de la columnela a lo largo del eje dorso-ventral del coralite.
14. Espesor de la columnela	C2	Longitud de la columnela perpendicular al eje dorso-ventral del coralite.
15. Distancia a través del anillo sináptico	CW	Promedio de la máxima y mínima distancia a través del anillo sináptico.
16. Espesor de la pared	WT	Distancia lineal entre los márgenes de la teca de coralites adyacentes.

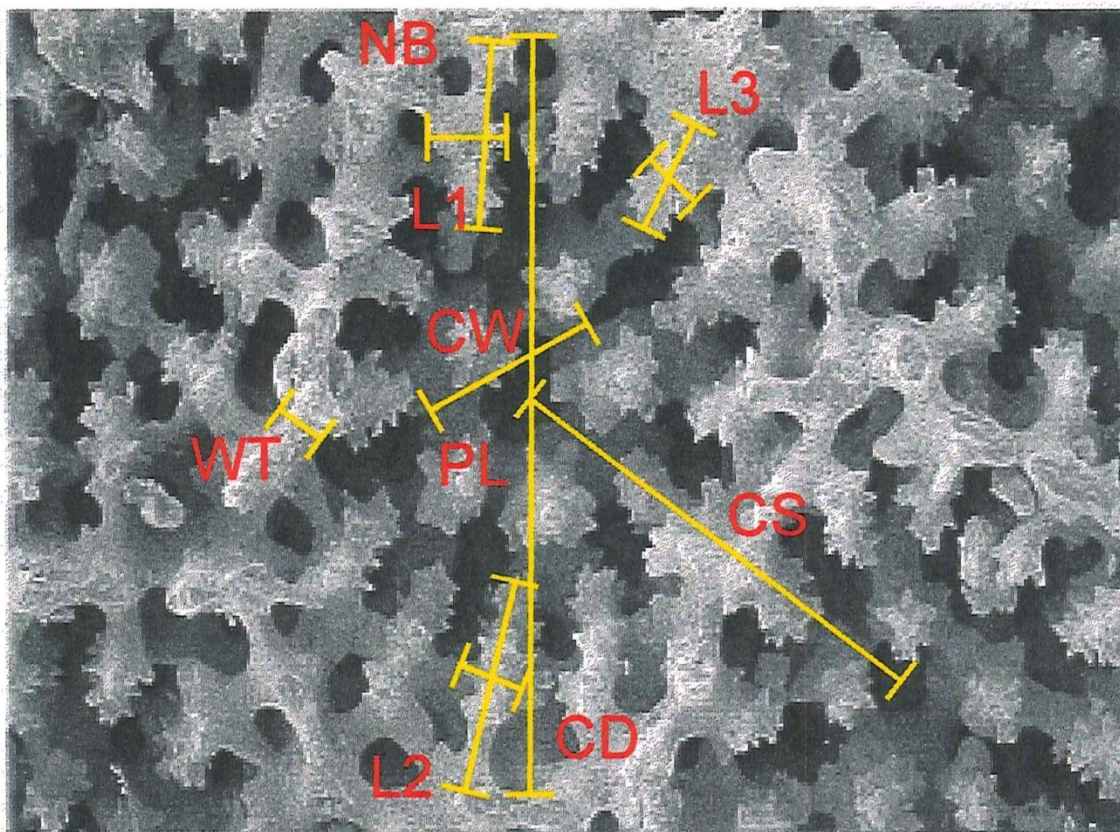


Figura 2. Foto digitalizada de un coralite. Se muestran algunas de las medidas que fueron tomadas a cada uno de los coralites. Las abreviaturas y la descripción de los caracteres se encuentran detallados en la Tabla II. Foto de *Porites porites* tomada de Budd y Johnson (1996).

Análisis estadístico. Mediante el presente estudio se deseó evidenciar principalmente dos tipos de variación en las especies del género *Porites* que ocurren en el Pacífico mexicano: 1) la variación interespecífica y 2) la variación intraespecífica (tanto entre poblaciones, como entre colonias dentro de poblaciones).

En la actualidad se ha reconocido la existencia de siete especies del género *Porites* en el Pacífico mexicano (Reyes-Bonilla y López-Pérez, 1998), no obstante, para la realización del presente trabajo no se realizó ninguna

asignación *a priori* de los ejemplares como parte de especies nominales. Por el contrario, los taxa fueron distinguidos utilizando análisis estadísticos multivariados, siguiendo la metodología de Foster (1984). De manera general, estos análisis consistieron principalmente en: a) conteos y medidas lineares que fueron utilizados para construir grupos de colonias, mediante la técnica aglomerativa de ligamiento promedio no ponderado (UPGMA); y b) evaluación de los grupos anteriormente formados usando una serie de análisis discriminantes, y combinaciones y modificaciones de los mismos, hasta que el 100% de las colonias estuvieran correctamente clasificadas y los grupos fueran diferenciados a un nivel de $p < 0.0001$. Se considero dicho valor p asociado a la distancia entre los centroides de los grupos, debido a que ha demostrado ser idóneo para reconocer especies de manera adecuada (Budd y Coates, 1992).

Con respecto a los procedimientos y análisis estadísticos necesarios para evidenciar y comparar la variación intraespecífica (entre poblaciones), del género *Porites* en el Pacífico mexicano, se utilizarán análisis discriminantes considerando a cada población como un grupo.

Cuando se utilizó análisis discriminante, las funciones discriminantes fueron calculadas mediante estimación simultánea. Mediante esta aproximación, la importancia o peso de cada variable (caracteres medidos), es calculada simultáneamente en un solo paso. (Hair, *et al.*, 1995). Al elegir el proceso anterior, se toma en consideración la totalidad de las funciones discriminantes calculadas por el análisis (NG-1; donde NG es el número de grupos a distinguir en el análisis).

Por otro lado, se calculó la distancia de Mahalanobis entre el centroide de la colonia y cada uno de los coralites de la misma; de tal manera que esta distancia se consideró como una medida de la dispersión morfológica intracolonia. En este sentido, para poder comparar la dispersión entre especies, poblaciones y colonias se realizaron análisis de varianza no paramétrico de Kruskal-Wallis; su uso se prefirió ya que en algunos casos no se cumplía con los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza.

Cabe señalar que a lo largo del texto, se describirán con mayor detalle los procedimientos y análisis estadísticos necesarios para alcanzar los objetivos. Por otro lado, para todos los procedimientos estadísticos, se considerará un valor $\alpha=0.05$, a menos que se especifique de otra manera.

A lo largo de los análisis estadísticos, se utilizaron dos tipos de datos: 1) los datos de coralites individuales (ocho por cada colonia); y 2) la media de cada carácter para cada colonia. El primer tipo de datos, se usará para incrementar el tamaño de la muestra en los análisis discriminantes, que tienen como fin, evidenciar diferencias entre poblaciones de una misma especie.

Las especies de *Porites* serán representadas como *P. sp.1*, *P. sp.2* y así, sucesivamente, hasta que sea asignada su verdadera identidad.

Se debe puntualizar que, en el presente trabajo, el término población sólo se refiere a todas las colonias que fueron colectadas en una localidad determinada, y por consiguiente no necesariamente se asume que se trate de un grupo de individuos con un acervo genético común, o que existan grupos mutuamente exclusivos entre poblaciones. De la misma manera, el término

especie está referido a aquellas asociaciones de individuos con características en la estructura del coralite que son similares, independientemente de la morfología colonial o composición genética.

RESULTADOS

Identificación de especies.

El análisis de agrupamiento o asociación de las colonias de *Porites* evidenció la formación de dos grupos principales: a) individuos provenientes del Golfo de California, y b) aquellos que fueron colectados en las Islas Revillagigedo. Durante esta primera aproximación, el carácter más importante para discriminar entre zonas fue el número de pali (Fig. 3). Debido a lo anterior, se consideró realizar análisis de asociación y análisis discriminante por región; esto además, permitió formar grupos más cohesivos dentro de cada región, ya que excluyó del análisis la variación morfológica como producto de diferencias ambientales.

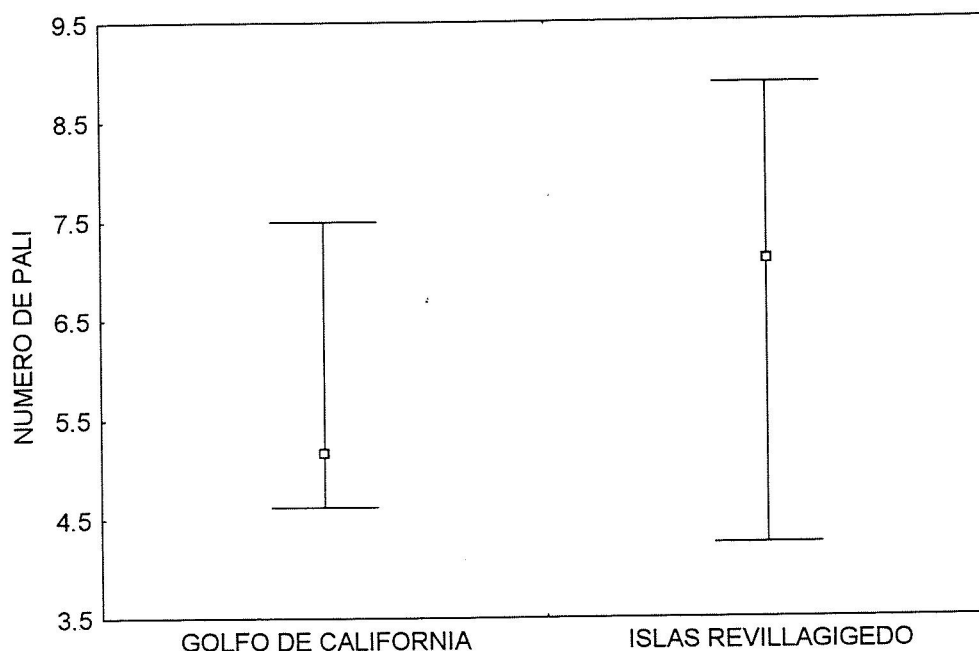


Figura 3. Diferencias en el número de pali entre las colonias del Golfo de California e Islas Revillagigedo. El punto representa a la media, la línea por debajo y por arriba de la media al valor mínimo y máximo registrado en cada zona. Fueron encontradas diferencias significativas (Wilcoxon= 10.7295; N= 153; $p < 0.00001$).

Islas Revillagigedo. Para esta región, se analizaron 80 individuos provenientes de Isla Socorro, Isla San Benedicto e Isla Clarión. Dentro de cada una de éstas, las asociaciones más importantes de individuos dependieron del número de pali presente en cada colonia, formándose por lo general dos grupos principales: a) colonias cuyos coralites poseen entre 6 y 7 pali, y b) colonias cuyos coralites poseen entre 7 y 8 pali. Una vez identificada esta diferencia, se realizaron análisis de agrupamiento a cada grupo, y fueron llevados a cabo tres análisis discriminantes por separado; un análisis discriminante a cada grupo, y uno más, mezclando ambos grupos.

El análisis discriminante mostró que existen diferencias significativas entre los grupos (LAMDA-WILKS= 0.0013056; Aprox. F= 17.05091; g.l= 64, 244; $p < 0.0000$). Durante el proceso anterior, se identificaron seis especies morfológicas, donde el 100 por ciento de las colonias fueron correctamente clasificadas. Se calcularon cuatro variables canónicas (CV1-CV4), CV1 aporta el 66.2 por ciento de la variación total, CV2 el 24.3 por ciento, CV3 7.9 por ciento y CV4 1.5 por ciento de la variación. La primera variable canónica (CV1) distingue tres grupos: una combinación de *P. sp.1* y *P. sp.4*, *P. sp.3* y una combinación de las especies *P. sp. 5*, *P. sp.6* y *P. sp.7*; para esta variable, el carácter con mayor peso fue el número de pali (**PL**) y la mayor correlación se dio con el número de pali (**PL**), es decir, la aproximación más importante para discriminar entre especies en la región de las Islas Revillagigedo se relacionó con diferencias en el número de pali.

La segunda variable canónica (CV2) distinguió entre *P. sp.1-P. sp. 4* y entre *P. sp. 5 -P. sp. 6-P. sp. 7*; esta variable consideró al número de septos bifurcados (**NB**) como el carácter más importante, mismo que se encuentra fuertemente correlacionado con esta función. Para la tercera variable canónica (CV3) la relación inversa del diámetro del coralite (**CD**) es el carácter más importante, dicha variable estuvo fuertemente correlacionada con el número de septos (**NS**). Finalmente, para la cuarta variable canónica (CV4), la relación inversa del diámetro del coralite (**CD**) fue el carácter más importante y se encontró correlacionado con el diámetro del anillo sináptico (**CW**) y con el grosor del septo lateral (**T3**) (Tabla III).

En resumen, los resultados de cada colonial, calculados usando la primera y la segunda función discriminante, muestran la existencia de seis especies de *Porites* en las Islas Revillagigedo, observándose un traslape evidente entre tres de ellas. Para mostrar la relación entre los grupos antes formados y los holotipos de las especies que habitan la región, los holotipos fueron incluidos en el análisis discriminante anterior, y los resultados son mostrados en la figura (Fig. 4). Como se puede observar, los ejemplares caen dentro del espectro de variación de dos grupos distintos: *P. lichen* en *P. sp. 3*, y *P. australiensis* en *P. sp. 7*.

Tabla III. Importancia relativa de los caracteres en el análisis discriminante. Coeficientes estandarizados de las funciones discriminantes (CSFD) y correlaciones entre las funciones discriminantes y las variables (COR). Las abreviaciones de los caracteres son descritas en la Tabla II. Las variables canónicas se encuentran representadas como CV1-CV4.

Variables	CV1		CV2		CV3		CV4	
	COR	CSFD	COR	CSFD	COR	CSFD	COR	CSFD
CD	.088	-.365	.087	.293	.153	-1.056	.209*	-.675
CS	.115	.068	.104	-.162	.058	.376	.399*	.004
L1	.059	-.008	.142	.510	.305*	.642	.219	-.174
L2	-.020	.231	.112	-.303	.320*	.109	.256	.565
L3	.065	-.149	.122	-.008	.244	.046	.280*	.354
NN	-.037	.094	.085	.263	-.003	-.085	-.202*	-.254
NS	.126	-.503	.193	.423	.588*	.674	-.057	-.109
NB	.102	-.215	.671*	1.044	-.480	-.501	.376	.080
PL	.878*	1.248	.174	-.181	.143	-.188	-.002	-.106
T1	-.094	.123	.065	.266	-.248	-.276	.306*	-.475
T2	-.054	.047	-.009	-.792	-.198	-.134	.512*	.439
T3	-.071	.108	.005	-.038	-.140	-.138	.560*	.427
C1	.217	.157	-.030	-.273	.211	-.053	.370*	.313
C2	.095	-.053	.307	.686	.291	.453	.377*	-.124
CW	.177	.117	.146	-.328	.077	.360	.650*	.577
WT	-.014	-.302	-.103	.136	-.197	-.131	.429*	.196
% de la varianza	66.2		24.3		7.9		1.5	

- Caracteres con mayor contribución a la función discriminante

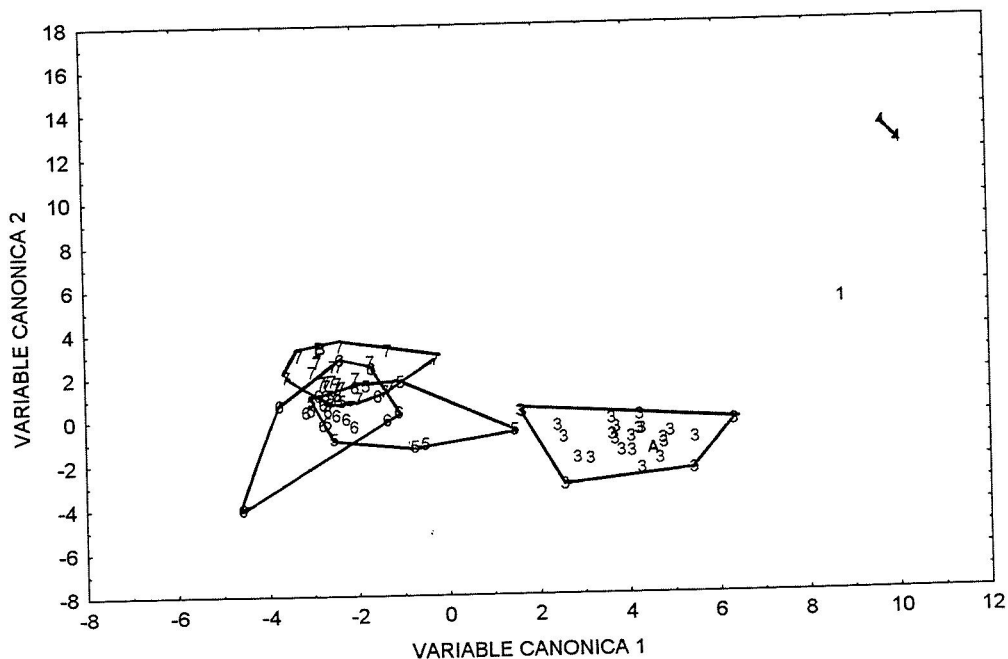


Figura 4. Análisis discriminante mostrando las especies presentes en Islas Revillagigedo. Resultados de las primeras dos variables canónicas utilizando la media de cada carácter. Cada punto representa una colonia. Los polígonos representan la máxima variación de las especies. 1= *P. sp.1*; 3= *P. lichen*; 4= *P. sp. 4*; 5= *P. sp.5*; 6= *P. sp. 6*; 7= *P. australiensis*. Holotipos: A= *P. lichen*; B= *P. australiensis*.

Golfo de California. Para esta región se contó con 73 ejemplares, los cuales se colectaron en todo el Golfo, desde la parte norte hasta su extremo sur; además, incluimos un ejemplar de las Islas Marietas Jalisco. El análisis discriminante mostró que existen diferencias significativas entre los grupos (LAMDA-WILKS= 0.0147196; Aprox. $F= 33.04324$; g.l= 32, 146; $p<0.0000$). Fueron calculadas dos funciones discriminantes (CV1-CV2), las cuales clasificaron correctamente el 90.4 por ciento de las colonias. La primera función discriminante (CV1) explicó el 88.2 por ciento de la varianza, mientras que la segunda función discriminante (CV2) explicó el 11.8 por ciento de la varianza.

La importancia relativa de los caracteres en el análisis, al igual que en el caso anterior, fue determinado usando los coeficientes estandarizados de las funciones discriminantes y la correlación entre las variables y las funciones (Tabla IV). La primera función permitió distinguir entre dos grupos: *P. sp. 6* y una combinación de *P. sp. 1* y *P. sp. 2*; los caracteres con mayor peso fueron el valor negativo del grosor de la columnela (**C2**) y la longitud de la misma (**C1**) y en segundo término el número de pali (**PL**), dichas funciones estuvieron fuertemente correlacionadas con la longitud de la columnela (**C1**) y el número de pali (**PL**). Por otro lado, la segunda función discriminante permitió separar a *P. sp. 1* y *P. sp. 2*; de acuerdo al grosor de la columnela (**C2**), el grosor de la pared (**WT**) y el valor negativo del número de septos bifurcados (**NB**), dicha función está fuertemente correlacionada con el valor negativo del número de septos bifurcados (**NB**), el valor negativo de la longitud del septo dorsal (**L1**) y el grosor de la pared (**WT**).

Para esta región, los grupos *a priori* formados mediante análisis de asociación, pertenecen a tres especies distintas de acuerdo con el análisis discriminante; dos de las tres especies presentan un evidente traslape entre sí (Fig. 5); sin embargo, la distancia existente entre ellas es suficiente para decir que se trata de especies distintas. Para mostrar la relación entre los grupos antes formados y algunos de los holotipos de las especies que habitan la región, la media de cada carácter de los holotipos fue incluida en el análisis discriminante anterior. Como se puede observar, los ejemplares caen dentro del polígono de variación de un grupo; así, *P. sverdrupi* es *P. sp. 2*.

Tabla IV. Importancia relativa de los caracteres en el análisis discriminante. Coeficientes estandarizados de las funciones discriminantes (CSFD) y correlaciones entre las funciones discriminantes y las variables (COR). Las abreviaciones de los caracteres son descritas en la Tabla II. Las variables canónicas se encuentran representadas como CV1-CV2.

Variables	CV1		CV2	
	COR	CSFD	COR	CSFD
CD	.033	-.298	-.201	.322
CS	.002	.034	-.120	-.258
L1	.160	.698	-.422*	-.158
L2	.130	.174	-.378	-.426
L3	.146	-.231	-.271	.607
NN	.075	.188	.049	-.291
NS	-.004	-.782	.020	.150
NB	.002	-.088	-.637*	-.719*
PL	.228*	1.665*	.095	.080
T1	-.079	.019	-.183	.140
T2	-.066	.123	-.143	-.240
T3	-.088	-.238	-.239	-.108
C1	.239*	5.266*	.212	-.345
C2	.125	-5.986*	.197	.914*
CW	.031	-.130	-.192	-.373
WT	-.063	.088	.402*	.752*
% de la varianza		88.2		11.8

* Caracteres con mayor contribución a la función discriminante

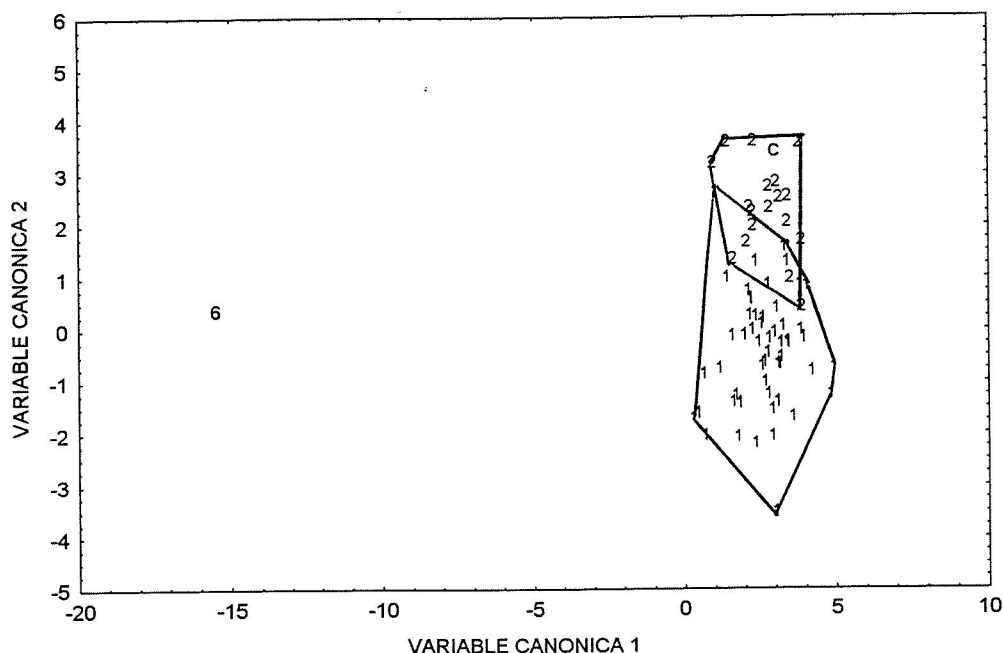


Figura 5. Análisis discriminante mostrando las especies presentes en el Golfo de California e Islas Marietas, Jalisco, y la relación de los especímenes tipo con ellas. Resultados de las primeras dos variables canónicas utilizando la media de cada carácter. Los polígonos representan la máxima variación de las especies. 1= *P. sp.1*; 2= *P. sverdrupi*; 6= *P. sp. 6*. Holotipos: C= *P. sverdrupi*.

Con respecto a la identidad del resto de las especies (*P. sp. 1*; *P. sp.4*; *P. sp. 5*; y *P. sp. 6*), fue asignada mediante una identificación tradicional, así *P. sp. 1* es *P. panamensis*, *P. sp. 5* es *P. lutea*, y *P. sp. 6* es *P. lobata*, la única identidad que no ha sido asignada es la de *Porites sp. 4*.

El análisis conjunto de ambas regiones, muestra que la totalidad de las especies permanecen como unidades independientes, con la suficiente distancia entre ellas (LAMDA-WILKS=0.0009002; Aprox. F= 19.53409; g.l= 96, 765; p< 0.0000) para considerarlas como especies distintas, no obstante de la existencia de un fuerte traslape entre varias de ellas (Tabla V; Fig. 6).

Tabla V. Distancia de Mahalanobis y valor p asociado a la distancia entre los centroides de cada especie. Los valores por debajo de la diagonal representan a la distancia de Mahalanobis, mientras que los valores por encima de la diagonal representan al valor p asociado a la misma.

ESPECIE	<i>P. panamensis</i>	<i>P. sverdrupi</i>	<i>P. lichen</i>	<i>Porites sp. 4</i>	<i>P. lutea</i>	<i>P. lobata</i>	<i>P. australiensis</i>
<i>P. panamensis</i>	--	0.000000	0.000000	0.000000	0.000000	0.000000	0.000000
<i>P. sverdrupi</i>	8.3259	--	0.000000	0.000000	0.000000	0.000000	0.000000
<i>P. lichen</i>	44.5345	49.6014	--	0.000000	0.000000	0.000000	0.000000
<i>Porites sp. 4</i>	9.744	11.817	47.5021	--	0.000000	0.000000	0.000000
<i>P. lutea</i>	109.8786	104.5429	51.02059	79.3165	--	0.000000	0.000000
<i>P. lobata</i>	98.5404	101.5321	49.10544	83.06453	21.3405	--	0.000000
<i>P. australiensis</i>	105.5957	115.7859	57.22161	92.32568	40.0595	14.6194	--

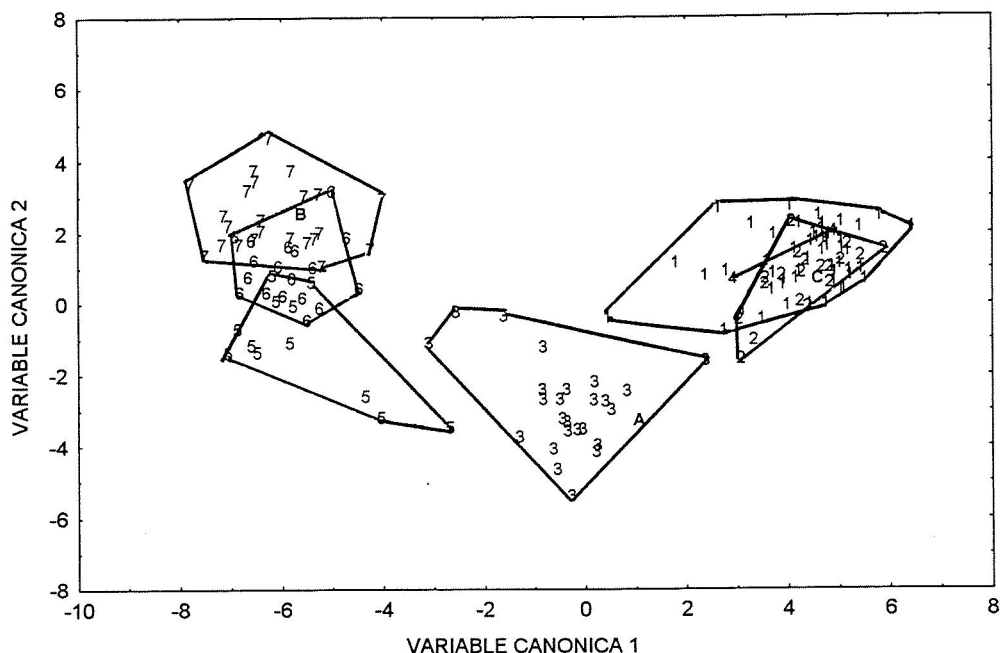


Figura 6. Análisis discriminante mostrando las especies presentes en el Pacífico mexicano (Golfo de California, Islas Marietas e Islas Revillagigedo). Resultados de las primeras dos variables canónicas utilizando la media de cada carácter. Los puntos representan a cada colonia. Los polígonos representan la máxima variación de las especies. 1= *Porites panamensis*; 2= *P. sverdrupi*; 3= *P. lichen*; 4= *Porites sp. 4*; 5= *P. lutea*; 6= *P. lobata*; 7= *P. australiensis*. Holotipos: A= *P. lichen*; B= *P. australiensis*; C= *P. sverdrupi*.

Durante el proceso, se calcularon seis funciones discriminantes (CV1-CV6), las cuales permitieron clasificar correctamente el 94.1 por ciento de las colonias a su respectivo grupo (Tabla VI). La primera función discriminante (CV1) explica el 76.3 por ciento de la varianza, siendo el carácter con mayor peso, el número de pali (**PL**) y el valor negativo del diámetro del coralite (**CD**) respectivamente, y correlacionándose con el número de pali (**PL**). Mediante esta función se separaron tres grupos: a) una mezcla de *P. panamensis*, *P. sverdrupi* y *Porites sp. 4*, las cuales poseen por lo general entre cuatro y cinco pali, b) *P.*

lichen, la cual posee entre seis y siete pali, y c) una mezcla de *P. lutea*, *P. lobata* y *P. australiensis*, las cuales poseen un promedio de ocho pali. La segunda función discriminante (CV2), contribuyó con el 11.0 por ciento de la varianza. Para esta función, el carácter más importante fue el grosor de la columnela (**C2**), y en segundo término, el valor negativo del número de pali (**PL**). Los caracteres con mayor correlación son los responsables del desarrollo de los septos (**L2**, **L3** y **L1**, respectivamente) y del grosor de la columnela (**C2**). Esta función permite separar a los grupos antes descritos. Por otro lado, la tercera función discriminante (CV3) contribuyó con el 7.4 por ciento de la variación, siendo el carácter más importante el número de septos bifurcados (**NB**), y en segundo término el valor negativo de la longitud de la columnela (**C1**); para esta función el carácter con mayor correlación es también el número de septos bifurcados (**NB**). Esta función incrementó la distancia entre las especies con alto traslape, como es el caso de *P. panamensis*, *P. sverdrupi* y *Porites* sp. 4, por un lado, y *P. lutea*, *P. lobata* y *P. australiensis*, por el otro. El resto de las funciones discriminantes (CV4-CV6) contribuyen con el 2.2, 2.0 y 1.1 por ciento de la varianza, lo cual nos indica que más de 90 por ciento de la variación estuvo explicada por las tres primera funciones discriminantes.

Tabla VI. Importancia relativa de los caracteres en el análisis discriminante. Coeficientes estandarizados de las funciones discriminantes (CSFD) y correlaciones entre las funciones discriminantes y las variables (COR). Las abreviaciones de los caracteres son descritas en la Tabla II. Las variables canónicas se encuentran representadas como CV1-CV6.

Variables	CV1		CV2		CV3		CV4		CV5		CV6	
	COR	CSFD	COR	CSFD	COR	CSFD	COR	CSFD	COR	CSFD	COR	CSFD
CD	.181	-.697*	.136	.204	.009	.039	.143	-.050	-.096	.509	.242	-.874
CS	.136	.041	.031	-.461	.063	-.245	.164	-.016	.097	-.627	.297	.690
L1	.345	.378	.414*	.457	-.030	.282	.186	-.420	-.292	-.541	.244	.378
L2	.313	.065	.493*	.118	-.082	-.049	.270	-.009	-.381	-.647	.049	-.176
L3	.422	.294	.464*	.323	-.139	-.418	.404*	.548	-.108	.793	.085	-.045
NN	-.062	.055	.005	.095	.065	.154	-.134	-.043	-.005	-.150	.043	-.107
NS	.010	-.463	-.039	.176	.056	-.039	-.339	-.407	-.039	-.021	.751*	.973*
NB	.117	-.006	.140	.102	.802*	.942*	.328	.221	.082	.200	.115	.079
PL	.722*	1.006*	-.262	-.791*	.097	.210	-.219	-.227	-.046	-.210	.232	-.316
T1	-.149	-.297	.016	.012	.165	-.226	.290	.169	.194	.006	-.009	.027
T2	-.137	.039	-.087	-.272	.160	.118	.191	.035	.109	-.114	.057	-.226
T3	-.121	.025	-.028	-.139	.134	.104	.354	.512	.154	.134	.195	.119
C1	.410	.018	.012	-.326	-.273	-.547	.193	.713	.201	.136	.431	.512
C2	.337	.106	.367*	.999*	.044	.133	-.171	-.653*	.279	.512	.137	-.223
CW	.228	.299	.039	.070	.145	.216	.247	.187	.155	.225	.408	.136
WT	-.118	.164	-.172	.110	-.076	.054	-.187	-.378	.583*	.940*	-.035	-.267
% de la variable	76.3		11.0		7.4		2.2		2.0		1.1	

* Caracteres con mayor contribución a la función discriminante

La media y la desviación estándar de todos los caracteres individuales para cada especie es presentada en el Apéndice I. Se presenta la gráfica, para cada una de las especies, de los 10 caracteres individuales que resultaron más importantes según las funciones discriminantes (Fig. 7).

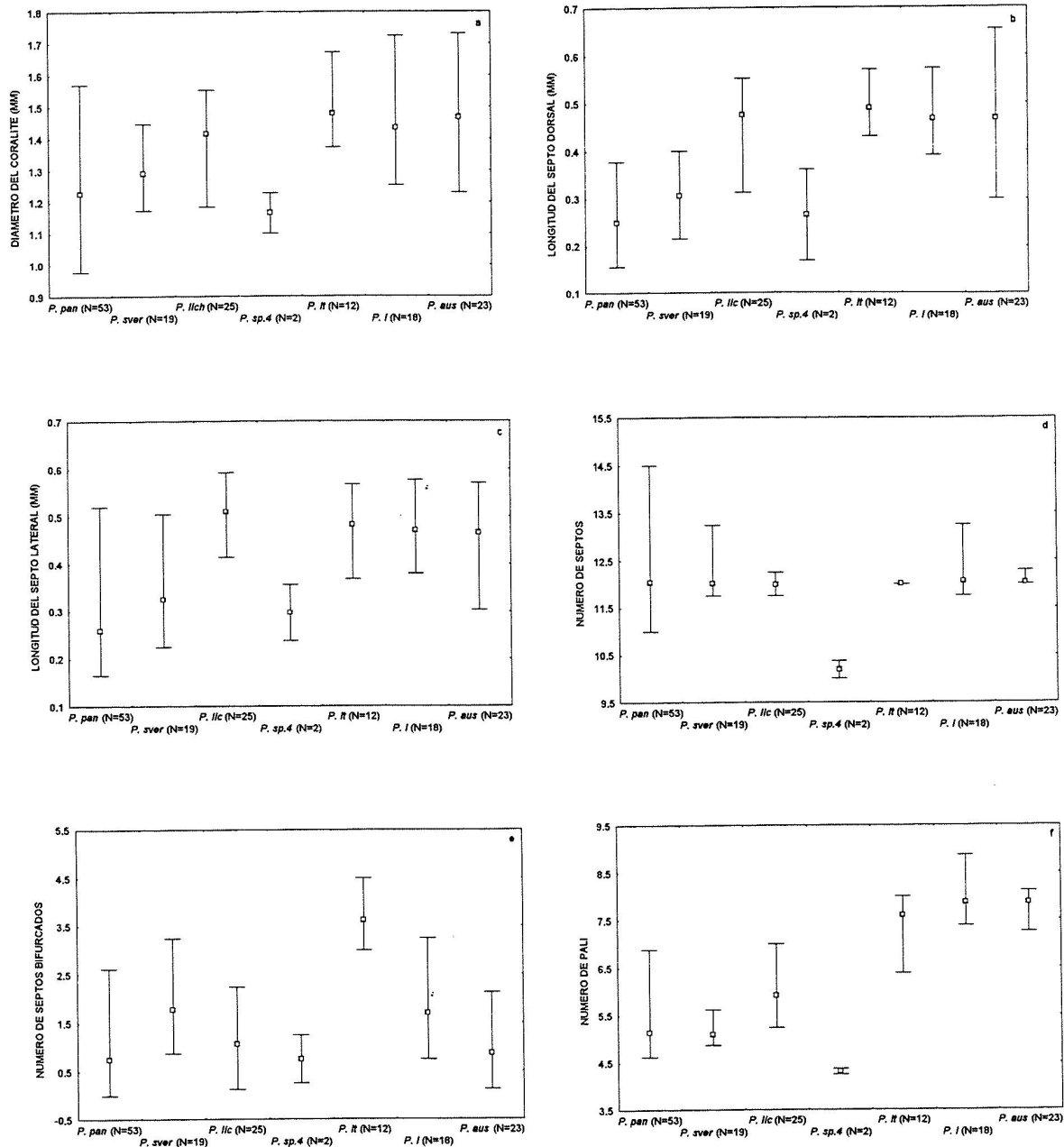


Figura 7. Media y valor máximo y mínimo, registrado para diez caracteres en las siete especies de *Porites* del Pacífico mexicano. Análisis de varianza no paramétrico de Kruskal-Wallis mostró que todos los caracteres difieren significativamente en cada caso ($g.l= 6, 153; \alpha= 0.05$). *P. pan*= *Porites panamensis*; *P. sver*= *P. sverdrupi*; *P. lic*= *P. lichen*; *P. sp.4*= *Porites sp.4*; *P. ll*= *P. lutea*; *P. l*= *P. lobata*; *P. aus*= *P. australiensis*. N= número de colonias medidas. Las abreviaturas de los caracteres se muestran en la Tabla II.

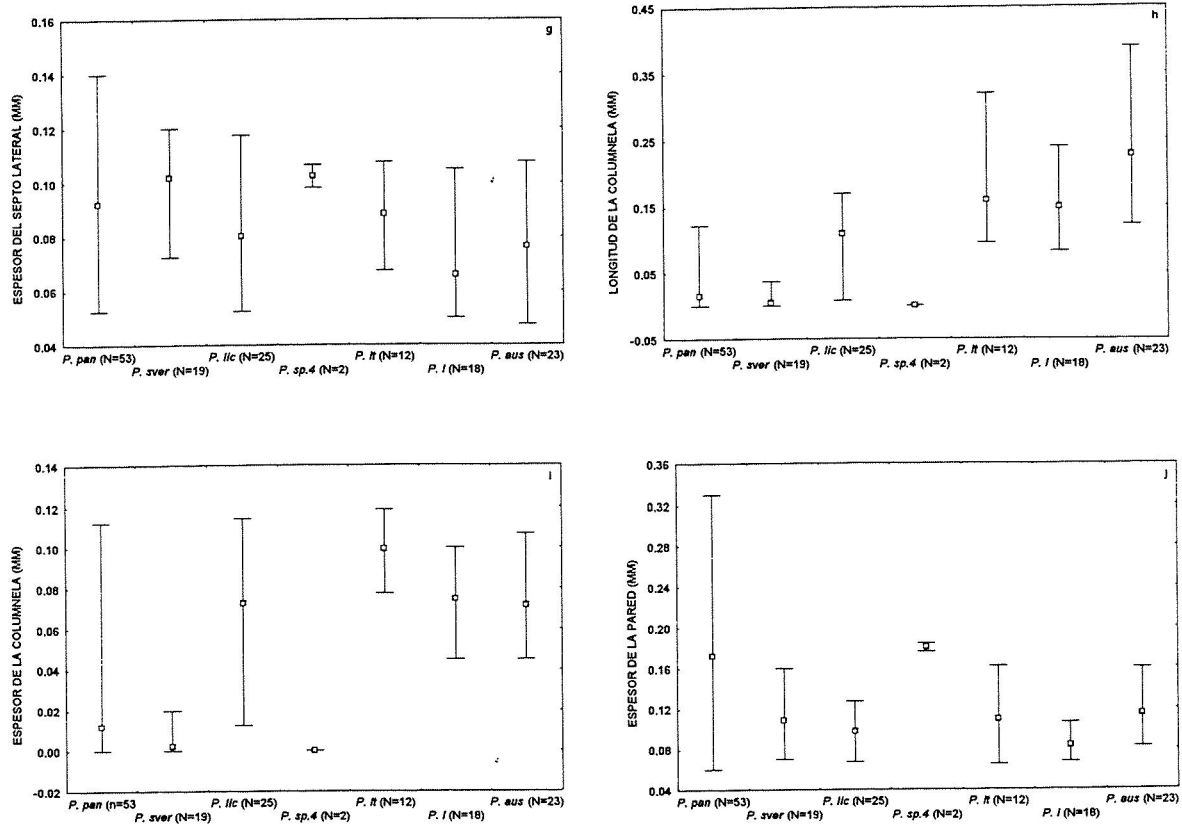


Figura 7. ...Continuación i....

Variación intraespecífica

Mediante el análisis anterior se pudo identificar la presencia de al menos siete especies del género *Porites*; dos de ellas ocurriendo en el Golfo de California (*P. panamensis* y *P. sverdrupi*), y seis más en Islas Revillagigedo e Islas Marietas Jalisco (*P. panamenis*, *P. lichen*, *Porites sp. 4*, *P. lutea*, *P. lobata* y *P. australiensis*). A lo largo de la presente sección, se pondrá de manifiesto la variación intraespecífica (I. poblaciones dentro de especies y II. colonias dentro de poblaciones) que alcanza cada una de las especies. De manera semejante a lo ya presentado, se realizaron análisis discriminantes, con el fin de evidenciar la

variación morfológica poblacional dentro de cada especie, en los que los ejemplares de cada especie y provenientes de la misma localidad fueron considerados como un grupo.

I. Poblaciones dentro de especies.

Porites panamensis Verrill, 1866

Con este nombre ha sido identificada la especie de coral con mayor geográfica distribución tanto en México (Reyes-Bonilla y López-Pérez, 1998), como en el Pacífico Oriental Tropical, la cual habita desde la parte norte del Golfo de California, México, hasta Isla Gorgona, Colombia (López-Pérez, 1996). Considerando sólo el material estudiado, se encontró desde Bahía de Los Angeles (28° N), hasta Bahía Chileno (23° N), en el Golfo de California (Tabla I), además de Isla Socorro (18° N). De las 20 localidades muestreadas en la región, estuvo ausente sólo en seis de ellas: Isla Blanca, Isla Coyote, El Pardito, Islas Marietas, Isla San Benedicto e Isla Clarión, aunque se ha registrado su presencia para las dos últimas (Ketchum y Reyes-Bonilla, 1997), además de ocurrir en el Pardito (común) e Islas Marietas (escasa) (Reyes-Bonilla, UABCS, Com. Pers. 1998).

En el análisis discriminante de *P. panamensis*, fueron calculadas 12 funciones discriminantes, de las cuales, las primeras cuatro aportaron el 87.1 por ciento de la variación de la muestra. A lo largo de su distribución, dicha especie posee una notable variación morfológica, ya que los resultados de las dos primeras funciones discriminantes, muestran mucha dispersión de los puntos, así

como un evidente traslape entre colonias provenientes de distintas localidades (Fig. 8); además, con base en los caracteres medidos no se puede determinar el sitio al cual pertenecen. Es decir, no hay evidencia clara de que la variación en los caracteres morfológicos sea suficiente para asignar adecuadamente a cada colonia al sitio del cual procede.

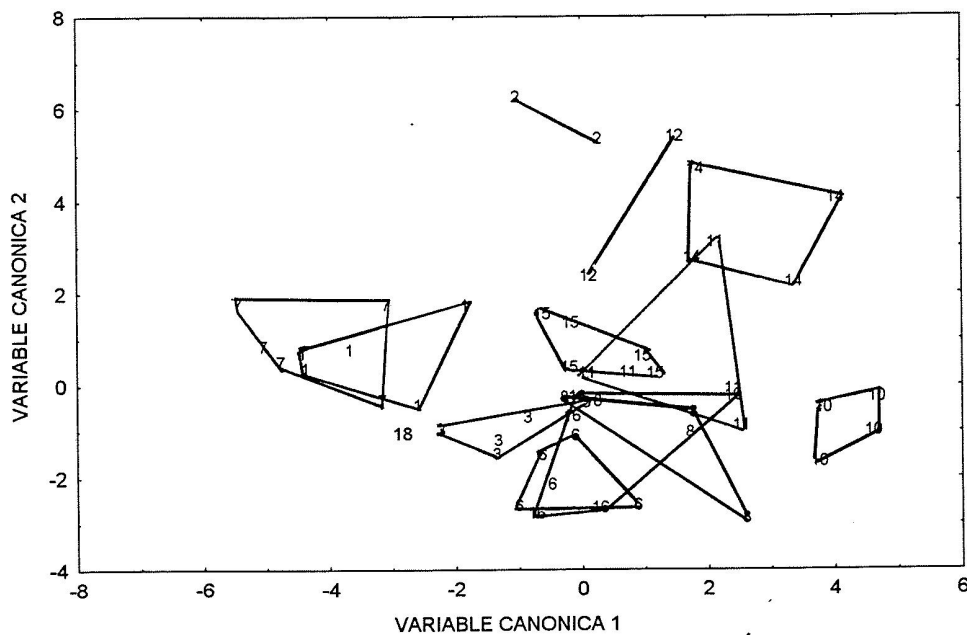


Figura 8. Análisis discriminante de *P. panamensis*, considerando a cada localidad como un grupo. Resultados de las primeras dos variables canónicas. Los puntos representan a cada colonia, mientras que los polígonos a la máxima variación de las localidades. Los números corresponden a las localidades descritas en la tabla I.

Los resultados calculados para cada colonia a partir de la primera función discriminante, así como de cada una de las variables por separado, no mostraron tener relación significativa con la latitud, aun cuando la distribución latitudinal de *P. panamensis* es amplia (Fig. 9).

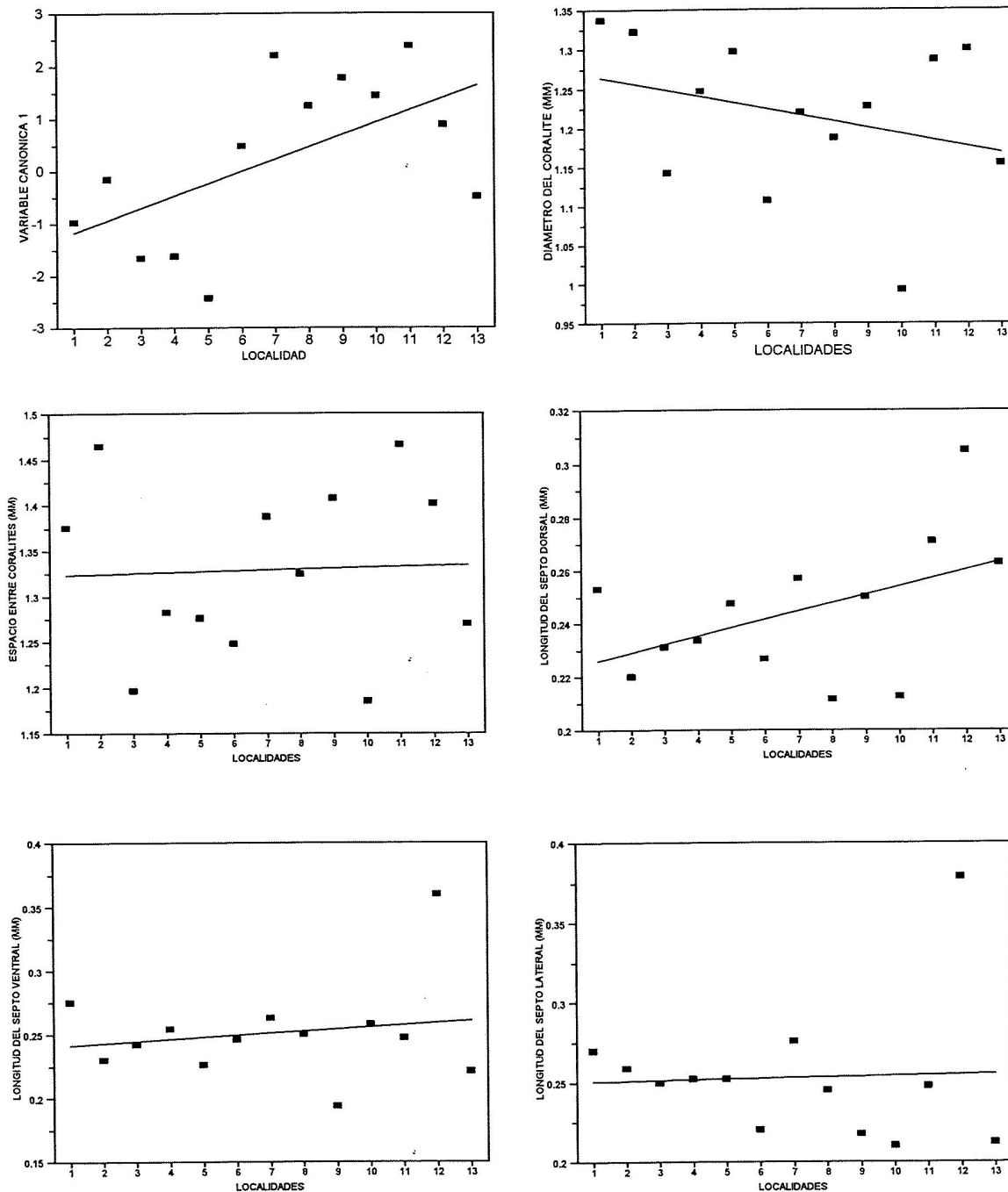


Figura 9. Modificación de los resultados a partir de la primera función discriminante, y de cada una de las variables con respecto a la latitud en *P. panamensis*. La línea corresponde a los valores esperados, mientras que cada punto corresponde a al valor medio de cada localidad. Las localidades se están referidas en la Tabla I, mientras que los caracteres en la Tabla II.

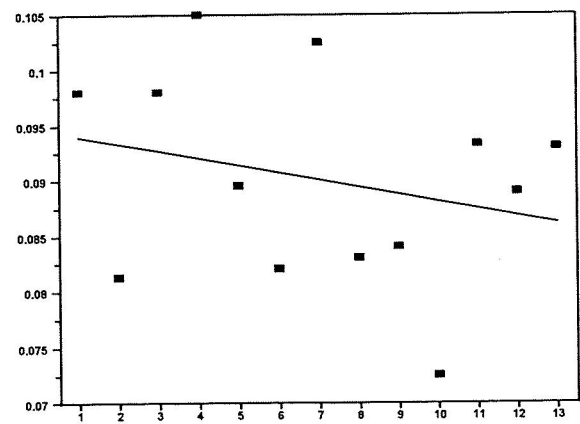
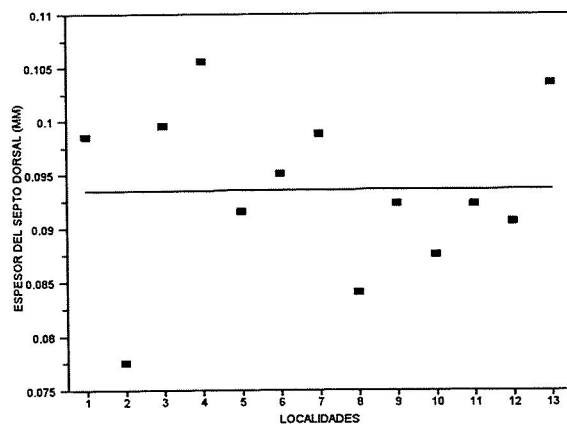
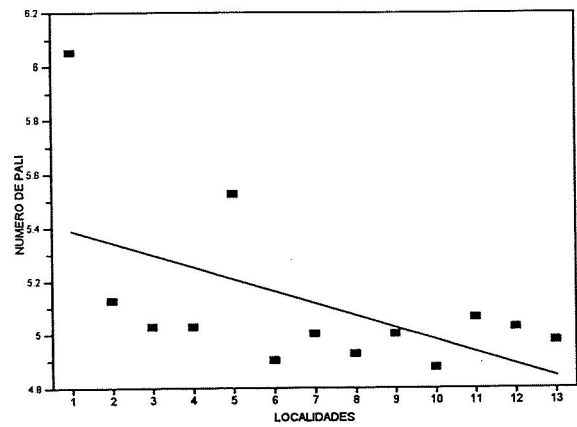
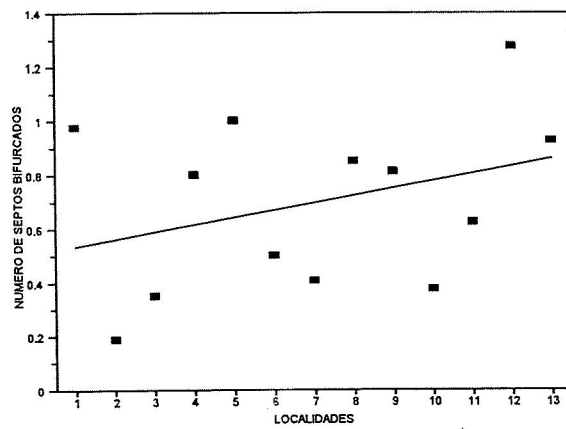
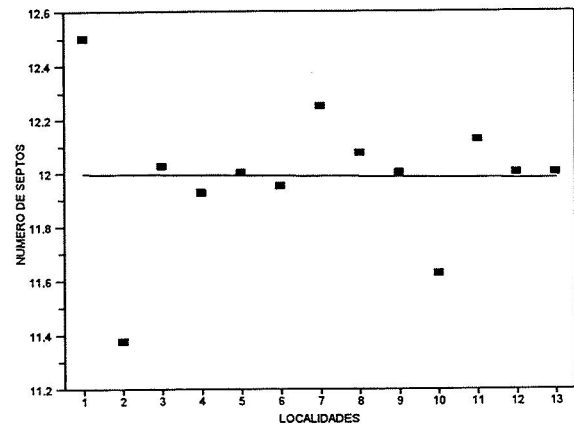
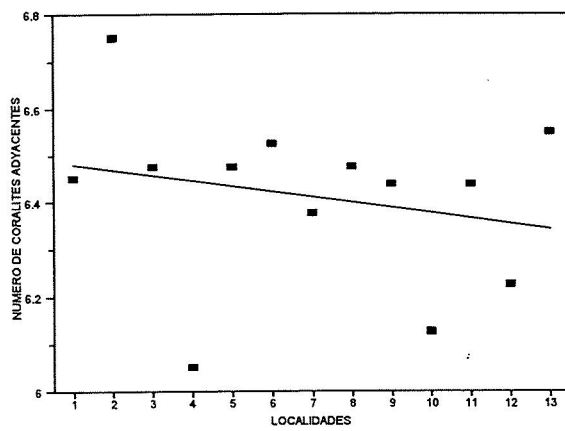


Figura 9. Continuación i

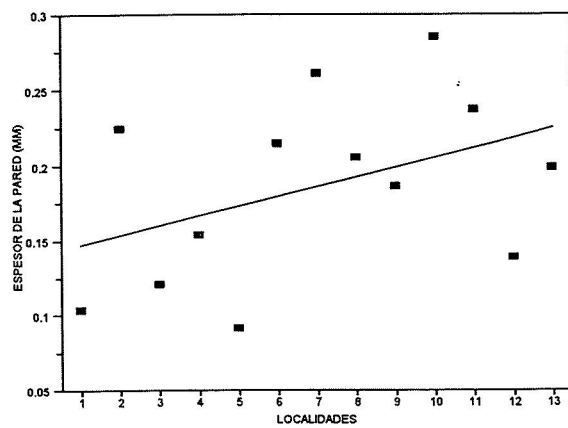
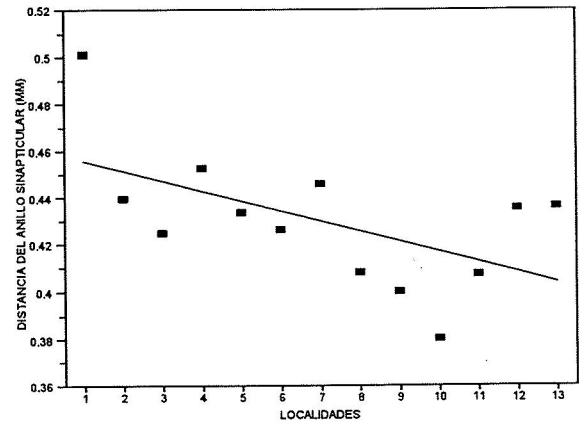
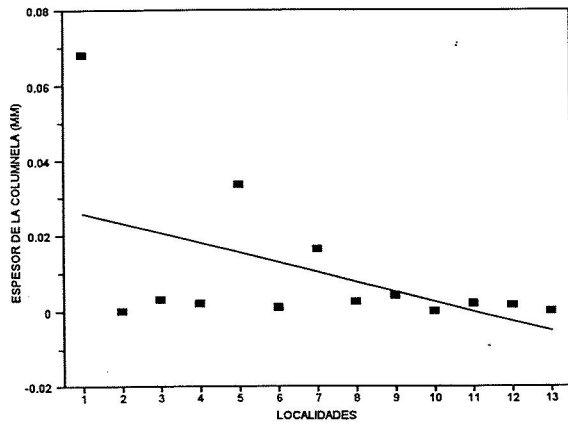
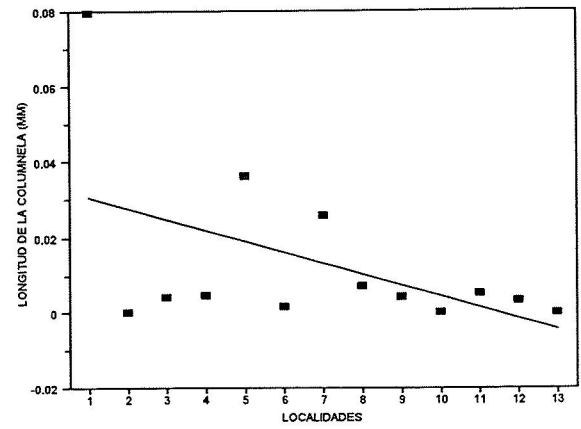
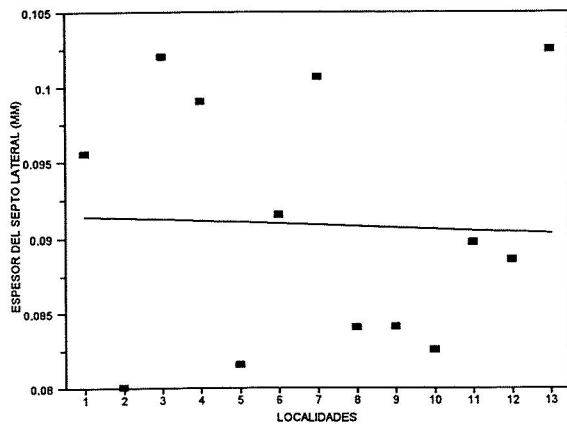


Figura 9. Continuación ii.....

Se realizó un análisis de agrupamiento para observar la manera en que se asocian las colonias de acuerdo al sitio del cual provienen, para lo cual además de las variables morfológicas medidas, se consideró el sitio en el que fueron colectadas. Como se puede observar, las colonias tienden a asociarse con ejemplares de su misma localidad, y con miembros de localidades adyacentes, formando cuatro grandes grupos (Fig. 10). El cálculo de la distancia de Mahalanobis entre los grupos mostró una compleja relación entre ellos (Tabla VII). El grupo 1 (Bahía de Los Angeles, Isla Tortuga, Punta Chivato; 28°N-27°N) se encuentra morfológicamente más cercano al grupo 2 (El Requesón, El Bajo, Isla San José; 26°N-25°N), grupo 4 (Isla Cerralvo, Punta Pericos, Cabo Pulmo, Bahía Chileno; 24°N-23°N) y grupo 3 (La Catedral, Bahía San Gabriel, La Gaviota; 24°N Bahía de La Paz), respectivamente. Para el grupo 2, la distancia morfológica más pequeña fue con el grupo 1, grupo 4 y grupo 3, respectivamente. Para el grupo 3, la menor distancia fue con el grupo 4, grupo 3 y grupo 1, respectivamente. Por último, el grupo 4 se encontró más cercano al grupo 2, seguido del grupo 3 y grupo 1, respectivamente. Como puede notarse, la distancia morfológica entre los grupos no muestra una graduación latitudinal clara (el grupo 1 más semejante a grupo 2, posteriormente a grupo 3 y finalmente grupo 4, y así sucesivamente), por el contrario, la secuencia se interrumpe entre los grupos 2 y 3.

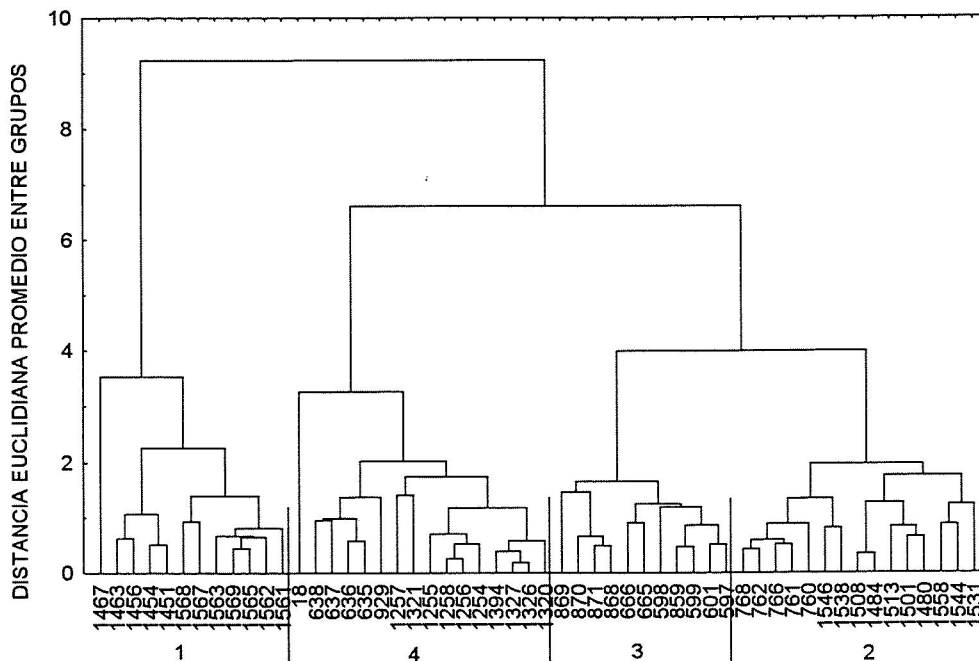


Figura 10. Dendrograma que muestra la manera en que se asocian las colonias de *P. panamensis* de acuerdo al sitio del cual proceden. Para su cálculo, además de las 16 variables morfológicas (Tabla II), se consideró el sitio en el que fueron colectadas (Tabla I). Grupo 1: Bahía de Los Angeles, Isla Tortuga, Punta Chivato; Grupo 2: El Requesón, El Bajo, Isla San José; Grupo 3: La Catedral, Bahía San Gabriel, La Gaviota; Grupo 4: Isla Cerralvo, Punta Pericos, Cabo Pulmo, Bahía Chileno.

A partir de los grupos antes formados, se realizó un análisis discriminante; el cual mostró que de manera general no existen diferencias significativas (LAMDA-WILKS= 0.2321057; Aprox. $F= 1.385595$; $g.l= 48, 104$; $p < 0.0847$), aunque sí las hubo entre los grupos 1-3 (Tabla VI). No obstante lo anterior, se continuó el análisis para detectar cualquier patrón aparente. Fueron calculadas tres funciones discriminantes (CV1-CV3), de las cuales, las dos primeras contribuyeron con el 83.9 por ciento de la varianza (61.6 y 22.9 por ciento de la varianza, respectivamente). Para la primera función discriminante, el carácter más

importante fue la longitud de la columnela (**C1**), seguido del inverso en el número de pali (**PL**), mientras que la correlación más importante de esta función, ocurrió con el grosor de la pared (**WT**). Para la segunda función, el carácter con mayor peso fue el inverso en el grosor de la columnela (**C2**), seguido del número de pali (**PL**), y su mayor correlación ocurrió con la longitud del septo dorsal (**L1**). Los resultados gráficos a partir de las dos primeras funciones (Fig. 11) ponen de manifiesto que existió un fuerte traslape entre los grupos, y aun cuando estos poseían la combinación de caracteres más cohesiva (Fig. 10), no muestran ningún patrón latitudinal; ya que de haber existido éste, debería de observarse algún tipo de desplazamiento de los grupos a partir del grupo 1, seguido de los grupos 2, 3 y 4, respectivamente.

Tabla VII. Significancia del análisis discriminante. Distancia de Mahalanobis y valor p asociado a la distancia entre los centroides de los grupos de *P. panamensis*. Los números se refieren a los grupos formados a partir de la Figura 10. Los valores por encima de la diagonal se refieren al valor p, valores por debajo de la diagonal a la distancia de Mahalanobis.

GRUPO	1	2	3	4
1 (28°N-27°N)	-	0.71	0.02	0.12
2 (26°N-25°N)	2.80	-	0.05	0.23
3 (24°N)	9.36	7.39	-	0.35
4 (24°N-23°N)	5.76	4.19	4.38	-

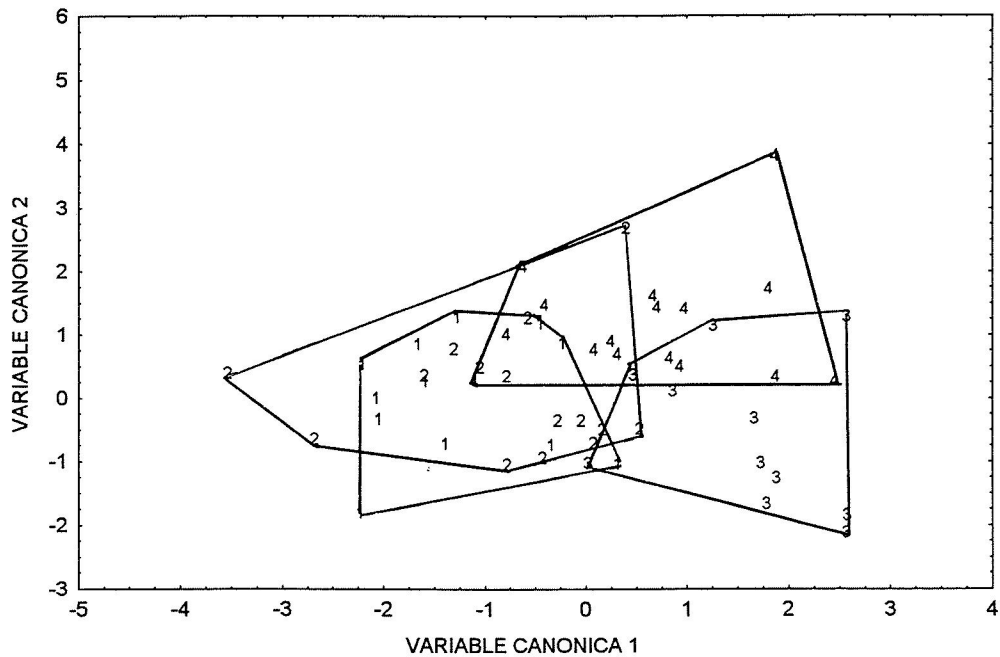


Figura 11. Análisis discriminante de *P. panamensis*. Resultados de las primeras dos variables canónicas. Cada número representa a una colonia. Los polígonos representan la máxima variación de las localidades. La conformación de los grupos se encuentra descrita en el texto y en la Figura 10.

Cuando se considera a los grupos como unidades faunísticas, algunas de las características implicadas en el desarrollo de los coralites despliegan comportamientos que merecen ser mencionados.

De manera general, la mayoría de los caracteres se modifican, ya sea incrementando o reduciendo su tamaño o número a lo largo de la distribución de *P. panamensis*; aunque algunos otros, varían sin patrón aparente (Fig. 12).

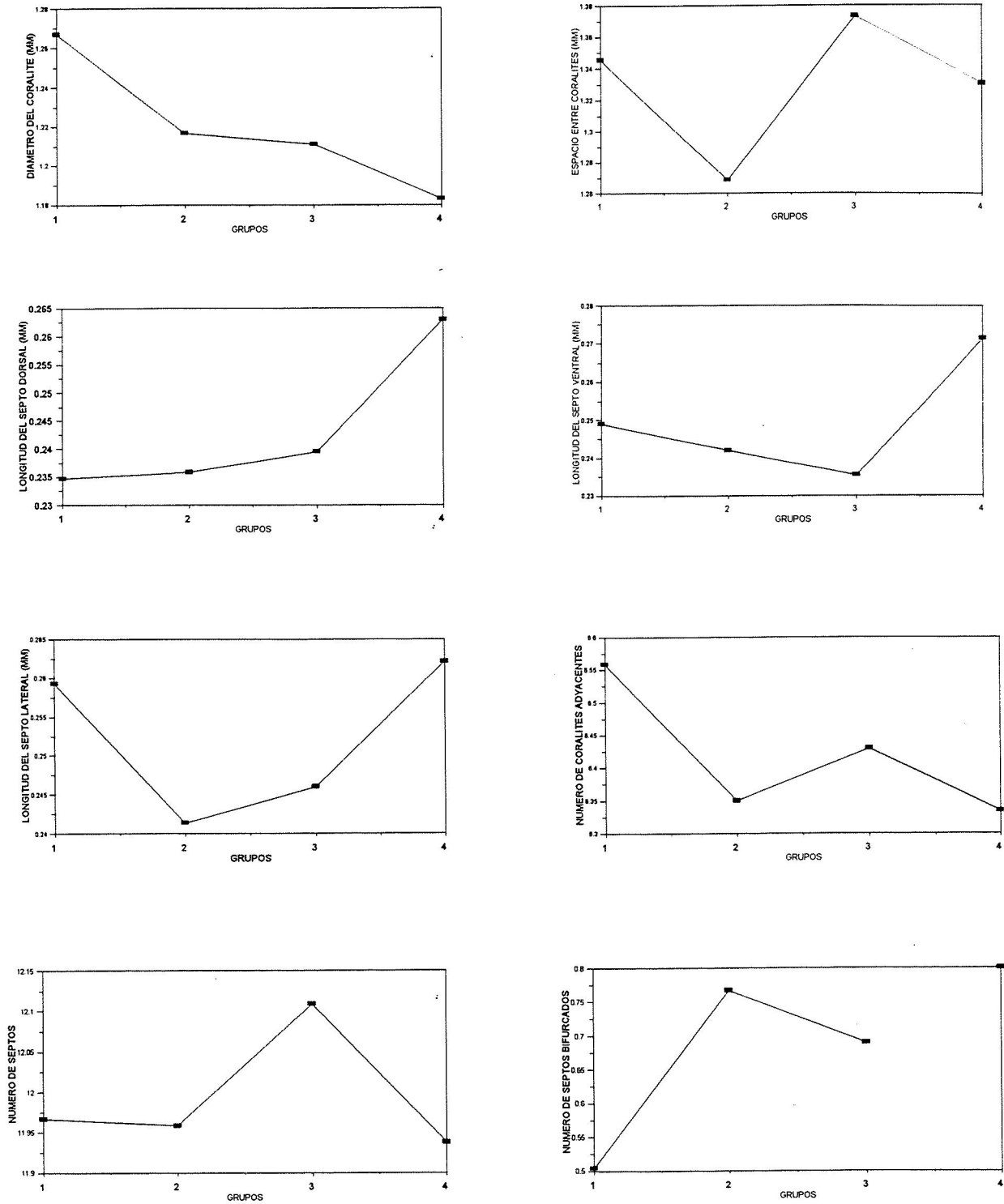


Figura 12. Modificación de los caracteres del coralite de *P. panamensis* a través de un gradiente latitudinal. Los grupos se encuentran detallados en la Figura 10. La abreviación de los caracteres se encuentra referida en la Tabla II.

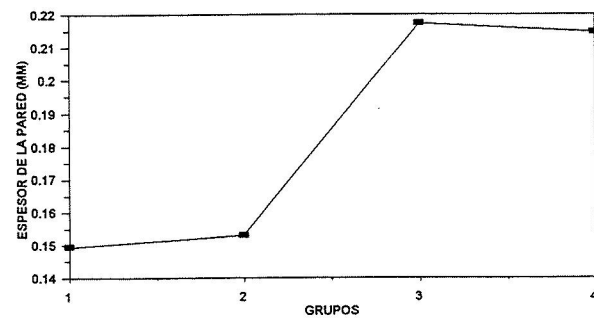
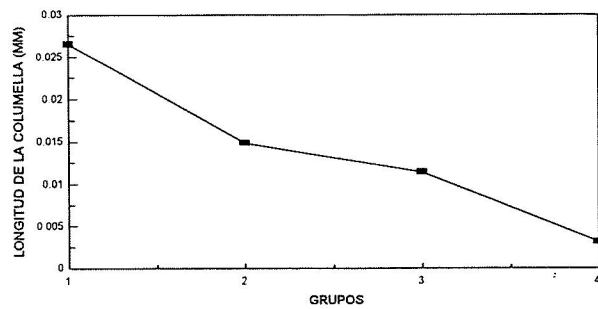
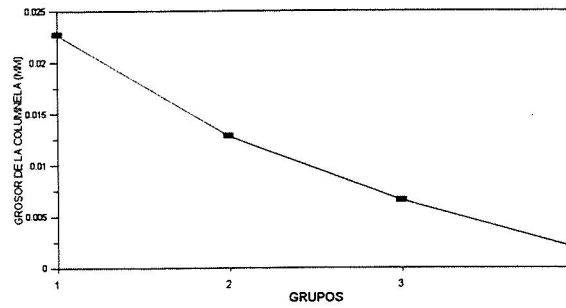
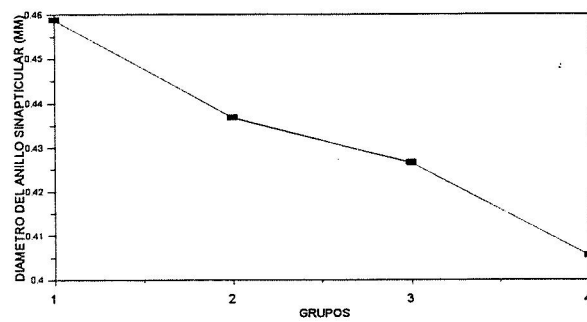
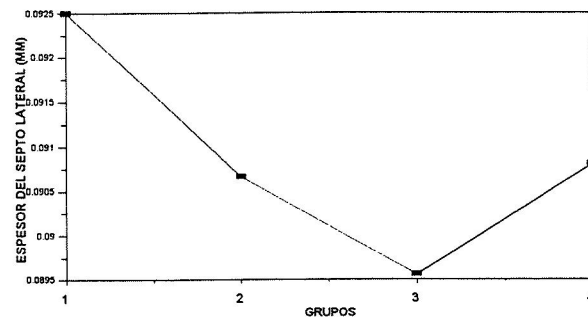
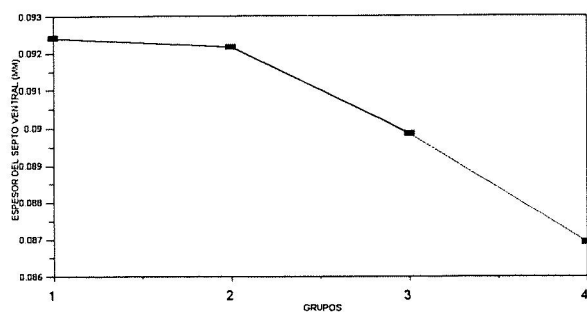
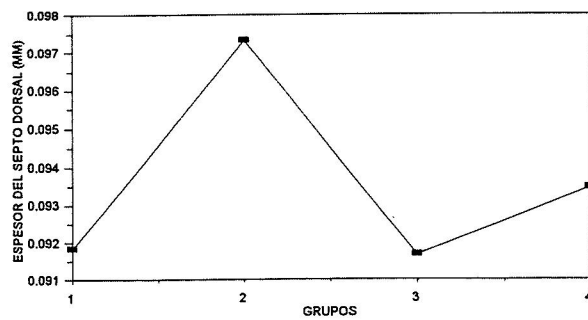
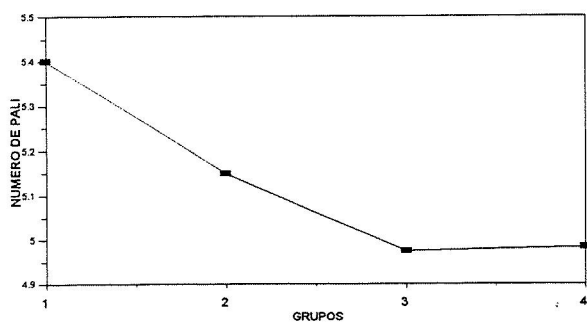


Figura 12. Continuación i....

Dentro de los caracteres que reducen su tamaño, longitud o número con la latitud se encuentran: diámetro del coralite (**CD**), número de coralites adyacentes (**NN**), número de pali (**PL**), grosor del septo ventral (**T2**), grosor del septo lateral (**T3**), longitud de la columnela (**C1**), grosor de la columnela (**C2**) y diámetro del anillo sináptico (**CW**). El caso contrario ocurre en: longitud del septo dorsal (**L1**), número de septos bifurcados (**NB**) y grosor de la pared (**WT**).

Lo anterior permite afirmar que en general, siguiendo una dirección nortesur, las colonias de *P. panamensis* poseen coralites más pequeños y con paredes más gruesas. La estructura de sus septos se modifica y tienden a ser más largos y delgados, y además, los caracteres implicados en el desarrollo de la columnela tienden a ocurrir en menor frecuencia o desaparecer. Sin embargo, es muy posible que existan individuos que no se apeguen a los patrones indicados, de acuerdo con la alta plasticidad morfológica del género.

Porites sverdrupi Durham, 1947

En la sección previa (Identificación de especies: Golfo de California) se hizo evidente que *P. sverdrupi* es una especie válida, y no una forma de agua profunda de *P. panamensis* como propuso Squires (1959), y por consiguiente una sinonimia de la misma. Esta especie es la única del género, dentro del Pacífico Oriental Tropical, que posee una morfología colonial ramificada, y aunque otrora poseyó una distribución geográfica amplia en el Golfo de California, hoy se encuentra en franco retroceso (Reyes-Bonilla, 1993).

Se realizó un análisis discriminante de acuerdo a la localidad en la cual fueron colectadas las colonias. El análisis mostró que existen diferencias significativas entre las localidades (LAMDA-WILKS= 0.4624916; Aprox. F= 2.444117; g.l= 48, 396; p< 0.0000) (Tabla VIII). Fueron calculadas tres funciones discriminantes; las primeras dos contribuyeron con el 94.1 por ciento de variación de la muestra (65.8 y 28.4 por ciento, respectivamente). La magnitud de los coeficientes estandarizados de la primera función discriminante mostró que el carácter más importante es el diámetro del anillo sináptico (**CW**), y posteriormente tres caracteres contribuyen casi en la misma proporción: la longitud del septo ventral (**L2**), el grosor del septo dorsal (**T1**) y el número de coralites adyacentes (**NN**). Para la segunda función discriminante, los caracteres más importantes fueron el valor negativo de la longitud de la columna (**C1**) y el grosor de la misma (**C2**).

La Figura 13 muestra que existe un evidente traslape entre las localidades, no obstante, las colonias provenientes de cada localidad pueden ser distinguidas de acuerdo a los caracteres medidos, ya que para todas las localidades más del 60 por ciento de los coralites están correctamente clasificados. Es decir, para esta especie, los caracteres morfológicos se modifican de acuerdo al sitio en el cual se desarrollan las colonias.

Tabla VIII. Distancia de Mahalanobis y valor p asociado a la distancia entre los centroides de los grupos de *P. sverdrupi*. Los números se refieren a las localidades indicadas en la Tabla I. Los valores por encima de la diagonal se refieren al valor p, valores por debajo de la diagonal a la distancia de Mahalanobis.

LOCALIDADES	4	5	8	9
4	-	0.927699	0.000000	0.000021
5	1.974337	-	0.083182	0.261646
8	6.849432	4.408427	-	0.005286
9	5.022496	3.495122	1.318835	-

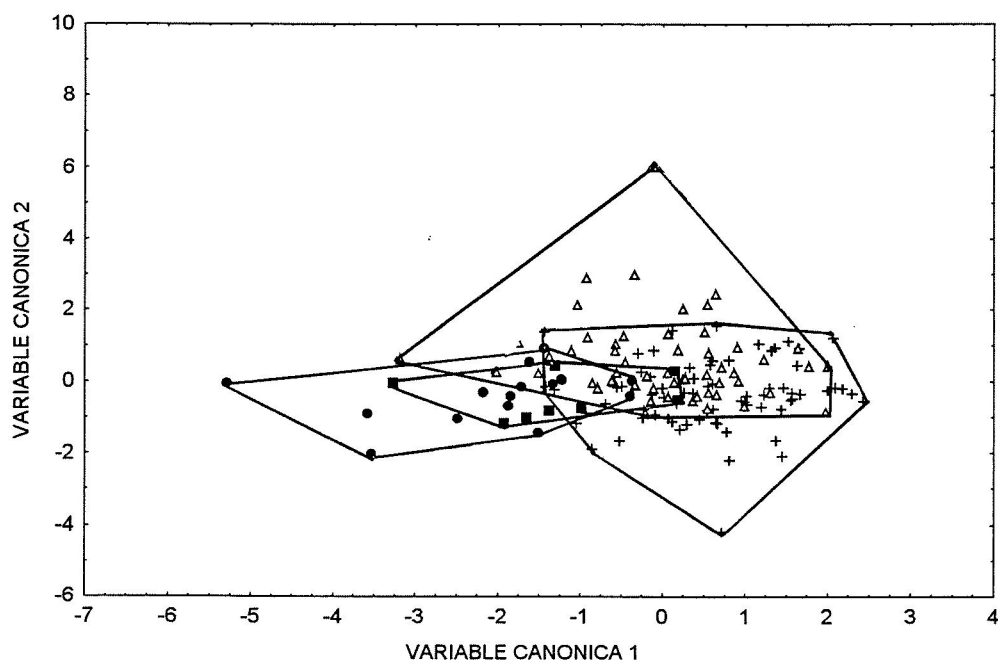


Figura 13. Análisis discriminante de *P. sverdrupi*, considerando a cada localidad como un grupo. Resultados de las dos primeras variables canónica. Cada punto corresponde a un coralite. Los polígonos representan la máxima variación de las localidades. ● Isla Blanca; + Isla San José; ■ Isla Coyote; Δ El Pardito.

Porites lichen Dana, 1846.

Dentro del área de estudio, esta especie se encuentra restringida al archipiélago de las Islas Revillagigedo (San Benedicto, Socorro y Clarión) (López-Pérez, 1996, Ketchum y Reyes-Bonilla, 1997; Reyes-Bonilla y López-Pérez, 1998).

Se realizó un análisis discriminante con los ejemplares de esta especie considerando a cada localidad como un grupo. Se detectaron diferencias significativas entre las localidades (LAMDA-WILKS= 0.56047; Aprox. $F=3.815343$; $g.l=32, 364$; $p < 0.0000$) (Tabla IX). Fueron calculadas dos funciones discriminantes, las cuales contribuyeron con el 63.27 y el 36.73 por ciento de la

variación de la muestra; para la primera función (CV1), el carácter con mayor peso fue la longitud del septo lateral (**L3**), seguido de tres caracteres que contribuyen casi en la misma proporción: diámetro del anillo sináptico (**CW**), el valor negativo del espacio entre coralites (**CS**) y el número de pali (**PL**), respectivamente. Para la segunda función, el espacio entre coralites adyacentes (**CS**) y la longitud de la columna (**C1**), contribuyeron casi en la misma proporción.

Como se puede observar en la Figura 14, existe un evidente traslape entre las poblaciones que se desarrollan en Islas Revillagigedo; sin embargo, existen suficientes diferencias morfológicas entre cada localidad, para asignar correctamente a más del 60 por ciento de los coralites al sitio del cual proceden, siendo la zona de traslape entre cada localidad, una mera consecuencia de la amplia variación intracolonia. Lo anterior sugiere que la forma en los coralites puede ser inducida por las condiciones ambientales imperantes en cada localidad.

Tabla IX. Distancia de Mahalanobis, y valor p asociado a la distancia entre los centroides de los grupos de *P. lichen*. Los números se refieren a las localidades indicadas en la Tabla I. Los valores por encima de la diagonal se refieren al valor p, valores por debajo de la diagonal a la distancia de Mahalanobis.

LOCALIDADES	18	19	20
18	-	0.000000	0.000768
19	2.124899	-	0.000007
20	1.848540	2.378996	-

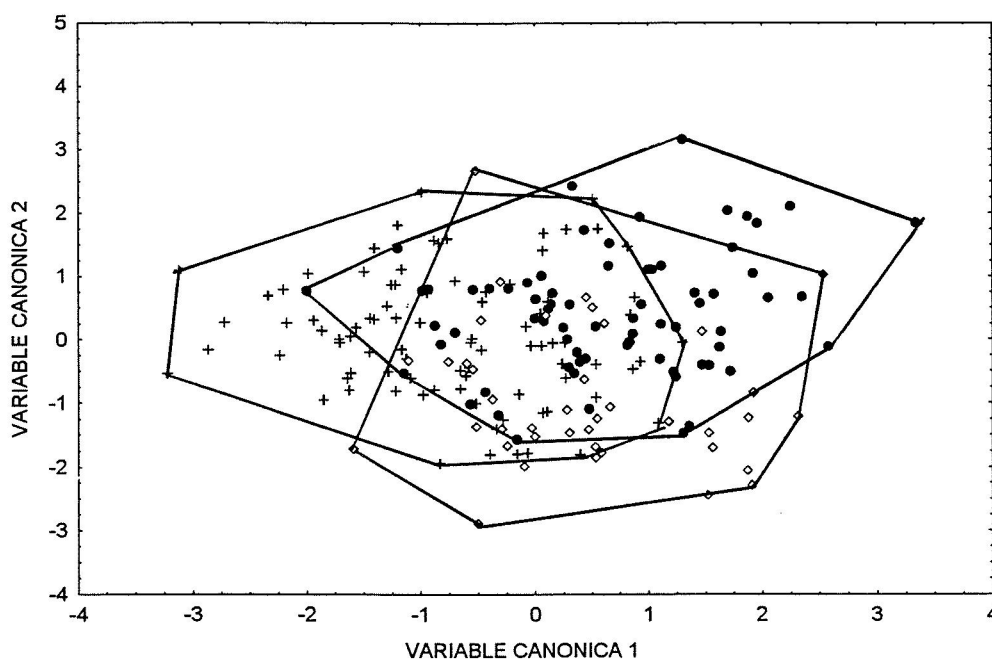


Figura 14. Análisis discriminante de *P. lichen*, considerando a cada localidad como un grupo. Resultados de las primeras dos variables canónicas. Cada punto representa a un coralite, mientras que los polígonos la máxima variación de las localidades. • San Benedicto; + Socorro; ◇ Clarión.

Porites sp.4.

Sobre la base de los resultados obtenidos en la sección previa (Identificación de especies: Islas Revillagigedo), se puede suponer que estos dos ejemplares colectados en Isla Clarión forman una especie, y que además ésta es distinta a cualquier otra previamente registrada en los elencos faunísticos para las Revillagigedo o el Golfo de California (Glynn, *et al.*, 1996; López-Pérez, 1996; Ketchum y Reyes Bonilla, 1997; Reyes-Bonilla y López-Pérez, 1998); sin embargo, esta afirmación es aun tentativa y requiere una confirmación por especialistas.

Debido al reducido número de ejemplares, la validez de esta especie (inferida mediante análisis estadísticos), puede ponerse en duda. No obstante, existen indicios sólidos para apoyar su validez. En primer lugar, cumple con el requerimiento de poseer una probabilidad p asociada a la distancia entre los centroides de los grupos más cercanos igual a $p < 0.0001$ (Tabla V), el cual es un valor que ha demostrado ser idóneo para reconocer especies de manera adecuada (Budd y Coates, 1992). En segundo término (quizá más importante debido a su pequeño tamaño de muestra), esta especie, aunque se asemeja a *P. panamensis*, difiere en caracteres que han demostrado ser altamente conservativos y de suma importancia para la distinción de especies tanto en el Atlántico (Foster, 1985; Weil, 1992; Jameson, 1997) como en el Indo Pacífico (Veron y Pichon, 1982). Estos son el número de pali (**PL**) y el número de septos (**NS**) (Fig. 7; Apéndice I).

Las colonias de *Porites* sp. 4 son de tamaño reducido y poseen

protuberancias o lóbulos pequeños. Los coralites presentan cuatro pali que alcanzan el nivel de la pared y dos ciclos de septos incompletos, ya que de manera general son 10 en número (Fig. 7). Dentro de las colonias de esta especie, ambas características sólo se ven alteradas en muy pocos casos. Por otro lado, dentro del espectro de variación de *P. panamensis*, existen coralites en algunas colonias que poseen características que distinguen a *Porites* sp. 4, no obstante, ocurren en muy baja frecuencia y dichas características, por lo general, no se presentan de manera conjunta (Fig. 7).

Porites lutea Milne Edwards y Haime, 1860.

La presente especie se encuentra restringida a las Islas Revillagigedo (López-Pérez, 1996; Ketchum y Reyes-Bonilla, 1997; Reyes-Bonilla y López-Pérez, 1998). Considerando al número de pali como una característica importante en la distinción de especies, se asemeja a *P. lobata* y *P. australiensis* (Fig. 4, 7); y aún cuando su tamaño de muestra es reducido ($n = 12$), cumple con el supuesto de $p < 0.0001$ con respecto a los centroides de dichas especies (Tabla V).

Se realizó un análisis discriminante, durante el cual se excluyó al número de septos (**NS**) debido a que los grupos presentaban cero varianza con respecto a dicha variable (Hair, *et al.*, 1995). Durante el análisis, se calcularon dos funciones discriminantes, y se evidenció que existen diferencias significativas entre las distintas poblaciones (LAMBDA-WILKS= 0.2822469; Aprox. F= 4.646702; g.l= 30, 158; $p < 0.0000$) (Tabla X). La primera función contribuye con el 98.1 por ciento de la variación de la muestra, por lo que puede ser utilizada para explicar

la variación dentro de la especie en la zona. Dentro de esta función, el mayor peso lo comparten la longitud del septo dorsal (**L1**) y el inverso del espacio entre coralites adyacentes (**CS**).

La gráfica resultante de las primeras dos funciones discriminantes (Fig. 15), muestra que existe un evidente traslape entre las colonias provenientes de localidades distintas. No obstante, las colonias sufren modificaciones importantes en los sitios en los cuales se desarrollan, ya que entre un 80 y 95 por ciento de los coralites están correctamente clasificados. Por lo tanto, los caracteres medidos permiten caracterizar a las colonias de acuerdo a la localidad de procedencia, las cuales, por consiguiente, forman unidades morfológicamente distintas.

Tabla X. Distancia de Mahalanobis, y valor p asociado a la distancia entre los centroides de los grupos de *P. lutea*. Los números se refieren a las localidades indicadas en la Tabla I. Los valores por encima de la diagonal se refieren al valor p, valores por debajo de la diagonal a la distancia de Mahalanobis.

LOCALIDADES	18	19	20
18	-	0.001912	0.000000
19	4.118031	-	0.000000
20	6.963495	10.39258	-

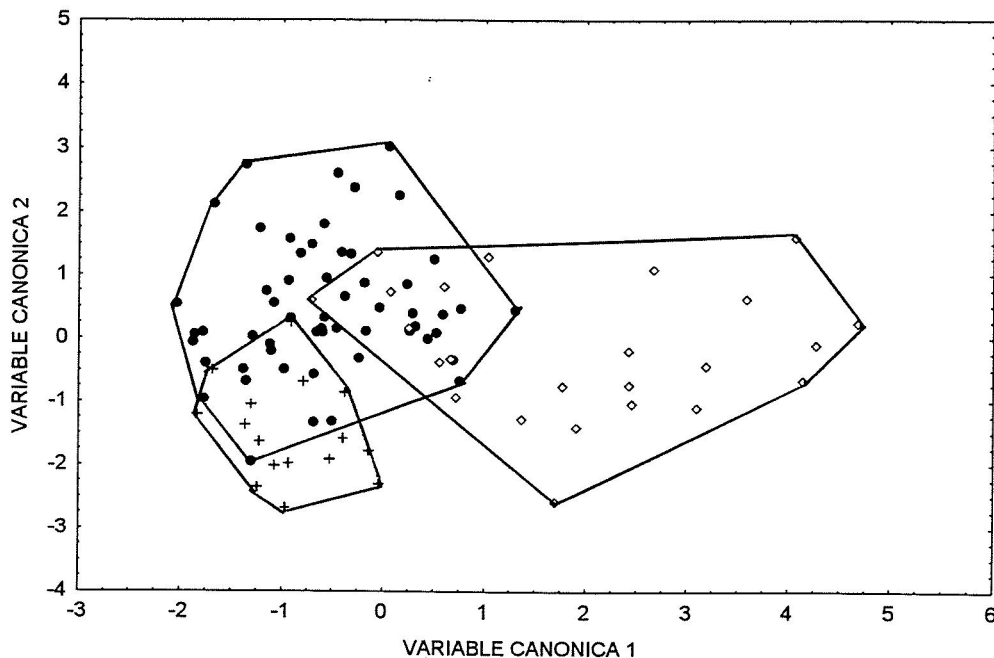


Figura 15. Análisis discriminante de *P. lutea*, considerando a cada localidad como un grupo. Resultados de las primeras dos variables canónicas. Cada punto representa a un coralite, mientras que los polígonos, la máxima variación de las localidades. • San Benedicto; + Socorro; ◇ Clarión.

Porites lobata Dana, 1846.

Esta especie fue encontrada habitando las Islas Marietas, Jalisco, y las Islas San Benedicto y Socorro, en el archipiélago de las Revillagigedo. Ha sido vista en Isla Clarión (Glynn *et al.*, 1996; López-Pérez, 1996; Ketchum y Reyes-Bonilla, 1997; Reyes-Bonilla y López-Pérez, 1998).

El análisis discriminante, calculó dos funciones y evidenció que existen diferencias morfológicas significativas entre las localidades (LAMDA-WILKS= 0.5713024; Aprox. $F = 2.543796$; $g.l = 32, 252$; $p < 0.0000$) (Tabla XI). La primera de las funciones, contribuye con el 95 por ciento de la variación de la muestra, por lo que puede ser utilizada para explicar la variación de la especie para esta

región.

Dentro de esta función, existen varios caracteres que contribuyen de manera importante, como son: el grosor del septo ventral (**T2**), el valor negativo de la longitud del septo dorsal (**L1**), el valor negativo del diámetro del anillo sinapticular (**CW**), el valor negativo del grosor del septo dorsal y la longitud de la columnela (**C1**). El resultado gráfico del análisis (Fig. 16), muestra que existe un evidente traslape entre los coralites pertenecientes a distintas poblaciones, no obstante entre el 75 y el 100 por ciento de los coralites están correctamente clasificados a su localidad correspondiente, y por consiguiente, los caracteres medidos son suficientes para asignar a cada colonia al sitio del cual fueron colectadas.

Tabla XI. Distancia de Mahalanobis, y valor p asociado a la distancia entre los centroides de los grupos de *P. lobata*. Los números se refieren a las localidades indicadas en la Tabla I. Los valores por encima de la diagonal se refieren al valor p, valores por debajo de la diagonal a la distancia de Mahalanobis.

LOCALIDADES	17	18	19
17	-	0.003492	0.006290
18	9.029894	-	0.002751
19	6.126326	3.313572	-

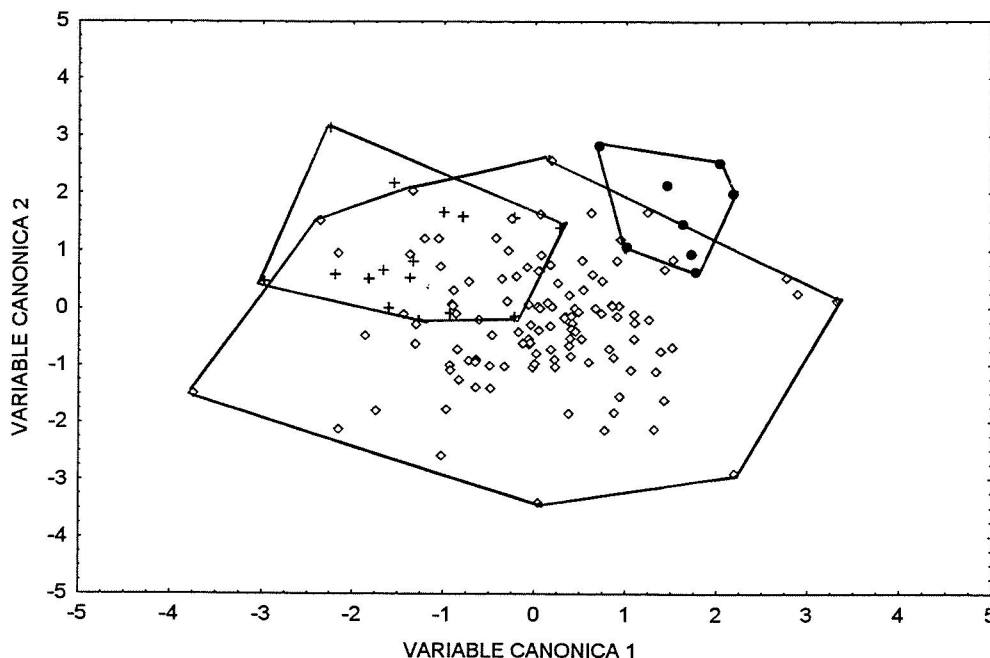


Figura 16. Análisis discriminante de *P. lobata*, considerando a cada localidad como un grupo. Resultados de las primeras dos variables canónicas. Cada punto representa a un coralite, mientras que los polígonos, la máxima variación de las localidades. • Islas Marietas; + San Benedicto; ◇ Socorro.

Porites australiensis Vaughan, 1918.

Esta especie, dentro del área de estudio, se encuentra solamente en el archipiélago de las Revillagigedo (Glynn *et al.*, 1996; López-Pérez, 1996; Ketchum y Reyes-Bonilla, 1997; Reyes-Bonilla y López-Pérez, 1998).

Se realizó un análisis discriminante considerando a cada localidad como un grupo. Se detectó que existen diferencias morfológicas significativas entre las localidades (LAMDA-WILKS= 0.5176570; Aprox. F= 4.020691; g.l= 32, 330; $p < 0.0000$) (Tabla XII), y fueron calculadas dos funciones discriminantes (CV1-CV2), las cuales contribuyeron con el 67.80 y 32.20 por ciento de la variación de la muestra. Para la primera función, dos fueron los caracteres más importantes: la

longitud del septo dorsal (**L1**) y longitud del septo ventral (**L2**), seguidos del inverso de la longitud de la columnela (**C1**) y el número de coralites adyacentes (**NN**), los cuales contribuyeron en menor proporción. Por otro lado, para la segunda función discriminante, el carácter con mayor peso fue el grosor del septo lateral (**T3**) y en menor grado el valor negativo del grosor del septo ventral (**T2**), la longitud de la columnela (**C1**) y el valor negativo del número de coralites adyacentes (**NN**), respectivamente.

La gráfica de las primeras dos funciones discriminantes (Fig. 17), muestra que existe un evidente traslape de los caracteres medidos; no obstante el análisis permite clasificar correctamente entre el 60 y 75 por ciento de los coralites. Por consiguiente, sobre la base de los caracteres medidos, es posible clasificar a las colonias en sus respectivas localidades.

Tabla XII. Distancia de Mahalanobis, y valor p asociado a la distancia entre los centroides de los grupos de *P. australiensis*. Los números se refieren a las localidades indicadas en la Tabla I. Los valores por encima de la diagonal se refieren al valor p, valores por debajo de la diagonal a la distancia de Mahalanobis.

LOCALIDADES	18	19	20
18		0.000001	0.006768
19	3.397781		0.000000
20	1.769655	2.599539	

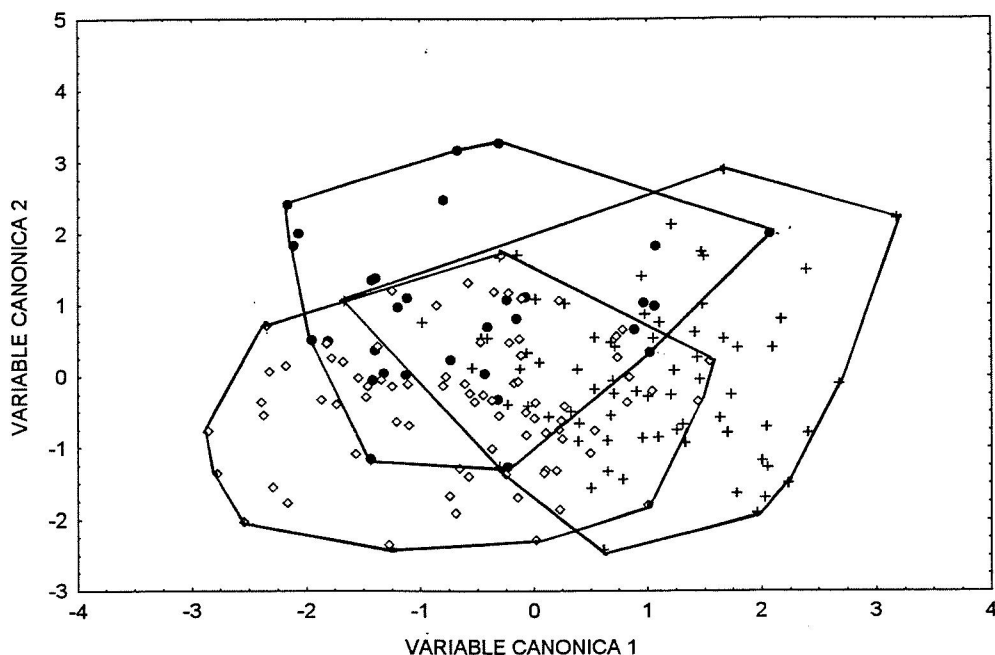


Figura 17. Análisis discriminante de *P. australiensis*, considerando a cada localidad como un grupo. Resultados de las primeras dos variables canónicas. Cada punto representa a un coralite, mientras que los polígonos, la máxima variación de las localidades. • San Benedicto; + Socorro; ◇ Clarión.

Se deseó evidenciar si la localidad en que se desarrollan las especies, induce el mismo tipo de modificaciones morfológicas en las especies que ahí se desarrollan; para lo cual, se consideró a las especies que cohabitan en el Archipiélago de las Revillagigedo (*P. lichen*, *P. lutea*, *P. lobata* y *P. australiensis*). La manera en que se probó lo anterior, fue mediante la elaboración de una gráfica para cada caracter, en la cual se mostró la tendencia de cada caracter para cada especie conforme aparecen en cada una de las Islas.

De manera general se encontró que cada isla una de las islas, tiende a modificar al mismo caracter, de la misma manera, en cada una de las especies.

Lo anterior se hace evidente en la Figura 18. Como se puede observar, para la mayoría de las gráficas, entre dos y tres especies poseen valores pequeños en sus estructuras morfológicas en Isla Socorro, aumenta su valor en Isla San Benedicto y disminuye hacia Isla Clarión.

Por otro lado, ésta tendencia es la más importante, y de hecho la mayoría de los caracteres en cada especie, alcanza el máximo número o dimensión en Isla San Benedicto. Lo anterior nos indica que para estas especies y en esta región, las modificaciones pueden tener una fuerte influencia ambiental.

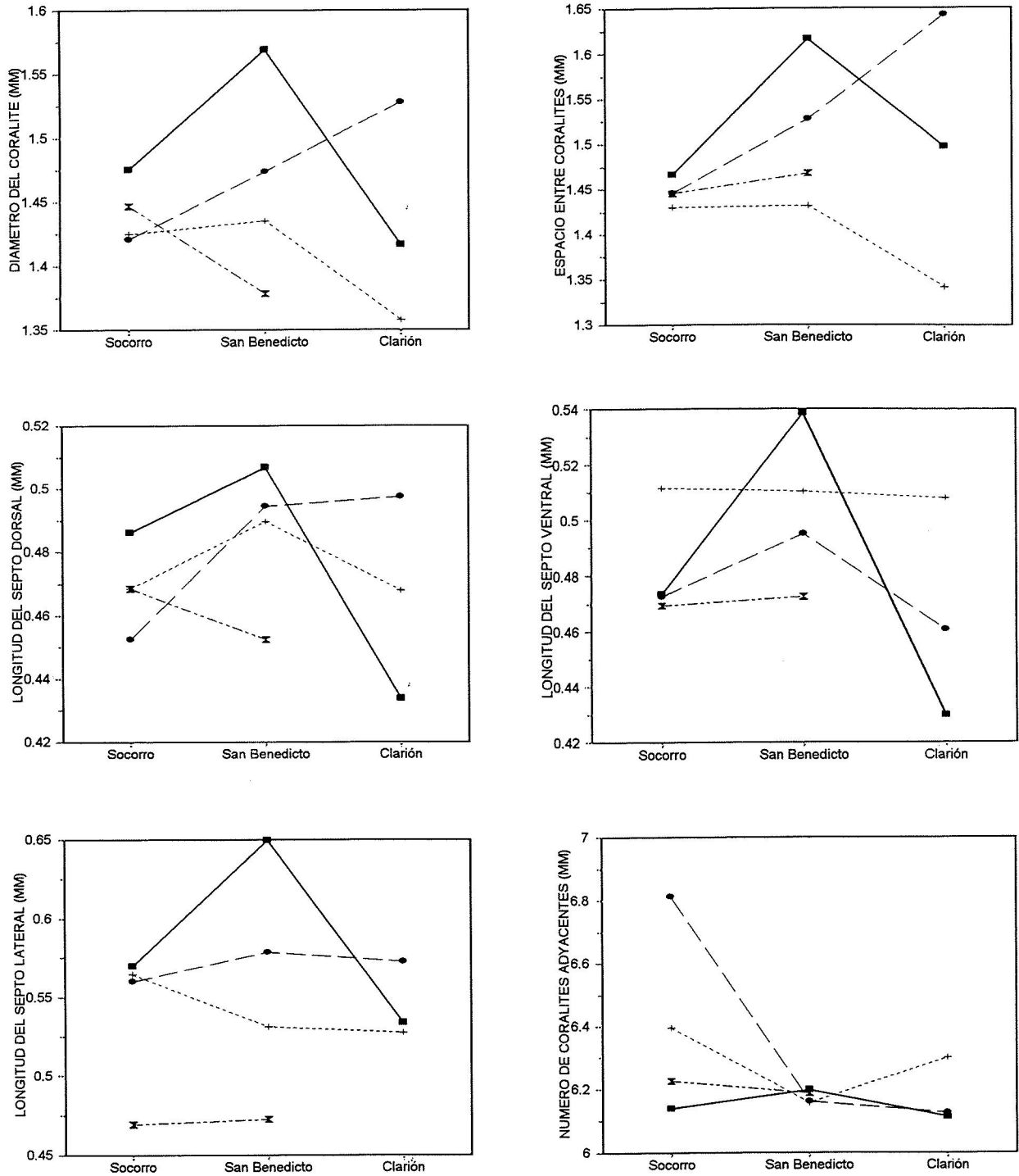


Figura 18. Modificación de los 16 caracteres morfológicos en las especies de *Porites* que cohabitan en Islas Revillagigedo. ■ = *P. australiensis*; + = *P. lichen*; ● = *P. lobata*; □ = *P. lutea*. Las abreviaturas, así como la descripción de cada carácter se describen en la Tabla II.

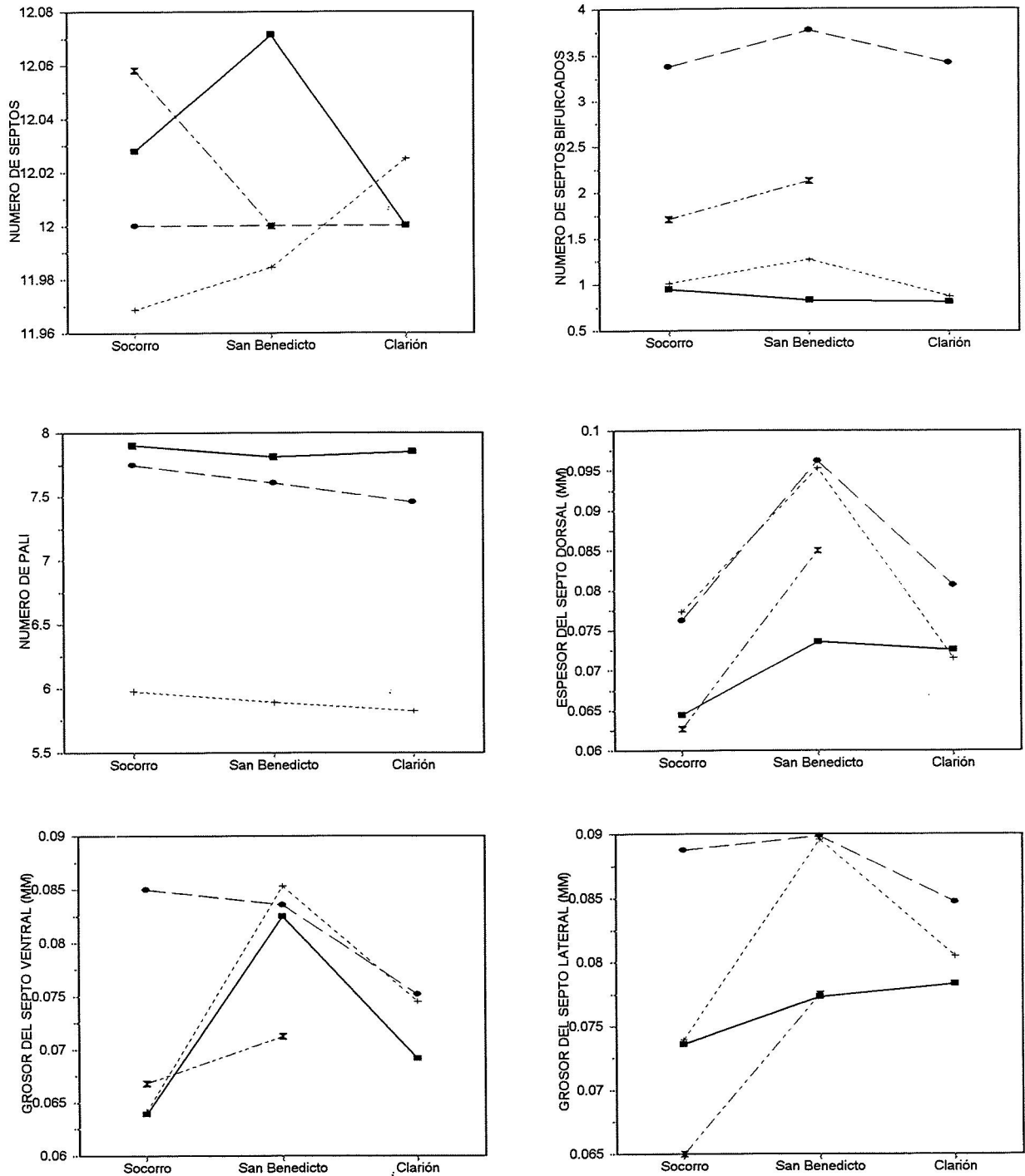


Figura 18. Continuación i. Modificación de los 16 caracteres morfológicos en las especies de *Porites* que cohabitan en Islas Revillagigedo. ■ = *P. australiensis*; + = *P. lichen*; ● = *P. lobata*; □ = *P. lutea*. Las abreviaturas, así como la descripción de cada carácter se describen en la Tabla II.

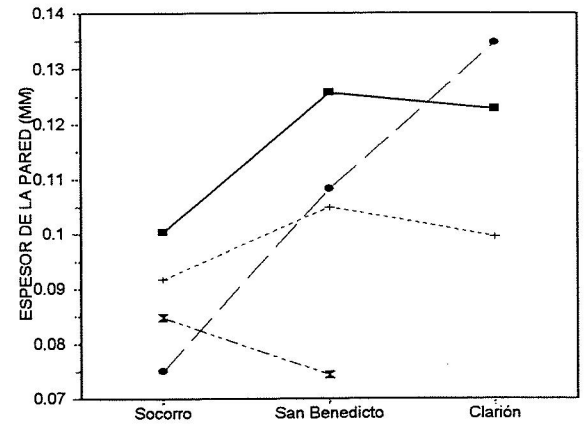
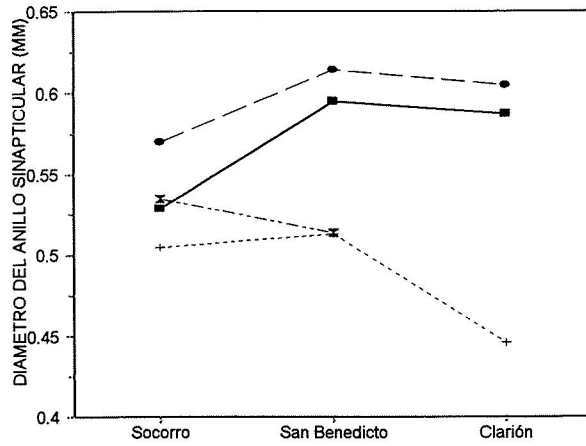
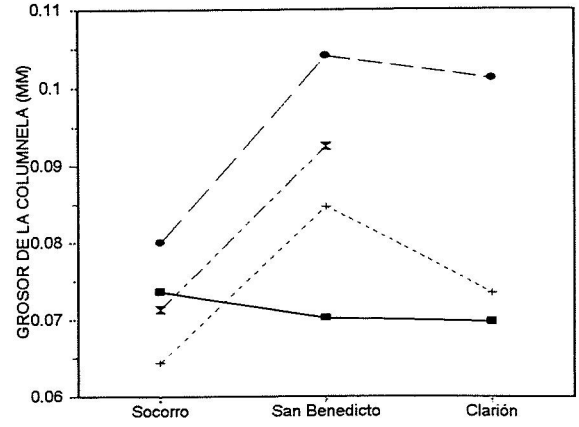
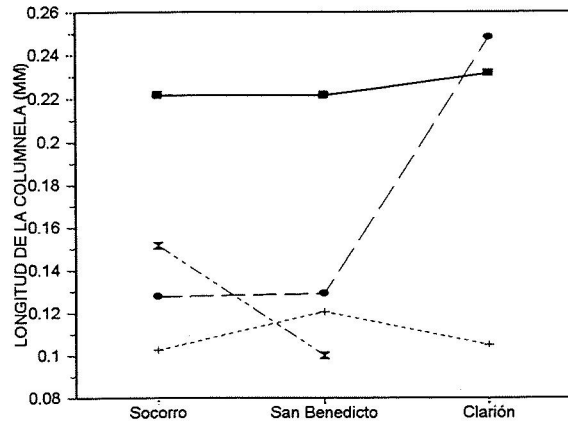


Figura 18. Continuación ii...

II. Colonias dentro de poblaciones.

Para el presente propósito, se calculó la distancia de Mahalanobis (forma estandarizada de la distancia Euclidiana) entre el centroide de la colonia (la media de todos los coralites) y cada uno de los coralites de la misma; de tal manera que esta distancia se consideró como una medida de la dispersión morfológica intracolonia. Cabe aclarar, que el centroide de las colonias es un término estadístico que representa la tendencia morfológica de la colonia, por el contrario, el punto que representa a cada coralite si existe, y es resultado de la combinación lineal de cada uno de sus caracteres. En este sentido, para poder comparar la dispersión entre especies, poblaciones y colonias, se realizaron análisis de varianza no paramétricos de Kruskal-Wallis; su uso se prefirió ya que en algunos casos no se cumplían con los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza (Zar, 1996).

De manera general, la media de la dispersión colonial es de 8.42 unidades. La mínima distancia encontrada entre un coralite y el centroide de la colonia es de 0.39, mientras que la distancia máxima es de 55.82. Aproximadamente el 89 por ciento de los coralites poseen una distancia de Mahalanobis entre 0.39 y 15 con respecto a su centroide.

Una vez obtenida la variación intracolonia existente en cada una de las 153 colonias, se comparó mediante anova no paramétrico. Se encontró que solamente cinco de ellas (3.27 por ciento) muestran diferencias significativas, dos que poseen variación colonial reducida (MHNUABCS: 666, Localidad: Isla Gaviota, Variación media: 3.977; MHNUABCS: 766, Localidad: Isla San José,

Variación media: 4.46), y tres que despliegan una amplia variación (MHNUABCS: 869, Localidad: La Catedral, Variación media: 16.27; MHNUABCS: 19, Localidad: Isla Socorro, Variación media: 18.16; MHNUABCS: 1467, Localidad: Bahía de Los Angeles, Variación media: 23.86). Cabe mencionar, que a excepción del ejemplar de Isla Socorro, que pertenece a *P. australiensis*, el resto de las colonias pertenecen a *P. panamensis*.

Se comparó la variabilidad morfológica a nivel coralite entre especies, y se encontró que no existen diferencias significativas entre ellas (K-W = 1.91; g.l= 6, 1215; p = 0.9271). Sin embargo, cuando se analiza cada especie por separado, en algunas de ellas se presentan diferencias significativas entre localidades; tal es el caso de: *P. panamensis*, *P. lichen*, *P. lobata* y *P. australiensis*.

Dentro de las localidades de *P. panamensis*, las colonias que despliegan la mayor variabilidad morfológica, se encuentran en Bahía de Los Angeles y La Catedral, en la porción norte y sur del Golfo de California, respectivamente (de hecho, ambas localidades poseen a dos de los ejemplares con mayor variabilidad fenotípica); mientras que el resto de las localidades, despliegan una variación semejante. Es importante mencionar que existe una tendencia hacia la reducción en la variabilidad morfológica intracolonia de norte a sur (Fig. 19), la cual se interrumpe en La Catedral y Bahía San Gabriel (ambas localidades se encuentran en la Isla Espíritu Santo), y vuelven a aumentar hacia la boca del Golfo (Punta Pericos, Cabo Pulmo y Bahía Chileno).

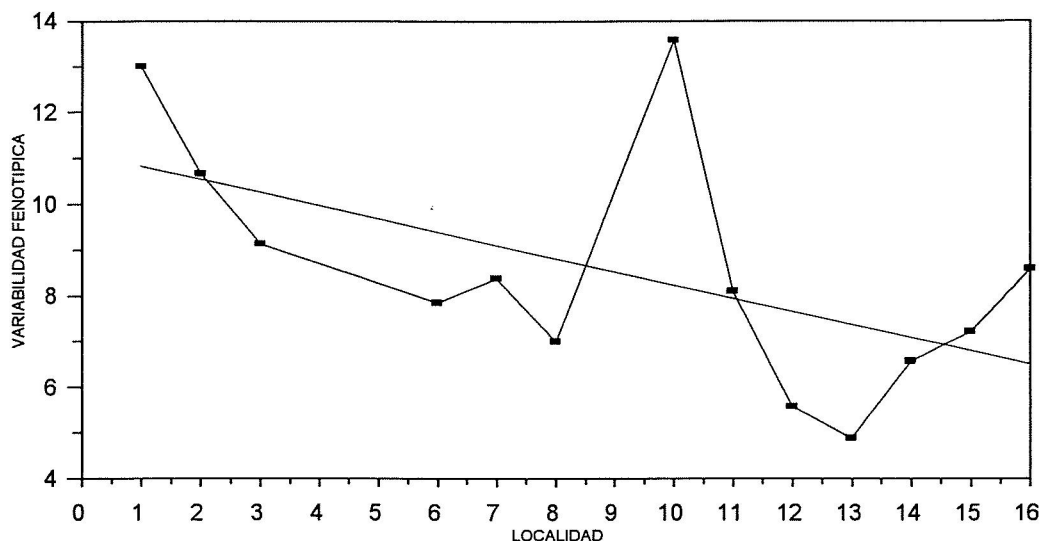


Figura 19. Modificación de la variabilidad fenotípica (distancia media entre el centroide de cada colonia y cada uno de los coralites) en *P. panamensis* en función de la latitud. Los números de las localidades se encuentran referidos en la Tabla I.

P. lichen, es otra de las especies en donde existen diferencias significativas entre localidades ($K-W = 7.40$; $g.l = 2, 200$; $p = 0.0246$). Para esta especie, la localidad que a nivel intracoloniales despliega la mayor variabilidad morfológica es Isla Clarión (10.975) en el Archipiélago de las Revillagigedo, mientras que Isla Socorro e Isla San Benedicto, presentan una variabilidad parecida (8.028 y 8.396, respectivamente).

En el caso de *P. lobata*, se detectaron diferencias significativas entre las localidades ($K-W = 8.011$; $2, N = 144$; $p = 0.0182$), siendo más variables las

colonias de Isla Socorro (9.212), seguidas de las de Isla San Benedicto (7.150) e Islas Mariétas (5.018).

Finalmente, dentro de las especies que poseen diferencias en la variabilidad colonial a nivel poblacional, se encuentra *P. australiensis* (K-W = 11.219; 2, N = 183; p = 0.0037). Para esta especie, la población que nivel intracoloniales despliega la mayor plasticidad morfológica es Isla San Benedicto (10.739), seguida de Isla Socorro (9.280) e Isla Clarión (7.486), respectivamente.

Por otro lado, dentro de las especies en las cuales no existen diferencias en la variabilidad colonial a nivel poblacional, se encuentra *P. sverdrupi* (K-W = 0.3196; g.l= 3, 152; p = 0.9563). Para ella, la variación intracoloniales presenta valores similares entre poblaciones (Isla Blanca: 9.598; El Pardito: 9.22; Isla Coyote: 9.150; Isla San José: 8.15), y resulta interesante que la mayor distancia de Mahalanobis para esta especie en una localidad, sea la desplegada por un solo individuo (Isla Blanca), mientras que la menor sea el resultado de nueve (Isla San José).

Por último, otra de las especies para la cual las diferencias morfológicas intracoloniales son insuficientes a nivel poblacional, como para ser consideradas como significativas es *P. lutea* (K-W = 2.645; g.l= 2, 96; p = 0.2664). Dentro de esta especie, la mayor variabilidad la presentan los individuos de Isla Clarión (9.705), seguidos de los de Isla San Benedicto (8.752) e Isla Socorro (7.306) (Tabla XIII).

Tabla XIII. Variación morfológica intracolonia: I. entre especies del género *Porites*, II entre poblaciones dentro de especies, III. entre colonias. Se uso análisis de varianza no paramétrico de Kruskal-Wallis para evidenciar diferencias.

I Entre especies:			
	K-W = 1.9173	g.l= 6, 1215	p = 0.9271
II. Entre poblaciones			
<i>P. panamensis</i>	K-W = 17.5106	g.l= 13, 424	p = 0.000000
<i>P. sverdrupi</i>	K-W = 0.3196	g.l= 3, 152	p = 0.9563
<i>P. lichen</i>	K-W = 7.4079	g.l= 2, 200	p = 0.0246
<i>P. lutea</i>	K-W = 2.6458	g.l= 2, 96	p = 0.2664
<i>P. lobata</i>	K-W = 8.0116	g.l= 2, 144	p = 0.0182
<i>P. australiensis</i>	K-W = 11.2192	g.l= 2, 183	p = 0.0037
III. Entre colonias			
	K-W = 40.4560	g.l= 52, 1215	p = 0.0000

DISCUSIÓN

A estas alturas, es conveniente señalar algunos puntos importantes. En primer lugar, debido a que el presente trabajo fue realizado con ejemplares depositados en colecciones de museo los tamaños de muestra, para caracterizar tanto a especies como a poblaciones es sumamente variado. Este aspecto ocasiona que durante los procedimientos estadísticos no se cumpla con los supuestos de multinormalidad y homoscedasticidad de la matriz (Hair, *et al.*, 1995), lo cual hace suponer que la distancia entre los grupos, y por consiguiente la validez de los resultados, no sea verdadera sino artificial, y sólo refleje diferencias en el tamaño de muestra, y las violaciones de los supuestos.

En lo que respecta a especies, los tamaños de muestra más pequeños se presentan en aquellos individuos identificados como *Porites* sp. 4 y *P. lutea*, cuyo tamaño de muestra para identificarlos es $n = 3$ y $n = 12$, respectivamente. No obstante ello, además de la evidencia estadística ($p < 0.0001$ entre la distancia de los centriodos de las especies), ambos grupos despliegan características morfológicas únicas que los diferencian claramente de las especies que les son morfológicamente similares. Con respecto a los análisis poblacionales, con el fin de incrementar el tamaño de muestra, se incluyeron en el análisis los ocho coralites de cada colonia, y se observó el mismo comportamiento desplegado por la media de cada colonia.

El presente estudio trató de responder a dos preguntas: a) ¿era posible que las especies de corales hermatípicos del género *Porites* que habitan en el

Pacífico mexicano, fueran distinguidas basándose en caracteres morfológicos del coralite? y b) ¿existen diferencias morfológicas importantes a nivel coralite entre poblaciones de una misma especie?. De manera general, es posible responder afirmativamente a ambas preguntas, ya que se hizo evidente que tanto a nivel de especie (Tabla III-IV; Figs. 4-5), como a nivel poblacional (Tabla VII-XII; Figs. 8,10,11-18), las colonias presentan una combinación característica en sus cualidades morfológicas que permite formar, en muchos casos, unidades suficientemente discretas para agruparse como especies y/o poblaciones según el caso. Su análisis, no obstante, merece un mayor detalle.

Desde los primeros estudios coralinos llevados a cabo en la región (Verrill, 1868-1870), se hizo evidente la problemática al respecto de la taxonomía del género *Porites*, evento que si bien no fue puesto de manifiesto en aquel entonces, no tardó mucho en ser evidenciado por Bernard (1899a; 1899b; 1905), no sólo para la región, sino a nivel global, lo que incluso lo indujo a abandonar la nomenclatura binomial. Es probable que las razones que condujeron a los primeros estudiosos del género a describir una gran cantidad de especies que en la actualidad se consideran no validas fueran: a) la dimensión del coralite (sumamente pequeña), y b) el no tomar en cuenta la plasticidad morfológica colonial que podían alcanzar los individuos (aún cuando Darwin (1859) había llamado la atención al respecto de la ocurrencia de este hecho, que además está ampliamente difundido en la naturaleza). Siendo práctica común, a principios de siglo, describir cada forma morfológica como una especie diferente.

Para el Pacífico mexicano, se ha reconocido la presencia de siete especies de corales del género *Porites*: *P. australiensis*, *P. baueri*, *P. lobata*, *P. lichen*, *P. lutea*, *P. panamensis* y *P. sverdrupi* (López-Pérez, 1996; Reyes-Bonilla y López-Pérez, 1998). Considerando que el presente estudio abarca sólo el Golfo de California y las Islas Revillagigedo, el número de especies presentes en ambas regiones se reduce a seis, pues *P. baueri* es endémica de Islas Marías (Reyes-Bonilla y López-Pérez, 1998). No obstante ello, los resultados ayudaron a identificar un total de siete especies; las seis especies antes mencionadas, y una más con características morfológicas únicas, la cual se denominó *Porites* sp.4, restringida geográficamente a Isla Clarión (Figs. 4, 6). Entre las especies restantes, varias presentan un evidente traslape en sus características morfológicas. Esto último debe haber sido la causa por la que Squires (1959), estableció la sinonimia entre *P. panamensis* y *P. sverdrupi* en el Golfo de California, y también influyó en la gran confusión aun existente al respecto de la distinción entre *P. lobata*, *P. lutea*, *P. lichen* y *P. australiensis*, en la región del Indo Pacífico (Veron y Pichon, 1982) y en Islas Revillagigedo (Ketchum y Reyes-Bonilla, 1997).

Con respecto a *P. panamensis* y *P. sverdrupi*, es necesario mencionar que el establecimiento de la sinonimia entre ambas especies fue realizado sin bases sólidas, ya que si bien a nivel coralite las diferencias aparentan ser ligeras (Figs. 5, 7), a nivel de morfología colonial difieren sobremanera, siendo la primera de desde incrustante hasta masiva, mientras que la segunda sólo presenta una morfología ramificada. Squires (1959) propuso considerar a *P. sverdrupi* como la

forma profunda de *P. panamensis*, sobre la base de la carencia de registro de *P. sverdrupi* a una profundidad menor de 1.5 m, y a la semejanza de *P. panamensis* con *P. sverdrupi* cuando la primera se colectaba a mayor profundidad. No obstante, aun cuando la semejanza de los coralites es alta (la distancia de Mahalanobis entre las especies, demostró que entre *P. panamensis* y *P. sverdrupi* la distancia es la más pequeña de en entre todos los pares de especies), las diferencias en su morfología son suficientes para que ambas especies pueden ser consideradas como válidas (Tabla V). Esta observación ya había sido puesta de manifiesto por Reyes Bonilla (1990), aunque basado en morfología colonial y ocurrencia de la especie en aguas poco profundas.

Por otro lado, *Porites* sp. 4, es otra de las especies que se traslapa fuertemente con *P. panamensis* en la morfología del coralite. No obstante, hay diferencias de peso con relación a los caracteres de mayor importancia para la distinción de especies, como lo son el número de septos y el número de pali (Fig. 7). Los estudios más importantes en relación con la variación morfológica en las especies de *Porites* (Bernard, 1899a; Bernard, 1899b; Bernard, 1905; Veron y Pichon, 1982; Foster, 1986; Weil, 1992; Jameson, 1997), han evidenciado la gran variación intracoloniales desplegada por la mayoría de las especies; sin embargo, la variación cae dentro de un patrón que permite asignar a un individuo a una especie discreta u otra con relativa precisión. En este sentido, si bien *P. panamensis* incluye dentro de su rango de variación a *Porites* sp.4, los análisis estadísticos indican que ambas son realmente unidades morfológicas independientes (Tabla V).

Por otro lado, dentro de las Islas Revillagigedo ocurre un grupo de especies, cuya presencia en el Pacífico mexicano fue documentada recientemente: *P. australiensis*, *P. lobata*, *P. lichen* y *P. lutea*, (Reyes Bonilla, 1993; Reyes Bonilla y Carriquiry, 1994; Ketchum y Reyes Bonilla, 1998; Glynn *et al.*, 1996; López-Pérez, 1996; Glynn, 1997; Reyes-Bonilla y López-Pérez, 1998). La identificación de estos taxa en el campo es altamente compleja, ya que además de que la morfología colonial es muy similar entre ellas, y varían desde incrustantes hasta masivas (> 3m alto) (Veron y Pichon, 1982), la mayoría de los caracteres morfológicos del coralite presentan una gran semejanza, por lo que sólo un análisis detallado permite detectar claramente diferencias entre ellas. Por ejemplo, de los 16 caracteres que fueron analizados en estas especies, cinco poseen gran semejanza: **CD**, **L1**, **L2**, **NS**, **PL**, mientras que el resto sólo es distinto para no más de dos especies a la vez (Fig. 7). Es ésta semejanza en caracteres lo que provoca el traslape morfológico entre las especies.

A pesar de lo anterior, se puede señalar, que existen caracteres morfológicos de vital importancia para la distinción de las especies que habitan la región. Hago énfasis en esto, debido a que hasta la fecha era práctica común el considerar caracteres no muy eficientes para discriminar entre especies de *Porites* (Reyes-Bonilla, 1990; Hodgson, 1995), además de la importación de caracteres diagnósticos que no eran aplicables para la región (Verrill, 1868-1870; Durham, 1947; Squires, 1959). Considerando lo anterior, es posible decir que a partir del presente trabajo se puede sugerir que los caracteres diagnósticos más importantes para la distinción de especies de *Porites* en el Pacífico mexicano

(Golfo de California hasta las Islas Revillagigedo) son diez (Fig. 7), aunque destacan el número de pali (**PL**), los caracteres implicados en el desarrollo de la columnela (**C1**, **C2**), y el número de septos bifurcados (**NB**). Resulta importante remarcar, que dos de las cualidades morfológicas de mayor peso para la distinción de especies en la región (**PL**, **NB**), son poco o nada importantes para la discriminación de especies de *Porites* en el Atlántico (Foster, 1986), aunque la primera de ellas había sido considerada como importante en el Indo Pacífico (Veron y Pichon, 1982), y nunca habían sido reconocidas como importantes en el Pacífico Oriental Tropical.

Ha sido ampliamente reconocido que la variabilidad fenotípica ocurre en varios niveles, tanto para el género *Porites* (Foster, 1986; Weil, 1992; Jameson, 1997), como para otras especies (Wijsman-Best, 1974; Potts, 1978; Foster, 1980a; 1985; Budd, 1989; 1993; Amaral, 1994), y que en cada uno de ellos están involucrados factores tanto genéticos, como ambientales (Borel, *et al.*, 1984; Hughes *et al.*, 1992), los cuales tienden a direccionar las modificaciones morfológicas en los individuos. De esta manera, es posible observar que colonias provenientes de la misma localidad (Figs. 8, 13-17), o de localidades adyacentes (Figs. 10-11), son morfológicamente más similares, que aquellas que provienen de sitios distintos o de comunidades que no son contiguas. No obstante, es difícil asignar o discernir entre la componente genética o ambiental de la variabilidad fenotípica.

Al menos en corales, poco se conoce acerca de las diferencias genéticas entre poblaciones, y menor aún de la variabilidad morfológica asociada a ésta. En

donde se han realizado más intentos, es en observar y cuantificar la variabilidad morfológica ambientalmente inducida mediante experimentos de trasplante. En estos trabajos se ha evidenciado la enorme plasticidad fenotípica de los corales, ya que los organismos son capaces de cambiar su forma general, a otra característica del sitio al que fueron transplantados (Potts, 1978; Foster, 1979b; Potts, 1984; Budd, 1993).

Una evidencia indirecta de que la variabilidad morfológica posee una componente que es ambientalmente inducida, es el hecho de que especies distintas que cohabitan en sitios diferentes, modifiquen muchos de sus caracteres siguiendo la misma tendencia en cada una de las especies (Fig. 18). Lo anterior deja vislumbrar un panorama interesante: de manera general, las cuatro especies del género que viven en el Archipiélago de Revillagigedo (*P. australiensis*, *P. lichen*, *P. lobata* y *P. lutea*) responden al ambiente de cada isla alterando sus caracteres morfológicos de la misma forma; es decir, las mismas condiciones ambientales pueden inducir respuestas morfológicas semejantes, en genotipos distintos. Esta situación ha sido demostrada en estudios con *Favia pallida* y *F. stelligera* (Haggerty *et al.*, 1980). Lo anterior hace evidente que las condiciones ambientales locales que actúan en los organismos, son al menos parcialmente responsables de las formas encontradas en cada zona.

Porites panamensis es una especie que requiere de atención especial, debido a que a partir de ella fueron evidenciados varios puntos importantes. El primero de ellos es que a diferencia del resto de las especies, *P. panamensis* no presenta una modificación de sus caracteres de acuerdo a cada localidad en que

se presenta (Fig. 8), esto puede deberse a la poca distancia que existe entre sitios de muestreo. De esa forma, *P. panamensis* parece formar una sola entidad morfológica altamente relacionada en todo el Golfo, la cual sólo obedece a patrones de variabilidad morfológica a una escala geográfica mas amplia. Lo anterior puede ser inferido a partir del hecho de que las unidades morfológicamente más cohesivas abarcan más de una localidad (Fig. 10). Aún así, dichos grupos presentan un gran traslape morfológico entre sí.

Considerando lo amplio de la distribución geográfica de *P. panamensis*, ni los caracteres individuales ni los resultados de la primera función discriminante muestran relación con la latitud, cuando es considerada cada localidad como una unidad. Por el contrario, cuando conforman grupos (Fig. 10), varios de los caracteres individuales presentan un gradiente latitudinal, mientras que en otros, el patrón se interrumpe en la porción sur del Golfo para reestablecerse hacia la boca del mismo. Paralelo a lo anterior, se hace evidente que la variabilidad fenotípica decrece hacia el sur, tendencia que nuevamente es interrumpida en la parte sur y restablecida hacia la boca del Golfo. Resultaría una gran coincidencia que ambos patrones sean una casualidad; por el contrario, la asociación de localidades coincide con la división geográfica del Golfo de California propuesta por Gilbert y Allen (1943) y Round (1967), sobre la base de poblaciones planctónicas.

Es sabido que varias especies de corales hermatípicos poseen la capacidad de ingerir plancton (Wellington, 1982), y que además estos cuentan con una morfología característica con respecto a aquellos, en donde la ingestión

no forma parte importante de la dieta (Porter, 1976). No obstante, es probable que los factores que influyen, asociación de las localidades en grupos morfológicamente cohesivos (Fig. 10), la variación clinal de los caracteres (Fig. 12) y la modificación en la plasticidad morfológica (Fig. 19), no sean propiamente las diferencias entre las poblaciones planctónicas, sino los factores ambientales que determinan éstas. Dentro de los factores ambientales que se cree están involucrados en la variación morfológica se encuentran: respuestas a la intensidad de luz, temperatura, sedimentación, profundidad, turbulencia, posición en el sustrato, entre otros (Foster, 1979a, 1980b; 1985; Veron, 1981).

Como se ha puesto de manifiesto en párrafos anteriores, y ha sido demostrado previamente mediante estudios de variación morfológica, tanto en especies fósiles como recientes; cada especie posee un patrón y magnitud de variación único, y además los taxa pueden traslaparse con otros en su morfología general. Pero ¿qué es lo que ocasiona que las especies no sean, en su más estricto sentido, entidades morfológicamente distintas, aún cuando en principio se trata de acervos genéticos diferentes?. De manera general, es posible invocar tres causas que pueden explicar el evidente traslape que existe entre los taxa: Veron (1995) propuso un mecanismo llamado evolución reticular, mediante el cual, el proceso de especiación por aislamiento geográfico es interrumpido en varias ocasiones al ser removidas temporalmente las barreras que impedían el flujo genético (corrientes y masas de tierra). Esto ocasiona que exista un cierto grado de hibridación entre los grupos (especies o poblaciones), y por consiguiente, las características morfológicas pueden mantenerse en un estado

intermedio y/o similar entre las especies; este proceso se cree ocurre en Islas Revillagigedo (J. Ketchum, MHNUABCS, Com. Pers, 1998).

La segunda causa para explicar el traslape, es considerar a estas formas intermedias como poblaciones o demos, que al ser hipervariables le confieren a la especie un mecanismo biológico importante para extender su ámbito de distribución, tanto en tiempo como en espacio, considerando claro está, partiendo de la idea, que la especiación comúnmente ocurre en los habitat periféricos de la distribución de las especies o en ambientes inestables (Foster, 1982).

Una tercera aproximación, es considerar a la zona de traslape entre especies o poblaciones, como una mera consecuencia de que ningún caracter morfológico permanezca estable en las especies, aún cuando la media general de las colonias permita ubicarlas en determinado grupo. Es decir, siendo su plasticidad fenotípica tan grande, no existe ninguna restricción por explotar o invadir las características morfológicas que despliega algún otro. Esto no implica por supuesto, que la variación de los caracteres sea totalmente aleatoria, sino que esta acotada, direccionada y respaldada, por factores genéticos y ambientales.

Es probable que el traslape morfológico escape a explicaciones sencillas y mutamente excluyentes, y lo mas seguro es que este involucrado más de un mecanismo, y tal vez infinidad de variantes y combinaciones de los mismos, actuando al mismo tiempo en los varios niveles de "individuo" que presentan los corales (Hughes *et al.*, 1992).

Resulta importante mencionar, que no existe ningún patrón general que

pueda ser aplicado con certeza y que explique la gran variación fenotípica que ocurre en los corales. Si se considera a la especiación reticular, como el mecanismo más idóneo para mantener semejanzas morfológicas entre grupos de individuos, ciertamente distancias genéticas grandes suelen ir acompañadas de amplias diferencias morfológicas, aunque esto no es propiamente una regla. Weil (1992) encontró que *P. colonensis* se encuentra más cercano genéticamente a *P. astreoides*, pero morfológicamente a *P. branneri* y *P. panamensis*. Esto obliga a pensar que si bien existe una gran cantidad de variabilidad genética que sustenta la impresionante plasticidad morfológica de los corales (Ayre *et al.*, 1991; Weil, 1992; Potts *et al.*, 1993; Garthwaite *et al.*, 1994); las diferencias o semejanzas morfológicas no son en todos los casos genéticamente sustentadas; y que los mecanismos invocados para explicar el traslape entre especies o poblaciones, deben poseer un extenso sustento ambiental.

Finalmente (y a manera de epitafio), cuando se observa la arquitectura de los coralites y su impresionante variabilidad fenotípica, uno no puede quitarse de la cabeza la idea de decir: "maldita y bendita sea la selección natural".

CONCLUSIONES

- Se pudieron caracterizar morfométricamente a siete especies de corales pertenecientes al género *Porites*, que habitan en el Pacífico mexicano, seis de las cuales cuentan con registro previo en la región.
- Los caracteres morfológicos más importantes para la distinción de especies de *Porites* en el Pacífico mexicano son: **PL, C1, C2 y NB**.
- *Porites sverdrupi* Durham, 1947, es una especie válida y no una sinonimia de *P. panamensis*.
- Para las poblaciones de *P. sverdrupi*, *P. lichen*, *P. lutea*, *P. lobata* y *P. australiensis*, cada localidad induce modificaciones morfológicas importantes de acuerdo al sitio en que se desarrollan.
- La variabilidad morfológica posee una importante componente que es ambientalmente inducida.
- Los caracteres de *P. panamensis* no se modifican en cada localidad en que se desarrollan las colonias, sino que obedece a patrones de variabilidad morfológica más amplia, formando unidades morfológicamente más cohesivas integradas por más de una localidad.
- Los caracteres morfológicos en *P. panamensis* presentan mayor variación latitudinal, cuando las localidades forman unidades morfológicas cohesivas.
- Los mecanismos responsables del traslape entre grupos de corales pueden ser: a) evolución reticular, b) estrategia para ampliar el ámbito geográfico tanto en tiempo como en espacio, c) consecuencia de amplia plasticidad.

LITERATURA CITADA

- Acero, A.P., L. Flórez-González y L.A. Acosta. 1990. Los corales pétreos del género *Solenastrea* (Scleractinia: Faviidae) en la región de Santa Marta (Caribe colombiano). Rev. Biol. Trop., 38: 175-181.
- Amaral, F.D. 1994. Morphological variation in the reef coral *Montastraea cavernosa* in Brazil. Coral Reefs, 13: 113-117.
- Ayre, D.J., J.E.N. Veron y S.L. Dufty. 1991. The corals *Acropora palifera* and *Acropora cuneata* are genetically and ecologically distinct. Coral Reefs, 10: 13-18.
- Bernard, F.R., S.M. Mckinnell y G.S. Jamieson. 1991. Distribution and zoogeography of the Bivalvia of the eastern Pacific ocean. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat Sci. 112: 1-60.
- Bernard, H. M. 1899a. On the structure of *Porites*, with preliminary notes on the soft parts. Linnean Society Journal of Zoology. Vol XXVII. 487-503.
- Bernard, H. M. 1899b. Recent Poritidae, and position of the Family in the Madreporarian system. Linnean Society Journal of Zoology. Vol XXVII. 127-149.
- Bernard, H. M. 1905. Catalogue of Madreporarian Corals in the British Museum (Natural History). The Family Poritidae II. The Genus *Porites*. Part I. *Porites* of the Indo-Pacific region.
- Borel, M.B., G.J. Boekschoten y A. Oosterbaan. 1984. Species concept and ecomorph variation in living and fossil scleractinia. Palaeontograph. Amer. 54:70-79.

- Brakel, W.H. 1977. Corallite variation in *Porites* and the species problem in corals. Proc. 3rd Int. Coral Reef Symp. 1: 457-462.
- Budd, A.F. 1988. Large-scale evolutionary patterns in the reef-coral *Montastraea*: the role of phenotypic plasticity. Proc. 6th Int. Coral Reef Symp. 3: 393-398.
- Budd, A.F. 1989. Biogeography of Neogene Caribbean reef corals and its implications for the ancestry of eastern Pacific reef corals. Mem. Assoc. Australas. Paleontols. 8:219-230
- Budd, A.F. 1990. Long term patterns of morphological variation within and among species of reef-corals and their relationship to sexual reproduction. Syst. Bot., 15: 150-165.
- Budd, A.F. 1993. Variation within and among morphospecies of *Montastraea*. Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, 164: 241-254.
- Budd, A.F. y A.G. Coates. 1992. Nonprogressive evolution in a clade of Cretaceous *Montastraea*-like corals. Paleobiology, 18: 425-446.
- Darwin, C. 1859. On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favored races in the struggle for life. Murray, London 360 p.
- Durham, J.W. 1947. Corals from the Gulf of California and the north Pacific coast of America. Mem. Geol. Soc. Amer., 20 :1-68.
- Foster, A.B. 1977. Patterns of small-scale variation of skeletal morphology within the scleractinian corals, *Montastraea annularis* and *Siderastrea siderea*. Proc. 3rd Int. Coral Reef Symp.. 2:409-415.
- Foster, A.B. 1979a. Environmental variation in a fossil scleractinian coral. Lethaia, 12:245-264.

- Foster, A.B. 1979b. Phenotypic plasticity in the reef corals *Montastraea annularis* (Ellis & Solander) and *Siderastrea siderea* (Ellis & Solander). J. Exp. Mar Biol. Ecol. 39:25-54.
- Foster, A.B. 1980a. Ecology and morphology of the Caribbean Mio-Pliocene reef-coral *Siderastrea*. Acta Paleont. Polonica, 25: 439-450.
- Foster, A.B. 1980b. Environmental variation in skeletal morphology within the Caribbean reef corals *Montastraea annularis* and *Siderastrea siderea*. Bull. Mar Sci., 30: 678-709.
- Foster, A.B. 1982. Species overlap in reef-corals and its evolutionary significance. Geological Society of America. Abstracts with Programs, vol. 14(7), p. 491.
- Foster, A.B. 1984. The species concept in the fossil hermatypic corals: A statistical approach. Palaeontograph. Amer., 54: 58-69.
- Foster, A.B. 1985. Variation within coral colonies and its importance for interpreting fossil species. J. Paleont. 59: 1359-1381.
- Foster, A.B. 1986. Neogene paleontology in the Northern Dominican Republic. 3. The family Poritidae (Anthozoa: Scleractinia). Bull. Amer. Paleont. 90: 45-123.
- Garthwaite, R.L., D.C. Potts., J.E.N. Veron y T.J. Done. 1994. Electrophoretic identification of Poritid species (Anthozoa: Scleractinia). Coral Reefs, 13: 49-56.
- Gilbert, J. Y., y W.E. Allen. 1943. The phytoplankton of the Gulf of California obtained by the "E.W. Scripps" in 1939 and 1940. J. Mar. Res., 5:89-110.

- Glynn, P.W. 1997. Eastern Pacific reef coral biogeography and faunal flux: Durham's dilemma revisited. Proc 8th Int. Coral Reef Symp., Panamá. 1:371-378.
- Glynn, P.W., J.E.N. Veron y G.M. Wellington. 1996. Clipperton Atoll (eastern Pacific): oceanography, geomorphology, reef-building coral ecology and biogeography. Coral Reefs. 15: 71-99.
- Hair, J.F., R.E. Anderson., R. L. Tatham y W.C. Black. 1995. Multivariate data analysis with readings. Prentice Hall, 745 p.
- Haggerty, J.A., J.N. Weber., R.J. Cuffey y P. Deines. 1980. Environment-related morphologic and geochemical variability in the modern reef corals *Favia palida* and *Favia stelligera* on Enewetal atoll. Pacific Geology, 14: 95-112.
- Hodgson, G. 1995. Corales pétreos marinos (Tipo Cnidaria, Orden Scleractinia). 83-97 En: W. Fischer., F. Krupp., W. Scheider., C. Sommer., K.E. Carpenter y V.H. Niem (eds.). Guia FAO para la Identificación de Especies para los Fines de la Pesca. Vol. 1. Algas e Invertebrados. FAO, Roma.
- Hughes, T.P., D. Ayre y J. H. Connell. 1992. The evolutionary ecology of corals. TREE. 7:292-295.
- Jameson, S.C. 1997. Morphometric analysis of the Poritidae (Anthozoa: Scleractinia) off Belize. Proc. 8th Int Coral Reef Symp. 2: 1591-1596.
- Ketchum, J.T. y H. Reyes-Bonilla. 1997. Biogeography of hermatypic corals of the Archipiélago Revillagigedo, Mexico. Pro. 8th Int Coral Reef Symp. 1:471-476.

- Lasker, H.R. 1981. Phenotypic variation in the coral *Montastraea cavernosa* and its effects on colony energetics. Biol. Bull., 160: 292-302.
- López-Pérez, A. 1996. Biogeografía histórica de los corales hermatípicos (Anthozoa: Scleractinia) del Pacífico oriental tropical. Tesis de Licenciatura. UABCS. La Paz, México. 144p.
- Porter, J.W. 1976. Autotrophy, heterotrophy, and resource partitioning in Caribbean reef-building corals. Amer. Natural., 110:731-742.
- Potts, D.C. 1978. Differentiation in coral populations. Atoll Research Bull., 220 : 55-74.
- Potts, D.C. 1984. Natural selection in experimental populations of reef-building corals (Scleractinia), Evolution, 38 : 1059-1078.
- Potts, D.C., A.F. Budd y R.L. Garthwaite. 1993. Soft tissue vs. Skeletal approaches to species recognition and phylogeny reconstruction in corals. Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, 164: 221-231.
- Reyes-Bonilla, H. 1990. Distribución, riqueza específica, aspectos biogeográficos y taxonómicos de los corales hermatípicos del Golfo de California. Tesis de Licenciatura. UABCS. La Paz, México. 129 p.
- Reyes-Bonilla, H. 1993. Biogeografía y ecología de los corales hermatípicos (Anthozoa: Scleractinia) del Pacífico de México. 207-222, En: S. Salazar-Vallejo y N.E. González (eds.). Biodiversidad Marina y Costera de México. CONABIO/CIQRO, Chetumal.

- Reyes-Bonilla, H. y J.D. Carriquiry. 1994. Range extensión of Psammocora superficialis (Scleractinia: Thamnasteriidae) to Isla Socorro, Revillagigedo Archipelago, Colima, México. Rev. Biol. Trop. 42: 383-392.
- Reyes-Bonilla, H. y A. López-Pérez. 1998. Biogeografía de los corales pétreos (Scleractinia) del Pacífico de México. Cien. Mar., 24:211-224.
- Round, F.E. 1967. The phytoplankton of the Gulf of California, I, Its composition, distribution and contribution to the sediments. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 1:76-97.
- Squires, D.R. 1959. Corals and coral reefs in the Gulf of California. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 118:370-431.
- Veron, J.E.N. 1981. The species concept in "Scleractinia of eastern Australia". Proc. 4th Int. Coral Reef Symp., 2:183-186.
- Veron, J.E.N. 1995. Corals in Space and Time. Comstock/Cornell, Ithaca. 321 p.
- Veron, J.E.N. y M. Pichon. 1982. Scleractinia of eastern Australia. Part IV. Family Poritidae. Aust. Inst. Mar Sci. Monog. Ser., 5:1-159.
- Verrill, A.E. 1868-1870. Review of the corals and polyps of the west coast of America. Trans. Conn. Acad. Arts Sci. 1:377-558
- Weil, E. 1992. Genetic and morphological variation in Caribbean and Eastern Pacific Porites (Anthozoa, Scleractinia). Preliminary Results. Proc. 7th Int Coral Reef Symp. 2: 643-656
- Wellington, G.M. 1982. An experimental analysis of the effects of light and zooplankton on coral zonation. Oecologia 52:311-320.

- Wells, J.W. 1983. Annotated list of the scleractinian corals of the Galápagos Islands. 212-295, in: P.W. Glynn y G.M. Wellington (eds.). Corals and coral reefs of the Galápagos Islands. Univ. Of California Press, Berkeley.
- Wijsman-Best, M. 1974. Habitat-induced modification of reef corals (Faviidae) and its consequences for taxonomy. Proc. 2th Int Coral Reef Symp. Great Barrier reef Committe, 2: 217-228.
- Zar, J.L. 1996. Bioestatistical Analysis. 3er ed. Prentice-Hall, New Jersey, 945 pp.

Apendice I. Media y ± 1 desviación estándar de los caracteres del coralite que fueron medidos, para cada una de las especies. Las abreviaciones de los caracteres son explicados en la Tabla II. "n" = numero de colonias medidas. Se midieron ocho coralites en cada colonia.

	<i>P. panamensis</i> (n = 53)	<i>P. sverdrupi</i> (n = 19)	<i>P. lichen</i> (n = 25)	<i>Porites sp.4</i> (n = 2)	<i>P. lutea</i> (n = 12)	<i>P. lobata</i> (n = 18)	<i>P. australiensis</i> (n = 23)
CD	1.225 (± 0.129)	1.290 (\pm 0.078)	1.414 (\pm 0.094)	1.208 (\pm 0.098)	1.478 (\pm 0.099)	1.432 (± 0.133)	1.466 (± 0.134)
CS	1.324 (± 0.131)	1.363 (\pm 0.086)	1.412 (\pm 0.103)	1.265 (\pm 0.108)	1.542 (\pm 0.108)	1.441 (± 0.099)	1.505 (± 0.114)
L1	0.247 (± 0.048)	0.306 (\pm 0.050)	0.475 (\pm 0.058)	0.273 (\pm 0.097)	0.488 (\pm 0.045)	0.466 (± 0.054)	0.466 (± 0.090)
L2	0.254 (± 0.062)	0.324 (\pm 0.071)	0.510 (\pm 0.048)	0.349 (\pm 0.108)	0.482 (\pm 0.060)	0.470 (± 0.051)	0.465 (± 0.067)
L3	0.257 (± 0.064)	0.309 (\pm 0.066)	0.546 (\pm 0.050)	0.378 (\pm 0.111)	0.573 (\pm 0.056)	0.517 (± 0.052)	0.567 (± 0.083)
NN	6.412 (± 0.287)	6.388 (\pm 0.276)	6.300 (\pm 0.351)	6.208 (\pm 0.144)	6.260 (\pm 0.378)	6.263 (± 0.302)	6.137 (± 0.290)
NS	12.042 (± 0.442)	12.019 (\pm 0.341)	11.985 (\pm 0.110)	10.791 (\pm 1.063)	12.0 (± 0.0)	12.048 (± 0.306)	12.023 (± 0.077)
NB	0.752 (± 0.583)	1.782 (\pm 0.689)	1.065 (\pm 0.607)	0.583 (\pm 0.577)	3.614 (\pm 0.501)	1.701 (± 0.650)	0.866 (± 0.500)
PL	5.143 (± 0.423)	5.098 (\pm 0.193)	5.920 (\pm 0.366)	4.541 (\pm 0.401)	7.593 (\pm 0.488)	7.868 (± 0.319)	7.864 (± 0.238)
T1	0.094 (± 0.016)	0.101 (\pm 0.009)	0.081 (\pm 0.017)	0.105 (\pm 0.024)	0.089 (\pm 0.017)	0.065 (± 0.014)	0.069 (± 0.017)
T2	0.091 (± 0.019)	0.097 (\pm 0.011)	0.073 (\pm 0.015)	0.092 (\pm 0.011)	0.081 (\pm 0.009)	0.066 (± 0.015)	0.069 (± 0.015)
T3	0.092 (± 0.017)	0.101 (\pm 0.013)	0.080 (\pm 0.016)	0.095 (\pm 0.013)	0.088 (\pm 0.014)	0.065 (± 0.014)	0.076 (± 0.016)
C1	0.015 (± 0.029)	0.004 (\pm 0.010)	0.108 (\pm 0.038)	0.0 (± 0.0)	0.158 (\pm 0.068)	0.147 (± 0.045)	0.225 (± 0.060)
C2	0.012 (± 0.025)	0.002 (\pm 0.005)	0.072 (\pm 0.025)	0.0 (± 0.0)	0.099 (\pm 0.011)	0.074 (± 0.016)	0.071 (± 0.014)
CW	0.434 (± 0.053)	0.463 (\pm 0.056)	0.495 (\pm 0.057)	0.397 (\pm 0.022)	0.604 (\pm 0.043)	0.529 (± 0.034)	0.565 (± 0.053)
WT	0.174 (± 0.067)	0.108 (\pm 0.025)	0.097 (\pm 0.019)	0.141 (\pm 0.066)	0.109 (\pm 0.032)	0.083 (± 0.011)	0.114 (± 0.023)