

The taxonomic status of *Porites sverdrupi*, an endemic coral of the Gulf of California

Posición taxonómica de *Porites sverdrupi*, coral endémico del Golfo de California

R. Andrés López-Pérez^{1a*}

Héctor Reyes-Bonilla²

Ann F. Budd³

Francisco Correa-Sandoval⁴

¹ Instituto de Recursos

Universidad del Mar

Puerto Ángel, Oaxaca, México

*E-mail: rlopezpe@blue.weeg.uiowa.edu

² Departamento de Biología Marina

Universidad Autónoma de Baja California Sur

La Paz, Baja California Sur CP 23080, México

³ Department of Geoscience

University of Iowa

Iowa City, IA 52242, USA

⁴ Instituto de Investigaciones Oceanológicas

Universidad Autónoma de Baja California

Apartado postal 453

Ensenada, CP 22800, Baja California, México

Recibido en junio de 2003; aceptado en septiembre de 2003

Abstract

Porites sverdrupi has long been considered to be an ecotype of the more abundant and widespread species *P. panamensis*, but multivariate comparisons of corallite characteristics indicate that *P. sverdrupi* is morphologically distinct and thus represents a valid species. In these analyses, linear measurements and counts were made on 72 colonies of the two species (53 of *P. panamensis* and 19 of *P. sverdrupi*), and analyzed multivariately using canonical discriminant analysis. Generally, corallite characteristics of *P. sverdrupi* are larger in size than *P. panamensis*. Important characters in the discriminant function (e.g., number of bifurcate septa, wall thickness, and dorsal septum length) have not been recognized in previous studies of *Porites* in either the Indo-Pacific or Atlantic regions as being significant in distinguishing among poritid species. In addition to corallite characteristics, *P. sverdrupi* is unique in its ecological habit, colony form, and geographic distribution.

Key words: *Porites sverdrupi*, corals, Mexico, morphometrics, Scleractinia

Resumen

Desde mediados del siglo pasado *Porites sverdrupi* ha sido considerado como ecotipo y, por consiguiente, sinónimo de otra especie muy abundante y de amplia distribución, *P. panamensis*. Sin embargo, comparaciones morfométricas a nivel corallite demuestran que las colonias de *P. sverdrupi* son morfológicamente distintas y por lo tanto ésta constituye una especie válida. En este análisis se contaron o midieron 16 caracteres morfológicos en 72 colonias (53 de *P. panamensis* y 19 de *P. sverdrupi*) y luego fueron sometidos a un análisis discriminante. Generalmente las estructuras medidas en ambas especies se encuentran mejor desarrolladas en *P. sverdrupi* que en *P. panamensis*. Varios de los caracteres con mayor peso en las funciones discriminantes (e.g., número de septos bifurcados, amplitud de la pared del corallite y longitud del septo dorsal) no habían sido previamente identificados como importantes, ni en el Indo-Pacífico ni en la región del Atlántico, para el reconocimiento de especies de *Porites*. Además de las diferencias a nivel corallite entre ambas especies, *P. sverdrupi* es única en sus características ecológicas, forma colonial y distribución geográfica.

Palabras clave: *Porites sverdrupi*, corales, México, morfometría, Scleractinia

^a Current address: Department of Geoscience, The University of Iowa, Iowa City, IA 52242, USA.

Introduction

The presence of recent species of *Porites* in the eastern Pacific was first recognized in the 1900s by Grewingk (1848), who recorded a specimen from Isla del Carmen in the Gulf of California; however, it was not until Verrill's monographs (Verrill, 1864, 1866, 1868–1870) that significant advances were made in our knowledge of the systematics of the genus in this region. Today, a total of 14 nominal species of *Porites* are recognized in the eastern Pacific, but only 9 are considered valid (Reyes-Bonilla, 2002): *P. arnaudi* Reyes-Bonilla and Carricart-Ganivet, 2000; *P. australiensis* Vaughan, 1918; *P. baueri* Squires, 1959; *P. lobata* Dana, 1848; *P. lichen* Dana, 1846; *P. lutea* Milne Edwards and Haime, 1860; *P. panamensis* Verrill, 1866; *P. sverdrupi* Durham, 1947; and *P. rus* Forskaal, 1775 (Glynn, 1997; Reyes-Bonilla, 2002). Except for *P. rus*, all of them occur in the Mexican Pacific (Reyes-Bonilla and López-Pérez, 1998; Reyes-Bonilla and Carricart-Ganivet, 2000). The taxonomy of this genus in the eastern Pacific region is based mainly on gross colony morphology (e.g., Durham and Barnard, 1952; Brusca, 1980; Hodgson, 1995). Although this approach is fast and inexpensive, it is relatively imprecise because colony morphology in this genus varies significantly in response to environmental factors (Brakel, 1977; Foster, 1979a, 1984; Ayre *et al.*, 1991; Knowlton *et al.*, 1992; Potts *et al.*, 1993; Garthwaite *et al.*, 1994; Veron, 1995).

The taxonomy of *Porites* has been influenced by both "splitting" and "lumping". Initially, due to a lack of knowledge about intra-specific and inter-specific morphologic variation and the common practice of classifying every morph as a new and distinct species, several "species" were recognized and formally described. This tendency was displayed by Verrill (1864, 1866, 1868–1870) and Bernard (1905), and also in later works (Durham, 1947; Durham and Barnard, 1952; Brusca, 1980). At the other extreme, many nominal species were considered to be ecotypes and synonyms of other more abundant and widespread species (Squires, 1959; Wells, 1983), even after they were demonstrated to be genetically distinct and biologically valid (Ayre *et al.*, 1991; Knowlton *et al.*, 1992; Potts *et al.*, 1993; Garthwaite *et al.*, 1994).

The species *Porites sverdrupi* Durham, 1947, appears to be a victim of the practice of taxonomic lumping. First recorded and described by Durham (1947) from material in the Gulf of California, it was subsequently synonymized with *Porites panamensis* Verrill, 1866, by Squires (1959), who considered it a deeper-water ecomorph of *P. panamensis* (identified under its synonym, *P. californica* Verrill, 1870), based on gross corallite comparison and the apparent absence of the former at depths less than 20 m. Other authors have suggested that *P. sverdrupi* is a valid species because it can be differentiated from *P. panamensis* in colony morphology and calicular characters (Durham, 1947; Reyes-Bonilla, 1992). In this paper, no re-description of *P. sverdrupi* and *P. panamensis* is attempted because both of them have already been extensively described by Durham (1947) and Verrill (1866), respectively. Instead, the

Introducción

La primera mención a la ocurrencia de especies modernas de *Porites* en el Pacífico oriental fue hecha por Grewingk (1848), quien encontró un espécimen en Isla del Carmen en el Golfo de California. Sin embargo, no fue sino hasta la publicación de las extensas monografías de Verrill (1864, 1866, 1868–1870) que se pudo avanzar en el conocimiento sistemático del género en la región. En la actualidad se ha reconocido la presencia de 14 especies nominales de *Porites* en el Pacífico oriental, aunque sólo nueve de ellas son consideradas válidas (Reyes-Bonilla, 2002): *P. arnaudi* Reyes-Bonilla y Carricart-Ganivet, 2000; *P. australiensis* Vaughan, 1918; *P. baueri* Squires, 1959; *P. lobata* Dana, 1848; *P. lichen* Dana, 1846; *P. lutea* Milne Edwards y Haime, 1860; *P. panamensis* Verrill, 1866; *P. sverdrupi* Durham, 1947 y *P. rus* Forskaal, 1775 (Glynn, 1997; Reyes-Bonilla, 2002). Con excepción de *P. rus*, el resto de las especies han sido registradas en el Pacífico mexicano (Reyes-Bonilla y López-Pérez, 1998; Reyes-Bonilla y Carricart-Ganivet, 2000). La taxonomía de este género en el Pacífico oriental se ha basado en la morfología colonial (e.g., Durham y Barnard, 1952; Brusca, 1980; Hodgson, 1995). Aunque esta técnica de identificación es rápida y barata, también es relativamente imprecisa debido a que la morfología colonial de este género varía ampliamente en respuesta a factores ambientales (Brakel, 1977; Foster, 1979a, 1984; Ayre *et al.*, 1991; Knowlton *et al.*, 1992; Potts *et al.*, 1993; Garthwaite *et al.*, 1994; Veron 1995).

La taxonomía de *Porites* ha estado influenciada por la "fusión" o "separación" de especies. Al principio, debido al desconocimiento acerca de la variación morfológica a nivel intra e inter específico, y a la práctica común de describir cada variación morfológica como una especie distinta, se reconocieron varias "especies" que fueron formalmente descritas. Esta práctica fue evidente en los trabajos realizados por Verrill (1864, 1866, 1868–1870) y Bernard (1905) pero también en trabajos más recientes (Durham, 1947; Durham y Barnard, 1952; Brusca, 1980). En el otro extremo, muchas especies válidas fueron consideradas ecotipos y, por consiguiente, sinónimos de especies más abundantes y de amplia distribución (Squires, 1959; Wells, 1983), aunque más adelante se demostró que éstas eran genéticamente distintas y biológicamente válidas (Ayre *et al.*, 1991; Knowlton *et al.*, 1992; Potts *et al.*, 1993; Garthwaite *et al.*, 1994).

Porites sverdrupi Durham, 1947, fue víctima de la "fusión" de especies. Esta especie fue registrada y descrita por Durham (1947) a partir de material colectado en el Golfo de California, aunque posteriormente fue sinonimizada con *Porites panamensis* Verrill, 1866, por Squires (1959), quien consideró a *P. sverdrupi* como el ecomorfo de agua profunda de *P. panamensis*; tal sinonimia se basó en la semejanza a nivel corallite entre ambas especies y en la aparente ausencia de *P. sverdrupi* a profundidades menores de 20 m. Otros autores han sugerido que *P. sverdrupi* es una especie válida que puede ser

objective of this paper is to perform a phenetic corallite-level analysis of *P. sverdrupi* and *P. panamensis* in order to compare them and clarify whether the former is a valid species. The basic hypothesis behind corallite-level comparison is the knowledge that colony morphology is highly variable in response to environmental factors (Foster, 1984; Garthwaite *et al.*, 1994; Veron, 1995), whereas corallite architecture is mainly genetically controlled (Brakel, 1977; Foster, 1979a, 1984; Ayre *et al.*, 1991; Knowlton *et al.*, 1992; Potts *et al.*, 1993; Garthwaite *et al.*, 1994; Veron, 1995).

Material and methods

Specimens for this study were collected at various depths (0 to 30 m) from Bahía de los Ángeles (28°55'N) to Bahía Chileno (22°56'N), in the Gulf of California (fig. 1); 53 specimens corresponded to the morphology of *P. panamensis* and 19 to *P. sverdrupi*. The type specimens of *P. sverdrupi* (USNM M547362), *P. panamensis* (YPM 585), *P. californica* (YPM 1599), *P. nodulosa* Verrill, 1870 (YPM 6844a), and *P. porosa* Verrill, 1870 (YPM 4068) were also included in the analysis. The differences in the number of colonies under study were due to relative abundances of the two species in the field; whereas *P. panamensis* is very abundant in the gulf, *P. sverdrupi* is scarce. In fact, Reyes-Bonilla (2002) considers it a species on the verge of natural extinction. All samples were deposited in the Museo de Historia Natural de la Universidad Autónoma de Baja California Sur (MHNUABCS) at La Paz, Mexico.

distinguida de *P. panamensis* con base en su morfología colonial y a los caracteres del corallite (Durham, 1947; Reyes-Bonilla, 1992). En la presente contribución no se realizará una redescritción de *P. sverdrupi* y *P. panamensis* debido a que ambas especies fueron descritas ampliamente por Durham (1947) y Verrill (1866), respectivamente. Por el contrario, el objetivo del presente trabajo es realizar un análisis morfológico de *P. sverdrupi* y *P. panamensis*, a nivel corallite, con el fin de comparar las especies y esclarecer si *P. sverdrupi* es una especie válida. La hipótesis para realizar la comparación a nivel corallite se basa en que la morfología colonial es altamente variable en respuesta a factores ambientales (Foster, 1984; Garthwaite *et al.*, 1994; Veron, 1995), mientras que la morfología del corallite esta controlada genéticamente (Brakel, 1977; Foster, 1979a, 1984; Ayre *et al.* 1991; Knowlton *et al.* 1992; Potts *et al.* 1993; Garthwaite *et al.* 1994; Veron 1995).

Material y métodos

Las colonias utilizadas en el presente estudio fueron recolectadas a distintas profundidades (0–30 m) entre Bahía de Los Ángeles (28°55'N) y Bahía Chileno (22°56'N), en el Golfo de California (fig. 1); 53 colonias correspondieron a la forma de *P. panamensis* y 19 a la de *P. sverdrupi*. También se incluyeron en el análisis los especímenes tipo de *P. sverdrupi* (USNM M547362), *P. panamensis* (YPM 585), *P. californica* (YPM 1599), *P. nodulosa* Verrill, 1870 (YPM 6844a) y *P. porosa* Verrill, 1870 (YPM 4068). La diferencia en el número de colonias estudiadas de cada especie fue debida a la abundancia relativa de cada una de ellas, ya que mientras que *P. panamensis* es muy abundante en el Golfo, *P. sverdrupi* es escasa. De hecho, Reyes-Bonilla (2002) considera a *P. sverdrupi* como una especie que de forma natural se encuentra en peligro de extinción. Todos los especímenes colectados fueron depositados en el Museo de Historia Natural de la Universidad Autónoma de Baja California Sur, en La Paz, México.

Estructuras del corallite y procedimientos estadísticos

Los caracteres medidos consistieron en 16 estructuras que fueron contadas o medidas en cada corallite (tabla 1). Varias de estas estructuras (e.g., desarrollo de los septos, diámetro del corallite y grosor de la pared) fueron usadas por Brakel (1977), Foster (1986), Weil (1992) y Jameson (1997), para diferenciar especies fósiles y recientes de *Porites* del Atlántico occidental. Otras características (e.g., número de pali y grado de desarrollo de la columella) son caracteres diagnósticos que han sido utilizados para identificar especies de *Porites* tanto en el Atlántico como en el Indo-Pacífico (Brakel, 1977; Veron y Pichon, 1982, Foster, 1986; Weil, 1992).

Se midieron ocho corallites maduros en distintas posiciones dentro de la colonia, con una precisión de 0.01 mm, usando un microscopio estereoscópico (Foster, 1985), mientras que los análisis estadísticos se realizaron utilizando el promedio de

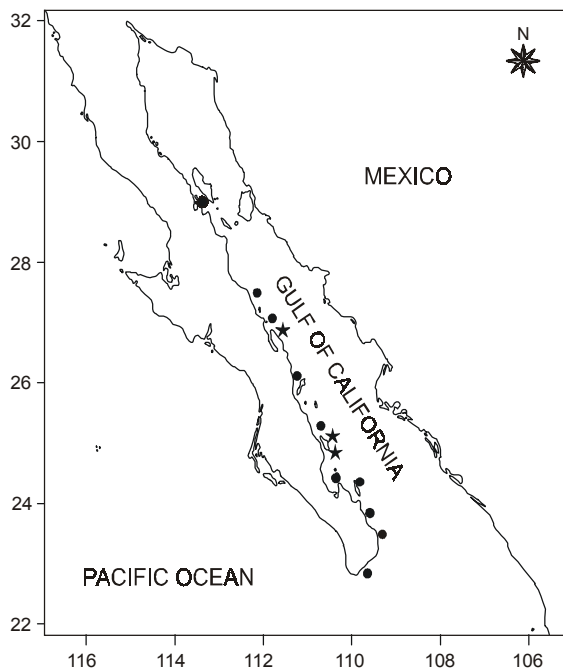


Figure 1. Sites sampled for *Porites panamensis* (●) and *P. sverdrupi* (★) in the Gulf of California, Mexico

Figura 1. Stios de muestreo de *Porites panamensis* (●) y *P. sverdrupi* (★) en el Golfo de California, México.

Corallite characters and statistical procedures

The characters consist of 16 counts and linear measurements made per corallite (table 1). Several of those (e.g., septum development, corallite diameter, and wall thickness) were used by Brakel (1977), Foster (1986), Weil (1992), and Jameson (1997) to distinguish fossil and recent species of *Porites* from the western Atlantic. Others (e.g., number of pali and degree of development of the columella) are diagnostic characteristics that have been used to identify Atlantic and Indo-Pacific poritid species (Brakel, 1977; Veron and Pichon, 1982; Foster, 1986; Weil, 1992).

Eight mature corallites from different positions within each colony were measured to the nearest 0.01 mm using a stereoscopic microscope (Foster, 1985), and statistical analyses were performed using colony means. As the major criterion to distinguish between *P. panamensis* and *P. sverdrupi* is colony shape (Durham, 1947), this was considered the main criterion to assign specimens to the *a priori* group (i.e., massive = *P. panamensis* [fig. 2] vs branching = *P. sverdrupi* [fig. 3]). Once the colonies were assigned to the respective group, the method of Foster (1984) was applied to distinguish species. The method basically consists of evaluating colony means using discriminant analyses. The groups must be distinct at a significance level of $P < 0.0001$ in order to be considered true species (Budd and Coates, 1992).

Univariate statistical analyses (Mann-Whitney U test) were run to test for differences between measured characters (Zar, 1996), using a P value of 0.05.

Table 1. List of the 16 characters and their abbreviations measured in *Porites*. Eight corallites were measured per colony (after Foster, 1986).

Tabla 1. Lista de los 16 caracteres que fueron medidos en *Porites* y sus abreviaturas. Se midieron ocho corallites por colonia (Foster, 1986).

Character	Abbreviation
1. Corallite diameter	CD
2. Corallite spacing	CS
3. Septum length (dorsal)	L1
4. Septum length (ventral)	L2
5. Septum length (lateral)	L3
6. Number of neighboring corallites	NN
7. Number of septa	NS
8. Number of bifurcate septa	NB
9. Number of pali	PL
10. Septum thickness (dorsal)	T1
11. Septum thickness (ventral)	T2
12. Septum thickness (lateral)	T3
13. Columella tubercle length	C1
14. Columella tubercle width	C2
15. Distance across columellar ring	CW
16. Wall thickness	WT

cada carácter para cada colonia. Como el principal criterio para distinguir entre *P. panamensis* y *P. sverdrupi* es la forma de la colonia (Durham, 1947), esta característica fue considerada para la asignación de los especímenes a cada uno de los grupos (i.e., masivo = *P. panamensis* [fig. 2] vs. ramificado = *P. sverdrupi* [fig. 3]). Luego de que las colonias fueron asignadas a su respectivo grupo, se aplicó el método propuesto por Foster (1984) para distinguir entre especies. El método básicamente consiste en evaluar el promedio de cada carácter para cada colonia usando análisis discriminante. A este respecto, para que los grupos sean considerados como especies verdaderas, éstos deberán de ser distintos a un nivel de significancia de $P < 0.0001$ (Budd y Coates, 1992).

Para detectar diferencias entre los caracteres medidos se utilizaron análisis estadísticos univariados (prueba U de Mann-Whitney) usando un valor de P de 0.05 (Zar, 1996).

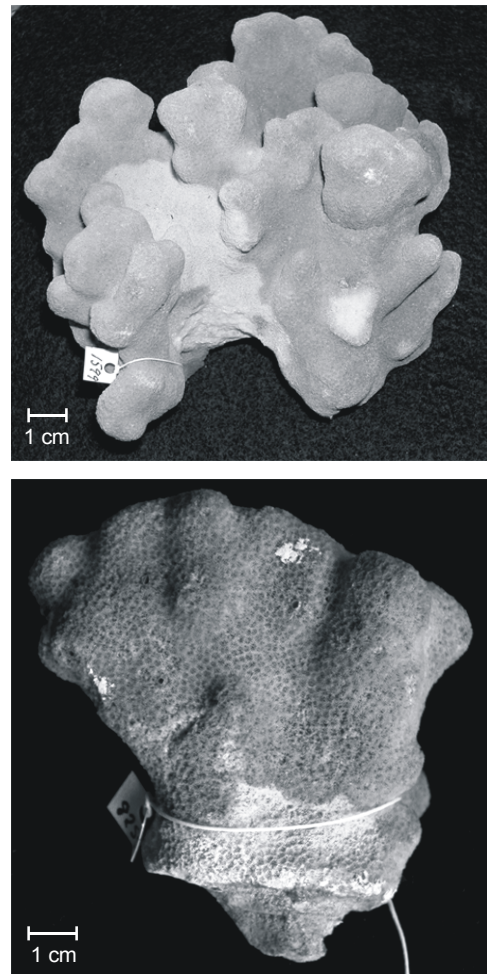


Figure 2. *Porites panamensis* colony. Above: *P. californica* type YPM 1599 Recent, La Paz, Baja California Sur, Mexico. Below: *P. panamensis* type 585 Recent, Isla Perla, Gulf of Panama. Note the rippled surface of YPM 585 and the short and rounded columnar expansions in the tips of YPM 1599.

Figure 2. Colonia de *Porites panamensis*. Arriba: *P. californica* tipo YPM 1599 Reciente, La Paz, Baja California Sur, México. Abajo: *P. panamensis* tipo YPM 585. Reciente, Isla Perla, Golfo de Panamá, Panamá. Observe la superficie ondulada de YPM 585 y las expansiones columnares, cortas y redondeadas en las puntas en YPM 1599.

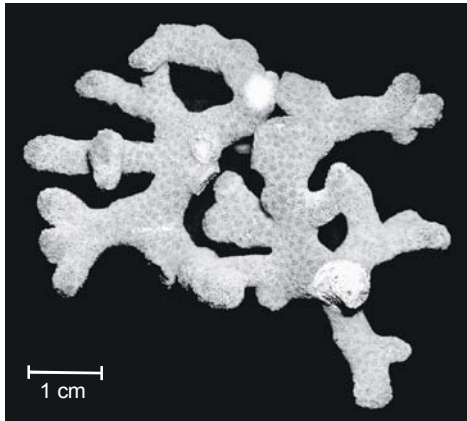


Figure 3. *Porites sverdrupi* colony. USNM: M547362. Recent, Bahía Salinas, Isla del Carmen, Gulf of California, Mexico. Note the profusely branched shape of the colony.

Figura 3. Colonia de *Porites sverdrupi*. USNM: M547362. Reciente, Bahía Salinas, Isla del Carmen, Golfo de California, México. Observe la forma altamente ramificada de la colonia.

Results and discussion

Morphological variation

Based on the discriminant analysis (fig. 4; table 2), we recognized two distinct groups that correspond to *P. panamensis* and *P. sverdrupi*, with 90.56% and 89.47% of all colonies correctly classified. One canonical variable was calculated, and the number of bifurcate septa (NB) was most heavily weighted in the function (table 2). The morphologic differences between the two groups are large enough to statistically consider each one a distinct species (Wilks' lambda = 0.4067; $F(16, 55) = 5.014$; $P < 0.000004$), although both overlap in a small area (fig. 4). The occurrence of similar taxonomic characters and/or overlap is common in *Porites* species, as shown by morphometric comparisons previously done by Brakel (1977), Foster (1986), Weil (1992), and Jameson (1997) for the *Porites* species in the western Atlantic. This overlap is not necessarily produced by closeness in phylogeny (Weil, 1992; Potts *et al.*, 1993; Garthwaite *et al.*, 1994); for example, Atlantic *P. colonensis* Zlatarski, 1990 is more closely related genetically to *P. astreoides* Lamarck, 1816, but it is morphologically closer to *P. branneri* Rathbun, 1887. The other option is that the morphological similarity between the studied species results from morphologic variation in response to environmental conditions, a phenomenon displayed not only in *Porites* but also in many Scleractinia (Brakel, 1977; Foster, 1979b, 1980a, b; Lasker, 1981; Budd, 1988, 1993; Weil, 1992; Budd and Coates, 1992; Amaral, 1994; Jameson, 1997).

Univariate analyses of 16 characters show that 10 characters are generally larger in *P. sverdrupi* than in *P. panamensis*, but meaningful differences exist in only 7 (table 3; fig. 5). *Porites sverdrupi* has a larger corallite diameter (CD; fig. 5a) and better developed septa (L1, L2, L3, T1, T2, T3; table 3; fig. 3b–d, f) than *P. panamensis*; also, the number of bifurcate

Resultados y discusión

Variación morfológica

De acuerdo al análisis discriminante (fig. 4; tabla 2) se reconocieron dos grupos que corresponden a *P. panamensis* y a *P. sverdrupi*, con un 90.56% y 89.47% de las colonias correctamente clasificadas. Se calculó una variable canónica, y fue el número de septos bifurcados (NB) el que mayor peso tuvo en la variable (tabla 2). Las diferencias morfológicas entre ambos grupos fueron lo suficientemente grandes para considerar a cada uno de ellos como especies distintas (Lambda de Wilks = 0.4067; $F(16, 55) = 5.014$; $P < 0.000004$), no obstante existe un traslape evidente entre ambos grupos (fig. 4). La ocurrencia de caracteres taxonómicos similares y/o el traslape entre especies de *Porites* es común, como ha sido demostrado previamente por Brakel (1977), Foster (1986), Weil (1992), y Jameson (1997) en especies de *Porites* del Atlántico occidental. Dicho traslape no necesariamente es producido por una relación filogenética estrecha (Weil, 1992; Potts *et al.*, 1993; Garthwaite *et al.*, 1994); por ejemplo, la especie *P. colonensis* Zlatarski, 1990 del Atlántico está más relacionada genéticamente con *P. astreoides* Lamarck, 1816, pero morfológicamente es más afín a *P. branneri* Rathbun, 1887. La similitud morfológica entre especies también puede ser resultado de fenotipos similares en respuesta a condiciones ambientales semejantes, fenómeno no solamente registrado en *Porites* sino en varios miembros del orden Scleractinia (Brakel, 1977; Foster, 1979b, 1980a, 1980b; Lasker, 1981; Budd, 1988, 1993; Weil, 1992; Budd y Coates, 1992; Amaral, 1994; Jameson, 1997).

El análisis estadístico de las 16 características morfológicas demostró que 10 de ellas se encuentran generalmente más desarrolladas en *P. sverdrupi* que en *P. panamensis*, pero sólo en siete de ellas se encontraron diferencias significativas (tabla 3; fig. 5). *Porites sverdrupi* posee un corallite de mayor diámetro (CD; fig. 5a) y con septos más desarrollados (L1, L2, L3, T1, T2, T3; tabla 3; fig. 3b–d, f) que *P. panamensis*; además, su número de septos bifurcados es mayor (NB; fig. 5e). En el Atlántico occidental esta característica ha sido asociada con un decremento en la calcificación más que con la división de las trabéculas (Foster, 1986), característica a la que Durham (1947) se refirió como “perforaciones abundantes”. No obstante, debido a su importancia en el análisis discriminante (tabla 2), esta característica posee valor taxonómico y es probable que sea el carácter más importante para diferenciar entre especies de *Porites* en el Pacífico mexicano. El único carácter que está más desarrollado en *P. panamensis* que en *P. sverdrupi* es el grosor de la pared (WT; fig. 5g).

Respecto al resto de los caracteres *P. panamensis* presenta mayor variación morfológica que *P. sverdrupi*. Por ejemplo, *P. panamensis* usualmente posee cinco pali, pero su número puede variar entre dos y siete. Con respecto a los septos, ambas especies poseen dos ciclos compuestos de un total de 12 septos, no obstante en *P. panamensis* el número de septos puede

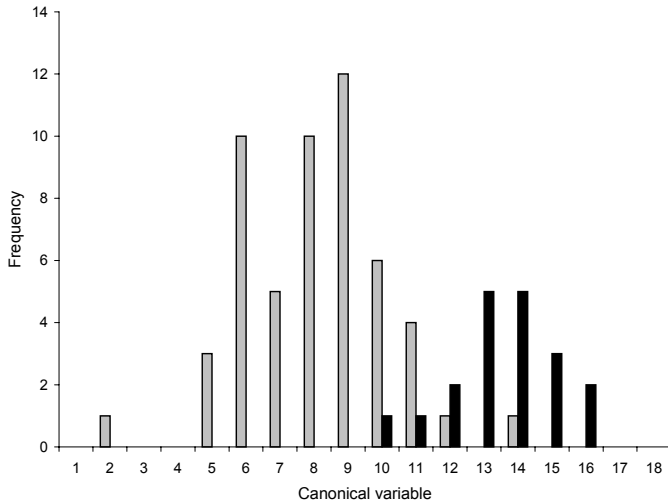


Figure 4. Results of the discriminant analysis. Histogram of frequency obtained by the mean values of the colonies in the canonical variable. Grey = *Porites panamensis*; black = *P. sverdrupi*.

Figura 4. Resultados del análisis discriminante. Histograma de frecuencia que los valores medios de las colonias obtuvieron en la variable canónica. Gris = *Porites panamensis*; negro = *P. sverdrupi*.

septa (NB; fig. 5e) is higher. In the western Atlantic this characteristic has been associated with decreased calcification rather than with actual forking of trabecular rows (Foster, 1986). Durham (1947) referred to this forking as “abundant perforations”. As shown by its importance in the discriminant analysis (table 2), this forking has taxonomic value and is probably the most important character in the distinction of all Mexican *Porites* species. The only character that appears to be better developed in *P. panamensis* than in *P. sverdrupi* is wall thickness (WT; fig. 5g).

With respect to the remainder of the characters, *P. panamensis* displays greater morphological variation than *P. sverdrupi*. For example, *P. panamensis* usually has 5 pali, but this number varies from 2 to 7. With regard to septa, both species have two cycles and usually a total of 12 septa, but in *P. panamensis* the number can fluctuate between 10 and 22. On the other hand, there are relevant differences between the frequencies of occurrence of a columella in both species. In *P. sverdrupi*, 2.63% ($n = 152$) of the corallites have a columella, compared with 11.79% in *P. panamensis* ($n = 424$). Jameson (1997) tested the effect of using characters with missing values such as those involved in the columella development for the Belize *Porites*. In Jameson's work, the inclusion of columella characters in the analysis failed to distinguish between *P. verrilli* Rehberg, 1893 and *P. astreoides*. However the inclusion of the columella character in the present work increases the percentage (3.77%) of correctly classified colonies of *P. panamensis*, the Mahalanobis distance between group centroids, and the overall performance of the entire analysis.

With qualitative or gross comparisons of corallite architecture of these species it is difficult to detect the slight

Table 2. Weighting of characters in the discriminant analysis. Correlations between the canonical variable and the original variable (COR), and standardized canonical coefficients of discriminant functions (CSFD) are given. Abbreviations for characters are explained in table 1.

Tabla 2. Importancia de los caracteres en el análisis discriminante. Correlación entre la variable canónica y la variable original (COR), y coeficientes estandarizados de las funciones discriminantes (CSFD). Las abreviaturas de los caracteres se presentan en la tabla 1.

Character	COR	CSFD
CD	0.203096	-0.37882
CS	0.117722	0.25918
L1	0.446003*	0.30353
L2	0.397446	0.45342
L3	0.295716	-0.64190
NN	-0.031957	0.32423
NS	-0.020065	-0.31440
NB	0.622682*	0.68377
PL	-0.044244	0.27827
T1	0.161734	-0.13252
T2	0.125811	0.26075
T3	0.214284	0.05411
C1	-0.156108	1.46536*
C2	-0.165866	-2.17567*
CW	0.194544	0.33699
WT	-0.405889*	-0.71600

* Most important variables

oscilar entre 10 y 22. Por otro lado, existen diferencias importantes entre ambas especies en la frecuencia de ocurrencia de la columella. En *P. sverdrupi*, 2.63% ($n = 152$) de los corallites poseen columella, mientras que en *P. panamensis* 11.79% ($n = 424$) presentan dicha característica. Jameson (1997) evaluó el efecto de usar caracteres con ausencia de valores tales como los involucrados en el desarrollo de la columella en el análisis morfológico de las especies de *Porites* presentes en las costas de Belice. En el trabajo desarrollado por Jameson, la inclusión de los caracteres involucrados en el desarrollo de la columella impidió la distinción entre *P. verrilli* Rehberg, 1893 y *P. astreoides*. Sin embargo, la inclusión de dichos caracteres en el presente trabajo, además de incrementar el porcentaje (3.77%) de colonias de *P. panamensis* que fueron correctamente clasificadas, incrementó la distancia de Mahalanobis entre los centroides de los grupos y, en general, mejoró el resultado del análisis.

Es difícil detectar las ligeras diferencias que existen entre ambas especies mediante la comparación cualitativa o burda de la arquitectura del corallite, y probablemente esta situación sea la responsable, al menos parcialmente, de la sinonimia entre estas especies (Squires, 1959; Wells, 1983). No obstante, la forma colonial es el mejor carácter diagnóstico; *P. sverdrupi* posee colonias ramificadas, mientras que *P. panamensis* es

Table 3. Means (± 1 SE) of all corallite characters in *Porites panamensis* and *P. sverdrupi*. Eight corallites were measured in each colony; n = number of colonies measured. *Characters that show significant differences using a Mann-Whitney U test are plotted in figure 5.

Tabla 3. Valores medios (± 1 SE) de los caracteres medidos en *Porites panamensis* y *P. sverdrupi*. Se midieron ocho corallites por colonia. n = número de colonias medidas. *Los caracteres que presentaron diferencias significativas luego de usar una prueba U de Mann-Whitney se muestran en la figura 5.

Character	<i>P. panamensis</i> ($n = 53$)	<i>P. sverdrupi</i> ($n = 19$)
CD*	1.22 (± 0.13)	1.29 (± 0.08)
CS	1.32 (± 0.13)	1.36 (± 0.09)
L1*	0.25 (± 0.05)	0.31 (± 0.05)
L2*	0.25 (± 0.06)	0.32 (± 0.07)
L3*	0.26 (± 0.06)	0.31 (± 0.07)
NN	6.41 (± 0.29)	6.39 (± 0.28)
NS	12.04 (± 0.44)	12.02 (± 0.34)
NB*	0.75 (± 0.58)	1.78 (± 0.69)
PL	5.14 (± 0.42)	5.10 (± 0.19)
T1	0.09 (± 0.02)	0.10 (± 0.01)
T2	0.09 (± 0.02)	0.10 (± 0.01)
T3*	0.09 (± 0.02)	0.10 (± 0.01)
C1	0.01 (± 0.03)	0.01 (± 0.01)
C2	0.01 (± 0.02)	0.01 (± 0.01)
CW	0.43 (± 0.05)	0.46 (± 0.06)
WT*	0.17 (± 0.07)	0.11 (± 0.02)

differences between them, and this may have been in part responsible for their synonymy (Squires, 1959; Wells, 1983). However, colony morphology is the best diagnostic character; *P. sverdrupi* has ramose colonies, while *P. panamensis* is massive or, at most, columnar (figs. 2, 3). This difference is conservative in the studied species, and is so important from the taxonomic perspective that its use is recommended to separate species in the Indo-Pacific, where more than 20 taxa can co-exist in the same reef (Veron and Pichon, 1982; Veron 2000).

Different characters have been taken as relevant to distinguish poritid species in the Indo-Pacific and Atlantic-Caribbean region. In the former, the number of pali is the main character used to discriminate species (Veron and Pichon, 1982), whereas on the east coast of the Americas, besides the number of pali, corallite diameter and columella development are important (Foster, 1986; Weil, 1992). These characters turn out to be relatively unimportant in distinguishing the two species analyzed, in which the number of bifurcate septa (NB; fig. 5e; table 2), wall thickness (WT; fig. 5g; table 2), septum dorsal length (L1; fig. 5b), and characters associated with

masiva o, cuando mucho, columnar (figs. 2–3). En las especies estudiadas esta diferencia es conservativa y, al parecer, es tan importante desde la perspectiva taxonómica que es recomendada para distinguir especies en el Indo-Pacífico, donde más de 20 especies coexisten en un arrecife (Veron y Pichon, 1982; Veron, 2000).

Distintos caracteres han sido considerados como importantes para distinguir las especies de porítidos tanto en el Indo-Pacífico como en la región del Atlántico-Caribe. En el primero, el número de pali es el principal caracter usado para discriminar entre especies (Veron y Pichon, 1982), mientras que en la costa oriental de América, además del número de pali son importantes el diámetro del corallite y el desarrollo de la columella (Foster, 1986; Weil, 1992). Sin embargo, estos caracteres tienen poca importancia para diferenciar entre las especies estudiadas, en donde los caracteres más útiles en la determinación taxonómica son el número de septos bifurcados (NB; fig. 5e; tabla 2), el grosor de la pared (WT; fig. 5g; tabla 2), la longitud del septo dorsal (L1; fig. 5b), y los caracteres involucrados en el desarrollo de la columella (C1, C2; tabla 2).

Características geográficas, ecológicas y biológicas

Las especies poseen diferencias en su distribución batimétrica y geográfica, lo cual posiblemente tiene influencia en su ecología. *Porites sverdrupi* se encuentra distribuida solamente en el Golfo de California, desde Isla San José (25°N) hasta Isla Ángel de la Guarda (29°N) (Reyes-Bonilla, 1992; Reyes-Bonilla *et al.* 1997a), aunque en el Pleistoceno poseía una mayor distribución en la parte sur del Golfo de California (La Paz, Cerralvo y Cabo San Lucas) y al sur hasta las Islas Mariás (21°N) en el Pacífico mexicano (Squires, 1959). Squires (1959) reportó su presencia en las Islas Mariás (20°N), aunque durante los muestreos realizados en la localidad en 1999 no se registro su presencia. Reyes-Bonilla (1992) indicó que *P. sverdrupi* estaba presente en Cabo San Lucas, en el Golfo de California a principios de los ochenta, pero posteriormente las poblaciones locales se extinguieron. Esta situación es muy distinta a la que posee *P. panamensis*, la cual puede ser encontrada desde el occidente de México hasta América Central, y es tan exitosa que ha sido capaz de recolonizar las costas de Costa Rica y Panamá luego de que sus poblaciones locales fueron extintas durante El Niño 1982–1983 (Glynn, 1990; Glynn *et al.*, 1994). Esta diferenciación geográfica apoya la hipótesis de que ambas especies son válidas, y simpátricas en una parte de su distribución.

Respecto a su distribución vertical, estas especies también poseen diferencias importantes. Squires (1959) mencionó que *P. sverdrupi* estaba restringida a aguas profundas (> 20 m), mientras que *P. panamensis* era típicamente de áreas someras. Observaciones de campo demuestran que la primera especie está distribuida desde la parte intermareal (2 a 3 m de profundidad) en Bahía Concepción y la parte norte del Golfo de California (Reyes-Bonilla, 1992), aunque sus poblaciones son más comunes en aguas profundas. En estas localidades y otras

columella development (C1, C2; table 2) are the most useful for taxonomic determinations.

Geographical, ecological and biological remarks

The species have differences in their bathymetric and geographic distribution, which quite possibly influence their ecology. *Porites sverdrupi* is currently distributed only in the Gulf of California, from Isla San José (25°N) to Isla Ángel de la Guarda (29°N) (Reyes-Bonilla, 1992; Reyes-Bonilla *et al.*, 1997a), but in the Pleistocene it had a more widespread distribution in the southern Gulf of California (La Paz, Cerralvo, and Cabo San Lucas) and south to Islas Marías (21°N), in the Mexican Pacific (Squires, 1959). Squires (1959) reported its presence at Islas Marías (20°N), but surveys at that locality conducted in 1999 produced no positive record. Reyes-Bonilla (1992) indicated that *P. sverdrupi* was present south to Cabo San Lucas, in the Gulf of California, in the early 1980s, but the local populations become extinct afterwards. This situation is very different from that known for *P. panamensis*, a species that can be found from western Mexico to Central America, and that has been so successful as to be able to reintroduce itself to Costa Rica and Panama after its local populations were extirpated by the 1982–1983 El Niño (Glynn, 1990; Glynn *et al.*, 1994). This geographic differentiation supports the hypothesis that both species are valid and sympatric in only part of their range.

Considering vertical distribution, there are also important differences. Squires (1959) suggested that *P. sverdrupi* is restricted to deep water (>20 m), while *P. panamensis* is typical of very shallow areas. Field observations show that the former species can occur almost in the intertidal (2 to 3 m depth) in Bahía Concepción and the northern Gulf of California (Reyes-Bonilla, 1992), although local populations are more common in deep areas. In those locations and others in the gulf, it is possible to find ramose (*P. sverdrupi*) and massive (*P. panamensis*) morphs of *Porites* in the same environments (Reyes-Bonilla, 1993; Reyes-Bonilla *et al.*, 1997a), even exposed to similar conditions of light, currents or predation. Considering that the study of co-occurring colonies of different morphology is a good way to differentiate valid coral species (Veron, 1995), we do not think that the evidence supports the synonymy of *P. sverdrupi* and *P. panamensis*. Finally, another argument in favor of their separation is that branching forms in scleractinian zooxanthallate corals are not typical of deep areas, but instead, platy, massive or encrusting (Veron, 1995); hence, if *P. sverdrupi* were in fact a deep-water variety of *P. panamensis* it is difficult to explain why the former species presents that unusual form.

Regarding the biology, the polyps of *P. sverdrupi* are pale cream or colorless and difficult to observe (Squires, 1959), giving the colony a pale-white bleaching appearance through all its vertical distribution, while those of *P. panamensis* are

dentro del Golfo es posible encontrar tanto la forma ramificada (*P. sverdrupi*) como la masiva (*P. panamensis*) de *Porites* en el mismo ambiente (Reyes-Bonilla, 1993, Reyes-Bonilla *et al.*, 1997a), inclusive expuestas a condiciones similares de luz, corriente y depredación. Tomando en cuenta que los estudios de co-ocurrencia de colonias de diferente morfología es una herramienta poderosa para reconocer especies válidas de corales (Veron 1995), no consideramos que exista suficiente evidencia para que se mantenga la sinonimia entre *P. sverdrupi* y *P. panamensis*. Finalmente, otro argumento respecto a la validez de ambas especies es que la forma ramificada en los corales escleractinios no es típica de aguas profundas, por el contrario, las formas planas, masivas o incrustantes son más comunes (Veron, 1995); por consiguiente, si *P. sverdrupi* fuera la forma profunda de *P. panamensis* sería difícil explicar por qué la especie posee una forma tan inusual.

Respecto a su biología, los pólipos de *P. sverdrupi* son color crema pálido o carecen de color y son difíciles de observar (Squires, 1959), lo que le da a la colonia una apariencia pálida-blancuzca a todo lo largo de su distribución vertical; mientras que los pólipos de *P. panamensis* son de verde-amarillo a café oscuro (Veron, 2000), siendo el primer color comúnmente observado en aguas someras, mientras que el segundo es encontrado en la parte profunda. *Porites sverdrupi* puede ser diferenciado de *P. panamensis* por que sus colonias son pequeñas (por lo general < 15 cm de diámetro; las colonias grandes son poco comunes, pero cuando ocurren nunca poseen más de 30 cm) (Reyes-Bonilla *et al.*, 1997a); mientras que la talla media de *P. panamensis* es de 13 cm de alto y más de 30 cm de diámetro (Reyes-Bonilla y Calderón-Aguilera, 1994). Cuando ambas especies ocurren en bancos de rodolitos se hacen evidentes otras diferencias. Las colonias de *P. sverdrupi* no se fijan al sustrato algal, por el contrario, permanecen libres en el sustrato probablemente a consecuencia de su morfología ramificada. Por su parte, *P. panamensis* vive fija a algún tipo de sustrato tal como conchas de bivalvos o rodolitos vivos o muertos, a quienes frecuentemente cubren (Reyes-Bonilla *et al.*, 1997a).

El presente trabajo concluye que *P. sverdrupi* es una especie válida y endémica del Golfo de California. Considerando que *P. sverdrupi* y *P. panamensis* poseen un registro fósil desde el Plioceno (Squires, 1959; Reyes-Bonilla, 1992) y aparentemente sobrevivieron a la extinción coralina ocurrida en el Pleistoceno (Dana, 1975; Heck y McCoy, 1978), se hace necesario preguntarnos acerca de su afinidad biogeográfica. Una comparación de las estructuras del corallite entre especies de *Porites* del Plioceno de Valle Imperial, California (que en ese entonces fue la parte más norteña del Golfo de California), y el Neógeno del Caribe (Budd, 1989), muestra que la hipótesis del origen común de ambas faunas no puede ser rechazada completamente. Finalmente, aunque la morfología general (forma colonial, arquitectura del corallite y dimensiones) de *P. sverdrupi* se asemeja a la de *P. divaricata* Lesueur, 1821 y a la de *P. asteroides* del Caribe, se hace necesario realizar una comparación genética y morfológica entre las especies del

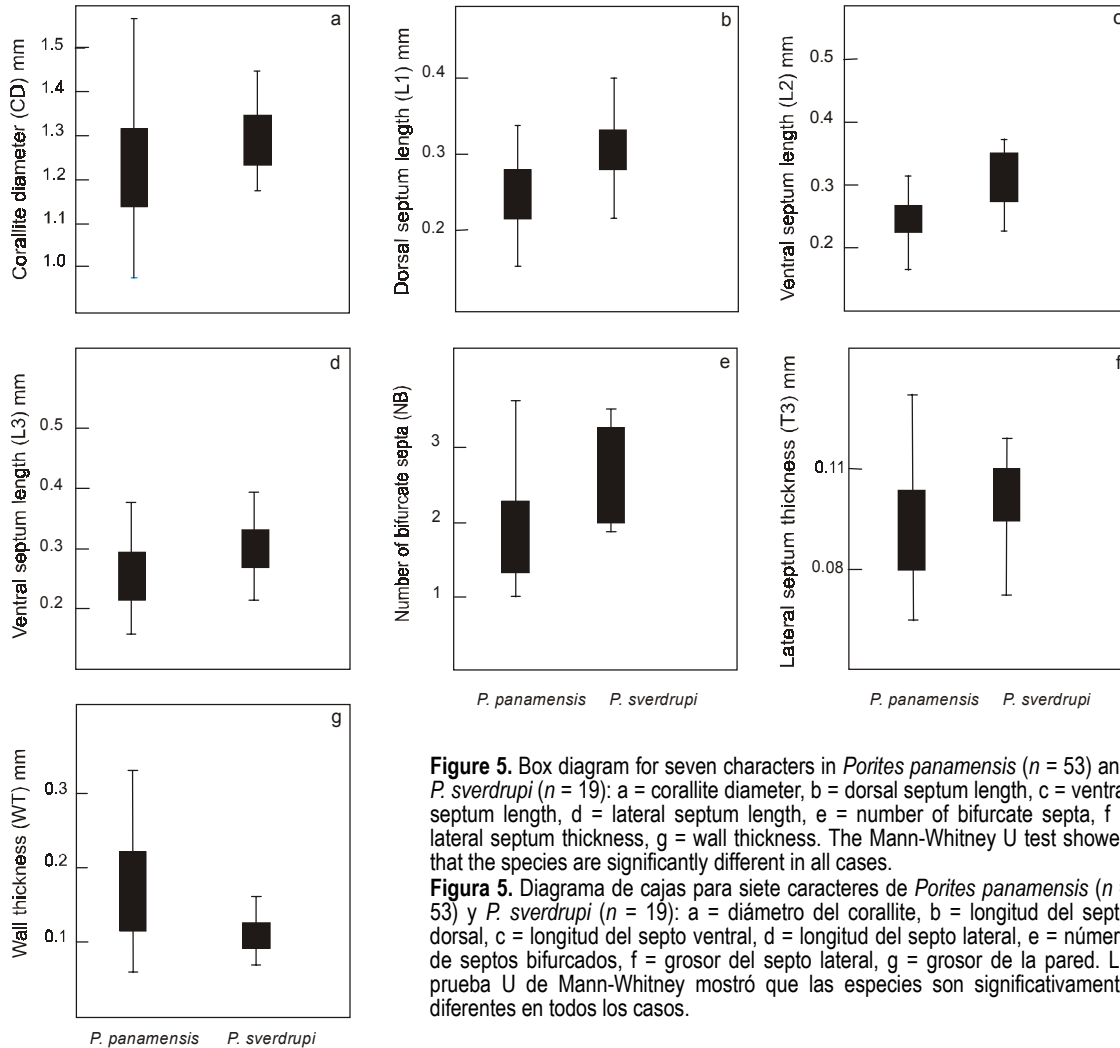


Figure 5. Box diagram for seven characters in *Porites panamensis* (n = 53) and *P. sverdrupi* (n = 19): a = corallite diameter, b = dorsal septum length, c = ventral septum length, d = lateral septum length, e = number of bifurcate septa, f = lateral septum thickness, g = wall thickness. The Mann-Whitney U test showed that the species are significantly different in all cases.

Figura 5. Diagrama de cajas para siete caracteres de *Porites panamensis* (n = 53) y *P. sverdrupi* (n = 19): a = diámetro del corallite, b = longitud del septo dorsal, c = longitud del septo ventral, d = longitud del septo lateral, e = número de septos bifurcados, f = grosor del septo lateral, g = grosor de la pared. La prueba U de Mann-Whitney mostró que las especies son significativamente diferentes en todos los casos.

greenish-yellow to dark brown (Veron, 2000); the first is commonly observed in shallow waters and the second in deep waters. *Porites sverdrupi* can be distinguished from *P. panamensis* because its colonies are very small (most of the time <15 cm in diameter; bigger ones are uncommon and never larger than 30 cm) (Reyes-Bonilla *et al.*, 1997a). The mean size of *P. panamensis* is 13 cm high and more than 30 cm in diameter (Reyes-Bonilla and Calderón-Aguilera, 1994). Other differences occur when both species coexist in rhodolith beds. Coralla of *P. sverdrupi* did not encrust algae but display a free-living behavior, probably because of the ramose morphology. In contrast, *P. panamensis* live attached to hard substrata such as dead bivalve shells and dead or living rhodoliths, frequently overgrowing them (Reyes-Bonilla *et al.*, 1997a).

This study concludes that *P. sverdrupi* is a valid species and endemic of the Gulf of California. Considering that *P. sverdrupi* and *P. panamensis* have occurred in the Gulf of California since the Pliocene (Squires, 1959; Reyes-Bonilla, 1992), and apparently were survivors of the mass zooxanthellate coral extinction in the Pleistocene (Dana, 1975; Heck and

Atlántico, el Pacífico oriental y el Indo-Pacífico para poder explicar totalmente el origen de la fauna coralina del Pacífico oriental tropical.

Taxonomía

Phylum Cnidaria Hatschek, 1888
Clase Anthozoa Ehrenberg, 1834
Orden Scleractinia Bourne, 1900
Familia Poritidae Gray, 1842
Genero *Porites* Link, 1807

Porites sverdrupi Durham, 1947

Figuras 3 y 6

Porites sverdrupi Durham, 1947: 23, fig. 4, pl. 12, fig. 2, pl. 13; Durham y Barnard 1952: 47, fig. 19, pl. 3; Squires, 1959: 420, fig. 5, pl. 33, "discusión"; Reyes-Bonilla *et al.*, 1997a: 331.

McCoy, 1978), this raises the question of their biogeographical origin. A comparison of corallite structure among species of *Porites* from the Pliocene of Imperial Valley, California (which at the time was the northernmost area of the Gulf of California), and the Neogene Caribbean (Budd, 1989) shows that the hypothesis of a common ancestry cannot be completely rejected. Finally, although gross morphology (colony form, corallite architecture, and dimensions) of *P. sverdrupi* closely resembles that of the Caribbean *P. divaricata* Lesueur, 1821 and *P. astreoides*, it is necessary to perform genetic and morphological comparisons between Atlantic, eastern Pacific and Indo-Pacific species to properly explain the origin of the eastern Pacific coral fauna.

Taxonomy

Phylum Cnidaria Hatschek, 1888
Class Anthozoa Ehrenberg, 1834
Order Scleractinia Bourne, 1900
Family Poritidae Gray, 1842
Genus *Porites* Link, 1807

Porites sverdrupi Durham, 1947
Figures 3 and 6

Porites sverdrupi Durham, 1947: 23, fig. 4, pl. 12, fig. 2, pl. 13; Durham and Barnard, 1952: 47, fig. 19, pl. 3; Squires, 1959: 420, fig. 5, pl. 33, "discussion"; Reyes-Bonilla *et al.*, 1997a: 331.

Material examined

Two specimens, Isla Blanca, Baja California Sur, Mexico (26°44'N, 111°52'W), MHNUABCS: 1579, 1580; one specimen, Isla Coyote, Baja California Sur, Mexico (26°44'N, 111°53'W), MHNUABCS: 1578; nine specimens, Isla San José, Baja California Sur, Mexico (25°00'N, 110°37'W), MHNUABCS: 751, 752, 753, 754, 755, 758, 756, 759, 775; seven specimens, El Pardito, Baja California Sur, Mexico (24°51'N, 110°38'W), MHNUABCS: 1571, 1572, 1573, 1574, 1575, 1576, 1577; one specimen (type), Bahía Salinas, Isla del Carmen, Baja California Sur, Mexico, USNM M547362.

Description

Colonies highly branching. Calices 1.29 mm (± 0.08) in diameter. Corallite walls thin, 0.11 mm (± 0.02). Two septal cycles (12 septa), all equally developed. The origin of the septa, near the corallite walls, often displays evident bifurcations. Five equally developed pali flushing to surface of corallum. Columella usually wanting, or if it appears, poorly developed. All skeletal elements covered with abundant spines (fig. 6).

Material examinado

Dos especímenes, Isla Blanca, Baja California Sur, México (26°44'N, 111°52'W), MHNUABCS: 1579, 1580; un espécimen, Isla Coyote, Baja California Sur, México (26°44'N, 111°53'W), MHNUABCS: 1578; nueve especímenes, Isla San José, Baja California Sur, México (25°00'N, 110°37'W), MHNUABCS: 751, 752, 753, 754, 755, 758, 756, 759, 775; siete especímenes, El Pardito, Baja California Sur, México (24° 51'N, 110° 38' W), MHNUABCS: 1571, 1572, 1573, 1574, 1575, 1576, 1577; 1 espécimen (Tipo), Bahía Salinas, Isla del Carmen, Baja California Sur, México, USNM M547362.

Descripción

Colonias ramificadas. Cálices de 1.29 mm (± 0.08) de diámetro. Paredes del Corallite delgadas, 0.11 mm (± 0.02). Dos ciclos de septos (12 septos), igualmente desarrollados. El origen de los septos, cerca de la pared del corallite, regularmente presenta bifurcaciones evidentes. Cinco pali igualmente desarrollados alcanzan la superficie del corallite. Columella usualmente ausente o, si está presente, se encuentra pobremente desarrollada. Todas las estructuras se encuentran cubiertas de espinas abundantes (fig. 6).

Distribución

De Isla Ángel de la Guarda, México (29°N), a Isla San José, México (25° N). Islas Mariás, Isla Espíritu Santo, La Paz, Isla Cerralvo, Isla San Francisco, Isla Ángel de la Guarda, Isla

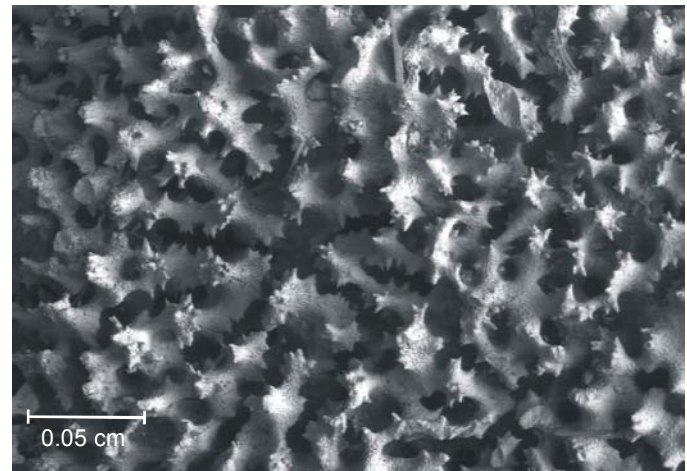


Figure 6. Electronic photography of the corallite structures of *Porites sverdrupi*. USNM: M547362. Recent, Bahía Salinas, Isla del Carmen, Gulf of California, Mexico. Note the abundant spines covering the skeleton. x 40.
Figura 6. Fotografía electrónica de las estructuras del corallite en *Porites sverdrupi*. USNM: M547362. Reciente, Bahía Salinas, Isla del Carmen, Golfo de California, México. Note las abundantes espinas que cubren el esqueleto. x 40.

Distribution

From Isla Ángel de la Guarda, Mexico (29°N), to Isla San José, Mexico (25°N). Islas Marías, Isla Espíritu Santo, La Paz, Isla Cerralvo, Isla San Francisco, Isla Ángel de la Guarda, Isla San Marcos, Roca Lobos, Isla Partida, Isla Coronados, Isla San José, Isla del Carmen, Bahía Agua Verde, Bahía Concepción, Puerto Escondido (Squires, 1959; Reyes-Bonilla, 1992; Reyes-Bonilla *et al.*, 1997a; Reyes-Bonilla and López-Pérez, 1998). Depth range: 2 to 30 m. Although reported for Isla María Madre and Isla María Magdalena, and Islas Marías by Squires (1959), it was not recorded during intensive field searches conducted in 1999.

Fossil distribution

Pliocene: Isla Coronados, Isla del Carmen. Pleistocene: Isla San José, Isla Tiburón, Islas Marías, Isla Coronados, Isla del Carmen (Squires, 1959; Hertlein and Emerson, 1957, 1959).

Type specimen

Porites sverdrupi (USNM M547362), Bahía Salinas, Isla del Carmen, Gulf of California, Mexico.

Porites panamensis Verrill, 1866
Figures 2 and 7

Porites panamensis Verrill, 1866: 329; Bernard, 1905: 108; Reyes-Bonilla *et al.*, 1997a: 330, fig. 3; Reyes-Bonilla *et al.*, 1997b: 1140; Ketchum and Reyes Bonilla, 2001:730, fig. 17a–b [not *P. panamensis* Vaughan, 1919].

Porites californica Verrill, 1870: 503–518; Bernard, 1905: 106; Durham, 1947: 20–22, figs. 3, 5–6, pl. 13, figs. 1–5,

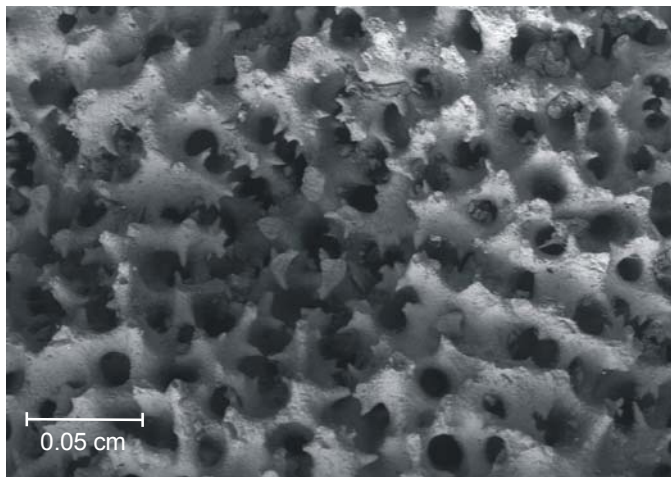


Figure 7. Electronic photography of the corallite structures of *Porites panamensis*. USNM: YPM 585. Recent, Isla Perla, Gulf of Panama, Panama. x 60.

Figura 7. Fotografía electrónica de las estructuras del corallite en *Porites panamensis*. USNM: YPM 585. Reciente, Isla Perla, Golfo de Panamá, Panamá. x 60.

San Marcos, Roca Lobos, Isla Partida, Isla Coronados, Isla San José, Isla del Carmen, Bahía Agua Verde, Bahía Concepción, Puerto Escondido (Squires, 1959; Reyes-Bonilla, 1992; Reyes-Bonilla *et al.*, 1997a; Reyes-Bonilla y López-Pérez, 1998). Rango de profundidad: 2–30 m. Aunque esta especie fue reportada en Isla María Madre e Isla María Magdalena, Islas Marías, por Squires (1959), ella no fue registrada durante búsquedas intensivas realizadas en 1999.

Distribución fósil

Plioceno: Isla Coronados, Isla del Carmen. Pleistoceno: Isla San José, Isla Tiburón, Islas Marías, Isla Coronados, Isla del Carmen (Squires, 1959; Hertlein y Emerson, 1957, 1959)

Especimen tipo

Porites sverdrupi (USNM M547362), Bahía Salinas, Isla del Carmen, Golfo de California, México.

Porites panamensis Verrill, 1866
Figuras 2 y 7

Porites panamensis Verrill, 1866: 329; Bernard, 1905: 108; Reyes-Bonilla *et al.* 1997a: 330, fig. 3; Reyes-Bonilla *et al.*, 1997b: 1140; Ketchum y Reyes Bonilla, 2001:730, figs. 17a–b [No *P. panamensis* Vaughan 1919].

Porites californica Verrill, 1870: 503–518; Bernard, 1905: 106; Durham, 1947: 20–22, figs. 3, 5–6, pl. 13, figs. 1–5, pl. 14; Durham y Barnard, 1952: 46, fig. 17a–b, pl. 3; Squires, 1959: 420–421, figs. 3–6, pl. 32, figs. 3–5, pl. 33; Durham, 1962: 51; Brusca, 1980: 63.

Porites nodulosa Verrill, 1870: 503–518; Bernard, 1905: 107; Durham, 1947: 22–23, figs. 1–3, pl. 12, fig. 4, pl. 13; Durham y Barnard, 1952: 46–47, fig. 18, pl. 3; Brusca, 1980: 63.

Porites porosa Verrill, 1870: 503–518; Bernard, 1905: 107.

Material examinado

Cinco especímenes, Bahía de Los Ángeles, Baja California, México (28°55'N, 113°30'W), MHNUABCS: 1451, 1454, 1456, 1463, 1467; dos especímenes, Isla Tortuga, Baja California, México (27°27'N, 112°00'W), MHNUABCS: 1567, 1568; cinco especímenes, Punta Chivato, Baja California Sur, México (27°06'N, 111°57'W), MHNUABCS: 1561, 1562, 1565, 1569, 1563; cinco especímenes, El Requesón, Baja California Sur, México (26°38'N, 111°50'W), MHNUABCS: 1480, 1484, 1501, 1508, 1513; cinco especímenes, El Bajo, Baja California Sur, México (26°06'N, 111°20'W), MHNUABCS: 1531, 1538, 1544, 1546, 1558; cinco especímenes, Isla San José, Baja California Sur, México (25°00'N, 110°37'W), MHNUABCS: 760, 761, 762, 766, 768; cuatro especímenes, La Catedral (Isla Espíritu Santo), Baja California Sur, México (24°25'N, 110°21'W), MHNUABCS: 868, 869,

pl. 14; Durham and Barnard, 1952: 46, fig. 17a–b, pl. 3; Squires, 1959: 420–421, figs. 3–6, pl. 32, figs. 3–5, pl. 33; Durham, 1962: 51; Brusca, 1980: 63.

Porites nodulosa Verrill, 1870: 503–518; Bernard, 1905: 107; Durham, 1947: 22–23, figs. 1–3, pl. 12, fig. 4, pl. 13; Durham and Barnard, 1952: 46–47, fig. 18, pl. 3; Brusca, 1980: 63.

Porites porosa Verrill, 1870: 503–518; Bernard, 1905: 107.

Material examined

Five specimens, Bahía de Los Ángeles, Baja California, Mexico (28°55'N, 113°30'W), MHNUABCS: 1451, 1454, 1456, 1463, 1467; two specimens, Isla Tortuga, Baja California, Mexico (27°27'N, 112°00'W), MHNUABCS: 1567, 1568; five specimens, Punta Chivato, Baja California Sur, Mexico (27°06'N, 111°57'W), MHNUABCS: 1561, 1562, 1565, 1569, 1563; five specimens, El Requesón, Baja California Sur, Mexico (26°38'N, 111°50'W), MHNUABCS: 1480, 1484, 1501, 1508, 1513; five specimens, El Bajo, Baja California Sur, Mexico (26°06'N, 111°20'W), MHNUABCS: 1531, 1538, 1544, 1546, 1558; five specimens, Isla San José, Baja California Sur, Mexico (25°00'N, 110°37'W), MHNUABCS: 760, 761, 762, 766, 768; four specimens, La Catedral (Isla Espíritu Santo), Baja California Sur, Mexico (24°25'N, 110°21'W), MHNUABCS: 868, 869, 870, 871; five specimens, Bahía San Gabriel (Isla Espíritu Santo), Baja California Sur, Mexico (24°25'N, 110°21'W), MHNUABCS: 597, 598, 599, 601, 859; two specimens, Isla Gaviota, Baja California Sur, Mexico (24°17'N, 110°21'W), MHNUABCS: 665, 666; one specimen, Isla Cerralvo, Baja California Sur, Mexico (24°15'N, 110°22'W), MHNUABCS: 929; four specimens, Punta Pericos, Baja California Sur, Mexico (24°02'N, 109°49'W), MHNUABCS: 635, 636, 637, 638; five specimens, Cabo Pulmo, Baja California Sur, Mexico (23°26'N, 109°25'W), MHNUABCS: 1254, 1255, 1256, 1257, 1258; five specimens, Bahía Chileno, Baja California Sur, Mexico (22°56'N, 109°48'W), MHNUABCS: 1320, 1326, 1327, 1394, 1321; one specimen (type), Pearl Island, Gulf of Panama, Panama (*P. panamensis* YPM 585); one specimen (type), La Paz, Baja California Sur, Mexico (*P. californica* YPM 1599); one specimen (type), La Paz, Baja California Sur, Mexico (*P. nodulosa* YPM 6844a); one specimen (type), La Paz, Baja California Sur, Mexico (*P. porosa* YPM 4068).

Description

Colonies massive or encrusting, having an undulated surface or lobes that sometimes extend as columnar expansions, short and rounded at the top (fig. 2). Calices average 1.22 mm (± 0.13) in diameter. Corallites have porous thick walls 0.17 mm (± 0.06) in width. Two cycles of septa, usually producing corallites with 12 septa, although they can display between 22 and 10. Lateral, dorsal and ventral septa equally developed. Usually 5 equally developed pali, but the number

870, 871; cinco especímenes, Bahía San Gabriel (Isla Espíritu Santo), Baja California Sur, México (24°25'N, 110°21'W), MHNUABCS: 597, 598, 599, 601, 859; dos especímenes, Isla Gaviota, Baja California Sur, México (24°17'N, 110°21'W), MHNUABCS: 665, 666; un espécimen, Isla Cerralvo, Baja California Sur, México (24°15'N, 110°22'W), MHNUABCS: 929; cuatro especímenes, Punta Pericos, Baja California Sur, México (24°02'N, 109°49'W), MHNUABCS: 635, 636, 637, 638; cinco especímenes, Cabo Pulmo, Baja California Sur, México (23°26'N, 109°25'W), MHNUABCS: 1254, 1255, 1256, 1257, 1258; cinco especímenes, Bahía Chileno, Baja California Sur, México (22°56'N, 109°48'W), MHNUABCS: 1320, 1326, 1327, 1394, 1321; un espécimen (tipo), Isla Perla, Golfo de Panamá, Panamá (*P. panamensis* YPM 585); un espécimen (tipo), La Paz, Baja California Sur, México (*P. californica* YPM 1599); un espécimen (tipo), La Paz, Baja California Sur, México (*P. nodulosa* YPM 6844a); un espécimen (tipo), La Paz, Baja California Sur, México (*P. porosa* YPM 4068).

Descripción

Colonias masivas o incrustantes; poseen una superficie ondulada o lóbulos que, a veces, se extienden a manera de columnas, mismas que son cortas y redondeadas en la punta (fig. 2). Los cálices poseen un diámetro medio de 1.22 mm (± 0.13). Los corallites poseen una pared porosa y gruesa 0.17 mm (± 0.06). Poseen dos ciclos de septos, regularmente con 12 septos, aunque pueden presentar entre 10 y 22. Los septos lateral, dorsal y ventral están igualmente desarrollados. Usualmente poseen cinco pali igualmente desarrollados, el número puede variar entre cinco y siete, pero algunas veces solo presentan 2 o 3. los pali usualmente no alcanzan la superficie del corallite. Columella rudimentaria, esponjosa, pobremente desarrollada y regularmente ausente.

Distribución

De San Felipe (30°N), Golfo de California, México, a Isla Gorgona, Colombia (3°N). Además en Bahía Magdalena, en la costa oeste de la Península de Baja California (24°N). Bahía Concepción, Isla Margarita, Isla del Carmen, Isla Tiburón, San Luis Gonzaga, Isla Coronado, Bahía Las Ánimas, Guaymas, Isla San Marcos, Isla Magdalena, Bahía Santa Inés, Santa Rosalía, Bahía Concepción, Isla San José, La Paz, Isla Espíritu Santo, Isla Ángel de la Guarda, Bahía Agua Verde, Puerto Peñasco, Isla Montserrat, Cabo Pulmo, Los Frailes, Isla Cerralvo. En el Pacífico mexicano: Islas Marias, Islas Revillagigedo, Baja California, Baja California Sur, Sonora, Sinaloa, Nayarit, Jalisco, Colima, Guerrero y Oaxaca (Verrill, 1868, Durham, 1947, Squires, 1959, Reyes-Bonilla y López-Pérez, 1998; Reyes-Bonilla *et al.*, en prensa). En Centroamérica: Sámara, Cabo Blanco, Bahía Culebra, Isla del Caño, Isla de Coco (Costa Rica); Golfo de Chiriquí, Golfo de Panamá, Isla Secas, Isla Perlas, Isla Naranjas, Isla Coiba, Isla

can vary from 5 to 7, and sometimes only 2 or 3. Pali do not commonly reach the corallite surface. Columella rudimentary, spongy, poorly developed and often wanting.

Distribution

From San Felipe (30°N), Gulf of California, Mexico, to Isla Gorgona, Colombia (3°N). Also Bahía Magdalena, on the west coast of the Baja California Peninsula (24°N). Bahía Concepción, Isla Margarita, Isla del Carmen, Isla Tiburón, San Luis Gonzaga, Isla Coronado, Bahía las Ánimas, Guaymas, Isla San Marcos, Isla Magdalena, Bahía Santa Inés, Santa Rosalía, Bahía Concepción, Isla San José, La Paz, Isla Espíritu Santo, Isla Ángel de la Guarda, Bahía Agua Verde, Puerto Peñasco, Isla Montserrat, Cabo Pulmo, Los Frailes, Isla Cerralvo. In the Mexican Pacific: Islas Mariás, Islas Revillagigedo, Baja California, Baja California Sur, Sonora, Sinaloa, Nayarit, Jalisco, Colima, Guerrero and Oaxaca (Verrill, 1868; Durham, 1947; Squires, 1959; Reyes-Bonilla and López-Pérez, 1998; Reyes-Bonilla *et al.*, in press). In Central America: Sámara, Cabo Blanco, Bahía Culebra, Isla del Caño, and Isla de Coco in Costa Rica; Golfo de Chiriquí, Gulf of Panama, Isla Secas, Isla Perlas, Isla Naranjas, Isla Coiba, Isla Contreras, and Isla Iguana in Panama; Isla Gorgona, Colombia (Glynn and Ault, 2000). Depth range: 0 to 30 m.

Fossil distribution

Pliocene: Isla del Carmen, Isla Cerralvo, Isla Coronados. Pleistocene: Isla Tiburón, Isla del Carmen, San Marcos, Bahía Magdalena, Islas Mariás, Oaxaca, Mulegé, La Paz (Palmer, 1928; Squires, 1959; Hertlein and Emerson, 1957; Reyes-Bonilla, 1992).

Type specimens

Porites panamensis (YPM 585), Pearl Island, Gulf of Panama, Panama; *P. californica* (YPM 1599), La Paz, Baja California Sur, Mexico; *P. nodulosa* (YPM 6844a), La Paz, Baja California Sur, Mexico; *P. porosa* (YPM 4068), La Paz, Baja California Sur, Mexico.

Acknowledgements

We thank Luis Herrera (director) of the Museo de Historia Natural de la Universidad Autónoma de Baja California at La Paz, Mexico, for access to the material under their care. Stephen D. Cairns (National Museum of Natural History, Smithsonian Institution) and Eric Lazo (Yale Peabody Museum of Natural History) lent the type specimens of *Porites* that were analyzed in this paper. Funding was provided by a fellowship to the first author from the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT, Mexico), and by Comisión Nacional

Contreras, Isla Iguana (Panamá); Isla Gorgona, Colombia (Glynn y Ault, 2000). Rango de profundidad: 0–30 m.

Distribución fósil

Plioceno: Isla del Carmen, Isla Cerralvo, Isla Coronados. Pleistoceno: Isla Tiburón, Isla del Carmen, San Marcos, Bahía Magdalena, Islas Mariás, Oaxaca, Mulegé y La Paz (Palmer, 1928, Squires, 1959, Hertlein y Emerson, 1957, Reyes-Bonilla, 1992).

Especimen tipo

Porites panamensis (YPM 585), Isla Perla, Golfo de Panamá, Panamá; *P. californica* (YPM 1599), La Paz, Baja California Sur, México; *P. nodulosa* (YPM 6844a), La Paz, Baja California Sur, México; *P. porosa* (YPM 4068) La Paz, Baja California Sur, México.

Agradecimientos

Agradecemos a Luis Herrera, director del Museo de Historia Natural de la Universidad Autónoma de Baja California Sur, en La Paz, México, por permitirnos el acceso al material. Stephen D. Cairns (Museo Nacional de Historia Natural, Instituto Smithsonian) y Eric Lazo (Museo Peabody de Historia Natural) facilitaron los especímenes tipo de *Porites* que fueron analizados en esta contribución. Los fondos para la realización de este trabajo fueron proveídos mediante una beca otorgada al primer autor por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología de México (CONACYT), y por la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Proyecto FB342/H337/96, a HRB). Agradecemos a John Dawson (Universidad de Iowa) y Gerardo Leyte (Universidad del Mar) por los comentarios y sugerencias al manuscrito.

Traducido al español por los autores.

para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (project FB342/H337/96, to HRB). We thank John Dawson (University of Iowa) and Gerardo Leyte (Universidad del Mar) for their comments and suggestions to the manuscript.

References

- Amaral, F.D. (1994). Morphological variation in the reef coral *Montastraea cavernosa* in Brazil. *Coral Reefs*, 13: 113–117.
- Ayre, D.J., Veron, J.E.N. and Duffy, S.L. (1991). The corals *Acropora palifera* and *Acropora cuneata* are genetically and ecologically distinct. *Coral Reefs*, 10: 13–18.
- Bernard, H.M. (1905). *Porites* of the Indo-Pacific region. In: H.M. Bernard (ed.), *Catalogue of Madreporarian Corals in the British Museum*, London, pp. 1–206.
- Brakel, W.H. (1977). Corallite variation in the *Porites* and the species problem in corals. *Proc. 3rd Int. Coral Reef Symp.*, Miami, 1: 457–462.

- Brusca, R.C. (1980). Common Intertidal Invertebrates of the Gulf of California. Univ. Arizona Press, Arizona, 513 pp.
- Budd, A.F. (1988). Large-scale evolutionary patterns in the reef-coral *Montastraea*: The role of phenotypic plasticity. Proc. 6th Int. Coral Reef Symp., Townsville, 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. Australasian Paleontologist, 8: 219–230.
- Budd, A.F. (1993). Variation within and among morphospecies of *Montastraea*. Cour Fors Sencken, 164: 241–254.
- Budd, A.F. and Coates, A.G. (1992). Nonprogressive evolution in a clade of Cretaceous *Montastraea*-like corals. Paleobiology, 18: 425–446.
- Dana, T.D. (1975). Development of contemporary eastern Pacific coral reefs. Mar. Biol., 33: 355–374.
- Durham, J.W. (1947). Corals from the Gulf of California and the north Pacific coast of America. Mem. Geol. Soc. Am., 20: 1–68.
- Durham, J.W. (1962). Corals from the Galapagos and Cocos Islands. Proc. Calif. Acad. Sci., 4th Ser., 32: 41–56.
- Durham, J.W. and Barnard, J. L. (1952). Stony corals of the eastern Pacific collected by the *Velero* III and *Velero* IV. Allan Hancock Pac. Exped., 16: 1–110.
- 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 and Solander) and *Siderastrea siderea* (Ellis and 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 Palaeontol. Pol., 25: 439–450.
- Foster, A.B. (1980b). Environmental variation in skeletal morphology within the Caribbean reef corals *Montastrea annularis* and *Siderastrea siderea*. Bull. Mar. Sci., 30: 678–709.
- Foster, A.B. (1984). The species concept in the fossil hermatypic corals: A statistical approach. Palaeontogr. Americana, 54: 58–69.
- Foster, A.B. (1985). Variation within coral colonies and its importance for interpreting fossil species. J. Paleontol., 59: 1359–1381.
- Foster, A.B. (1986). Neogene paleontology in the northern Dominican Republic. 3. The family Poritidae (Anthozoa: Scleractinia). Bull. Am. Paleontol., 90: 45–123.
- Garthwaite, R.L., Potts, D.C., Veron, J.E.N. and Done, T. J. (1994). Electrophoretic identification of Poritid species (Anthozoa: Scleractinia). Coral Reefs, 13: 49–56.
- Grewingk, C. (1848). Beitrag zur Kenntniss der geognostischen Beschaffenheit Californiens. Verhandl. Russisch Min. Gesell. St. Petersburg, 1847: 142–162.
- Glynn, P.W. (1990). Coral mortality and disturbances to coral reefs in the tropical eastern Pacific. In: P.W. Glynn (ed.), Global Ecological Consequences of the 1982–83 El Niño Southern Oscillation. Elsevier Oceanographic Series, 52, pp 55–126.
- Glynn, P.W. (1997). Eastern Pacific reef coral biogeography and faunal flux: Durham's dilemma revisited. Proc. 8th Int. Coral Reef Symp., Panama, 1: 371–378.
- Glynn, P.W. and Ault, J.S. (2000). A biogeographic analysis and review of the far eastern Pacific coral reef region. Coral Reefs, 19: 1–23.
- Glynn, P.W., Colley, S.B., Eakin, C.M., Smith, D.B., Gassman, N.J., Guzmán, H.M., del Rosario, J.B. and Maté, J.L. (1994). Reef coral reproduction in the eastern Pacific: Costa Rica, Panama and Galapagos Islands (Ecuador). Part II. Poritidae. Mar. Biol., 118: 191–208.
- Heck, K.L. Jr. and McCoy, E.D. (1978). Long-distance dispersal and the reef-building corals of the eastern Pacific. Mar. Biol., 48: 349–356.
- Hertlein, L.G. and Emerson, W.K. (1957). Additional notes on the invertebrate fauna of Clipperton Island. Am. Mus. Novit., 1859: 1–9.
- Hertlein, L.G. and Emerson, W.K. (1959). Pliocene and Pleistocene megafossils from the Tres Marias Islands. Am. Mus. Novit., 1940: 1–15.
- Hodgson, G. (1995). Corales pétreos marinos (tipo Cnidaria, orden Scleractinia). En: W. Fischer., F. Krupp., W. Scheider., C. Sommer., K.E. Carpenter y V.H. Niem (eds.), Guía FAO para la Identificación de Especies para los Fines de la Pesca. Algas e Invertebrados. FAO, Roma, pp. 83–97.
- Jameson, S.C. (1997). Morphometric analysis of the Poritidae (Anthozoa: Scleractinia) of Belize. Proc. 8th Int. Coral Reef Symp., Panama, 2: 1591–1596.
- Ketchum, J.T. y Reyes-Bonilla, H. (2001). Taxonomía y distribución de los corales hermatípicos (Scleractinia) del Archipiélago de Revillagigedo, Pacífico de México. Rev. Biol. Trop., 49(3–4): 803–848.
- Knowlton, N., Weil, E., Weigt, L.A. and Guzman, H.M. (1992). Sibling species in *Montastraea annularis*, coral bleaching and the coral climate record. Science, 225: 330–333.
- Lasker, H.R. (1981). Phenotypic variation in the coral *Montastraea cavernosa* and its effects on colony energetics. Biol. Bull., 160: 292–302.
- Palmer, R.H. (1928). Fossils and recent corals and coral reefs of western Mexico. Proc. Am. Philosophical Soc. Philadelphia, 67: 21–37.
- Potts, D.C., Budd, A.F. and Garthwaite, R.L. (1993). Soft tissue vs skeletal approaches to species recognition and phylogeny reconstruction in corals. Cour Forsch Institute Senck, 164: 221–231.
- Reyes-Bonilla, H. (1992). New records for hermatypic corals (Anthozoa: Scleractinia) in the Gulf of California, Mexico, with an historical and biogeographical discussion. J. Nat. Hist., 26: 1163–1175.
- Reyes-Bonilla, H. (1993). Biogeografía y ecología de los corales hermatípicos (Anthozoa: Scleractinia) del Pacífico de México. En: S. Salazar-Vallejo y N.E. González (eds.), Biodiversidad Marina y Costera de México. CONABIO/CIQRO, Chetumal, pp. 207–222.
- Reyes-Bonilla, H. (2002). Checklist of valid names and synonyms of stony corals (Anthozoa: Scleractinia) from the eastern Pacific. J. Nat. Hist., 36: 1–13.
- Reyes-Bonilla, H. y Calderón-Aguilera, L.E. (1994). Parámetros poblacionales de *P. panamensis* (Anthozoa: Scleractinia) en el arrecife de Cabo Pulmo, México. Rev. Biol. Trop., 42: 121–128.
- Reyes-Bonilla, H. y López-Pérez, R.A. (1998). Biogeografía de los corales pétreos (Scleractinia) del Pacífico de México. Cienc. Mar., 24: 211–224.
- Reyes-Bonilla, H. and Carricart-Ganivet, J.P. (2000). *Porites arnaudi*, a new species of stony coral (Anthozoa: Scleractinia: Poritidae) from oceanic islands of the eastern Pacific Ocean. Proc. Biol. Soc. Washington, 113: 561–571.
- Reyes-Bonilla, H., Riosmena-Rodríguez, R. and Foster, M.S. (1997a). Hermatypic corals associated with rhodolith beds in the Gulf of California, Mexico. Pac. Sci., 3: 328–337.
- Reyes-Bonilla, H., Duarte, F.S. y Cobarrubias, O.A. (1997b). Gorgonias y corales pétreos (Anthozoa: Gorgonacea y Scleractinia) de Cabo Pulmo, México. Rev. Biol. Trop., 45: 1439–1443.
- Reyes-Bonilla, H., Cruz-Piñón, G. y López-Pérez, R.A. Lista sistemática, sinonimias y distribución de los corales pétreos (Anthozoa: Scleractinia) del Pacífico Mexicano. Hidrobiológica, (en prensa).
- Squires, D.R. (1959). Corals and coral reefs in the Gulf of California. Bull. Am. Mus. Nat. Hist., 118: 370–431.
- Veron, J.E.N. (1995). Corals in Space and Time. Comstock/Cornell, Ithaca, 321 pp.

- Veron, J.E.N. (2000). Corals of the World. Vols. 1–3. Australian Institute of Marine Science, Townsville, 1382 pp.
- Veron, J.E.N and Pichon, M. (1982). Scleractinia of eastern Australia. Part IV. Family Poritidae. Aust. Inst. Mar. Sci. Monogr. Ser., 5: 1–159.
- Verrill, A.E. (1864). List of the polyps and corals sent by the Museum of Comparative Zoology to other institutions in exchange, with annotations. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard, 1: 29–60.
- Verrill, A.E. (1866). On the polyps and corals of Panama with descriptions of new species. Proc. Boston Soc. Nat. Hist., 10: 325–357.
- Verrill, A.E. (1868–1870). Review of the corals and polyps of the west coast of America. Trans. Connecticut Acad. Arts Sci., 1: 377–558.
- Verrill, A.E. (1869). Synopsis of the polyps and corals of the North Pacific Exploring Expedition. Madreporaria. Proc. Essex Inst., 6: 83–100.
- Weil, E. (1992). Genetic and morphological variation in Caribbean and Eastern Pacific *Porites* (Anthozoa: Scleractinia). Preliminary results. Proc. 7th Int. Coral Reef Symp., Guam, 2: 643–656.
- Wells, J.W. (1983). Annotated list of the scleractinian corals of the Galapagos Islands. In: P.W. Glynn and G.M. Wellington (eds.), Corals and Coral Reefs of the Galapagos Islands. Univ. California Press, Berkeley, pp. 212–295.
- Zar, J.H. (1996). Biostatistical Analysis. Prentice Hall, New Jersey, 929 pp.