



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES.
DEPARTAMENTO DE BIODIVERSIDAD Y BIOLOGÍA EXPERIMENTAL

Taxonomía, distribución y reproducción de actinias (anémonas de mar) (Cnidaria: Anthozoa) intermareales y submareales someras patagónicas con énfasis en la biología reproductiva de *Metridium senile lobatum*

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el
área de Ciencias Biológicas

Daniel Marcelo Lauretta

Director de tesis: Pablo E. Penchaszadeh

Consejero de estudios: Pablo E. Penchaszadeh

Lugar de trabajo: Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”;
Departamento de Biodiversidad y Biología Experimental, FCEyN, UBA.

Buenos Aires, 2012

Universidad de Buenos Aires
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales.
Departamento de Biodiversidad y Biología Experimental

Taxonomía, distribución y reproducción de actinias (anémonas de mar) (Cnidaria: Anthozoa) intermareales y submareales someras patagónicas con énfasis en la biología reproductiva de *Metridium senile lobatum*



Ángelo Andres, 1883, Roma; fig. 6

Daniel Marcelo Laurretta

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el
área de Ciencias Biológicas

Director de tesis: Pablo E. Penchaszadeh

Lugar de trabajo: Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”;

Departamento de Biodiversidad y Biología Experimental, FCEyN, UBA.

Buenos Aires, 2012

Taxonomía, distribución y reproducción de actinias (anémonas de mar) (Cnidaria: Anthozoa) intermareales y submareales someras patagónicas con énfasis en la biología reproductiva de *Metridium senile lobatum*

RESUMEN

Las Anémonas de mar son organismos marinos mayormente sedentarios pertenecientes a la clase Anthozoa (phylum Cnidaria). Se encuentran distribuidas desde los polos hasta el ecuador y desde la costa hasta varios miles de metros de profundidad, y son uno de los grupos de invertebrados marinos menos estudiados en el mundo.

Durante este trabajo se estudió la diversidad de las anémonas patagónicas costeras y su distribución, así como la reproducción de *Metridium senile lobatum*. Como resultado, se hallaron 13 especies de actiniarios que se distribuyen a lo largo de la costa patagónica, desde San Antonio Este (Río Negro) hasta el Canal de Beagle (Tierra del Fuego). Del total de especies halladas, tres especies resultaron ser nuevas para la ciencia, una requiere del estudio de más ejemplares para determinar si es una especie nueva para la ciencia o no, una corresponde a una especie descrita hace más de 100 años que se volvió a encontrar en nuestro país y se amplió la distribución para al menos seis especies. Del total de especies, ocho se distribuyen solo en la provincia biogeográfica Argentina, tres en la Magallánica y seis se encuentran en ambas provincias. Para cada una de las especies se presenta la descripción de acuerdo a los estándares actuales y se incluyen (siempre que fue posible) fotografías de ejemplares vivos. Adicionalmente se incluyeron cuatro especies que no fueron halladas durante el trabajo de campo, pero que se consideran válidas. Respecto a la reproducción de *M. senile lobatum*, se determinó la presencia de un ciclo de reproducción sexual anual, donde la evacuación ocurre durante el verano. También se observó que los fragmentos cortados del disco pedal regeneran en una anémona completamente en un período de entre tres y cuatro semanas a partir de la escisión del fragmento.

Palabras clave: *Cnidaria, Anthozoa, hexacorrallia, Argentina, Río Negro, Chubut, Santa Cruz, Tierra del Fuego, invertebrados, bentos.*

Taxonomy, distribution and reproduction of actinians (sea anemones) (Cnidaria: Anthozoa) from patagonic shallow waters with emphasis on the reproduction of *Metridium senile lobatum*.

ABSTRACT

Sea anemones are mostly sedentary sea organisms which belong to Anthozoa (Phylum Cnidaria). They are distributed from the poles to the Equator and from the coast to several thousand meters deep, and they are one of the least studied groups of sea invertebrates in the world.

Through this paper, diversity of patagonic anemones from shallow waters and their distribution was studied, as well as the reproduction of *Metridium senile lobatum*. As a result, 13 species of actinians were found which are distributed along the patagonic coast, from San Antonio Este (Río Negro) to the Beagle Chanel (Tierra del Fuego). Out of all the found species, three were new to science; one requires the study of more specimens to determine whether it is a new species to science or not; one corresponds to a species described 100 years ago which was been found in Argentina again; and the distribution of at least six species has been extended. Out of all the specimens, eight are distributed only in the Argentinean biogeographic province; three in the magallanic province and six in both provinces. For each of the species there is a description according to present standards and photographs of live specimens are included (whenever it was possible). In addition, four other species were included, which were not found during field work but are considered valid. In regards to the reproduction of *M. senile lobatum*, the presence of an annual reproduction cycle was determined, in which the evacuation occurs during the summer. It was also observed that the fragments cut from the pedal disc regenerate into a complete anemone in a period of three to four weeks as from the fragment split.

Key words: *Cnidaria, Anthozoa, hexacorallia, Argentina, Río Negro, Chubut, Santa Cruz, Tierra del Fuego, invertebrates, benthos.*

AGRADECIMIENTOS

En el camino a este momento me he cruzado con muchas personas que, de manera intencional o no, me han ayudado. No creo que sea posible estimar cuanto me han ayudado estas personas ni agradecerles adecuadamente su aporte. No obstante, intentaré repasar las personas que me han ayudado, para que quede registrado aquí su aporte a este trabajo. En primer lugar quiero agradecer a Pablo Penchaszadeh, por abrirme las puertas del laboratorio y brindarme todo el apoyo necesario durante este tiempo. No creo que hubiera sido posible para mí hacer taxonomía de anémonas de mar en ningún otro lugar más que en su laboratorio, no solo por su apoyo, sino también por su forma de hacer ciencia y por el grupo de trabajo que construyó. Otro aporte fundamental de Pablo fue el contacto que logró con Verena (Vreni) Häussermann y el viaje a Chile resultado de ese contacto. Gregorio Bigatti también participó de manera decisiva para que este trabajo se pudiera realizar. Por un lado fue él quien le comento a Pablo mi interés por los Cnidarios, que sumado a la presencia de anémonas en los acuarios del laboratorio terminaron en un ofrecimiento para trabajar con estas. Además de este puntapié inicial, Grego siempre estuvo dispuesto a ayudarme, tanto en Buenos Aires como en Puerto Madryn (particularmente con los muestreos mensuales de la *Metridium*). Dos de las especies tratadas en este trabajo fueron halladas por Grego o gente de su laboratorio. La estadía en la estación científica San Ignacio del Huinay y el tiempo que me dedicó Vreni fueron decisivos para poder planear y realizar este trabajo. Nunca voy a olvidar el cariño, la amabilidad y generosidad con que me trató desde el primer momento y siempre estaré agradecido por su ayuda. Otra persona indispensable para la realización de este trabajo fue Gabriela Palomo, quien me brindó desinteresadamente su apoyo y ayuda durante todo este tiempo. También quiero destacar la ayuda brindada por Estefanía Rodríguez, con quien realicé la primera campaña a Tierra del Fuego en busca de anémonas.

Otra parte importante de este trabajo fue el grupo de personas con quien compartí los últimos cinco años. Muchas gracias por la compañía, las charlas, las discusiones laborales y el apoyo a todos los integrantes (actuales y pasados) del laboratorio, tanto del museo como de la facultad (no en orden de importancia, sino por cómo me fui acordando): Andres Averbuj (particularmente agradecido por la campaña a Puerto Madryn de 2007, mi primer campaña científica a la patagonia y donde encontré los primeros ejemplares de *Harenactis argentina*), Soledad Zabala (gracias por las anémonas y las fotos), José Fernández Alfaya, Javier Signorelli, Juliana Giménez, Florencia Arrighetti, Valeria Teso, Tincho (Martín) Brogger (gracias a la campaña que organizó en 2010 encontré la *Andvakia*), Diego Urteaga (muchas gracias por los mapas que utilicé de base en este trabajo), María Bagur, Lorena Arribas, Sabrina Soria y María José Pio. Muchas gracias a Guido Pastorino por la ayuda constante a mis dudas sobre taxonomía en general y por los ejemplares cedidos. Carlos (Charly) Sánchez Antelo fue de gran ayuda durante todo este trabajo, particularmente durante la campaña a Santa Cruz de 2010 en su vehículo personal (EL senda), ya que sin su ayuda para realizar esa campaña no hubiera podido llegar a Santa Cruz en general y a Cabo Vírgenes en particular. Mariano Martínez merece una mención especial; muchas gracias por toda la ayuda y el apoyo brindado durante este tiempo. No creo que la campaña a Santa Cruz se hubiera podido hacer en las condiciones que la hicimos (y con el presupuesto) sin su ayuda (estoy seguro que él y Charly recuerdan con cariño nuestra estadía en la sede del Club Atlético Racing de San Julián). Los viajes y campañas que realicé en su compañía resultaron fuertemente beneficiados por su presencia y su disponibilidad para solucionar los frecuentes problemas que surgen. Y aún si todo lo anterior no hubiera ocurrido, la paciencia y consideración con que me trató en estos últimos meses solamente valdrían un agradecimiento particular. Espero poder devolverle el favor cuando llegue el

momento. Quiero agradecer a Oscar Wheeler y Eugenia Zavattieri por los muestreos realizados en Puerto Madryn y a Carlos María (Mary) González Fischer por la ayuda en el análisis estadístico. El CONICET financió este trabajo a partir de su programa de becas doctorales.

Por fuera del ámbito académico quiero agradecer a mis padres (Carlos y Amelia) por el apoyo brindado desde el inicio de la carrera, a mi hermanita (Alejandrita) por la ayuda con las traducciones al inglés de los manuscritos y a mis amigos por aguantarme hablando de las anémonas. Finalmente quiero agradecer profundamente a Paola, mi esposa y compañera de vida, y a Lisandro (mi bestia) por la enorme paciencia que han tenido, ya que son quienes más han sufrido mi mal humor frente a los problemas y dificultades que se presentaron a lo largo de este trabajo, mis ausencias por las campañas científicas, llegadas tardes del laboratorio y por hablarles de las anémonas todo el tiempo.

*One result of working through all the Actinian genera (supported by a personal anatomical study of a large number of them) is the recurrence of impressions connected with the difficulty of species-identification of some of them from preserved material- and the unfruitfulness of the pursuit. It would seem that family and genus are fairly easily tracked down when once a certain number of data are gained, and that these are intelligible quantities. But when it becomes a matter of species variation of the different anatomical criteria of distinction may be so wide, and the limits of specific variation so little known, that to go beyond the genus is little more than **guess-work**; especially when one thinks of the modifications caused to certain characters by mode of preservation, degree of contraction or distension of the animal, age, reproductive condition, locality, and other things.*

Thomas Allan Stephenson 1921

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN GENERAL Y OBJETIVOS.....	Pag.	1
2. TAXONOMÍA DE LAS ANÉMONAS DE MAR SOMERAS PATAGÓNICAS		
2.1 Introducción.....	Pag.	24
2.2 Materiales y métodos.....	Pag.	25
2.3 Resultados.....	Pag.	34
2.4 Discusión.....	Pag.	185
3. DISTRIBUCIÓN DE LAS ANÉMONAS DE MAR SOMERAS PATAGÓNICAS		
3.1 Introducción.....	Pag.	187
3.2 Materiales y métodos.....	Pag.	189
3.3 Resultados.....	Pag.	190
3.4 Discusión.....	Pag.	193
4. BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE <i>Metridium senile lobatum</i>		
4.1 Introducción.....	Pag.	196
4.2 Materiales y métodos.....	Pag.	204
4.3 Resultados.....	Pag.	207
4.4 Discusión.....	Pag.	220
5. CONCLUSIONES FINALES.....	Pag.	226
6. BIBLIOGRAFÍA.....	Pag.	228

1. INTRODUCCIÓN GENERAL Y OBJETIVOS

Introducción general

El phylum Cnidaria puede definirse como metazoos con simetría radial primaria o birradial, del grado de organización tisular, compuestos fundamentalmente por dos epitelios y una capa intermedia, con nematocistos de naturaleza intrínseca y cavidad digestiva abierta solo por la boca (Hyman 1940). A pesar que los cnidarios son considerados como los eumetazoa más sencillos, siempre fueron un grupo debatido. Aristóteles los llamaba Cnidae (Gr. Cníde, ortiga), ya que sabía que podían “picar”, y fueron incluidos dentro de los Zoophita, por considerarlos intermedios entre los animales y las plantas. Recién en el siglo XVIII se estableció la naturaleza animal de los corales, debido a su capacidad para contraerse, expandirse y mover sus tentáculos. Linné, Lamarck y Cuvier colocaron a este grupo dentro de los animales, pero en general las formas medusa y pólipo eran colocadas en grupos separados. Hacia el siglo XIX estudios del ciclo de vida en medusas demostraron la relación entre la forma pólipo y medusa, uniéndolos definitivamente en las clasificaciones. Hatschek (1888) separó formalmente al grupo Cnidaria.

Todas las clases de cnidarios derivaron evolutivamente de un pólipo sésil. En particular, la clase Anthozoa agrupa a organismos marinos, que se diferencian del resto de los cnidarios por la ausencia de una fase medusa en su ciclo de vida. La subclase Hexacorallia se diferencia de la clase Octocorallia, y del resto de los cnidarios, por poseer un tipo particular de cnidocistos: los espirocistos. Este tipo de cápsula es aglutinante y no penetrante. Además, los hexacorales nunca tienen solo ocho mesenterios no pareados o tentáculos pinados.

Hacia 1883 Andres publica su clasificación de las anémonas de mar. La clasificación propuesta consistía en siete familias (dos de las cuales incluían a los ceriantarios y zoantidos, grupos hoy reconocidos a nivel de orden), que se dividían en subfamilias y géneros. Durante la primera mitad del siglo XX dos autores trabajaron fuertemente sobre la clasificación de las anémonas. Stephenson fue el primero en generar una clasificación, que desarrolló en sus trabajos de 1920, 1922 y modificó en 1935. Los grupos mayores propuestos por él se mantienen actualmente (Endomyaria, Mesomyaria y Acontaria. Posteriormente Carlgren crea la primer clave exhaustiva de géneros a nivel mundial (1949), y aunque su clasificación era de carácter taxonómico, algunos de los grupos formados por el tienen una implicación filogenética (*e. g.* la división entre thenaria y athenaria).

Recientemente la utilización de marcadores moleculares (tanto nucleares como mitocondriales) puso en evidencia que varios de los grupos mayores propuestos por Stephenson y Carlgren no son monofiléticos. Las anémonas athenarias son polifiléticas, así como también lo son las mesomyarias, mientras que las endomyarias serían parafiléticas (Daly *et al.* 2008, Rodríguez y Daly 2010, Rodríguez *et al.* 2012). Recientemente se redefinió y reorganizó el grupo de las acontarias: todas las anémonas con acontios se agruparon en una superfamilia, que incluye especies con y sin músculos basales (rompiendo definitivamente con la división entre las athenarias y thenarias de Carlgren). Además, el grupo incluye especies que no presentan acontios, pero que se supone filogenéticamente emparentadas y que podrían haber perdido los acontios (Rodríguez *et al.* 2012).

Junto con los corales, las anémonas de mar son uno de los grupos más representativos de los hexacorales (clase anthozoa). Actualmente se estima que hay aproximadamente 1200 especies de anémonas de mar (Daly *et al.* 2007), de las cuales

muchas fueron encontradas un única vez y/o no se cuenta con material disponible para su estudio. En la tabla 1.1 se resume el número de grupos por categoría para el orden actiniaria.

Tabla 1.1: distribución de las anémonas de mar en las diferentes categorías taxonómicas.

Orden Actiniaria	
Subordenes	3
Infraorden	4
Superfamilias	3
Familias	40
Géneros	~257
Espécies	~1200

¿Qué es una anémona de mar?

El cuerpo de una anémona de mar es en principio un cilindro hueco cerrado en un extremo por el disco pedal y abierto en el otro extremo por el disco oral. El disco oral se encuentra cubierto en mayor o menor medida por tentáculos (aunque estos pueden estar ausentes) y perforado en el centro, dando lugar a la boca. Desde la boca, extendiéndose por el interior del cuerpo hacia el disco pedal, se encuentra la actinofaringe. La cavidad interna queda entonces dividida en dos: una parte superior en donde se extiende la actinofaringe y una parte inferior sin actinofaringe (el celenterón). A lo largo del cuerpo el espacio interno se encuentra dividido por láminas radiales longitudinales (los mesenterios), generando pequeños compartimentos de diferentes tamaños (los endoceles y exoceles). En la figura 1.1 se presenta un esquema general de una anémona de mar.

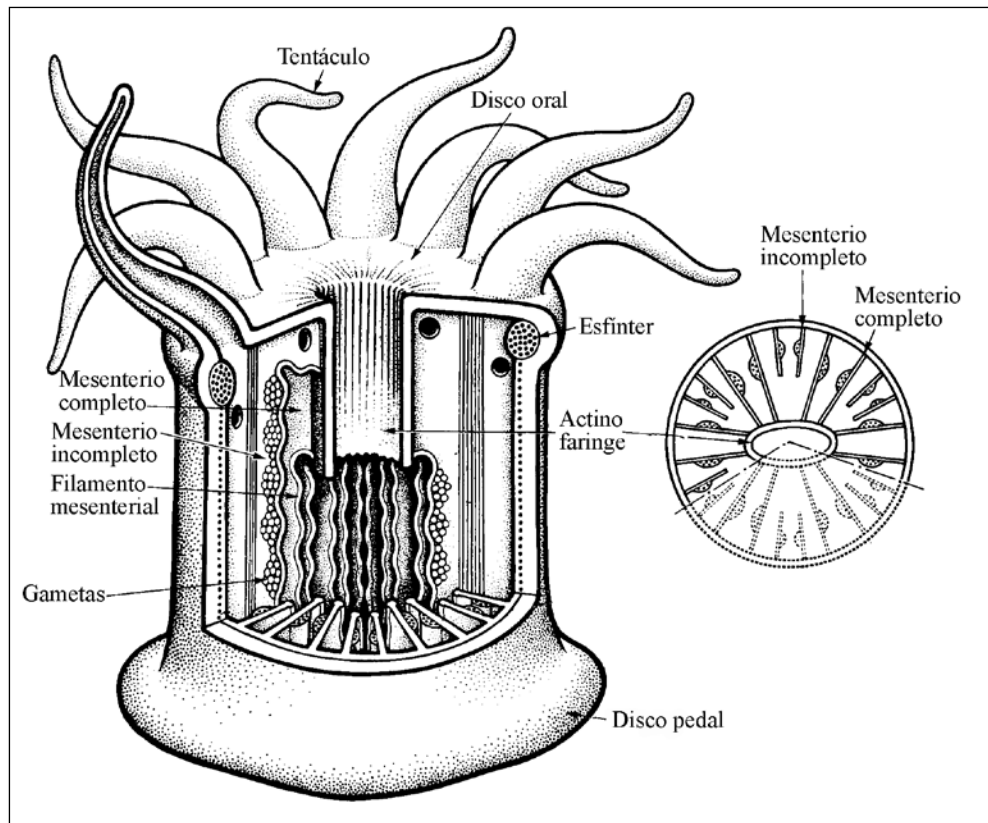


Figura 1.1: esquema de una anémona de mar. Tomado de Pearse *et al.* 1997.

La estructura interna de la mayoría de las partes del cuerpo tiene la misma composición. Tanto la columna, como el disco oral y pedal, la actinofaringe y los tentáculos están conformados por tres láminas: la epidermis (capa ectodérmica), la gastrodermis (capa endodérmica) y la mesogloea, ubicada entre las otras dos capas. Los mesenterios, a diferencia de otras estructuras del cuerpo, no presentan componente epidérmico: la mesogloea forma una lámina central recubierta a ambos lados por gastrodermis.

En la mayoría de los casos la capa de mayor grosor es la mesogloea. Esta capa es una matriz extracelular que, a diferencia de lo que ocurre en las clases restantes, es celular. Por su ultraestructura y bioquímica, esta capa presenta características muy similares a la matriz extracelular de los metazoos, incluyendo cordados (Tucker *et al.* 2011). Actualmente se considera a los cnidarios (incluyendo a los hidrozooos) como

organismos triblásticos, con una capa media que tiene distinto grado de desarrollo, y que alcanza su desarrollo máximo en los Antozoos (Fautin y Mariscal 1991).

Disco Pedal:

La parte inferior (o proximal) del pólipo forma el disco pedal. Esta estructura permite adherirse de manera firme pero reversible al sustrato, aparentemente por medio de un cemento de proteína-quitina (Shelton 1982). El desprendimiento rápido del disco pedal es producido por varias células en el ectodermo durante el trepado en especies asociadas a moluscos y crustáceos, durante escape de predadores, *e. g. Stomphia* Gosse, 1859 y durante la locomoción utilizando el disco pedal (Robson 1976). En especies que se entierran (*i. e.* especies que viven en fondos blandos) la base se encuentra frecuentemente modificada: el extremo proximal del cuerpo no es plano, sino redondeado e inflado. Esta estructura se llama fisa, y permite enterrarse y anclarse al fondo blando mediante acción hidrostática (Ansell y Trueman 1968). Usualmente la fisa se encuentra perforada por pequeñas aperturas (cinclídios), que permiten el ingreso y egreso de agua. En aquellas especies que viven en fondos blandos, pero adheridas a rocas que se encuentran dentro del sustrato el disco pedal suele estar reducido. Otro tipo de base puede encontrarse en especies de profundidad: si el individuo se encuentra adherido a un sustrato duro, el disco pedal es de forma común, pero si no hay sustratos duros, la base crece y engloba parte del sedimento, *e. g. Actinauge* Verrill, 1883.

Existe además otro tipo de base, característica de especies que no viven adheridas a sustratos duros ni enterradas en fondos blandos. Estas anémonas flotantes, *e. g. Actinecta* de Blainville, 1830 poseen una base modificada que forma una cavidad que contiene un flotador, del cual cuelga el ejemplar con los tentáculos hacia abajo (Fig. 1.2). En todos los casos la musculatura del disco pedal consiste en una capa de células de la epidermis.



Figura 1.2: aspecto general de *Actinecta olivácea*. Tomado de Le Sueur 1817.

Columna:

Generalmente es la mayor parte del individuo. La forma más sencilla es lisa y cilíndrica, sin diferenciaciones desde el disco oral hasta el disco pedal (*i. e. Antholoba achates* Drayton en Dana, 1846). Algunas especies se caracterizan por tener forma piramidal o forma de trompeta, pero la forma del animal puede variar significativamente a lo largo del tiempo (Fig. 1.3). De hecho puede pensarse en una anémona como un cilindro hueco elástico lleno de agua (que puede representar hasta el 80% del volumen total del animal). El borde de unión entre la columna y el disco pedal se denomina limbus, mientras que la unión entre la columna y el disco oral es el margen. Si la columna es suficientemente fina es posible ver las inserciones de los mesenterios por transparencia.



Figura 1.3: variación en la forma corporal para un mismo ejemplar.

En algunas especies, un poco por debajo del margen, existe un notorio pliegue circular de la pared del cuerpo (el parapeto o collar) que encierra en su parte superior un surco (la fosa). El esfínter se halla normalmente en la región del parapeto. Si existe esa división, la parte inferior (y más extensa) se llama escafus, mientras que la parte superior es el capítulo. El capítulo puede diferenciarse del escafus de varias maneras: por ser más delgado, por tener una epidermis diferente, por tener un color diferente, etc. La diferencia entre escafus y capítulo puede existir aún cuando no existe un esfínter.

En otras formas no existe un capítulo, pero el escafus se divide en zonas. En este caso la mayor parte de la columna mantiene el nombre de escafus, y la parte superior modificada se llama escáfulus. Este no se diferencia del escáfulus por estar separado por el collar, sino por su epidermis modificada y la falta de protuberancias y cutícula.

La columna puede presentar especializaciones de la pared del cuerpo. Las más importantes son:

Ventosas: puntos adherentes visibles al ojo desnudo como puntos de diferente color al resto de la columna. Involucran total o mayormente a la epidermis y no tienen un correlato en la mesogloea y la gastrodermis. Estas estructuras involucran una epidermis modificada, con alta concentración de células glandulares.

Tenaculi: la epidermis es más delgada que en los alrededores, y contiene bultos de fibras que radian hacia afuera de la mesogloea. No necesariamente hay cutícula asociada a esta estructura.

Tubérculos: montículos sólidos redondos, rectangulares o irregulares cubiertos por epidermis y frecuentemente por cutícula.

Baterías de cnidocistos: en su forma más simple consiste en una agrupación de nematocistos.

Nematobiomes: bolsillos huecos en la mesogloea ensanchada. Contienen nematocistos, y la mesogloea que los contiene está perforada, comunicándolos con la epidermis y el exterior.

Acrorragios: se desarrollan en relación con el margen. Pueden ubicarse en el collar o en la fosa. En estructura, son similares a las verrugas en que son huecas e involucran todas las capas del cuerpo, pero se diferencian en que los acrorragios no adhieren partículas. Contienen una gran cantidad de nematocistos holotricos en el ectodermo (que son diferentes a los de la columna o verrugas/vesículas, si estuvieran presentes) y presentan células epiteliomusculares con bases vacuolares (Daly 2003). Su forma es variable y pueden presentar una perforación.

Pseudoacrorragios: se diferencian de los verdaderos acrorragios en que estos no difieren en el tipo de cnidocistos con los de la columna.

Vesículas: evaginaciones huecas de la columna que involucran a las tres capas del cuerpo. Pueden ser simples o compuestas. En los géneros *Oulactis* Milne Edwards y Haime, 1851; *Onubactis* López-González, den Hartog, y García-Gómez, 1995; y *Actinostella* Duchassaing, 1850 las vesículas se van transformando hacia la parte distal de la columna (Häussermann 2003), dando lugar a frondes (ver descripción de *Actinostella sp.* en el capítulo II).

Cinclídios: son perforaciones en la columna. Existen dos tipos de cinclídios: 1) constituyen realmente perforaciones de la columna, funcionando como un pequeño canal entre el celenterón y el exterior del cuerpo 2) en estos no existe una perforación real de la pared del cuerpo, pero la mesogloea se encuentra muy afinada o interrumpida, dejando a la gastrodermis y epidermis en contacto. De esta manera se forma un punto débil en la columna, que puede romperse fácilmente en caso de aumentar la presión interna. Puede producirse como una evaginación de la gastrodermis o como una invaginación de la epidermis (ver descripción de *Harenactis argentina* Lauretta *et al.* 2011 en el capítulo II).

Cutícula: es una lámina cuticular (ver descripción de *Andvakia sp.* en el capítulo II).

Esfínter:

La mayor parte de la musculatura es endodermal, pudiendo existir una musculatura ectodermal en los tentáculos y el disco oral. El esfínter (musculatura circular más o menos concentrada) se ubica por debajo del margen. Este músculo permite envolver con el margen el disco oral y los tentáculos durante la retracción

(aunque varía según la especie). Varía enormemente en forma, tamaño y posición (mesogloal o endodermal) entre especies, y puede estar ausente en otras. Si las fibras musculares no penetran en la mesogloea el esfínter es endodermal, mientras que si las fibras se encuentran inmersas en la mesogloea se lo denomina mesogloal. Estadios intermedios existen, y pueden ser endo-mesogloales (cuando la mayor parte de las fibras está inmersa en la mesogloea) o meso-endodermales (cuando las fibras están mayormente en el endodermo).

Los esfínteres endodermales se clasifican según la forma. Pueden ser desde difusos (la base del esfínter esta unida ampliamente a la columna) (Fig. 1.4) hasta circunscriptos (cuando la unión del esfínter a la columna es angosta) (Fig. 1.5). Si la base del esfínter es muy angosta se lo denomina restricto. Los esfínteres mesogloales varían en forma, y algunos se concentran en una región (circunscriptos), pero en general son elongados en sección transversal (difusos) (Fig. 1.6).

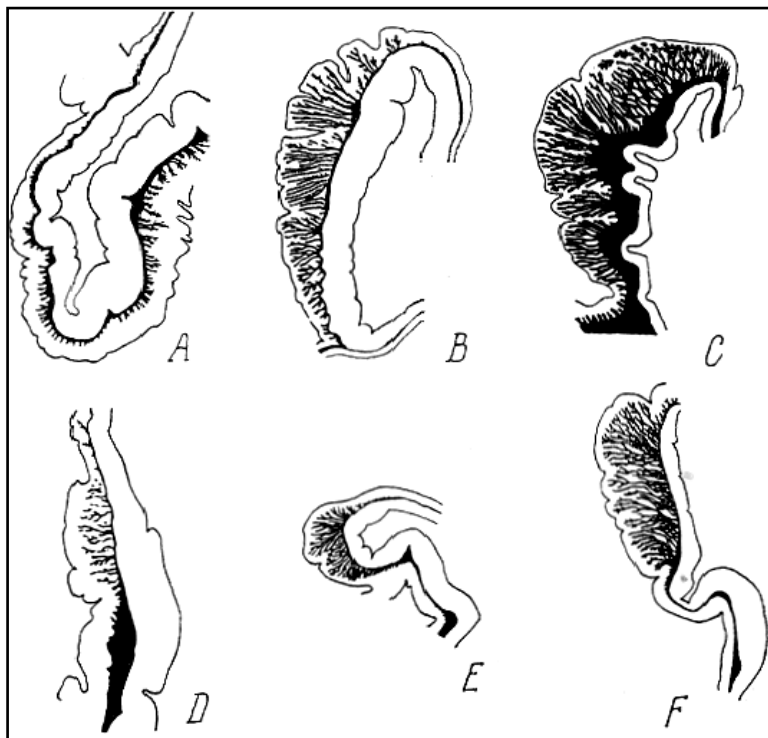


Figura 1.4: morfología del esfínter endodermal en distintas especies de anémonas de mar con esfínter débil. a, esfínter apenas diferenciado; b y c, esfínteres difusos; d, e y f, esfínteres de tipo circunscripto difuso. Tomado de Stephenson 1928.

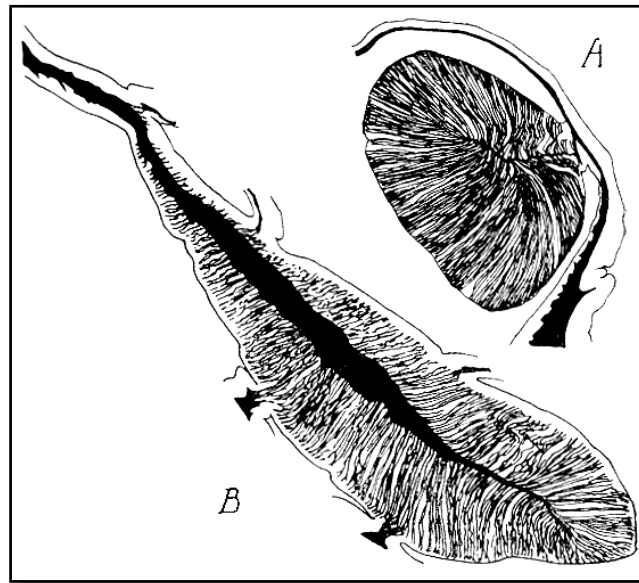


Figura 1.5: morfología del esfínter en distintas especies de anémonas de mar con esfínter endodermiales desarrollados. Tomado de Stephenson 1928.

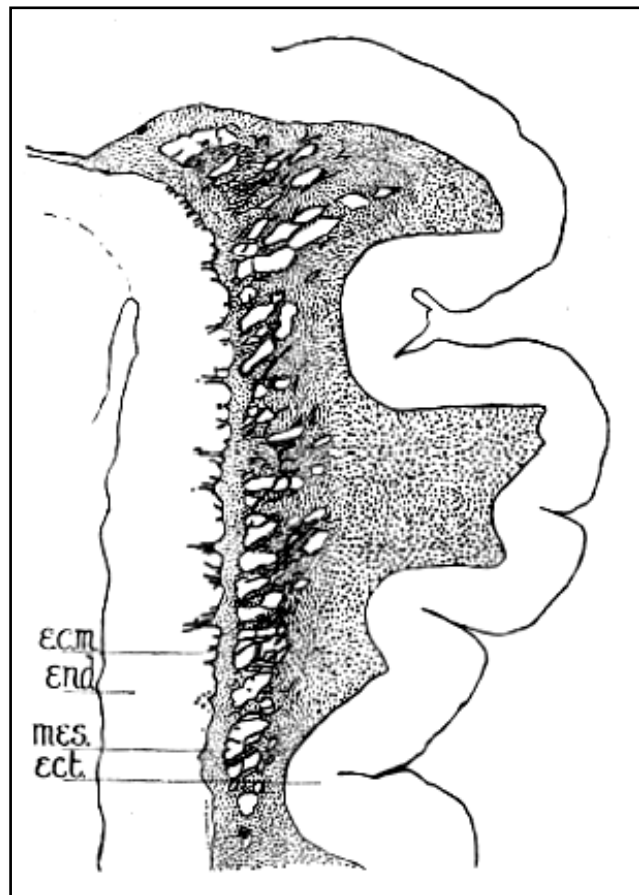


Figura 1.5: aspecto general de un esfínter mesogloal. Ecm, musculatura circular endodérmica; Ect, ectodermo; End, endodermo; Mes, mesogloea. Tomado de Stephenson 1928.

Disco Oral:

Es una delgada capa de tejido que cierra la parte superior del cuerpo. En el centro se encuentra perforado por la boca, lleva los tentáculos y suele estar marcado por líneas radiales que representan la unión de los mesenterios con el disco oral. Hacia la parte externa del disco oral aparecen los tentáculos, y la distancia entre los tentáculos y la boca depende del ciclo de tentáculos: el ciclo de tentáculos más cercano a la boca corresponde al primer ciclo de mesenterios, el ciclo de tentáculos que continúa corresponde al segundo ciclo de mesenterios, etc. Todos los tentáculos son endocélicos salvo el último ciclo, que es exocélico.

La forma del disco oral puede variar. Típicamente es redondeado, pero en algunos casos el disco oral aparece lobulado. Esta forma lobulada puede ser transitoria, *e. g. Antholoba achates* (Drayton en Dana, 1846) o permanente, *e. g. Metridium senile* (Linné, 1761). En algunas especies, *e. g. Actinodendridae* de Blainville, 1834 el disco se proyecta en estructuras tipo brazos, sobre los que se disponen los tentáculos.

Tentáculos:

Son estructuras huecas y generalmente cónicas. El espacio vacío dentro del tentáculo se comunica con el espacio vacío delimitado por los mesenterios (endocele y exocele). Pueden ser contráctiles y retractiles, y generalmente pueden cubrirse completamente cuando el ejemplar se cierra. Normalmente son lisos y no ramificados, pero otras formas ocurren: pueden existir abultamientos epidérmicos cargados con cnidocistos, en otros casos los tentáculos pueden ser lobulados o ramificados. Algunas especies poseen un abultamiento en la punta que contiene cnidocistos diferentes (nematosferas). En algunas formas muy modificadas no existen tentáculos.

Actinofaringe:

Es un tubo típicamente ondulado que posee dos aperturas: la boca (en la parte superior) y el enterostoma (hacia el celenterón). Comúnmente posee dos surcos opuestos que poseen la pared modificada con un ectodermo que se diferencia del resto del ectodermo de la actinofaringe (los sifonoglifos). Estos sifonoglifos suelen estar asociados a los mesenterios directivos (aunque existen casos donde hay un solo sifonoglifo o ninguno). En algunos casos los sifonoglifos se cierran y separan de la actinofaringe, formando un tubo separado que corre paralelo a la actinofaringe. Además, en algunas especies el extremo distal del sifonoglifo forma un bulto a nivel de la boca (cónchula).

Mesenterios y musculatura mesenterial:

A diferencia de las otras estructuras del cuerpo, ésta no involucra las tres capas. Básicamente un mesenterio es una proyección de la mesogloea recubierta a ambos lados por gastrodermis. Un mesenterio en máximo desarrollo se une al disco oral, a la pared de la columna (esta conexión está presente siempre) al disco pedal y a la actinofaringe, quedando ese extremo libre en el celenterón por debajo de la misma. Un mesenterio de este tipo se llama perfecto (o completo). Comúnmente todos los mesenterios no alcanzan tal grado de desarrollo, nunca se unen a la actinofaringe y se los denominan imperfectos (o incompletos). También puede ocurrir que no todos los mesenterios se encuentren presentes en todos los niveles de la columna, pudiendo llegar al disco oral y no al disco pedal o viceversa. La consecuencia práctica es que a distintos niveles transversales de la columna el número de mesenterios (y de ciclos de mesenterios) varía, pudiendo existir más mesenterios en la zona proximal que distal de la columna, o viceversa.

Los mesenterios se ordenan radialmente y delimitan espacios dentro del celenterón. Como por debajo de la actinofaringe al menos un extremo del mesenterio

permanece libre, los compartimentos formados no se encuentran aislados. Además, suelen existir orificios en la parte superior de los mesenterios, que comunican las cámaras (estomas). Una de estas aberturas se encuentra en el ángulo formado entre la faringe y el disco oral y se lo llama estoma oral. El otro estoma se encuentra en la parte superior del mesenterio, entre el músculo retractor y la columna, y se lo llama estoma marginal.

La estructura típica de un mesenterio puede verse en la figura 1.7a. La parte más próxima a la pared del cuerpo es delgada y lisa, mientras que hacia el extremo puede ensancharse por la presencia del músculo retractor, las gametas y, finalmente, por la presencia del filamento mesenterial. En un mesenterio perfecto el filamento es continuo con el borde inferior de la actinofaringe y bordea el filamento hasta llegar al disco pedal.

La forma de los filamentos mesenteriales varia a lo largo de la columna. En su parte superior, consta de tres partes, lo que le da un aspecto de trébol en corte transversal (Fig. 1.7b). Está constituido por un cordón central y por dos cordones laterales. El cordón central lleva una banda conocida como tracto cnidoglandular, mientras que los dos cordones laterales llevan los tractos ciliados.

Cada uno de los cordones tiene un núcleo de mesogloea. La gastrodermis de los tractos ciliados posee solamente células flageladas, mientras que el del tracto cnidoglandular posee además células glandulares y cnidocistos en abundancia. Entre el tracto cnidoglandular y los tractos ciliados se encuentra el tracto intermedio, y entre los tractos ciliados y la base del mesenterio se encuentra el tracto reticular. Inmediatamente detrás del filamento mesenterial se encuentran las gametas, inmersas en la mesogloea.

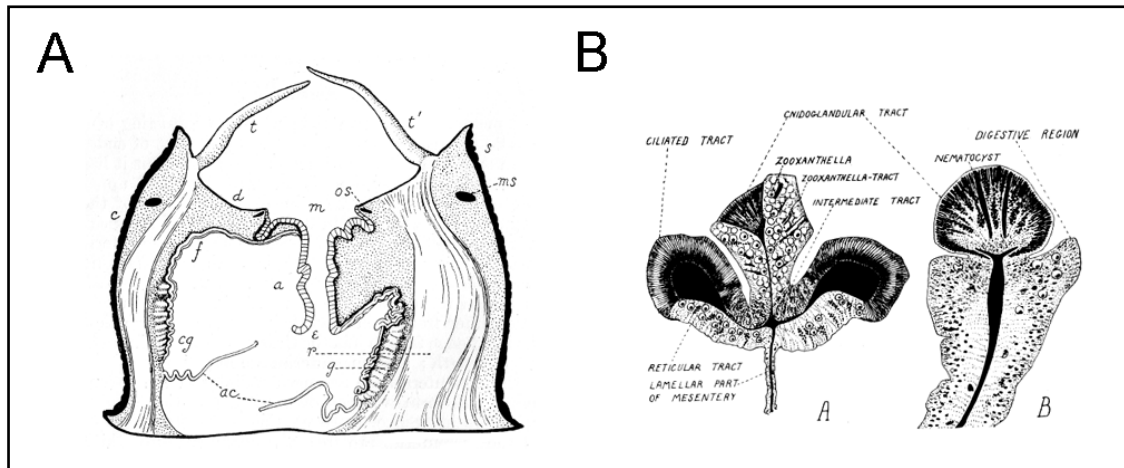


Figura 1.7: estructura de los mesenterios. A, corte longitudinal de un ejemplar; B, corte transversal mostrando un detalle de un filamento mesenterial: a, vista a la altura de los tractos ciliados; b, por debajo de la altura de los tractos ciliados. A, actinofaringe; ac, acontios; c, columna; cg, parte baja de los filamentos mesenteriales; d, disco oral; e, enterostoma; f, región superior de los filamentos mesenteriales; g, gametas; m, boca; ms, estoma marginal; os, estoma oral; r, músculo retractor; s; esfínter; t, tentáculo. Tomado de Stephenson 1928.

Entre la zona donde surgen las gametas y la pared del cuerpo se encuentra la zona muscular. A cada lado del mesenterio se encuentran músculos de características diferentes. En esta zona partes de las capas musculares se concentran en engrosamientos característicos compuestos por procesos de la mesogloea. En una de las caras del mesenterio se encuentra el músculo retractor (Fig. 1.8), que se extiende desde el disco pedal hasta el disco oral aunque es común que la forma varíe a lo largo de la columna y puede desaparecer en ciertas zonas. En algunas especies, *e. g. Harenactis argentina* Laurretta *et al.* 2011 el desarrollo de los músculos retractores es diferente entre los mesenterios de un mismo par. La función principal del músculo retractor es tirar del disco oral. En la cara opuesta del mesenterio la musculatura no se encuentra concentrada mayormente, pero existe un músculo parietobasilar, que presenta una concentración variable de fibras. Finalmente existe un músculo que se encuentra a ambos lados de los mesenterios, en su unión con el disco pedal, que es el músculo basilar (Fig. 1.9). Este músculo corre paralelo a la inserción del mesenterio con el disco pedal, y puede presentar distinto grado de desarrollo en distintas especies e incluso puede no estar presente. La presencia/ausencia del músculo basilar se utilizó para agrupar a las anémonas en dos grandes grupos (Carlgren 1949): Thenaria (con músculos

basilares) y Athenarias (sin músculos basilares), aunque dichos grupos no reflejan la evolución de las anémonas.

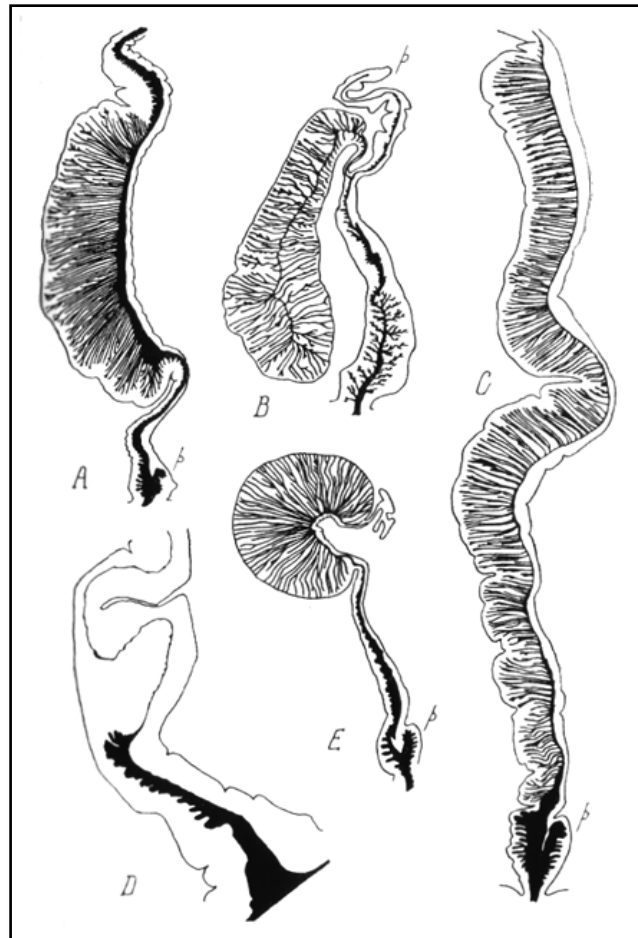


Figura 1.8: variación en la morfología de los músculos retractores. d, forma poco desarrollada; c, forma difusa; a, forma circunscripta-difusa; e y b, distintos tipos de músculos circunscriptos. P, músculo parietobasilar. Tomado de Stephenson 1928.

Los diferentes músculos pueden variar ampliamente entre especies, lo que les da valor como caracter taxonómico. El músculo retractor puede variar desde una lámina delgada y extensa (en cuyo caso se lo denomina difuso), hasta ser muy fuerte y con una base más o menos estrecha (llamado restricto) (Fig. 1.7). Si el músculo es muy fuerte y la base muy estrecha se lo denomina circunscripto. Por supuesto, casos intermedios existen.

El músculo parietobasilar normalmente tiene poco desarrollo. Presenta gran variabilidad entre las especies, desde ser una capa no diferenciable del resto del

mesenterio hasta estar claramente diferenciado y extenderse como una banda paralela al mesenterio con la parte final del mismo separado del mesenterio formando un lóbulo (Fig. 1.8).

El músculo basilar varia en fuerza en distintas especies y está ausente en otras (especialmente en aquellas formas excavadoras). Carlgren creía que las anémonas sin músculos basilares conformaban un grupo natural y primitivo (Carlgren 1942), y lo utilizó para separar a las anémonas en tres grandes grupos (Athenaria, Thenaria y Boloceroidaria) (Carlgren 1949). Varios autores dudaban que las athenarias fueran un grupo monofilético (Hand 1966; Riemann-Zürneck 1979; Rodríguez y López-González 2002; Schmidt 1974), ya que entendían que la similitud entre las especies (aspecto vermiforme, ausencia de músculo basilar y disco pedal redondeado) podía deberse a convergencia por vivir en fondos blandos, y no por presentar un ancestro común. Trabajos recientes (utilizando datos moleculares) apoyan la visión que las athenarias son un grupo polifilético: algunas athenarias se agrupan con especies que presentan músculos basilares como *Endomyaria*, *e. g. Peachia* Gosse, 1855 y *Haloclava* Verrill, 1899; (familia Haloclavidae Verrill, 1899) y Acontiaria, un grupo de actinarios caracterizados por presentar acontios, *e. g. Andvakia* Danielssen, 1890; *Halcampa* Gosse, 1858 y *Halcampoides* Danielssen, 1890: familias Andvakiidae Danielssen, 1890; Halcampidae Andres, 1883 y Halcampoididae Appellöf, 1896, respectivamente) (Daly *et al.* 2008; Rodríguez y Daly 2010). Recientemente las familias de athenarias que presentan acontios (Andvakiidae, Haliactinidae Stephenson, 1920 y Octineonidae Fowler, 1894) fueron transferidas al grupo de las acontiaras, redefinido recientemente como superfamilia Metridioidea Carlgren, 1893 y que incluye a las anémonas con acontios (o que los hayan perdido) con y sin músculos basilares (Rodríguez *et al.* 2012).

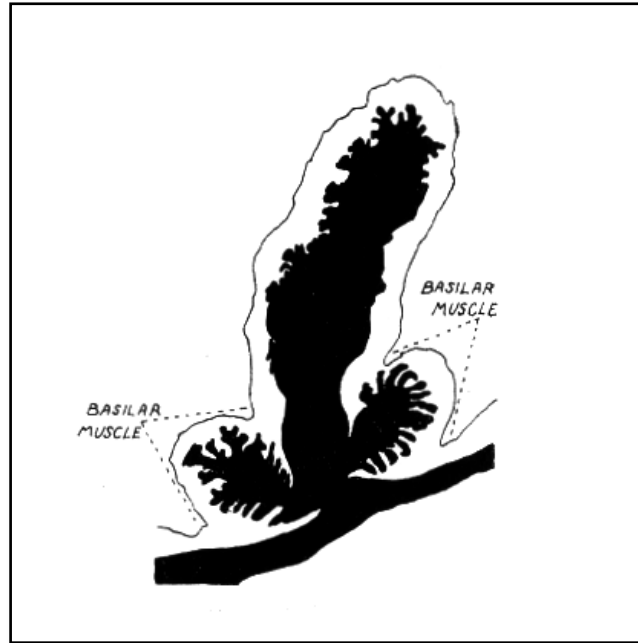


Figura 1.9: músculo basilar. Tomado de Stephenson 1928.

Otra estructura presente en varias especies son los acontios. Estas son estructuras de apariencia similar a un hilo, flotan libres en el celenterón y solo permanecen unidas por un extremo al mesenterio, justo donde finaliza el filamento mesenterial. Además, los acontios presentan una alta concentración de cnidocistos diferentes de los presentes en el filamento mesenterial. Estos hilos son expulsados del cuerpo por la boca o por los cinclídios (si se encuentran presentes) por medio de las corrientes de agua que se producen durante la contracción rápida del cuerpo. Generalmente existe un acontio por mesenterio, pero existen casos donde hay más de un acontio por mesenterio.

Los mesenterios tienen un arreglo típico y particular que varía según la especie. Pueden aparecer en pares, donde un par de mesenterios es cualquier par de mesenterios de igual tamaño ubicados adyacentemente, y que comúnmente tienen los músculos retractores enfrentados. Si el primer ciclo tiene seis pares de mesenterios perfectos, cuatro de los pares corresponden a la descripción anterior, pero dos pares se diferencian porque los músculos retractores apuntan hacia afuera del endocele. Estos dos pares se conocen como los pares de mesenterios directivos. Usualmente los directivos están asociados a los sifonoglifos, y los cuatro pares restantes se ubican simétricamente

respecto a la línea imaginaria que une a los dos sifonoglifos y pasa por el espacio formado entre los mesenterios del par directivo. Esta línea es el eje directivo, y es la única línea que divide a una anémona en dos mitades iguales (*i. e.* tienen simetría biradial). Dada esta disposición simétrica de los mesenterios, los mesenterios ubicados simétricamente respecto al eje directivo forman una cupla. El espacio delimitado por los mesenterios que integran un mismo par se conoce como endocele, mientras que el espacio delimitado entre los mesenterios de distintos pares (o, lo que es lo mismo, el espacio entre dos pares de mesenterios) recibe el nombre de exocele.

Además de los mesenterios anteriores, comúnmente existen otros mesenterios imperfectos, que se agrupan en ciclos (normalmente múltiplos de seis), cada vez de menor tamaño. Dado que los mesenterios generalmente surgen en el espacio entre dos pares de mesenterios, el segundo ciclo de mesenterios se ubica entre los seis espacios delimitados por los seis primeros pares, mientras que el par siguiente se ubica entre los 12 espacios delimitados por los 12 pares de mesenterios anteriores, y el próximo ciclo se ubica entre los 24 espacios delimitados, etc. Esta forma de crecimiento de los mesenterios da lugar a las típicas fórmulas de pares de mesenterios: $6+6+12+24+48=96$. El tipo y fuerza de los músculos presentes en los mesenterios de distintos ciclos comúnmente varía. En algunas formas la diferencia entre los mesenterios de los distintos ciclos es tan grande que los últimos ciclos carecen de músculo retractor, gametas y filamentos mesenteriales. Cuando la diferencia es muy grande se denomina a estos mesenterios micro-cnemes, mientras que los mesenterios que mantienen dichas estructuras se los denomina macro-cnemes.

Este tipo de arreglo es hexamérico, y si bien es el más común no es el único: otros planes son octamérico (los mesenterios aparecen en múltiplos de ocho) y decamérico (los mesenterios aparecen en múltiplos de diez). Excepcionalmente existen

formas pentámeras (*e. g. Andvakia*) y heptámeras, y también existen formas en las que no es posible distinguir ningún plan (generalmente como resultado de reproducción asexual).

Cada endocele y exocele es continuo con los tenáculos correspondientes (un tentáculo por endo o exocele generalmente). De esta manera, los primeros seis endoceles se corresponden con los primeros seis tentáculos, los segundos seis endoceles se corresponden con los segundos seis tentáculos, etc. El último ciclo de tentáculos no se asocia a endoceles, sino a los exoceles. En consecuencia, el número de tentáculos es el doble que el número de pares de mesenterios (o, lo que es lo mismo, es igual al número de mesenterios totales).

El número de mesenterios varía no solo con la especie, sino también con la edad del ejemplar. Algunas especies presentan solo mesenterios perfectos, pero aún en estos casos se puede diferenciar los ciclos porque se diferencian en la forma y grado de desarrollo entre los distintos ciclos, porque algunos ciclos permanecen unidos a la actinofaringe en una mayor extensión o porque varía el largo de los mesenterios por debajo del nivel de la actinofaringe, etc. Finalmente, existe un arreglo particular presente en varios géneros, *e. g. Actinostola* Verrill, 1883 que se caracteriza porque en los ciclos más jóvenes, los mesenterios de un mismo par están desarrollados desigualmente: el mesenterio cuya musculatura longitudinal mira hacia el mesenterio más cercano del ciclo precedente está más desarrollado que su compañero.

Cnidocistos:

Los cnidocistos son secreciones intracelulares secretadas por un tipo particular de células, los cnidocitos. Los tamaños normalmente oscilan entre los 10 y 100 μm de largo y contienen un tubo eversible que puede presentar, o no, espinas (Fig. 1.10).

Dentro de los cnidocistos existen tres grandes grupos: espirocistos, picocistos y nematocistos. Solo los antozoos presentan los tres tipos de cnidocistos, y los dos primeros son exclusivos de estos.

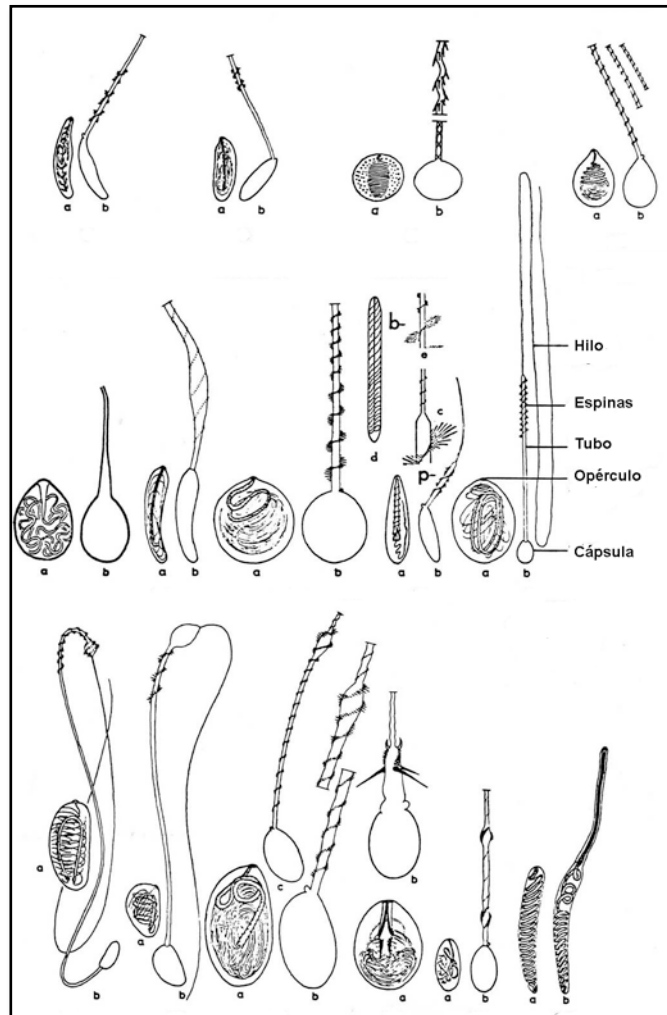


Figura 1.10: variabilidad estructural de cnidocistos. Adaptado de Kass-Simon y Scappaticci 2002.

Los espirocistos son exclusivos de los hexacorales, se encuentran presentes mayormente en los tentáculos y participan en la adhesión a presas y sustrato. Presentan una forma homogénea, con un tubo de diámetro constante desprovisto de espinas. Una vez expulsado el filamento, este presenta propiedades adherentes pero no penetrantes. Además, mientras que los nematocistos son basofílicos, los espirocistos son acidofílicos.

Por su parte, los plicocistos son exclusivos de los ceriantarios (orden Ceriantharia). Se encuentran fundamentalmente en la columna e intervienen en la formación del tubo donde viven. Las cápsulas se disponen perpendicularmente a la pared del cuerpo, y la descarga del hilo ocurre en 60° y 90°, lo que facilitaría la construcción del tubo y la haría más resistente (Mariscal *et al.* 1977).

Finalmente los nemotocistos son los únicos capaces de penetrar e inyectar toxinas (Fautin y Mariscal 1991) y son los morfológicamente más variables. Existen al menos 25 clases morfológicas (solo seis se encuentran presentes en los anthozoos), pero funcionalmente se pueden dividir en cuatro categorías: dos categorías están involucradas en la alimentación: aquellos que perforan y simultáneamente inyectan toxinas en la presa y los que “enganchan” a las presas; la tercer categoría incluye a los que participan en la adhesión al sustrato (especialmente durante la locomoción) y el cuarto grupo contiene a los que están involucrados específicamente en la defensa (Kass-Simon y Scappaticci 2002).

No solo la estructura de los cnidocistos da idea de la función, sino también su localización en el cuerpo. Así como los espirocistos adherentes se encuentran fundamentalmente en los tentáculos y los plicocistos en la columna, los diferentes tipos morfológicos de los cnidocistos también se distribuyen en el cuerpo según su posible función. Los atricos deben tener una función en cuanto a la defensa, ya que son muy abundantes en los acrorragios, y estas estructuras se utilizan únicamente en la defensa territorial frente a otros anémonas. De la misma manera, los nematocistos presentes en los acrorragios (que se proyectan fuera del cuerpo frente a algún disturbio o ataque) no presentan abundantes espinas (que los anclarían al objetivo), sino que son cápsulas que funcionan como dardos.

Objetivos

Objetivos generales

- ∞ Estudiar la diversidad de los actinarios intermareales y submareales someros argentinos presentes en la costa patagónica.
- ∞ Estudiar la distribución de los actinarios intermareales y submareales someros en las costas patagónicas.
- ∞ Estudiar algunos patrones reproductivos de los actinarios de la costa patagónica argentina.

Objetivos específicos

- ∞ Recolectar, identificar y describir las especies de anémonas de mar de la costa patagónica argentina.
- ∞ Redescribir todas aquellas especies poco conocidas o con descripciones incompletas según los estándares actuales, y describir las especies nuevas para la ciencia encontradas.
- ∞ Analizar la distribución geográfica de las anémonas patagónicas argentinas en relación con las aguas circundantes.
- ∞ Estudiar la reproducción sexual y asexual de *Metridium senile lobatum* (Carlgren, 1899) provenientes de una población submareal en el Golfo Nuevo.

Páginas 24 a 225 eliminadas a pedido del autor.

5. CONCLUSIONES FINALES

1. Existen al menos 17 especies de anémonas de mar en las aguas someras de la costa patagónica argentina. De ellas, al menos cuatro son nuevas para la ciencia (*Acraspedanthus* sp., *Andvakia* sp., *Cereus* sp. y *Harenactis argentina*).
2. Se extendió la distribución conocida de seis especies (*Aulactinia octoradiata*, *Antholoba achates*, *Anthothoe chilensis*, *Condylanthus magellanicus*, *Parabunodactis patagoniensis* y *Metridium senile lobatum*).
3. *Condylanthus magellanicus* fue encontrada nuevamente en aguas argentinas después de más de 100 años, y se presenta la primer imagen de un ejemplar vivo.
4. Dado que la diferencia entre los géneros *Anthothoe* y *Actinothoe* radica en la distribución de los ciclos de mesenterios fértiles, y que la distribución de los mismos en ejemplares del género *Anthothoe* es variable, es necesario realizar un estudio más profundo para determinar la validez de *Actinothoe patagonicha* y determinar si es o no una especie diferente de *Anthothoe chilensis*.
5. Si bien la identificación de las anémonas de mar solo es posible mediante el estudio de la anatomía interna, las especies halladas durante el presente trabajo son lo suficientemente diferentes en su morfología externa como para poder identificarlas en el campo a partir de las descripciones presentadas en este trabajo.
6. *Phlyctenanthus regularis*, *Parabunodactis imperfecta* y *Aulactinia patagoniensis* son sinónimos, y por ser el nombre más antiguo corresponde llamara a la especie *Parabunodactis patagoniensis*.
7. Este trabajo corresponde al primer intento por estudiar la distribución de las anémonas someras patagónicas en base a muestreos planeados a tal efecto.

8. El número de especies que se distribuyen al norte de Bahía Camarones es mayor que el número de las que se distribuyen al sur, probablemente debido al mayor esfuerzo de muestreo en el norte. Las especies dominantes en el norte de la patagonia son *Parabunodactis patagoniensis* y *Metridium senile lobatum*. De las especies halladas en la patagonia, solo *Antholoba achates* y *Anthothoe chilensis* fueron citadas en las costas de la provincia de Buenos Aires. *Acraspedanthus* sp. y *Dactylanthus antarcticus* parecerían estar restringidas al canal de Beagle y zonas aledañas.

9. *Metridium senile lobatum* posee el primero o el primero y el segundo ciclo de mesenterios estériles, es gonocórica y presenta un claro ciclo de reproducción sexual a lo largo del año, con las tallas oocitarias mayores en el verano. La evacuación de las gametas ocurre durante todo el verano.

10. La proporción de sexos hallada es de 1,6 hembras por macho, lo que es compatible con una población que se reproduce asexualmente.

11. *Metridium senile lobatum* se reproduce asexualmente. Un fragmento escindido del disco pedal puede regenerar un ejemplar completo, y el proceso de regeneración hasta la formación de un ejemplar con tentáculos y boca demora entre tres y cuatro semanas.

6 BIBLIOGRAFÍA

- Acuña, F. (1996) Adultos de *Peachia hastata* Gosse, 1855 (Actiniaria: Haloclavidae) en aguas del golfo San Jorge (Argentina). *Neotrópica*, 42, 107-108.
- Acuña, F. y Griffiths, C. (2004) Species richness, endemicity and distribution patterns of South African sea anemones (Cnidaria: Actiniaria & Corallimorpharia). *African Zoology*, 39, 193-200.
- Acuña, F., Excoffon, A. y Zamponi, M. (1999) Population structure, sex ratio and feeding in *Tricnidactis errans* Pires, 1988 (Actiniaria: Haliplanellidae) from a subtidal aggregation. *Biociências*, 7, 3-12.
- Acuña, F., Excoffon, A. y Genzano, G. (2001) Feeding of *Anthothoe chilensis* (ACTINIARIA, SAGARTIIDAE) in Mar del Plata Port (Buenos Aires, Argentina). *Biociências*, 9, 111-120.
- Acuña, F., Excoffon, A. y Scelzo, M. (2003a) Mutualism between the sea anemone *Antholoba achates* (Drayton, 1846) (Cnidaria: Actiniaria Actinostolidae) and the spider crab *Libinia spinosa* Milne-Edwards, 1834 (Crustacea: Decapoda, Majidae). *Belgian Journal of Zoology*, 133, 85-87.
- Acuña, F., Excoffon, A., Zamponi, M. y Ricci, L. (2003b) Importance of Nematocysts in Taxonomy of Acontiarian Sea Anemones (Cnidaria: Actiniaria): A Statistical Comparative Study. *Zoological Anzeiger*, 242, 75-81.
- Acuña, F., Ricci, L., Excoffon, A. y Zamponi, M. (2004) A novel Statistical analysis of cnidocysts in acontiarian sea anemones (Cnidaria, Actiniaria) using generalized linear models with gamma errors. *Zoologischer Anzeiger*, 243, 47-52.
- Acuña, F., Excoffon, A., Spencer, R. y Martinez, D. (2007) Characterization of *Aulactinia* (Actiniaria: Actiniidae) species from Mar del Plata (Argentina) using morphological and molecular data. *Hydrobiologia*, 592, 249-256.
- Andres, A. (1881) *Prodromus neapolitanae actiniarum faunae addito generalis actiniarum bibliographiae catalogo*. *Mitteilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel*, 2, 305-371.
- Andres, A. (1883) *Le Attinie*. *Coi Tipi der Salviucci*, Roma, 460 pp.
- Ansell, A. y Trueman, E. (1968) The mechanism of burrowing in the sea anemone *Peachia hastata* Gosse. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2, 124-134.
- Appellöf, A. (1893) *Ptychodactis patula* n. g. & sp. der Repräsentant einer neuen Hexactinien-Familie. *Bergens Museums Aarbog*, 4, 3-22.
- Appellöf, A. (1896) Die Actiniengattungen Fenja, Aegir, und Halcampoides, DAN. *Bergens Museums Aarbog*, 1896, 3-16.
- Ardelean, A. y Fautin, D. (2004) Variability in nematocysts from a single individual of the sea anemone *Actinodendron arboreum* (Cnidaria: Anthozoa: Actiniaria). *Hydrobiologia*, 530/531, 189-197.
- Balech, E. y Ehrlich, M. (2008) Esquema Biogeográfico del Mar Argentino. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero*, 19, 45-75.

- Bourne, G. (1918) On some new Phelliinae from New Guinea. *Quarterly Journal of Microscopical Science*, 63, 31-90.
- Brandt, J. (1835) Polypos, acalephas discophoras et siphonophoras, nec non echinodermata continens. En: *Prodromus Descriptionis Animalium AB H. Mertensio in Orbis Terrarum Circumnavigatione Observatorum. Sumptibus Academiae, Petropoli*, 75 pp.
- Bronsdon, S., Tyler, P., Rice, A. y Gage, J. (1993) Reproductive biology of two epizoic anemones from the deep north-eastern Atlantic Ocean. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 73, 531-542.
- Bucklin, A. (1982) The annual cycle of sexual reproduction in the sea anemone *Metridium senile*. *Canadian Journal of Zoology*, 60, 3241-3248.
- Bucklin, A. (1987) Growth and asexual reproduction of the sea anemone *Metridium*: comparative laboratory studies of three species. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 110, 41-52.
- Bucklin, A. y Hedgecock, D. (1982) Biochemical genetic evidence for a third species of *Metridium* (Coelenterata: Actiniaria). *Marine Biology*, 66, 1 – 7.
- Cappola, V. y Fautin, D. (2000) All three species of Ptychodactiaria belong to order Actiniaria (Cnidaria: Anthozoa). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 80, 995-1005.
- Carlgren, O. (1893) Studien über nordische Actinien. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar*, 25, 1-148.
- Carlgren, O. (1899) Zoantharien. *Hamburger Magalhaensische Sammelreise*, 4, 1-48.
- Carlgren, O. (1900) Ostafrikanische Actinien. Gesammelt von Herrn Dr. F. Stuhlmann 1888 und 1889. *Mittheilungen aus dem Naturhistorischen Museum*, 17, 21-144.
- Carlgren, O. (1911) Über *Dactylanthus (Cystiactis) antarcticus* (Clubb) zugleich ein Beitrag zur Phylogenie der Actiniarien. *Wissenschaftliche Ergebnisse der Schwedischen Südpolarexpedition, 1901-1903*, 6, Zoll. II, 1-31.
- Carlgren, O. (1924) Actiniaria from New Zealand and its Subantarctic Islands [article XXI in *Papers from Dr. Th. Mortensen's Pacific Expedition 1914-16*]. *Videnskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Forening (Copenhagen)*, 77, 179-261.
- Carlgren, O. (1927a) Actiniaria. En: *Faune des Colonies Françaises. Contribution á l'étude de la Faune du Cameroun. Société d'éditions géographiques, maritimes et coloniales*, Paris, pp. 475-480.
- Carlgren, O. (1927b) Actiniaria and Zoantharia. En: *Odhner, T. (Ed.) Further Zoological Results of the Swedish Antarctic Expedition 1901-1903. P.A. Norstedt y Söner, Stockholm*, 102 pp.
- Carlgren, O. (1928) Actiniaria der Deutschen Tiefsee-Expedition. *Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer "Valdivia" 1898-1899*, 22, 125-266.
- Carlgren, O. (1932) Die Ceriantharien, Zoantharien und Actiniarien des arktischen Gebietes. En: *Fritz Römer, F.S., August Brauer, and Walther Arndt (Ed.) Eine Zusammenstellung der*

arktischen Tierformen mit besonderer Berücksichtigung des Spitzbergen-Gebietes auf Grund der Ergebnisse der Deutschen Expedition in das Nördliche Eismeer im Jahre 1898 Gustav Fischer, Jena, pp. 255-266.

Carlgren, O. (1934) Zur Revision der Actiniarien. *Arkiv für Zoologi*, 26A, 1-36.

Carlgren, O. (1938) South African Actinaria and Zoantharia. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar*, 17, 1-148.

Carlgren, O. (1939) Actinaria and Zoantharia of the Scottish National Antarctic Expedition, 1902-1904. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 49, 791-800.

Carlgren, O. (1940) A contribution to the knowledge of the structure and distribution of the cnidae in the anthozoa. *Lunds universitets Arsskrift (N.F.)*, 36, 1-62.

Carlgren, O. (1941a) Corallimorpharia, Actinaria, and Zoantharia. Results of the Norwegian Scientific Expedition to Tristan da Cunha 1937-1938, 1, 1-12.

Carlgren, O. (1941b) Papers from Dr. Th. Mortensen's Pacific Expedition 1914-16. LXX. The Actinaria and Zoantharia of St. Helena. *Videnskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Forening (Copenhagen)*, 105, 1-20.

Carlgren, O. (1942) Actinaria Part II. Danish Ingolf-Expedition, 5, 1-92.

Carlgren, O. (1943) East-Asiatic Corallimorpharia and Actinaria. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar*, 20, 1-43.

Carlgren, O. (1945) Further contributions to the knowledge of the cnidom in the Anthozoa especially in the Actinaria. *Kungliga Fysiografiska Sällskapets Handlingar*, 56, 1-24.

Carlgren, O. (1947) Further contributions to a revision of the Actinaria and Corallimorpharia. *Arkiv für Zoologi*, 17, 1-17.

Carlgren, O. (1949) A survey of the Ptychodactiaria, Corallimorpharia and Actinaria. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar*, 1, 1-122.

Carlgren, O. (1950a) Actinaria and Corallimorpharia. *Scientific Reports of the Great Barrier Reef Expedition 1928-29*, 5, 427-457.

Carlgren, O. (1950b) Corallimorpharia, Actinaria and Zoantharia from new South Wales and South Queensland. *Arkiv för Zoologi*, 1, 131-149.

Carlgren, O. (1951) The actinian fauna of the Gulf of California. *Proceedings of the United States National Museum*, 101, 415-449.

Carlgren, O. (1954) Actinaria and Zoantharia from South and West Australia with comments upon some Actinaria from New Zealand. *Arkiv für Zoologi*, 6, 571-595.

Carlgren, O. (1959) Reports of the Lund University Chile Expedition 1948-49 38. Corallimorpharia and Actinaria with description of a new genus and species from Peru. *Arkiv für Zoologi*, 71, 1-38.

Carlgren, O. y Hedgpeth, J. (1952) Actinaria, Zoantharia and Ceriantharia from Shallow Water in the northwestern Gulf of Mexico. *Publications of the Institute of Marine Science (University of Texas)*, 2, 143-172.

- Carter, M. y Miles, J. (1989) Gametogenic cycles and reproduction in the beadlet sea anemone *Actinia equina* (Cnidaria: Anthozoa). *Biological Journal of the Linnean Society*, 36, 129-155.
- Carter Vardeilhan, D. (1965) Actinias de Montemar, Valparaiso. *Revista de Biología Marina*, 12, 129-157.
- Chen, C., Soong, K. y Chen, C. (2008) The Smallest Oocytes among Broadcast-Spawning Actinarians and a Unique Lunar Reproductive Cycle in a Unisexual Population of the Sea Anemone, *Aiptasia pulchella* (Anthozoa: Actiniaria). *Zoological Studies*, 47, 37-45.
- Chia, F. (1976) Sea anemone reproduction: patterns and adaptative radiations. En: Go, M. (Ed.) *Coelenterate ecology and behaviour*. Plenum Press, New York y London, pp. 261-270.
- Chia, F. y Rostron, M. (1970) Some Aspect of the reproductive biology of *Actinia equina* (Cnidaria: Anthozoa). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 50, 253-264.
- Clubb, J. (1908) Coelentera. IV.--Actiniae. *National Antarctic Expedition 1901-1904 Natural History*, 4, 1-12.
- Contarini, C. (1844) *Trattato delle attinie, ed osservazioni sopra alcune di esse viventi nei Contorni di Venezia*. Stabilimento Di G. Antonelli, Venecia, 198 pp.
- Cutress, C. (1971) Corallimorpharia, Actiniaria and Zoanthidea. *Memoirs of the National Museum of Victoria (Melbourne)*, 32, 83-92.
- Daly, M. (2003) The anatomy, terminology, and homology of acrorhagi and pseudoacrorhagi in sea anemones. *Zoologische Verhandelingen*, 345, 89-101.
- Daly, M. y Goodwill, R. (2009) *Andvakia discipulorum*, a new species of burrowing sea anemone from Hawaii, with a revision of *Andvakia* Danielssen, 1890. *Pacific Science*, 63, 263-275.
- Daly, M., Lipscomb, D. y Allard, M. (2002) A simple test: evaluating explanations for the relative simplicity of the Edwardsiidae (Cnidaria: Anthozoa). *Evolution*, 56(3), 502 – 510.
- Daly, M., Brugler, m., Cartwright, P., Collins, A., Dawson, M., Fautin, D., France, S., McFadden, C., Opresko, D., Rodríguez, E., Romano, S. y Stake, J. (2007) The phylum Cnidaria: A review of phylogenetic patterns and diversity 300 years after Linnaeus. *Zootaxa*, 1668, 127 – 182.
- Daly, M., Chaudhuri, L., Gusmão, L. y Rodríguez, E. (2008) Phylogenetic relationships among sea anemones (Cnidaria: Anthozoa: Actiniaria). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 48, 292-301.
- Daly, M., Gusmão, L., Reft, A. y Rodríguez, E. (2010) Phylogenetic signal in mitochondrial and nuclear markers in sea anemones (Cnidaria, Actiniaria). *Integrative and Comparative Biology*, 50, 371-388.
- Dana, J. (1846) Zoophytes. Volume VII of the United States Exploring Expedition. During the Years 1838, 1839, 1840, 1841, 1842. Under the command of Charles Wilkes, U.S.N. Lea and Blanchard, Filadelfia, pp. 740.

- Dana, J. (1848) Zoophytes. United States Exploring Expedition. During the Years 1838, 1839, 1840, 1841, 1842. Under the Command of Charles Wilkes, U.S.N. Lea and Blanchard, Filadelfia, pp. 740.
- Dana, J. (1849) Atlas. Zoophytes. En: United States Exploring Expedition. During the Years 1838, 1839, 1840, 1841, 1842. Under the Command of Charles Wilkes, U. S. N. C. Sherman, Filadelfia, pp. 1-12.
- Dana, J. (1859) Synopsis of the Report on Zoophytes of the U.S. Exploring Expedition Around the World, Under C. Wilkes, U.S.N. Commander, in the Years 1838-1842. J. Dana, New Haven 172 pp.
- Danielssen, D. (1890) Actinida. Den Norske Nordhavs-Expedition 1876-1878. Zoologi. Grøndahl and Søn, Christiania, 184 pp.
- Dawson, E. (1992) The Coelenterata of the New Zealand region: a handlist for curators, students and ecologists. Occasional Papers of the Hutton Foundation, 1, 1-68.
- Dayton, P., England, K. y Robson, E. (1997) An unusual sea anemone, *Dactylanthus antarcticus* (Clubb, 1908) (Order Ptychodactiaria), on gorgonians in Chilean fjords. Proceedings of the Sixth International Conference on Coelenterate Biology, 135-142.
- de Blainville, H. (1824) *Metridium*. En: Dictionnaire des Sciences Naturelles. F. G. Levrault, Strasbourg, 470 pp.
- de Blainville, H. (1830) Dictionnaire de Sciences Naturelles. F. G. Levrault, Strasbourg and Paris, 631 pp.
- de Blainville, H. (1834) Manuel d'Actinologie ou de Zoophytologie. F. G. Levrault, Paris and Strasbourg, 644 pp.
- Demicheli, M. (1986) Estudios exploratorios del infralitoral de las playas uruguayas: III, Playa Anaconda. Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay, 6 (48), 287 – 290.
- Duchassaing, P. (1850) Animaux Radiaires des Antilles. Plon Frères, Paris, 33 pp.
- Duchassaing, P. y Michelotti, G. (1860) Mémoire sur les Coralliaires des Antilles. Imprimerie Royale, Turin, 89 pp.
- Duerden, J. (1900) Jamaican Actiniaria. Part II. - Stichodactylinae and Zoantheae. Scientific Transactions of the Royal Dublin Society, 7, 133-208.
- Dunn, D. (1975a) Gynodioecy in an animal. Nature, 253, 528-529.
- Dunn, D. (1975b) Reproduction of the externally brooding sea anemone *Epiactis prolifera* Verrill, 1869. Biological Bulletin, 148, 199-218.
- Dunn, D. (1978) *Anthopleura handi* n. sp. (Coelenterata, Actiniaria), an internally brooding, intertidal sea anemone from Malaysia. Wasmann Journal of Biology, 35, 54-64.
- Dunn, D. (1983a) Sexual reproduction of two intertidal sea anemones (Coelenterata: Actiniaria) in Malaysia. Biotrópico, 14, 262-271.

- Dunn, D. (1983b) Some Antarctic and sub-Antarctic sea anemones (Coelenterata: Ptychodactiaria and Actiniaria). Antarctic Research Series, 39, 1-67.
- Dunn, D., Chia, F. y Levine, R. (1980) Nomenclature of *Aulactinia* (= *Bunodactis*), with description of *Aulactinia incubans* n. sp. (Coelenterata: Actiniaria), an internally brooding sea anemone from Puget Sound. Canadian Journal of Zoology, 58, 2071-2080.
- Eash-Loucks, W., Jewett, S., Fautin, D., Hoberg, M. y Chenelot, H. (2010) *Ptychodactis aleutiensis*, a new species of ptychodactiarian sea anemone (Cnidaria: Anthozoa: Actiniaria) from the Aleutian Islands, Alaska. Marine Biology Research, 6, 570-578.
- Ehrenberg, C. (1834) Beiträge zur physiologischen Kenntniss der Corallenthiere im allgemeinen, und besonders des rothen Meeres, nebst einem Versuche zur physiologischen Systematik derselben. Abhandlungen der Königlich Akademie der Wissenschaften zu Berlin, 1, 225-380.
- Ellis, J. (1768) An account of the *Actinia sociata*, or clustered animal-flower, lately found on the sea-coasts of the new-ceded islands. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, 57, 428-437.
- England, K. (1987) Certain Actiniaria (Cnidaria, Anthozoa) from the Red Sea and tropical Indo-Pacific Ocean. Bulletin of the British Museum (Natural History), 53, 205-292.
- England, K. (1991) Nematocysts of the sea anemones (Actiniaria, Ceriantharia and Corallimorpharia: Cnidaria): nomenclature. Hydrobiologia, 216/217, 691-697.
- England, K. (1992) Actiniaria (Cnidaria: Anthozoa) from Hong Kong with additional data on similar species from Aden, Bahrain and Singapore. En: Morton, B. (Ed.) The Marine Flora and Fauna of Hong Kong and Southern China III. Hong Kong University Press, Hong Kong, pp. 49-95.
- England, K. y Robson, E. (1984) A new sea anemone from South Africa (Anthozoa, Ptychodactiaria). Annals of the South African Museum, 94, 305-329.
- Excoffon, A. y Zamponi, M. (1991) La biología reproductiva de *Phymactis clematis* Dana, 1849 (Actiniaria: Actiniidae): gametogénesis, períodos reproductivos, desarrollo embrionario y larval. Spheniscus, 9, 25-39.
- Excoffon, A. y Zamponi, M. (1993) Anemonas de mar del plata y localidades vecinas. IV. *Tricnidactis errans* Pires, 1988 (Actiniaria, Haliplanellidae). Iheringia, 75, 47-53.
- Excoffon, A. y Zamponi, M. (1995) The reproductive biology of *Tricnidactis errans* Pires, 1988 (Actiniaria: Haliplanellidae) from rocky shore of Mar del Plata (Argentina). Cahiers de Biologie Marine, 36, 175-179.
- Excoffon, A. y Zamponi, M. (1996) Reproduction of *Oulactis muscosa* Dana, 1849 (Cnidaria, Actiniaria) en el intermareal de Mar del Plata, Argentina. Biociências, 4, 127-143.
- Excoffon, A. y Zamponi, M. (1997) Una excepción al patrón reproductivo del género *Aulactinia* Verrill, 1864 (Cnidaria: Actiniaria). Biociências, 5, 207-217.
- Excoffon, A. y Acuña, F. (1998) Dinámica reproductiva y aspectos poblacionales de un clon de *Anthothoe chilensis* (Lesson, 1830) (Cnidaria: Anthozoa) del intermareal de Mar del Plata. Frente Marino, 17, 107-111.

- Excoffon, A., Belém, M., Zamponi, M. y Schlenz, E. (1997) The validity of *Anthothoe chilensis* (Actiniaria, Sagartiidae) and its distributions in southern hemisphere. *Iheringia, Ser. Zool. Porto Alegre*, 82, 107-118.
- Excoffon, A., Genzano, G. y Zamponi, M. (1999) Macrobenthos associated with a population of *Anthothoe chilensis* (Lesson, 1830) (Cnidaria, Actiniaria) in Mar del Plata Harbor, Argentina. *Ciencias Marinas*, 25, 177-191.
- Excoffon, A., Zamponi, M. y Moure, M. (2000) Sexualidad y dinámica de la fisión longitudinal en una población infralitoral de *Anthothoe chilensis* (Lesson, 1830) (Cnidaria, Sagartiidae) de Mar del Plata, Argentina. *Biociências*, 8, 93-105.
- Excoffon, A., Acuña, F. y Zamponi, M. (2004) Presence of *Haliplanella lineata* (Verrill, 1869) (Actiniaria, Haliplanellidae) in the argentine sea and the finding of anisorhize haploneme cnidocyst. *Physis, Secc. A* 60, 1-6.
- Farquhar, H. (1898) Preliminary account of some New-Zealand Actiniaria. *Journal of the Linnean Society of London (Zoology)*, 26, 527-536.
- Fautin, D. (1984) More Antarctic and Subantarctic sea anemones (Coelenterata: Corallimorpharia and Actiniaria). *Antarctic Research Series*, 41, 1-42.
- Fautin, D. (2002) reproduction of Cnidaria. *Canadian Journal of Zoology*, 80, 1735-1754.
- Fautin, D. (2011) Hexacorallians of the World.
<http://geoportal.kgs.ku.edu/hexacoral/anemone2/index.cfm>
- Fautin, D., Bucklin, A. y Hand, C. (1990) Systematics of sea anemones belonging to the genus *Metridium* (Coelenterata Actiniaria), with a description of *M. giganteum* new species. *The Wasmann Journal of Biology*, 47, 77-85.
- Fautin, D. y Mariscal, R. (1991) Cnidaria: Anthozoa. En: Harrison, F.y Westfall, J. (Eds.) *Microscopic Anatomy of Invertebrates*, New York, pp. 43-62.
- Fautin, D. y Hand, C. (2000) *Metridium farcimen*, the valid name of a common North Pacific sea anemone (Cnidaria: Actiniaria: Acontaria). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 113, 1151-1161.
- Fautin, D. y Goodwill, R. (2009) *Neoaipasia morbilla* new species (Cnidaria: Actiniaria), a sea anemone symbiont of sand-dwelling gastropods on Saipan, Mariana Islands, with comments on some other associations. *Micronesica*, 41(1), 101 – 115.
- Fautin, D., Zelenchuk, T. y Raveendran, D. (2007) Genera of orders Actiniaria and Corallimorpharia (Cnidaria, Anthozoa, Hexacorallia), and their type species. *Zootaxa*, 1668, 183-244.
- Fischer, P. (1889) Nouvelle contribution à l'actinologie française. Première Partie. *Actes de la Société Linnéenne de Bordeaux*, 43, 252-309.
- Forsskål, P. (1775) *Descriptiones Animalium Avium, Amphibiorum, Piscium, Insectorum, Vermium; Quae in Itinere Orientali Observavit*. Mölleri, Copenhagen, 164 pp.
- Fowler, G. (1894) *Octineon lindahli* (W. B. Carpenter): an undescribed anthozoon of novel structure. *Quarterly Journal of Microscopical Science*, 35, 461-480.

- Försterra, G. (1998) Contributions to the Sea Anemone Fauna of Chile (Cnidaria, Anthozoa). Tesis de diploma. Universidad Ludwig Maximilians, Munich.
- Fujii, H. (1991) Gonad development of the sea anemone *Anthopleura asiatica* in clonal populations. *Hydrobiologia*, 216/217, 527-532.
- Gay, C. (1854) Historia Física y Política de Chile. Museo de Historia Natural de Santiago, Santiago de Chile, 499 pp.
- Genzano, G., Cuartas, E. y Excoffon, A. (1991) Porífera y Cnidaria de la Campaña OCA BALDA 05/88. *Thalassas*, 9, 63-78.
- Genzano, G., Acuña, F., Excoffon, A. y Pérez, C. (1996) Cnidarios bentónicos de la provincia de Buenos Aires. Lista sistemática, distribución y estrategias de colonización. *Actas - VI Jornadas Pampeanas de Ciencias Naturales, COPROCNA*, 113-121.
- GIOVANNI (2012) <http://disc.sci.gsfc.nasa.gov/giovanni/overview/index.html>.
- Gollasch, S. y Riemann-Zürneck, K. (1996) Transoceanic dispersal of benthic macrofauna: *Haliplanella luciae* (Verill, 1898) (Anthozoa, Actiniaria) found on a ship's hull in a shipyard dock in Hamburg Harbour, Germany. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, 50, 253-258.
- Gomes, P., Schama, R. y Solé-Cava, A. (2011) Molecular and morphological evidence that *Phymactis papillosa* from Argentina is, in fact, a new species of the genus *Bunodosoma* (Cnidaria: Actiniidae). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, DOI 10.1017/S0025315411002049, 16 pp.
- Gosse, P. (1855) Description of *Peachia hastata*, a new genus and species of the class Zoophyta; with observations on the family Actiniadae. *Transactions of the Linnean Society (London)*, 21, 267-276.
- Gosse, P. (1858) Synopsis of the families, genera, and species of the British Actiniae. *Annals and Magazine of Natural History*, 1, 414-419.
- Gosse, P. (1859) Characters and descriptions of some new British sea-anemones. *Annals and Magazine of Natural History*, 3, 46-50.
- Gravier, C. (1918) Note préliminaire sur les hexactiniaires recueillis au cours des croisières de la Princesse-Alice et de l'Hirondelle de 1888 à 1913 inclusivement. *Bulletin de l'Institut Océanographique (Monaco)*, 346, 1-24.
- Grebel'nyi, S. (2007) New records of the sea anemone *Ptychodactis patula* Appellöf, 1893 (Anthozoa: Actiniaria) in the northern and far eastern seas of Russia. *Russian Journal of Marine Biology*, 33, 54-57.
- Grebelny, S. (1975) On the fauna of Actiniaria and Corallimorpharia of the eastern Antarctic coastal waters. *Biologiya Morya*, 5, 3-14.
- Grebelny, S. (1982) Symmetry of actinians and its significance for the classification of Anthozoa. En: *Biologiya Korallovikh Reefov. Akademiya Nauk SSSR, Vladivostok*, pp. 101-123.
- Griffiths, C., Kruger, L. y Smith, C. (1996) First record of the sea anemone *Metridium senile* from South Africa. *South African Journal of Zoology*, 31, 157-158.

- Haddon, A. (1898) The Actinaria of Torres Straits. Scientific Transactions of the Royal Dublin Society, 6, 393-520.
- Haddon, A. y Duerden, J. (1896) On some Actinaria from Australia and other districts. Scientific Transactions of the Royal Dublin Society, 6, 139-172.
- Haeckel, E. (1876) Arabische Korallen. Georg Reimer, Berlin, 49 pp.
- Hand, C. (1955) The Sea Anemones of Central California Part II. The Endomyarian and Mesomyarian Anemones The wasmann Journal of Biology, 13, 37-97.
- Hand, C. (1956) The sea anemones of central California Part III. The acontiarian anemones. Wasmann Journal of Biology, 13, 189-251.
- Hand, C. (1961) Two new acontiate New Zealand sea anemones. Transactions of the Royal Society of New Zealand, 1, 75-89.
- Hand, C. (1966) On the evolution of the Actinarian. En: Rees, W.J. (Ed.) The Cnidaria and Their Evolution. Academic Press, London, pp. 135-146.
- Hargitt, C. (1908) Notes on a few coelenterates of Woods Holl. Biological Bulletin, 14, 95-120.
- Hargitt, C. (1911) *Cradactis variabilis*: an apparently new Tortugan actinian. Papers from the Tortugas Laboratory of the Carnegie Institution of Washington, 3, 51-53.
- Hatschek, B. (1888) Lehrbuch der Zoologie. Gustav Fisher, 144 pp.
- Häussermann, V. (2003) Redescription of *Oulactis concinnata* (Drayton in Dana, 1846) (Cnidaria: Anthozoa: Actiniidae), an actiniid sea anemone from Chile and Peru with special fighting tentacles; with a preliminary revision of the genera with a "frond-like" marginal ruff. Zoologische Verhandelingen, 345, 173-207.
- Häussermann, V. (2004) Identification and taxonomy of soft-bodied hexacorals exemplified by Chilean sea anemones; including guidelines for sampling, preservation and examination. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 84, 931-936.
- Häussermann, V. (2006) Biodiversity of Chilean sea anemones (Cnidaria: Anthozoa): distribution patterns and zoogeographic implications, including new records for the fjord region. Investigaciones Marinas, 34, 23-35.
- Häussermann, V. y Försterra, G. (2001) A new species of sea anemone from Chile, *Anemonia alicemartinae* n. sp. (Cnidaria: Anthozoa). An invader or an indicator for enviromental change in shallow water? Organisms Diversity & Evolution, 1, 211-224.
- Häussermann, V. y Försterra, G. (2003) First evidence for coloniality in sea anemones. Marine Ecology Progress Series, 257, 291-294.
- Häussermann, V. y Försterra, G. (2005) Distribution patterns of Chilean shallow-water sea anemones (Cnidaria: Anthozoa: Actinaria, Corallimorpharia), with a discussion of the taxonomic and zoogeographic relationships between the actinofauna of ths South East Pacific, the South West Atlantic, and the Antarctic. Scientia Marina, 69, 91-102.

- Häussermann, V. y Försterra, G. (2008) A new species of sea anemone from the Chilean fjord region, *Paraisanthus fabiani* (Actiniaria: Isanthidae), with a discussion of the family Isanthidae Carlgren, 1938. *Zootaxa*, 1897, 27-42.
- Häussermann V. and Försterra G. (2010) Fauna marina bentónica de la Patagonia chilena. Perto Montt: Nature in Focus, 1000 pp.
- Hertwig, R. (1882) Die Actinien der Challenger Expedition. Gustav Fischer, Jena, 119 pp.
- Holdsworth, E. (1855) Description of two new species of *Actinia*, from the south coast of Devon. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 23, 253-237.
- Humason, G. (1967) *Animal Tissue Techniques*. W. H. Freeman and Company, San Francisco, 569 pp.
- Hutton, F. (1879) The sea anemones of New Zealand. *Transactions and Proceedings of the New Zealand Institute*, 11, 308-314.
- Hutton, F. (1880) Contributions to the coelenterate fauna of New Zealand. *Transactions and Proceedings of the New Zealand Institute*, 12, 274-276.
- Hyman, L. (1940) *The invertebrates: Protozoa through Ctenophora*. McGraw Hill, New York, 726 pp.
- Ilmoni, I. (1830) Dr. Ilmoni aus Finnland schickte folgende Beiträge zur Naturgeschichte der Actinien ein. *Isis von Oken*, 23, 694-699.
- Jenninson, B. (1979) Gametogenesis and reproductive cycles in the sea anemone *Anthopleura elegantissima* (Brandt, 1835). *Canadian Journal of Zoology*, 57, 403-411.
- Jenninson, B. (1981) Reproduction in three species of sea anemones from Key West, Florida. *Canadian Journal of Zoology*, 59, 1708-1719.
- Johnson, J. (1861) Notes on the sea-anemones of Madeira, with descriptions of new species. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 298-306.
- Kass-Simon, G. y Scappaticci, J. (2002) the behavioral and developmental physiology of nematocysts. *Canadian Journal of Zoology*, 80, 1772-1794.
- Klunzinger. (1877) *Die Korallthiere des Rothen Meeres. 1: Die Alcyonarien und Malacodermen*. Gutmann'schen Buchhandlung, Berlin, 98 pp.
- Larkman, A. y Carter, M. (1982) Preliminary ultrastructural and autoradiographic evidence that the trophonema of the sea anemone *Actinia fragacea* has a nutritive function. *International Journal of Invertebrate Reproduction*, 4, 375-379.
- Lauretta, D., Häussermann, V. y Penchaszadeh, P. (2009) Re-description of *Parabunodactis imperfecta* Zamponi & Acuña, 1992 from the Patagonian Argentinean coast. *Spixiana*, 32, 167-172.
- Lauretta, D., Rodríguez, E. y Penchaszadeh, P. (2011) A new vermiform sea anemone (Anthozoa: Actiniara) from Argentina: *Harenactis argentina* sp. nov. *Zootaxa*, 3027, 9-18.
- Le Sueur, C. (1817) Observations on several species of the genus *Actinia*; illustrated by figures. *Journal of the Academy of Sciences of Philadelphia*, 1, 149-154, 169-189.

- Lesson, R. (1830) Description des animaux de la famille des Actiniées. En: Voyage Autour du Monde, Exécuté par Ordre du Roi, sur la Corvette de La Majesté, La Coquille, pendant les années 1822, 1823, 1824, et 1825, sous le ministère et conformément aux instructions de S. E. M. de Marquis de Clermont-Tonnerre, ministre de la marine. Arthus Bertrand, Paris, pp. 67-83.
- Linné, C. (1758) Systema Natuae. Regnum Animale. 10° ed, Laurentii Salvii, Stockholm, vol. 1, 824 pp.
- Linné, C. (1761) Fauna Svecica. Laurentii Salvii, Stockholm, 578 pp.
- Linné, C. (1767) Systema Naturae. Regnum Animale. 12° ed. Laurentii Salvii, Stockholm. vol. 2, 533-1347.
- Lombardi, M. y Lesser, M. (2010) The annual gametogenic cycle of the sea anemone *Metridium senile* from the Gulf of Maine. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 390, 58-64.
- López-González, P., den Hartog, J. y García-Gómez, J. (1995) *Onubactis rocioi* gen. et spec. nov., a new species of Actiniidae (Anthozoa: Actiniaria) from the southern Iberian Peninsula. Zoologische Mededelingen, Leiden, 69, 375-383.
- Luzzatto, D. y Pastorino, G. (2006) *Adelomelon brasiliiana* and *Antholoba achates*: a phoretic association between a volutid gastropod and a sea anemone in argentine waters. Bulletin of Marine Science, 78, 281-286.
- Mariscal, R. (1974) Nematocysts. En: Lenhoff, L.M.A.H.M. (Ed.) Coelenterate Biology. Reviews and New Perspectives. Academic Press, New York, pp. 129-178.
- Mariscal, R., Conklin, E. y Bigger, C. (1977) The ptychocyst, a major new category of cnida used in tube construction by a cerianthid anemone. Biological Bulletin, 152, 392-405.
- Mayr, E. (1963) Animal species and evolution. Harvard University Press., Cambridge, 797 pp.
- McMurrich, J.P. (1893) Report on the Actiniae collected by the U.S. Fish Commission steamer Albatross during the winter of 1887-8. Proceedings of the United States National Museum, 16, 119-216.
- McMurrich, J.P. (1904) The Actiniae of the Plate collection. Zoologische Jahrbücher, 6, 215-306.
- Menafrá, R., Rodríguez-Gallego, L., Scarabino, F. y Conde, D. (2006) Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya, Vida Silvestre Uruguay, Montevideo, 668 pp.
- Milne Edwards, H. (1857) Histoire Naturelle des Coralliaires ou Polypes Proprement Dits, vol. 1. Librairie Encyclopédique de Roret, Paris, 326 pp.
- Milne Edwards, H. y Haime, J. (1851) Monographie des polypiers fossiles des terrains palfozoiques, pricidie d'un tableau gíneral de la classification des polypes. Gide et J. Baudry, Paris, 502 pp.
- Molina, L., Valiñas, M., Pratolongo, P., Elias, R. y Perillo, G. (2009) First record of the sea anemone *Diadumene lineata* (Verrill 1871) associated to *Spartina alterniflora* roots and stems, in marshes at the Bahía Blanca estuary, Argentina. Biological Invasions, 11, 409-416.

Nyholm, K. (1943) Zur Entwicklung und Entwicklungsbiologie der Ceriantharien und Aktinien. Zoologische Bijdragen, Uppsala, 22, 87-248.

Ottaway, J. (1979) Population ecology of the intertidal anemone *Actinia tenebrosa* II. Geographical distribution, synonymy, reproductive cycle and fecundity. Australian Journal of Zoology, 27, 273-290.

Ottaway, J. (1980) Population ecology of the intertidal anemone *Actinia tenebrosa* IV. Growth rates and longevities. Australian Journal of Marine and Freshwater Research, 31, 385-395-290.

Parry, G. (1951) The Actiniaria of New Zealand. A check-list of recorded and new species a review of the literature and a key to the commoner forms Part I. Records of the Canterbury Museum, 6, 83-119.

Parry, G. (1952) The Actiniaria of New Zealand. A check-list of recorded and new species a review of the literature and a key to the commoner forms Part 2. Records of the Canterbury Museum, 6, 121-141.

Parulekar, A. (1968) Two new species of sea anemones (Actiniaria) from Maharashtra. Journal of the Bombay Natural History Society, 64, 524-529.

Pastorino, G. (1993) The Association between the Gastropod *Buccinanops cochlidium* (Dillwyn, 1817) and the Sea Anemone *Phlyctenathus australis* Carlgren 1949 in Patagonian Shallow Waters. The Nautilus, 106, 152-154.

Pax, F. (1907) Vorarbeiten zu einer Revision der Familie Actiniidae. Königl. Universität Breslau, Breslau, 87 pp.

Pax, F. (1912) Les actinies de la côte du Pérou. En: Mission du Service Géographique de l'Armée pour la Mesure d'un Arc de Méridien Equatorial en Amérique du Sud Sous le Contrôle Scientifique de l'Académie des Sciences. Gauthier-Villars, Imprimeur-Libraire, Paris, pp. 1-28.

Pax, F. (1922) Diagnosen neuer Actiniarien aus der Ausbeute der Deutschen (1901-1903) und der Französischen (1908-1910) Südpolar-Expedition. Zoologischer Anzeiger, 54, 74-92.

Pax, F. (1923) Antarktische Aktinien aus der Ausbeute des Pourquoi pas. Zoologische Jahrbücher Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere, 47, 1-28.

Pax, F. (1924) Actiniarien, Zoantharien und Ceriantharien von Curaçao. Kungliga Zoologisch Genootschap Natura Artis Magistra (Amsterdam), 23, 93-122.

Pax, F. (1926) Die Aktinien der Deutschen Südpolar-Expedition 1901-1903. Deutsche Südpolar-Expedition 1901-1903, 18, 3-62.

Pei, Z. (1993) A new species of the genus *Actinothoe* (Sagartiidae: Actinaria). Studia Marina Sinica, 34, 169-174.

Pei, Z. (1998) Coelenterata Actiniaria Ceriantharia Zoanthidea. Science Press, Beijing, 286 pp.

Pennant, T. (1777) A British Zoology. Benj. White, London, 136 pp.

- Pearse, V., Pearse, J., Buchsbaum, M. y Buchsbaum, R. (1997) Living invertebrates. Blackwell Scientific Publications, Boston, 848 pp.
- Pires, D. (1988) *Tricnidactis errans*, n. gen., n. sp., (Cnidaria, Actiniaria, Haliplanellidae) from Guanabara Bay, Rio de Janeiro, Brazil. *Revista Brasileira de Biologia* (Rio de Janeiro), 48, 507-516.
- Quoy, J. y Gaimard, P. (1833) Voyage de Découvertes de l'Astrolabe Exécuté par Ordre du Roi, Pendant les Années 1826-1827-1828-1829, sous le Commandement de M. J. Dumont D'Urville. J. Tastu, Paris, 390 pp.
- Rafinesque, C. (1815) *Analyse de la Nature ou Tableau de l'Univers et des Corps Organisés*. C. S. Rafinesque, 224 pp.
- Rees, O. (1913) Notes on *Actinostola callosa* (Verrill) = *Dysactis crassicornis* (Hertwig). *Annals and Magazine of Natural History*, 12, 382-387.
- Riemann-Zürneck, K. (1973) Actiniaria des Südwestatlantik. I. Hormathiidae. *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, 25, 273-325.
- Riemann-Zürneck, K. (1975a) Actiniaria des Südwestatlantik. II. Sagartiidae und Metridiidae. *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, 27, 90-95.
- Riemann-Zürneck, K. (1975b) Actiniaria des Südwestatlantik. III. *Calliactis androgyna* sp. n. (Hormathiidae). *Veröffentlichungen des Institutes für Meeresforschung Bremerhaven*, 15, 387-395.
- Riemann-Zürneck, K. (1976) Reproductive biology, oogenesis and early development in the brood-caring sea anemone *Actinostola spetsbergensis* (Anthozoa: Actiniaria). *Helgoland Marine Research*, 28(3-4), 239-249.
- Riemann-Zürneck, K. (1978) Actiniaria des Südwestatlantik IV. *Actinostola crassicornis* (Hertwig, 1882) mit einer Diskussion verwandter Arten. *Veröffentlichungen des Institutes für Meeresforschung Bremerhaven*, 17, 65-85.
- Riemann-Zürneck, K. (1979) Two disc-shaped deep sea Anthozoa from the Gulf of Biscay, with a survey of adaptation types in the Actiniaria. *Zoomorphologie*, 93, 227-243.
- Riemann-Zürneck, K. (1980) Actiniaria des Südwestatlantik. V. *Bolocera*, *Isotealia*, *Isosicyonis* (Actiniidae). *Mitteilungen aus dem Hamburgischen Zoologischen Museum und Institut*, 77, 19-33.
- Riemann-Zürneck, K. (1986) Zur Biogeographie des Südwestatlantik mit besonderer Berücksichtigung der Seeanemonen (Coelenterata: Actiniaria). *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, 40, 91-149.
- Riemann-Zürneck, K. (1997) The deep-sea anemones *Bathypheilia margaritacea* and *Daontesia porcupina* sp. nov. with comments on the family Bathypheiliidae. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 77, 361-374.
- Riemann-Zürneck, K. y Griffiths, C. (1999) *Korsaranthus natalensis* (Carlgren, 1938) nov. comb. (Cnidaria: Actiniaria) a mobile sea anemone attacking octocorals. *South African Journal of Zoology*, 34, 190-196.
- Risso, A. (1826) *Histoire Naturelle des Principales de l'Europe Méridionale*. 5, 284-290.

- Robson, E. (1976) Locomotion in sea anemones: the pedal disk. En: Mackie, G. (Ed.) *Coelenterate Ecology and Behavior*, New York, pp. 479-490.
- Rodríguez, E. y López - González, P. (2002) *Halcampella* Andres, 1883 (Cnidaria, Anthozoa, Actiniaria): proposed designation of *H. maxima* Hertwig, 1888 as the type species. *Bulletin of Zoological Nomenclature*, 59, 170-172.
- Rodríguez, E. y López-González, P. (2003) *Stephanthus antarcticus*, a new genus and species of sea anemone (Actiniaria, Haloclavidae) from the South Shetland Islands, Antarctica. *Helgoländer Marine Research*, 57, 54-62.
- Rodríguez, E. y López-González, P. (2008) The gastropod-symbiotic sea anemone genus *Isoisocyonis* Carlgren, 1927 (Actiniaria: Actiniidae): a new species from the Weddell Sea (Antarctica) that clarifies the taxonomic position of the genus. *Scientia Marina*, 72, 73-86.
- Rodríguez, E. y Daly, M. (2010) Phylogenetic Relationships among Deep-Sea and Chemosynthetic Sea Anemones: Actinoscyphiidae and Actinostolidae (Actiniaria: Mesomyaria). *PLoS ONE*, 5, 1-8.
- Rodríguez, E., López-González, P. y Gilli, J. (2007) Biogeography of Antarctic sea anemones (Anthozoa, Actiniaria): What do they tell us about the origin of the Antarctic benthic fauna? *Deep-Sea Research II* 54, 1876-1904.
- Rodríguez, E., Barbeitos, M., Daly, M., Gusmão, L. y Häussermann, V. (2012) Toward a natural classification: phylogeny of acontiate sea anemones (Cnidaria, Anthozoa, Actiniaria). *Cladistics*, 1, 1-18.
- Sanamyan, N. (2001) New and poorly known Actiniaria from NW Pacific. *Zoosyst. Rossica*, 9, 1-10.
- Sanamyan, N. y Sanamyan, K. (1998) Some Actiniaria from the Commander Islands (Cnidaria: Anthozoa). *Zoosystematica Rossica*, 7, 1 – 8.
- Sanamyan, N., Cherniaev, E. y Sanamyan, K. (2009) *BathypHELLIA margaritacea* (Cnidaria: Actiniaria): the most northern species of the world. *Polar Biology*, 32, 1245-1250.
- Scott, A. y Harrison, P. (2009) Gametogenic and reproductive cycles of the sea anemone, *Entacmaea quadricolor*. *Marine Biology*, 156, 1659-1671.
- Schäfer, W. (1981) Fortpflanzung und Sexualität von *Cereus pedunculatus* und *Actinia equina* (Anthozoa, Actiniaria). *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, 34, 451-461.
- Schlenz, E. y Belém, M. (1992) *Phyllactis corraeae* n. sp. (Cnidaria, Actiniaria, Actiniidae) from Atol das Rocas, Brazil, with notes on *Phyllactis flosculifera* (Lesueur, 1817). *Boletim de Zoologia (Sao Paulo)*, 12, 91-117.
- Schmidt, H. (1974) On evolution in the Anthozoa. *Proceedings of the Second International Coral Reef Symposium*, 1, 533-560.
- Sebens, K. (1981) Reproductive ecology of the intertidal sea anemone *Anthopleura xanthogrammica* (Brandt) and *A. elegantissima* (Brandt): body size, habitat and sexual reproduction. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 54, 225-250.
- Sebens, K. (1983) Population dynamics and habitat suitability of the intertidal sea anemones *Anthopleura elegantissima* and *A. xanthogrammica*. *Ecological Monographs*, 53, 405 – 433.

- Sebens, K. y Paine, R. (1978) Biogeography of anthozoans along the west coast of South America: habitat, disturbance, and prey availability. En: Symposium on Marine Biogeography and Ecology in the Southern Hemisphere. N. Z. D. S. I. R., Auckland, pp. 219-238.
- Shelton, G. (1982) Anthozoa. In: Shelton, G. (Ed.) Electrical Conduction and Behaviour in "simple" Invertebrates. Oxford University Press, New York, pp. 203-242.
- Shick, M.J. (1991) A Functional Biology of Sea Anemones. 395 pp.
- Stephenson, T. (1918) Coelenterata. Part I. - Actiniaria. Natural History Reports on British Antarctic ("Terra Nova") Expedition 1910, 5, 1-68.
- Stephenson, T. (1920) On the classification of Actiniaria. Part I.- Forms with Acontia and Forms with Mesogleal Sphincter. Quarterly Journal of Microscopical Science, 64, 425-574.
- Stephenson, T. (1921) On the Classification of Actiniaria. Part II. Considerations of the whole group and its relationships, with special reference to forms not treated in Part I. Quarterly Journal of Microscopical Science, 65, 493-576.
- Stephenson, T.A. (1922) On the Classification of Actiniaria. Part III. Definitions connected with the forms deal with in Part II. Quarterly Journal of Microscopical Science, 66, 247-319.
- Stephenson, T. (1925) On a new British sea anemone. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 13, 880-890.
- Stephenson, T. (1928) The British Sea Anemones. Volume I. The Ray Society, London, 148 pp.
- Stephenson, T. (1935) The British Sea Anemones. Volume II. The Ray Society, London, 426 pp.
- Stoliczka, F. (1869) On the anatomy of *Sagartia schilleriana* and *Membranipora bengalensis*, a new coral and a bryozoon living in brackish water at Port Canning. Journal of the Asiatic Society of Bengal, 38, 28-63.
- Stuckey, F. (1909) A review of the New Zealand Actiniaria known to science, together with a description of twelve new species. Transactions of the New Zealand Institute, 41, 374-398.
- Stuckey, F. (1914) Description of a collection of actinians from the Kermadec Islands. Transactions of the New Zealand Institute, 46, 132-134.
- Studer, T. (1879) Zweite Abtheilung der Anthozoa polyactinia, welche während der Reise S. M. S. Corvette Gazelle um die Erde gesammelt wurden. Monatsberichte der königlich preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin, 1878, 524-550.
- Torrey, H.B. (1902) Anemones, with discussion of variation in *Metridium*. Papers from the Harriman Alaska Expedition. XXX. Proceedings of the Washington Academy of Sciences, 4, 373-410.
- Tucker, R., Shibata, B. y Blankenship, T. (2011) Ultrastructure of the mesoglea of the sea anemone *Nematostella vectensis* (Edwardsiidae). Invertebrate Biology, 130, 11-24
- Uchida, T. (1938) Actiniaria of Mutsu Bay. Report of the Biological Survey of Mutsu Bay, 13, 281-317.

Underwood, A. (1997) Experiments in ecology. Cambridge University Press., Cambridge, 524 pp.

Verrill, A. (1864a) List of the polyps and corals sent by the Museum of Comparative Zoölogy to other institutions in exchange, with annotations. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology (Harvard University), 1, 29-60.

Verrill, A. (1864b) Revision of the Polypi of the eastern coast of the United States. Memoirs of the Boston Society of Natural History, 1, 1-45.

Verrill, A. (1866) On the polyps and echinoderms of New England, with descriptions of new species. Proceedings of the Boston Society of Natural History, 10, 333-357.

Verrill, A. (1869a) Review of the corals and polyps of the west coast of America. Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences, 1, 377-558.

Verrill, A. (1869b) Synopsis of the polyps and corals of the North Pacific Exploring Expedition, under Commodore C. Ringgold and Capt. John Rodgers, U.S.N., from 1853 to 1856. Collected by Dr. Wm. Stimpson, naturalist to the Expedition. Part IV. Actiniaria. Proceedings of the Essex Institute, 6, 51-104.

Verrill, A. (1870) On the geographical distribution of the polyps of the west coast of America. Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences, 1, 558-567.

Verrill, A. (1882) Notice of the remarkable marine fauna occupying the outer banks off the southern coast of New England, No. 4. American Journal of Science and Arts, 23, 216-225.

Verrill, A. (1883) Reports on the Anthozoa, and on some additional species dredged by the Blake in 1877-1879, and by the U. S. Fish Commission Steamer Fish Hawk in 1880-82. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology (Harvard University), 11, 1-72.

Verrill, A. (1898) Descriptions of new American actinians, with critical notes on other species, I. American Journal of Science and Arts, 6, 493-498.

Verrill, A. (1899) Descriptions of imperfectly known and new Actinians, with critical notes on other species, II. American Journal of Science and Arts, 7, 41-50.

Verrill, A. (1901) Additions to the fauna of the Bermudas from the Yale Expedition of 1901, with notes on other species. Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences, 11, 15-62.

Verrill, A. (1928) Hawaiian shallow water Anthozoa. Bernice P. Bishop Museum Bulletin, 49, 3-30.

Villaverde, L., Mestre, F., Giménez, O. y Turturro, M. (1974) La exploración e investigación submarina en Golfo Nuevo. Instituto Argentino de Oceanografía, Bahía Blanca, 55 pp.

Wassilief, A. (1908) Japanische Actinien. Abhandlungen des Mathematischen-Physikalischen Institutes der Kaiserlichen Bayerischen Akademie der Wissenschaften, 2, 1-49.

Wedi, S. y Fautin, D. (1983) Gametogenesis and reproductive periodicity of the subtidal sea anemone *Urticina lofotensis* (Coelenterata: Actiniaria) in California. Biological Bulletin, 165, 458-472.

- Williams, R. (1981) A sea anemone, *Edwardsia meridionalis* sp. nov., from Antarctica and a preliminary revision of the genus *Edwardsia* De Quatrefages, 1841 (Coelenterata: Actiniaria). Records of the Australian Museum (Sydney), 33, 325-360.
- Williams, R. (1996) Measurements of cnidae from sea anemones (Cnidaria: Actiniaria): statistical parameters and taxonomic relevance. Scientia Marina, 60, 339-351.
- Wright, E. (1859) Notes on the Irish Actinidae, etc., with special reference to their distribution. Proceedings of the Dublin University Zoological and Botanical Association, 1, 174 – 188.
- Yanagi, K. (1999) Taxonomy and developmental biology of Japanese *Anthopleura* (Anthozoa: Actiniaria). Tesis Doctoral. University of Fisheries, Tokyo.
- Zamponi, M. (1974) *Neoparacondylactis haraldoi* gen. et sp. nov. (Actiniaria, Actiniidae). Physis, Seccion A, 33, 543-547.
- Zamponi, M. (1976) Enmienda a la familia Sideractiidae Danielssen 1890 (Anthozoa: COrallimorpharia) con la creación de *Sphincteractis sanmatiensis* gen et sp. nov.
- Zamponi, M. (1977) La anemonofauna de Mar del Plata y localidades vecinas. I. Las anémonas Boloceroidaria y Endomyaria, (Coelenterata-Actiniaria). Neotrópica, 70, 137-153.
- Zamponi, M. (1978) La anemonofauna de Mar del Plata y localidades vecinas. II. Las anémonas Mesomyaria, (Coelenterata-Actiniaria). Neotrópica, 71, 21-26.
- Zamponi, M. (1982) Algunas larvas pelágicas de Anthozoa (Coelenterata). Neotrópica, 28, 171-182.
- Zamponi, M. (1989) Los Cnidaria y su interaccion pelagico-bentonica. Universidad Nacional de Mar del Plata, 54 pp.
- Zamponi, M. (1993) El ambiente intermareal subtemplado frio como un posible «pool» de tipos reproductivos. Physis, 51, 13–15.
- Zamponi, M. (2000a) El estuario del Rio de La Plata: Una barrera geográfica para los cnidarios bentónicos marinos?. Biociências, 8, 127-136.
- Zamponi, M. (2000b) Síntesis sobre la biología reproductiva de los actinarios intermareales de Mar del Plata (Argentina). Revista Real Academia Galega de Ciencias, 19, 43-53.
- Zamponi, M. (2002) Cnidarians from great bioenvironmental units (= intertidal ecosystems) of province of Buenos Aires (Argentina) and the human impact. Revista Real Academia Galega de Ciencias, 21, 5-17.
- Zamponi, M. (2005) Estudio de la reproducción sexual de las anémonas de mar (Actiniaria) y la estrategia del hombre pobre (the poor man's game). Revista Real Academia Galega de Ciencias, 24, 5 – 28.
- Zamponi, M. y Excoffon, A. (1986) Algunos aspectos de la biología reproductiva de *Bunodactis marplatensis* Zamponi, 1977 (Actiniaria:Actiniidae). Spheniscus, 4, 9-18.
- Zamponi, M. y Acuña, F. (1991) Zoogeografía y algunos aspectos ecológicos de la fauna de anémonas de la provincia Magallánica. Neotrópica, 37, 95-105.

Zamponi, M. y Acuña, F. (1992) Algunos hexacorallia (Cnidaria) del intermareal de Puerto Madryn y la enmienda del género *Parabunodactis* Carlgren, 1928. Neotrópica, 39, 41-51.

Zamponi, M., Genzano, G., Acuña, F. y Excoffon, A. (1995) Studies of Benthic Cnidarian Taxocenoses along a Transect off Mar del Plata (Argentina). Russian Journal of Marine Biology, 24, 7-13.

Zamponi, M. y Perez, C. (1996) Comparative morphological study of different species of Actiniaria between the intertidal zone from Mar del Plata and Santa Clara del Mar (Argentina). I. *Phymactis clematis* Dana, 1849 (Anthozoa; Actiniidae). Biociências 4(1), 91-102.

Zamponi, M., Belém, M., Schlenz, E. y Acuña, F. (1998a) Distribution and some ecological aspects of corallimorpharia and actiniaria from shallow water of the south american Atlantic coast. Physis, Sección A, 55, 31-45.

Zamponi, M., Genzano, G., Acuña, F. y Excoffon, A. (1998b) Studies of benthic cnidarian populations along a transect off Mar del Plata (Argentina). Russian Journal of Marine Biology, 24(1). 7 – 13.

Zar, J. (2010) Biostatistical Analysis. Pearson Prentice Hall. 5° ed. New Jersey, 944 pp.