

**Neue integrative Ansätze für das
Sammeln, Bearbeiten und Beschreiben
skelettloser Hexacorallia
am Beispiel chilenischer Seeanemonen**

Verena Häussermann



Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Fakultät für Biologie
der Ludwig-Maximilians-Universität München
Januar 2004

-
1. Gutachter: Prof. Dr. Gerhard Haszprunar
 2. Gutachter: Privatdozent Dr. Ralph Tollrian
- Tag der mündlichen Prüfung: 21. Mai 2004

Neue integrative Ansätze
für das Sammeln, Bearbeiten und Beschreiben skelettloser Hexacorallia
am Beispiel chilenischer Seeanemonen

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Fakultät für Biologie
der Ludwig-Maximilians-Universität München

vorgelegt von
Verena Häussermann

München, im Januar 2004

Zusammenfassung

Actiniaria, Corallimorpharia, Zoanthidae und Ceriantharia gehören zu den am stärksten vernachlässigten marinen Taxa überhaupt. Lebensräume, die in der Vergangenheit schwer zugänglich waren, schwierige und umstrittene Bestimmungsmethoden, das Fehlen von zusammenfassender Literatur und der Mangel an Spezialisten führten zu einer zunehmend dramatischen Unterrepräsentanz von skelettlosen Hexacorallia in Biodiversitätsstudien und ökologischen Arbeiten. Der taxonomische Bearbeitungszustand liegt weit hinter dem anderer, vergleichbar bedeutender Taxa zurück. Diese weltweit gültige Situationsbeschreibung trifft in verschärftem Maße für den Südostpazifik zu. Im Rahmen der vorliegenden Dissertationsarbeit wurden deshalb wichtige Themenkomplexe der Systematik skelettloser Hexacorallia aufgegriffen und am Beispiel chilenischer Seeanemonen bearbeitet. Die Ergebnisse wurden in einschlägigen Zeitschriften und auf Fachkongressen vorgestellt. Um bestehende Lücken zu schließen und Schwierigkeiten zu entschärfen, wurden herkömmliche Vorgehensweisen mit modernen Methoden kombiniert. Die angewandten Techniken wurden auf ihr Aufwand/Nutzen-Verhältnis überprüft. Auf dieser Basis wurde ein innovativer, effizienter Ansatz für systematische Studien skelettloser Hexacorallia erarbeitet. Unter Anwendung dieses Ansatzes wurde eine der häufigsten Flachwasserseeanemonen Nord- und Zentralchiles, die sich in den letzten Jahrzehnten stark ausgebreitet hat, als *Anemonia alicemartinae* erstbeschrieben. Die zwei häufigsten Flachwasseraktinien des Südostpazifiks, *Phymactis papillosa* und *Phymanthea pluvia*, wurden wiederbeschrieben und grundlegend revidiert. Die vier südhemisphärischen Gattungen *Isoulactis*, *Isocradactis*, *Saccactis* und *Oulactis* mit außergewöhnlicher Morphologie wurden revidiert und in der Gattung *Oulactis* zusammengefasst. Die Tiefwassergattung *Actinostola* wurde revidiert und die Art *Actinostola chilensis* wiederbeschrieben. Dabei wurden traditionell verwendete taxonomische Unterscheidungsmerkmale für Arten der Gattung *Actinostola* kritisch überprüft und neue, alternative Merkmale vorgeschlagen. Mit der Entdeckung einer kolonialen Seeanemone wurde die allgemein bestehende Vorstellung der Actiniaria als rein solitäre Gruppe widerlegt. Das Phänomen der Koloniebildung bei Seeanemonen wurde detailliert beschrieben und phylogenetische Konsequenzen diskutiert. Einige biomechanische und evolutionsökologische Hypothesen, die das Fehlen von Seeanemonenkolonien erklären sollten, wurden damit in Frage gestellt. Die Fortpflanzungsstrategien der gefundenen chilenischen Seeanemonen wurden zusammengefasst und Habitus, Habitat, Tiefenverteilung und Fortpflanzungsmodus

verglichen. Bestehende Hypothesen über mögliche Zusammenhänge wurden anhand der Ergebnisse diskutiert. Eine Hypothese über Ausbreitungstendenzen einiger chilenischer Seeanemonenarten wurde erarbeitet. Mögliche Auswirkungen auf Populationen anderer, z.T. wirtschaftlich wichtiger Invertebraten, wurde anhand einiger Beispiele überprüft und diskutiert. Die Verbreitungen der chilenischen Arten und ihre Beziehungen zur südwestatlantischen und antarktischen Fauna wurden analysiert und die gefundenen zoogeographischen Muster diskutiert. Die Problematik der Identifikation und Taxonomie von skelettlosen Hexacorallia wurde zusammengefasst, analysiert, diskutiert und ein Arbeitsprotokoll als neuer Standard vorgeschlagen. Für die besser bearbeiteten, mediterranen skelettlosen Hexacorallia wurde ein alle bekannten Arten umfassender, bebildeter Bestimmungsführer erstellt.

Durch die konsequente Anwendung moderner Methoden und die enge Zusammenarbeit von Taxonomen, Ökologen und Molekularbiologen kann die Krise in der Systematik skelettloser Hexacorallia überwunden werden. Neue Förderprogramme und wachsendes Interesse in der jüngeren Generation geben Anlass zur Hoffnung, dass die skelettlosen Hexacorallia in Zukunft die Aufmerksamkeit erfahren, die ihrer ökologischen Rolle in marinen Benthosgesellschaften angemessen ist.

Abstract

Actiniaria, Corallimorpharia, Zoanthidae and Ceriantharia belong to the most neglected marine taxa. Habitats that were difficult to access in the past, complicated and doubtful methods for identification, the lack of summarizing literature and the lack of specialists led soft-bodied hexacorals into a dramatic and increasing under-representation in both biodiversity assessments and in ecological studies. The taxonomic state of knowledge for this group is far behind that of other taxa of comparable importance. This global description of the situation is especially valid for the South East Pacific. Therefore important aspects of systematic work with soft-bodied hexacorals have been addressed in the presented dissertation and exemplified by Chilean sea anemones. The results have been presented in specialist journals and at relevant meetings. To fill existing gaps and to alleviate difficulties, traditional procedures have been combined with modern methods. The applied techniques were tested for their expenditure/benefit ratio. On this basis a novel, efficient approach for systematic studies of soft-bodied hexacorals was elaborated. With this approach one of the most common shallow-water sea anemones of north and central Chile, which spread out remarkably during the last decades, was described as *Anemonia alicemartinae*. The two most common shallow-water sea anemone species of the south east Pacific, *Phymactis papillosa* and *Phymanthea pluvia*, were re-described and fundamentally revised. The four south-hemispheric genera *Isoulactis*, *Isocradactis*, *Saccactis* and *Oulactis*, which exhibit extraordinary morphology, were revised and put together in the genus *Oulactis*. The deep-water genus *Actinostola* was revised and the species *Actinostola chilensis* was re-described. Traditionally used characteristics to distinguish species of the genus *Actinostola* were critically tested and new, alternative features were proposed. The discovery of a colonial sea anemone disproved the common idea of Actiniaria as a purely solitary group. The phenomenon of coloniality in sea anemones was described in detail and phylogenetic consequences were discussed. Some biomechanical and evolutionary-ecological hypotheses, which were used to explain the absence of colonial sea anemones, were questioned by this discovery. The reproductive strategies of the addressed Chilean sea anemone species were summarized and appearance, habitat, bathymetric distribution and reproductive mode were compared. Existing hypotheses about links between these parameters were tested and discussed. A hypothesis on spreading tendencies of some Chilean sea anemone species was elaborated. The effects on populations of other invertebrates, especially on those of economic importance, were discussed on the basis of some examples. The distribu-

tion of Chilean species and their relation to the South West Atlantic and the Antarctic fauna was analysed and the discovered zoogeographic patterns were discussed. The problems with identification and taxonomy of soft-bodied hexacorals were summarized, analysed and discussed. A working protocol was proposed as a new standard. An illustrated identification guide, which includes all known species, was made for the better known Mediterranean soft-bodied hexacorals.

The crisis in systematics of soft-bodied hexacorals may be overcome by consequent application of modern methods and the close cooperation of taxonomists, ecologists and molecular biologists. New funding programs and a growing interest within the younger generation give cause for the hope that soft-bodied hexacorals might receive the attention merited by their ecological importance in marine benthic communities.

Inhaltsverzeichnis

Einführung	8
Ergebnisse	11
Zusammenfassende Diskussion	13
a) Taxonomie.....	13
b) Reproduktionsbiologie	29
c) Ökologie.....	36
d) Zoogeographie.....	42
e) Methodik	50
f) Warum keine molekularen Methoden?	56
Ausblick	58
Literaturverzeichnis	60
Artikel	
1. Häussermann, V. & Försterra, G. (2001): A new species of sea anemone from Chile, <i>Anemonia alicemartinae</i> n. sp. (Cnidaria: Anthozoa). An invader or an indicator for environmental change in shallow water? <i>Organisms Diversity & Evolution</i> 1: 211-224	
2. Häussermann, V. & Försterra, G. (2003) First evidence for coloniality in sea anemones. <i>Marine Ecology Progress Series</i> 257: 291-294	
3. Häussermann, V. (2003): Redescription of <i>Oulactis concinnata</i> (Drayton in Dana, 1846) (Cnidaria: Anthozoa), an actiniid sea anemone from Chile and Perú with special fighting tentacles; with a preliminary revision of the genera with a "frond-like" marginal ruff. <i>Zoologische Verhandlungen</i> 345: 173-207	
4. Häussermann, V. (2003): Klasse Anthozoa (Blumentiere): Ordnung Ceriantharia, Ordnung Actiniaria, Ordnung Corallimorpharia, Ordnung Zoantharia. In: Hofrichter, R. (Hrsg.), <i>Das Mittelmeer, Fauna, Flora, Ökologie; Band II/1, Bestimmungsführer</i> , Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin pp 410-411, 444-453, 476-505	
5. Häussermann, V. (<i>in review</i>): Redescription of <i>Phymactis papillosa</i> (Lesson, 1830) and <i>Phymanthea pluvia</i> (Drayton in Dana, 1846) (Cnidaria: Anthozoa), two actiniid sea anemones from the south east Pacific with a discussion of the genera <i>Phymactis</i> , <i>Bunodosoma</i> and <i>Phymanthea</i> . <i>Zoologische Mededelingen</i>	
6. Häussermann, V. (<i>in review</i>): The sea anemone genus <i>Actinostola</i> Verrill, 1883: variability and utility of traditional taxonomic features; and a re-description of <i>Actinostola chilensis</i> McMurrich, 1904. <i>Polar Biology</i>	
7. Häussermann, V. (<i>in review</i>): Identifications and taxonomy of soft-bodied hexacorals: problems, their consequences and solutions exemplified by Chilean species; with a protocol for sampling, preservation and examination of sea anemones. <i>Journal of the Marine Biological Association of the UK</i>	
Danksagung.....	A1
Lebenslauf.....	A2
Veröffentlichungen und Kongresse.....	A4
Geladene Vorträge	A6

Neue integrative Ansätze für das Sammeln, Bearbeiten und Beschreiben skelettloser Hexacorallia am Beispiel chilenischer Seeanemonen

Einführung

Mit etwa 5600 weltweit beschriebenen rezenten Arten stellen die Anthozoa die artenreichste (Häussermann, 2003a-d) und zugleich ursprünglichste Klasse der Cnidaria (Bridge et al., 1992; Schuchert, 1993; Bridge et al., 1995). Die „Blumentiere“ besitzen als einzige der Cnidaria keine Medusengeneration, verfügen aber über ein enormes Repertoire an Fortpflanzungsmodi. Anthozoa werden in die Octocorallia sowie die sogenannten Hexacorallia (= Zoantharia in Nordamerika) aufgeteilt. Die Hexacorallia setzen sich aus den Ordnungen mit Endoskelett, den Scleractinia und Antipatharia, sowie den skelettlosen Ordnungen Actiniaria, Corallimorpharia, Zoanthidae und Ceriantharia zusammen. Die Phylogenie und v.a. Monophylie der Hexacorallia wird jedoch immer noch kontrovers diskutiert (France et al., 1996; Song & Won, 1997; Berntson et al., 1999; Daly et al., 2003). Insbesondere die mögliche enge Verwandtschaft der Scleractinia und Corallimorpharia, die schon von Schmidt (1974) als Madreporaria zusammengefasst wurden, mit den Actiniaria wurde in den letzten Jahren immer häufiger hypothetisiert (Fautin & Lowenstein, 1992; Chen et al., 1995; Berntson et al., 1999). Nachdem das Skelett der Scleractinia als ephemer und mehrfach entstanden erkannt wurde (Romano & Palumbi, 1996; Romano & Cairns, 2000) und echte Kolonialität auch bei Aktinien nachgewiesen werden konnte (Häussermann & Försterra, 2003), fallen diese letzten wichtigen morphologischen Unterscheidungsmerkmale weg.

Anthozoa können in allen marinen Lebensräumen vom Korallenriff bis in die Tiefsee gefunden werden. Während Scleractinia in den Tropen die wichtigsten Riffbildner sind, stellen skelettlose Hexacorallia besonders in kalten und kaltgemäßigten Gewässern einen auffälligen und ökologisch bedeutenden Bestandteil mariner Ökosysteme dar. In manchen Regionen gehören sie zu den dominierenden Benthosgruppen (Sebens & Paine, 1979; Fautin, 1988; eigene Beobachtung). Trotz ihrer weltweiten Verbreitung, Diversität, Auffälligkeit und oft hohen Abundanz gehören die skelettlosen Hexacorallia zu den am meisten vernachlässigten Inver-

tebraten-Gruppen. Die Systematik dieser Gruppen ist in den meisten Teilen der Welt in einem desolaten Zustand. Ein Großteil der Familien und Gattungen muss revidiert werden; viele Artbeschreibungen sind unvollständig; Informationen über das lebende Tier sind grundsätzlich kaum enthalten; Bestimmungsschlüssel existieren nur für die wenigsten Regionen wie den Nordost-Atlantik (Manuel, 1981 (Revidierte Ausgabe 1988); Manuel, 1995) sowie den Nordwest-Atlantik (Sebens, 1998).

In Biodiversitätsstudien sind die skelettlosen Hexacorallia daher meist unterrepräsentiert oder werden vollkommen ausgeklammert. Viele Forscher meiden generell diese Taxa oder, was noch schlimmer ist, neigen zu vorschnellen falschen Benennungen. Die Gründe dafür liegen größtenteils im extrem aufwendigen und komplizierten Bestimmungsprozess. Praktisch alle Arten skelettloser Hexacorallia wurden anhand konservierten Materials beschrieben. Der Reichtum an äußeren Merkmalen, den ungestörte, lebende Tiere zeigen (Riemann-Zürneck, 1997), geht aber während des Konservierungsprozesses weitgehend verloren. Deshalb ist es mit den verstreuten, meist alten und oft widersprüchlichen Beschreibungen nur in den seltensten Fällen möglich, lebende Tiere zu identifizieren. Die skelettlosen Hexacorallia können ihre Form stark verändern und ihnen fehlen konstante, solide Strukturen wie Dornen oder Spikel. Folglich musste man sich zur Bestimmung konservierten Materials weitgehend auf histologische und anatomische Merkmale beschränken. Die Untersuchung bedeutet einen meist erheblichen Präparationsaufwand, die Merkmale sind sehr variabel, schwer zu interpretieren und/oder schwer in Worte zu fassen. Für die Charakterisierung der skelettlosen Hexacorallia reichen in der Regel nicht einzelne Merkmale, sondern es ist das gleichzeitige Auftreten einer Kombination von Charakteristika nötig. Zu einer zuverlässigen taxonomischen Einordnung ist in vielen Fällen nur ein Spezialist in der Lage (Stephenson, 1928).

Es existieren aber kaum noch Fachleute, die in der Lage wären, skelettlose Hexacorallia verlässlich zu bestimmen oder Nachwuchswissenschaftler auszubilden. So gibt es für die Actiniaria nur eine Spezialistin, die eine Position hat, in der sie Studenten ausbilden kann. Für die Zoanthidae sowie Antipatharia gibt es weltweit jeweils nur noch einen aktiven Wissenschaftler überhaupt, der sich taxonomisch mit diesen Gruppen auskennt; für die Ceriantharia ist kürzlich der letzte Fachmann verstorben. Die Systematik dieser Gruppen ist in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts fast vollständig in Vergessenheit geraten.

Dieser schlechte Bearbeitungszustand trifft in besonderem Maße für die südamerikanische Pazifikküste zu. Über peruanische, ecuadorianische und kolumbianische Arten ist seit den großen Expeditionen um die Wende des 19. Jahrhunderts keine Veröffentlichung mehr

erschienen. Die chilenischen Arten sind trotz der unbedeutenden Zahl von ca. 10 Artikeln (Carter, 1965; Sebens & Paine, 1979; Stotz, 1979; Brace, 1981; Riemann-Zürneck & Gallardo, 1990; Zamponi & Excoffon, 1992 (1995); Dayton et al., 1995; Häussermann & Försterra, 2001; Häussermann, 2003e; Häussermann & Försterra, 2003) im gleichen Zeitraum noch vergleichsweise gut vertreten. Bestimmungsschlüssel für südostpazifische Arten existieren nicht; selbst die häufigsten Flachwasserarten sind oft unbenannt oder revisionsbedürftig.

Die Diversität und Abundanz, die im Gegensatz steht zu der schlechten taxonomischen Bearbeitung sowie dem Fehlen ökologischer Daten, machen die chilenischen Seeanemonen zu einer perfekten Zielgruppe für die Erprobung und Anwendung innovativer Ansätze zum Sammeln, Bearbeiten und Beschreiben skelettloser Hexacorallia.

Für die vorliegende Promotionsarbeit wurden zentrale Aspekte der Seeanemonensystematik ausgewählt. Der Schwerpunkt lag auf Taxonomie und Methodik. Die Themen Zoogeographie, Biologie und Ökologie wurden jeweils mitbehandelt und an weiteren chilenischen Beispielen angesprochen und diskutiert. Die Ergebnisse sind/werden in einschlägigen wissenschaftlichen Zeitschriften veröffentlicht und wurden auf Fachkongressen präsentiert.

Ergebnisse

Artikel

- Häussermann, V. & Försterra, G. (2001): A new species of sea anemone from Chile, *Anemonia alicemartinae* n. sp. (Cnidaria: Anthozoa). An invader or an indicator for environmental change in shallow water? *Organisms Diversity & Evolution* 1: 211-224
- Häussermann, V. & Försterra, G. (2003): First evidence for coloniality in sea anemones. *Marine Ecology Progress Series* 257: 291-294
- Häussermann, V. (2003): Redescription of *Oulactis concinnata* (Drayton in Dana, 1846) (Cnidaria: Anthozoa), 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 Verhandlungen* 345: 173-207
- Häussermann, V. (2003): Ordnung Ceriantharia (Zylinderrosen). In: Hofrichter, R. (Hrsg.), *Das Mittelmeer, Fauna, Flora, Ökologie, Band II/1, Bestimmungsführer*, Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin: 450-453
- Häussermann, V. (2003): Ordnung Actiniaria (Seeanemonen, Aktinien). In: Hofrichter, R. (Hrsg.), *Das Mittelmeer, Fauna, Flora, Ökologie, Band II/1, Bestimmungsführer*, Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin 2003: 476-499
- Häussermann, V. (2003): Ordnung Corallimorpharia (Korallenanemonen). In: Hofrichter, R. (Hrsg.), *Das Mittelmeer, Fauna, Flora, Ökologie, Band II/1, Bestimmungsführer*, Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin 2003: 499-501
- Häussermann, V. (2003): Ordnung Zoantharia (= Zoanthiniaria, Zoanthidae) (Krustenanemonen). In: Hofrichter, R. (Hrsg.), *Das Mittelmeer, Fauna, Flora, Ökologie, Band II/1, Bestimmungsführer*, Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin 2003: 501-505
- Häussermann, V. (*in review*): Redescription of *Phymactis papillosa* (Lesson, 1830) and *Phymanthea pluvia* (Drayton in Dana, 1846) (Cnidaria: Anthozoa), two actiniid sea anemones from the south east Pacific with a discussion of the genera *Phymactis*, *Bunodosoma* and *Phymanthea*. *Zoologische Mededelingen*
- Häussermann, V. (*in review*): The sea anemone genus *Actinostola* Verrill, 1883: variability and utility of traditional taxonomic features; and a re-description of *Actinostola chilensis* McMurrich, 1904. *Polar Biology*

Häussermann, V. (*in review*): Identification and taxonomy of soft-bodied hexacorals: problems, their consequences and solutions exemplified by Chilean species; with a protocol for sampling, preservation and examination of sea anemones. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom

Kongress-Beiträge

Häussermann, V. (2001): A novel approach to sampling and description of non-scleractinian hexacorals exemplified by Chilean sea anemones; Terra Nostra 01/6: 164: 4. Jahrestagung der Gesellschaft für Biologische Systematik, Oldenburg

Häussermann, V. (2002): Reproductive patterns in Chilean sea anemones; Zoology 105, Suppl. V: 97; 95th Jahrestagung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft, Halle

Häussermann, V. (2002): Coloniality in Anthozoa; 5. Jahrestagung der Gesellschaft für Biologische Systematik, München

Häussermann, V. (2002): Do sea anemones inhibit the resettlement of economically interesting species? International workshop on restoration of marine benthic invertebrate populations, 8.-12.11.02, Universidad Católica del Norte, Coquimbo, Chile: 35

Häussermann, V. (2003): Diversity of shallow water anthozoans in South Chilean fjords – an overview, 5.-8.5.2003, XXIII Jornada de Ciencias de Mar, Universidad de Magallanes, Punta Arenas, Chile: 43

Häussermann, V. (2003): Sea anemone taxonomy: problems, their consequences and solutions exemplified by Chilean species, VII International Congress on Coelenterate Biology, 6.-13.7.2003, University of Kansas, Lawrence, Kansas, USA: 114

Häussermann, V. (2003): Distribution patterns of South American and Antarctic sea anemones (Cnidaria: Anthozoa), IBMANT and ANDEEP Symposium, 19.-24.10.2003, Ushuaia, Argentina: 64

Zusammenfassende Diskussion

a) Taxonomie

Einführung

Arten sind die Schlüsseleinheiten der Diversität. Die korrekte Identifikation einer Art ist notwendig für jede ökologische oder zoogeographische Arbeit, als Basis für die pharmazeutische Suche nach bioaktiven Komponenten sowie für die Beurteilung des Zustandes eines Ökosystems und für die Entwicklung von Schutzkonzepten. Taxonomen wurden jedoch lange Zeit nur als „Artbeschreiber“ und „Bestimmer“ für andere Wissenschaftler angesehen. Im Zeitalter der ständigen Suche nach Hypothesen wurde argumentiert, die α -Taxonomie wäre hypothesen- und damit wertlos. Nach Haszprunar und Lipscomb et al. (Haszprunar, 2003; Lipscomb et al., 2003) enthält eine Neubeschreibung einer Art jedoch mindestens drei Sets an Hypothesen: 1) die Art (nach welcher Definition auch immer) ist neu für die Wissenschaft, 2) ihre (nomenklatorisch notwendige) Klassifikation benötigt zumindest ein grundlegendes phylogenetisches Konzept, 3) jedes morphologische (oder andere) Merkmal, das für die Beschreibung und den Vergleich (und die Terminologie) benutzt wird, muss auf Annahmen über Homologie oder Funktion basieren.

Nach einer Zeit, in der α -Taxonomie fast überall als rein beschreibende und damit wissenschaftlich minderwertige Arbeit angesehen wurde, hat sich die Situation in den letzten Jahren etwas verbessert. In Zeiten zunehmender Umweltverschmutzung wird die Diversität und ihr Schutz zunehmend wieder als Wert erkannt. Auch wurde erkannt, dass die Diversität unseres Planeten weit höher liegt als angenommen und dass diese Diversität stark bedroht ist. Zweifellos besteht die ethische, ökologische und ökonomische Notwendigkeit für eine schnelle und effiziente Inventarisierung der Arten weltweit. Während in Europa bei der Förderung von Taxonomie immer noch Zurückhaltung herrscht, feiert α -Taxonomie im Rahmen der Biodiversitätsforschung in den USA ein kleines Come-back (Disney, 1998; Mallet & Willmott, 2003). Im Rahmen der PEET-Programme (Partnership for Enhancing Expertise in Taxonomy) stellt die National Science Foundation in den USA deshalb seit 1995 gezielt Forschungsmittel für taxonomische Arbeiten und vor allem für die Ausbildung von Nachwuchswissenschaftlern zur Verfügung. Die Actiniaria wurden in diesem Rahmen als vernachlässigte Gruppe für besonders förderungswürdig herausgestellt. 2002 wurde in den USA ein weiteres Taxonomieförderprogramm, das 14 Mio US\$-Projekt „Planetary Biodiversity Inventories“

gestartet (Ronquist & Gärdenfors, 2003). Zur Förderung des taxonomischen Fachwissens innerhalb des Übereinkommens über die „Biologische Konvention“ wurde im gleichen Jahr das offizielle Arbeitsprogramm der „Global Taxonomy Initiative“ festgelegt und von 180 Staaten, darunter auch Deutschland, ratifiziert. Es gibt also auch hierzulande Grund zur Hoffnung.

Neben Finanzierungsproblemen haben Taxonomen nach wie vor Schwierigkeiten, taxonomische Arbeiten in hochrangigen Zeitschriften unterzubringen (Krell, 2002; Minelli, 2002). Die meisten lehnen rein taxonomische Arbeiten von vornherein ab. Neben Modegründen liegt eine Hauptursache darin, dass die Qualität einer Zeitschrift über den „Citation Index“ definiert wird. Zur Bestimmung verwendete taxonomische Literatur wird jedoch nach einem stillschweigenden Abkommen normalerweise nicht zitiert, obwohl sie für viele, v.a. ökologische Arbeiten essenziell ist. Als Begründung dafür wird angeführt, dass sonst vor allem in ökologischen Veröffentlichungen, die viele Arten beinhalten, ein extrem langes Literaturverzeichnis entstehen würde, welches die Druckkosten erhöht. Dieses Argument erscheint angesichts der Folgen sehr diskussionswürdig.

Die für die Bearbeitung der chilenischen Aktinienfauna wichtigsten Sammlungen stammen aus der Eugenia Expedition (1851-1853), der Lund University Chile Expedition (1948-49) sowie der Plate Collection. Während dieser Expeditionen wurde gedredgt, mit Hebegreifern gearbeitet oder in der Gezeitenzone gesammelt. Vor allem das gedredgte Material kam oft bereits in sehr schlechtem Zustand an die Wasseroberfläche. Die stark kontrahierten und/oder beschädigten Exemplare wurden zum Teil unsachgemäß und in der Regel ohne Betäubung konserviert und nur wenig bis keine Information zu Fundort, Aussehen und Habitat (Ökologie) festgehalten. Das meiste Material wurde erst viele Jahre später von Spezialisten bearbeitet und Arten zugeordnet. Beschreibungen wie diese sind deshalb keine Ausnahme: „Das einzige Exemplar derselben war in Chromsäure erhärtet und außerdem stark zerstört, so dass sich bei ihm zwei der Untersuchung ungünstige Momente vereinigten. Die Fußscheibe und der untere Theil des Mauerblatts waren zerrissen, das Schlundrohr hervorgestülpt und ebenfalls zerrissen, die Mundscheibe in Folge dessen gedehnt und verlagert; sie bildete die Seitenwandung des Körpers, was mich veranlasste, sie anfänglich für das Mauerblatt, das Mauerblatt für die Fußscheibe zu halten...“ (Hertwig, 1882). Der Nutzen von Beschreibungen, die auf solchem Material beruhen, ist entsprechend gering.

Die wichtigsten Arbeiten (z. B. Lesson, 1830; Dana, 1846; Verrill, 1869; Hertwig, 1882; McMurrich, 1893; Carlgren, 1899; McMurrich, 1904; Carlgren, 1927; Carlgren, 1959) wur-

den von Mitte des 19. Jahrhunderts bis Mitte des 20. Jahrhunderts verfasst. Die von der Lund University Chile Expedition gesammelten Arten konnten von Carlgren (1959) nicht mehr zu Ende bearbeitet werden, da dieser vor Fertigstellung des Manuskriptes im Alter von 90 Jahren verstarb. Seitdem wurden nur vereinzelte Arbeiten mit eingeschränkter Thematik veröffentlicht (Carter, 1965; Stotz, 1979; Riemann-Zürneck & Gallardo, 1990; Sebens und Paine 1979; Dayton et al., 1995; Zamponi 1995; Häussermann & Försterra, 2001; Häussermann, 2003e; Häussermann & Försterra, 2003). Die chilenischen Seeanemonen sind daher nur sehr unvollständig und oberflächlich bearbeitet. Die etwa 70 für Chile beschriebenen Arten sind großteils seit ihrer Erstbeschreibung überhaupt nicht mehr oder nur kurz in fast ebenso alten Veröffentlichungen anderer Autoren erwähnt. Etliche Arten sind vermutlich synonym. Die meisten Arten sind verschiedenen Gattungen zugeordnet, selten findet man zwei Arten derselben Gattung, aber nie mehr. Die häufigsten 10 Arten der Gezeitenzone Zentralchiles sind in Carter (1965) beschrieben, wobei nur kurz auf Histologie und Cnidae eingegangen wird. Stotz (1977; 1979), Dayton et al. (1995) und Zamponi (1995) behandeln jeweils nur eine bzw. drei Arten. Riemann-Zürneck und Gallardo (1990) beschreiben eine neue Weichbodenart und Sebens & Paine (1979) fassen die Fundorte von 20 Arten zusammen, geben einige zusätzliche Fundorte für nord- und zentralchilenische Flachwasserarten an und diskutieren ökologische Aspekte. Etliche selbst der häufigsten Arten sind noch heute falsch benannt, einige sogar unbeschrieben. Dies trifft besonders für die sublitoralen Arten der patagonischen Fjordregion zu.

Um einen Beitrag zur taxonomischen Bearbeitung der chilenischen Arten zu leisten, wurde in den vorliegenden Arbeiten eine Art erstbeschrieben sowie vier Arten wiederbeschrieben und deren Gattungen revidiert (Tab. 1; für Details siehe Veröffentlichungen; für Fachbegriffe siehe Fig. 1).

Ergebnis

In dem Material von drei meiner Sammelreisen, die entlang der chilenischen Küste durchgeführt wurden, konnten 32 Flachwasserarten klar unterschieden werden. Die Reproduktion von 30 dieser Arten wurde in Tabelle 2 mit verschiedenen biologischen, zoogeographischen und Umweltfaktoren verglichen (siehe Kapitel Reproduktionsbiologie). Zwei unbestimmte Arten, die jeweils nur an einem Ort in der Magellanstraße gefunden wurden, sind nicht in der Tabelle enthalten.

Tabelle 1: Im Rahmen der Dissertation neubeschriebene, wiederbeschriebene und revidierte chilenische Aktinienarten.

Bearbeitete Art	Neu- beschrieben	Wieder- beschrieben	Gattungs- definition berichtigt	Beschreibung erweitert	Art in andere Gattung eingearbeitet	Geänderter Artnamen
<i>Anemonia alicemartinae</i>	X					
<i>Phymactis papillosa</i>		X	X			X
<i>Phymanthea pluvia</i>		X	X			
<i>Oulactis concinnata</i>		X	X		X	X
<i>Oulactis coliumensis</i>			X	X	X	
<i>Actinostola chilensis</i>		X	X			X
<i>Cereus herpetodes</i>				X	*	

*: in der geplanten Wiederbeschreibung muss für diese Art eine eigene Gattung errichtet werden, da der Teilungsmodus ein Gattungsmerkmal ist.

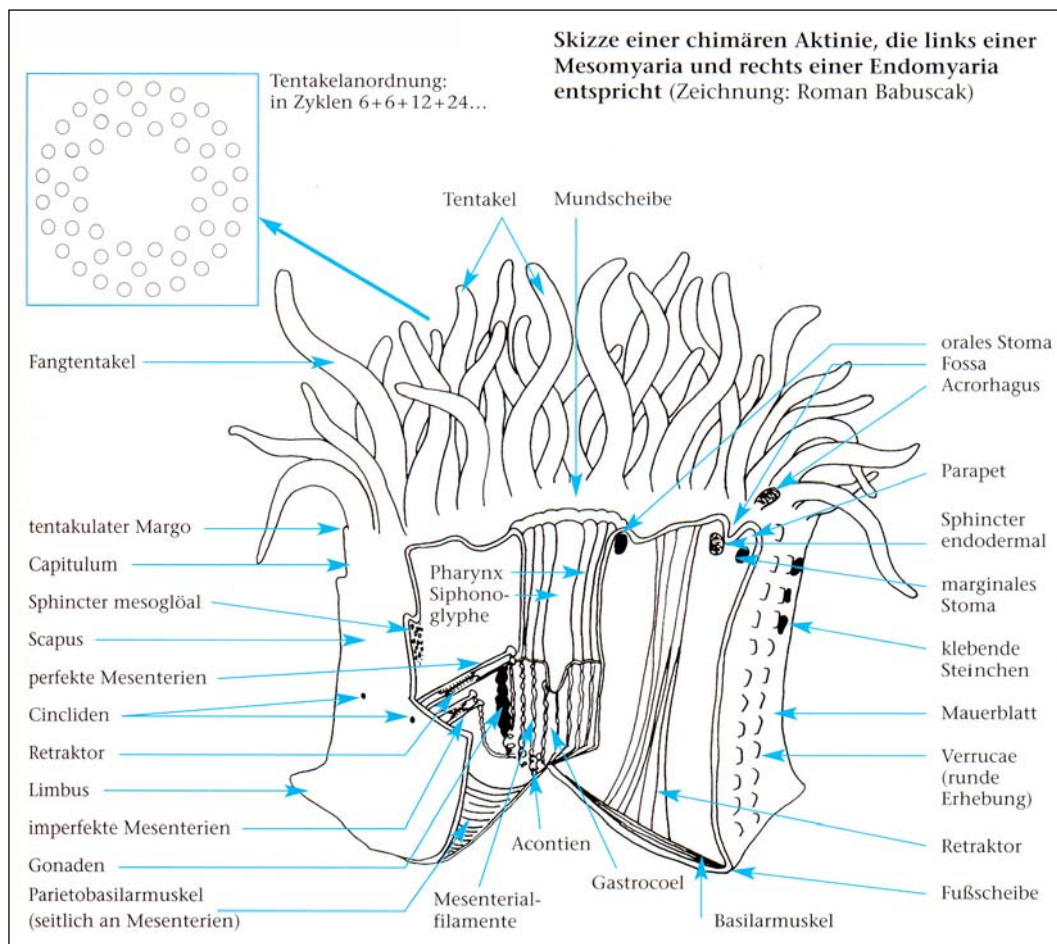


Fig. 1. Wichtige Merkmale und Organisation der Actiniaria (aus Häussermann, 2003a-d)

Neben den in den Publikationen behandelten Arten wurden noch folgende Arten morphologisch und histologisch untersucht: *Parantheopsis ocellata*, *Isotealia antarctica*, *Antholoba achates*, *Paranthus niveus*, *Phellia* sp., *Hormathia* aff. *pectinata*. Die folgenden Arten wurden morphologisch (einschließlich Cnidae) untersucht: *Gonactinia prolifera*, *Edwardsia intermedia*, *Anthopleura hermaphroditica*, *Bunodactis hermaphroditica*, *Bunodactis octoradiata*, *Boloceropsis platei*, *Bolocera* aff. *occidua*, *Dactylanthus antarcticus*, *Anthothoe chilensis*, *Hormathia* sp., *Corynactis carnea*. Die genannten Arten konnten mit den erhaltenen Daten mit großer Sicherheit bestimmt werden. Actiniidae sp. 1, Actiniidae sp. 2, Acontiaria sp. 1, Acontiaria sp. 2, Mesomyaria sp. 1 und Mesomyaria sp. 2 konnten klar als eigene Arten definiert und wiedererkannt werden. Für die Absicherung der Bestimmungen von *Bolocera* aff. *occidua* und *Hormathia* aff. *pectinata* und die Artzuordnungen von *Hormathia* sp. und *Phellia* sp. müssen histologische und morphologische Details mit allen anderen in diesen Gattungen beschriebenen Arten verglichen werden.

1) Revision der südamerikanischen *Actinostola*-Arten

Um Licht in die verwirrende Systematik der Gattung *Actinostola* zu bringen, wurden die südamerikanischen *Actinostola*-Arten revidiert. Von mehreren Dutzend Individuen wurden dafür in südchilenischen Fjorden *in situ*-Daten aufgenommen, 15 wurden gesammelt und weitergehend untersucht. Der Vergleich des Typenmaterials von fünf beschriebenen südamerikanischen *Actinostola*-Arten, einer antarktischen *Stomphia*-Art sowie der während dieser Arbeit gesammelten Tiere der Art *A. chilensis* zeigte, dass keines der traditionell verwendeten Merkmale zur Unterscheidung südamerikanischer Arten geeignet ist. Die Cnidae, eines der wichtigsten zur Artabgrenzung verwendeten traditionellen Merkmale, variieren zwischen den Arten nur leicht ohne signifikante Unterschiede. Die Charakteristika von fünf *Actinostola*-Arten wurden tabellarisch verglichen sowie neue Merkmale, die *in vivo* und *in situ* Informationen enthalten, zur Unterscheidung der Arten vorgeschlagen: *in situ*-Habitus, ökologische Nische, Textur der Säule, Konstanz bzw. Variabilität verschiedener morphologischer und histologischer Merkmale (Dicke der Mesogloea, maximaler Fußscheibendurchmesser, Präsenz von mesogloealen Verdickungen an der Tentakelbasis).

Die Diagnose der Gattung *Actinostola* wurde berichtigt sowie eine Liste der beschriebenen Arten zusammengestellt. Die Art *Actinostola chilensis* wurde detailliert wiederbeschrieben: Das auffälligste Merkmal der Art sind ihre Größe, ihre kräftig orange Farbe, die feste,

glatte Säule mit dünnem (oft nur noch fleckhaft vorhandenem) Ektoderm sowie die vielen, deutlich entakmähschen Tentakel (siehe auch Fig. 11c,d, Kapitel Methodik). Die Synonymie von *A. excelsa*, *A. pergamentacea* und *A. intermedia* mit *A. crassicornis* wurde akzeptiert, die Synonymie von *A. chilensis* mit *A. crassicornis* und *A. intermedia* verworfen. Für Details siehe Häussermann (*in review b*).

2) Revision der Gattungen mit kragenartiger Rosette

Weltweit sind sechzehn Arten aus sechs Gattungen mit einer auffälligen, kragenartigen Rosette, die den Tentakelkranz umschließt, beschrieben. Zwei davon kommen an der chilenischen Küste vor. In der vorliegenden Veröffentlichung wurde *Oulactis concinnata* (= *Isoulactis chilensis*) detailliert wiederbeschrieben und zusätzliche Information über *Oulactis coliumensis* (= *Saccactis coliumensis*) (beide Familie Actiniidae) geliefert. Die Wiederbeschreibung von *O. concinnata* basiert auf der detaillierten Untersuchung von 10 Exemplaren, die zwischen 1975 und 2003 gesammelt wurden sowie auf Daten von ca. 50 weiteren im Habitat und im Aquarium beobachteten Tieren. Die auffälligsten Merkmale von *O. concinnata* sind ihre Größe, die gelappte und oft kräftig gefärbte Mundscheibe und die Säule mit adhäsiven Verrucae. Letztere werden Richtung Margo kleiner und verzweigt, auf dem Margo bilden sie eine kragenartige Rosette, die den Tentakelkranz umschließt. Die morphologische sowie histologische Struktur dieser Rosette wurde detailliert beschrieben und mögliche Funktionen diskutiert (Fig. 2,3). Als Schlussfolgerung wurde die Hypothese formuliert, dass die kragenartige Rosette von Verrucae abgeleitet ist. *Oulactis concinnata* besitzt neben Acrorhagi noch spezielle Kampftentakel mit Batterien großer Basitriche, allerdings ohne Holotriche. Dies stellt eine bisher unbekannte Kombination an Merkmalen dar. Die Gattungen *Isoulactis*,

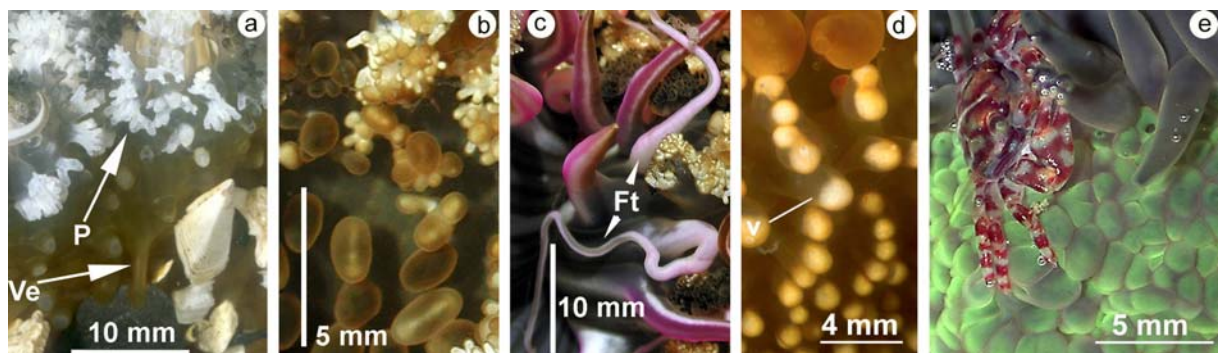


Fig. 2. Morphologische Details, die nur bei lebenden Aktinien erkennbar sind (aus Häussermann, 2003e und *in review-a*). **a) – c)** *Oulactis concinnata*: **a)** Säule mit Verrucae (Ve) und kragenartiger Rosette aus Papillae (P), **b)** Übergang von Verrucae zu Papillae, **c)** Kampftentakel (Ft). **d)** Vesikel (v) der Säule von *Phymanthea pluvia*. **e)** Vesikel der Säule von *Phymactis papillosa* var. *viridis*; an der Säule der symbiontische Porzellankrebs *Allopetrolisthes spinifrons*.

Isocradactis und *Saccactis* wurden mit der Gattung *Oulactis* synonymisiert. Die Diagnosen der Gattungen *Oulactis* und *Actinostella* wurden berichtigt. Cnidom und Anatomie der drei verbleibenden Gattungen mit Rosette wurden tabellarisch verglichen und die beschriebenen Arten aufgelistet.

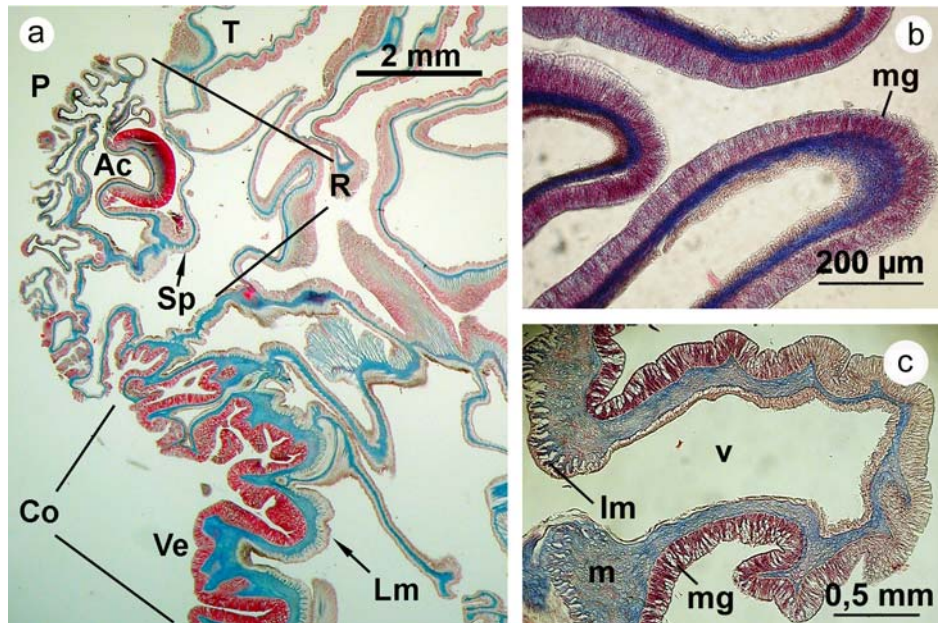


Fig. 3. Histologische Details, die nur an optimal fixiertem Material zu erkennen sind (aus Häussermann, 2003e und *in review-a*). **a)** *Oulactis concinnata*: Säule (Co) mit Verrucae (Ve) und kragenartige Rosette (R) bestehend aus Papillae (P); Ac: Acrorhagi, Lm: endodermale Längsmuskulatur, Sp: Sphinkter, T: Tentakel. **b)** *Phymactis papillosa* und **c)** *Phymanthea pluvia*: die Vesikel (v) dieser beiden Arten unterscheiden sich durch das Fehlen der Schleimzellen (mg) im Apex der Vesikel von *Pa. pluvia*; lm: endodermale Längsmuskulatur, m: Mesogloea.

3) Wiederbeschreibung von *Phymactis papillosa* und *Phymanthea pluvia*

Entlang der chilenischen und peruanischen Küste kommen zwei actiniide Seeanemonen vor, deren Säulen dicht mit nicht-adhäsiven Vesikeln besetzt sind: *Phymactis papillosa* (= *Phymactis clematis*) und *Phymanthea pluvia* (Fig. 2d,e; siehe auch Fig. 10 Kapitel Methodik). Beide Arten werden im Detail wiederbeschrieben. Die Beschreibungen basieren auf Daten von mehreren 100 Tieren, die im Habitat und in Aquarien beobachtet wurden, sowie auf der morphologischen und histologischen Untersuchung von 21 Exemplaren der Art *P. papillosa* und sieben Exemplaren der Art *Pa. pluvia*, die zwischen 1995 und 2003 in Chile gesammelt wurden. Beide Arten sind gekennzeichnet durch ihre Größe, die zahlreichen kurzen Tentakel und das Vorhandensein von Acrorhagi. *Phymactis papillosa* kommt einzeln und in klonalen Aggregationen vor, es gibt vier Farbmorphen: var. *rubra*, var. *viridis*, var. *cyanea*

sowie var. *fusca*. Mischformen aus diesen kommen vor. Individuen der Art *Pa. pluvia* sind immer orange gefärbt und ihre Vesikel haben weißliche Enden (Fig. 2d). Morphologisch sind beide Arten sehr ähnlich, sie unterscheiden sich durch die histologische Struktur ihrer Vesikel (Fig. 3b,c) sowie durch die zahlreichen rutenförmigen Basitriche in den Acrorhagi von *P. papillosa*. Struktur und Histologie der Vesikel beider Arten wurden detailliert beschrieben, deren taxonomischer Wert sowie mögliche Funktionen diskutiert. Die charakteristischen Merkmale der ähnlichen Gattungen *Phymactis*, *Phymanthea* und *Bunodosoma* wurden tabellarisch aufgelistet und gültige sowie zweifelhafte beschriebene Arten als solche aufgezählt.

4) Neubeschreibung der Art *Anemonia alicemartinae*

Die neue Art *Anemonia alicemartinae* vom nord- und zentralchilenischen Felslitoral wurde beschrieben. Ihre große Häufigkeit, ihr Vorkommen in exponierten Flachwasserhabitaten und ihre kräftig rote Farbe machen sie zu einer der auffälligsten Arten Chiles. Die Beschreibung basiert auf der Untersuchung von 74 zwischen 1975 und 2001 gesammelten Tieren sowie auf Beobachtungen von Hunderten von Individuen im Habitat und in Aquarien. Die Art ähnelt *Anemonia natalensis* und *Pseudactinia varia* von Südafrika. Die charakteristischen Merkmale von *A. alicemartinae* sind ihre zweigeteilten Acrorhagi auf dem Margo, ihre einheitlich rote Farbe und die Narben von häufigen Längsteilungen.

Diskussion

Der schlechte Revisionszustand der chilenischen Seeanemonenfauna lässt sich daran erkennen, dass von den sechs häufigsten Flachwasserarten eine unbeschrieben war, zwei einer falschen Gattung zugeordnet waren sowie bei dreien der Artnamen geändert werden mussten. Die Diagnosen aller vier Gattungen der wiederbeschriebenen Arten mussten berichtigt werden (Tab. 1).

1) Revision der südamerikanischen *Actinostola*-Arten

Die Bearbeitung der Gattung *Actinostola* stellte sich als äußerst komplex heraus. Die folgenden anatomischen Merkmale variieren innerhalb der Arten so stark wie bei anderen Gattungen zwischen Arten (Riemann-Zürneck, 1971; 1978; eigene Beobachtung): das Vorhandensein von Randstomata, tentakulären b-Mastigophoren, basalen aboralen tentakulären Verdickungen und Verdickungen der Mundscheibe; die Form des Sphinkter und die Dicke der tentakulären Mesogloea. Das Cnidom variierte zwischen den Arten kaum. Diese Merkmale

wurden jedoch traditionell zur Artabgrenzung verwendet. Bestimmungen, die nur auf diesen Merkmalen beruhen, sind deshalb fragwürdig und der Status der meisten Arten unsicher (Riemann-Zürneck, 1971). Riemann-Zürneck (1971) schlug daher zusätzliche Merkmale vor: die Form der konservierten Tiere und die Nesselkapseln der unilobulaten Filamente. Diese wurden jedoch von späteren Forschern nicht übernommen (Fautin, 1984; Doumenc, 1984). Die Form der konservierten Tiere kann meiner Meinung nach nicht als Unterscheidungsmerkmal verwendet werden, da die lebenden Tiere sehr beweglich sind und die Formen der konservierten Tiere stark von der angenommenen Form vor der Fixierung abhängen. Der Vergleich der Cnidae des Typenmaterials der südamerikanischen Arten ergab, dass zwischen den von Riemann-Zürneck (1978) unterschiedenen Basitrichen und b-Mastigophoren der unilobulaten Filamente Übergangsstadien vorkommen und diese beiden Nesselkapseltypen statistisch nicht unterscheidbar sind. Der Vergleich der von früheren Autoren vorgeschlagenen Unterscheidungsmerkmale der konservierten Tiere ergab keine zufriedenstellenden Abgrenzungen zwischen den Arten. Deshalb schlage ich neue, alternative Merkmalskomplexe vor. Diese beinhalten das Vorhandensein von Brutkörpern und Details des Lebendhabitus. Um zukünftig Vergleiche der Habiti zu ermöglichen, habe ich alle gesammelten *in vivo* Daten in die Wiederbeschreibung von *A. chilensis* integriert.

Die Synonymisierungen der südamerikanischen *Actinostola*-Arten in der Literatur sind widersprüchlich (Carlgren, 1927; Riemann, 1971; 1978; Fautin 1984). Die Arten werden zwar jeweils in mehreren älteren Publikationen beschrieben (McMurrich, 1893; Carlgren, 1899; 1927), jede Beschreibung für sich ist jedoch so kurz und unvollständig, dass nur nach Zusammentragen aller Daten ein Bild entsteht, welches teilweise einen Artvergleich erlaubt. Alle südamerikanischen und antarktischen *Actinostola*-Arten wurden alleine auf Basis von Anatomie und Cnidom der konservierten Tiere mit *A. crassicornis* synonymisiert (Fautin, 1984). Auch ich konnte bei den verglichenen südamerikanischen Arten anhand dieser Merkmale keine Abgrenzungskriterien finden. Da außerdem die Verbreitungen der südwestatlantischen Arten *A. crassicornis*, *A. excelsa* und *A. pergamentacea* überlappen, habe ich die Synonymisierung dieser Arten vorläufig akzeptiert, obwohl sich im Gastrocoel der Typen von *A. excelsa* sowie *A. pergamentacea* im Gegensatz zur Hälfte der von Riemann-Zürneck (1978) gesammelten Tiere von *A. crassicornis* keine Embryos befinden. Eine mögliche Koexistenz mehrerer argentinischer *Actinostola*-Arten muss anhand von Lebendmaterial aus Argentinien über die neu vorgeschlagenen Merkmalskomplexe überprüft werden. Die Synonymie von *A. chilensis* mit *A. intermedia* sowie *A. crassicornis* halte ich für nicht gerechtfertigt.

tigt; meiner Meinung handelt es sich bei *A. chilensis* um eine eigene Art. Der Typenfundort von *A. intermedia*, Cabo San Vicente, liegt nicht, wie in der Literatur angegeben (Carlgren, 1899; 1949a), im chilenischen Teil der Magellanstraße, sondern im Atlantik vor Feuerland, also mitten im Verbreitungsgebiet von *A. crassicornis*. Der nächste Fundort der chilenischen Art liegt über 1000 km entfernt im Südostpazifik. Bei einem großen Teil der argentinischen und antarktischen Tiere konnten Embryonen im Gastrocoel gefunden werden, was bei chilenischen Exemplaren nie der Fall war. Aus Informationen und Beschreibungen von Kollegen, die regelmäßig Zugang zu lebenden Exemplaren argentinischer bzw. antarktischer *Actinostola*-Arten haben, lässt sich schließen, dass sich die chilenische Art in Habitus, Färbung und Textur der Säule deutlich von der argentinischen sowie verschiedenen antarktischen Arten unterscheidet.

Die Synonymie der zwei weiteren vor der südamerikanischen Küste beschriebenen *Actinostola*-Arten – *A. intermedia* (Doumenc, 1984) vor Coquimbo, Nordchile und *A. callosa* vor Ecuador und Galapagos (McMurrich, 1893) - mit *A. chilensis* muss noch überprüft werden. Gegen diese Synonymie spricht, dass wichtige zoogeographische Grenzen zwischen den Fundorten liegen. Diese könnten aber für Tiefwasserarten wie *Actinostola* geringer ausgeprägt sein. Die Beschreibungen der Exemplare dieser Arten sind jedoch so kurz, dass weitere Informationen nötig sind, um deren Artzugehörigkeiten eindeutig zu klären.

2) Revision der Gattungen mit kragenartiger Rosette

Fast die gesamte Literatur über die Gattungen *Isoulactis*, *Isocradactis*, *Saccactis* und *Oulactis* (Carlgren, 1924; 1949b; 1951) ist mehr als ein halbes Jahrhundert alt, sehr verwirrend und vielfach widersprüchlich. Stephenson (1922) hat den Versuch, diese Gattungen zu revidieren, mit den Bemerkungen abgebrochen: „these genera present a good deal of difficulty” ...”it may need carrying a good deal further in the light of new knowledge”. 80 Jahre später waren die Gattungen mit kragenartiger Rosette immer noch kaum bekannt und eine Revision war nötiger denn je (López-González, den Hartog and García-Gómez, 1995). Die Gattungen *Isocradactis* und *Isoulactis* wurden von Carlgren (1924; 1959) mit nur geringfügigen Unterschieden zu *Oulactis* und *Saccactis* und unter Zweifeln für jeweils eine einzige neue Art errichtet und blieben monotypisch. Carlgren schrieb sogar, dass wenn die Behauptung Parry’s (1951), dass *Isocradactis magna* Acrorhagi besäße, korrekt wäre, würde die Art *Isocradactis magna* zweifellos der Gattung *Oulactis* angehören. Ich sehe aber keinen Grund, Parry’s Beobachtung von Acrorhagi anzuzweifeln und auch Carlgren liefert keine Begrün-

derung für seine Zweifel an dieser Aussage. Carlgren (1949b; 1950; 1954) synonymisierte später die Gattungen *Oulactis* und *Saccactis*. Riemann-Zürneck & Gallardo (1990) führten die Gattung *Saccactis* erneut ein. Sie haben erstmalig eine kragenartige Rosette beschrieben, die aus feinen, bäumchenartigen Papillae besteht. Von dieser glaubten sie, sie wäre einzigartig für die Gattung *Saccactis*. In der Literatur wurde angenommen, die Gattungen *Oulactis*, *Isoulactis* sowie *Isocradactis* besäßen adhäsive Verrucae am Margo, jedoch keine dünnwandige distale Region der Säule. Durch die Untersuchung der zarten Strukturen der kragenartigen Rosette an lebendem und sorgfältig fixiertem Material von *Oulactis concinnata* konnte ich deren Struktur aufschlüsseln und als identisch zu der kragenartigen Rosette von *Oulactis coliumensis* erkennen (Fig. 2a-b, 3a). Bei schlecht konserviertem oder stark kontrahiertem Material sind diese Strukturen nicht mehr erkennbar. Ich konnte zeigen, dass Mitglieder aller vier oben genannten Gattungen zumindest fakultativ Acrorhagi besitzen und ihr Cnidom gut übereinstimmt. Mit dieser Information konnten anhand der Literatur die neuseeländisch-australischen und chilenischen Gattungen mit kragenartiger Rosette revidiert sowie *Isoulactis*, *Isocradactis* und *Saccactis* mit der Gattung *Oulactis* synonymisiert werden (für Details siehe Häussermann 2003e). Um die Revision abzuschließen, müssen die neuseeländisch-australischen Arten *O. magna*, *O. muscosa* und *O. mcmurrici* untersucht werden. Da von diesen Arten kein bzw. nur „fast zersetztes“ Typenmaterial (Riemann-Zürneck & Gallardo, 1990) vorhanden ist, sollten im Rahmen dieser Revision Neotypen gesammelt und ausgewiesen werden.

Die chilenische Art *Isoulactis chilensis* wurde mit der nur für Peru beschriebenen Art *Oulactis concinnata* synonymisiert. Es existiert zwar kein Typenmaterial von *O. concinnata*, aber die Zeichnung und Beschreibung von Dana (1846) stimmen sehr gut mit dem Habitus der chilenischen Art überein. Im Jahre 2002 in Peru gesammelte Tiere, die eindeutig der Art *O. concinnata* zugeordnet werden konnten, wurden als identisch mit *I. chilensis* identifiziert. Wegen der in der Literatur beschriebenen, deutlichen morphologischen Unterschiede zwischen *O. concinnata* und *O. californica* kann ich deren Synonymisierung (Carlgren 1951) nicht nachvollziehen.

Die bäumchenförmigen Papillae der kragenartigen Rosette wurden von Stephenson (1922) als komplizierte, verlängerte Acrorhagi angesehen (Fig. 2a-c). Carlgren (1949b) nahm dagegen an, es handle sich, zumindest bei *Saccactis*, um abgeleitete Verrucae. Die von mir dokumentierten Übergangsformen zwischen den Verrucae und der kragenartigen Rosette (Fig. 2b) zeigen, dass es sich bei den Papillae um abgeleitete Verrucae handelt. Allerdings bin

ich der Meinung, die morphologischen, histologischen und funktionellen Unterschiede zwischen der Rosette und den Verrucae rechtfertigen es, Papillae als unterschiedlich zu typischen actiniiden Verrucae anzusehen. Weitere Studien sind nötig um herauszufinden, ob diese Strukturen homolog und die Aktinien mit kragenartiger Rosette monophyletisch sind.

Kampftentakel kommen zusätzlich zu Fresstentakeln vor und entwickeln sich aus diesen (Shick, 1991). Sie werden über ihre herausragende Größe, ihre geringe Transparenz sowie ihr unterschiedliches Cnidom, das aus Holotrichen besteht, definiert (Shick, 1991). Es wurde angenommen, Kampftentakel wären bei den Mesomyaria das Pendant zu den Acrorhagi der Actiniiden (Williams, 1975) und dienten dem gleichen Zweck, aggressivem Verhalten. Während des letzten Jahrzehntes wurden bei einzelnen Actiniiden reguläre Kampftentakel beschrieben (Sanamyan & Sanamyan, 1998). Keine dieser Arten besitzt Acrorhagi. Bei *O. concinnata* kommen Kampftentakel parallel zu Acrorhagi vor (Fig. 2c). Diese Kombination stellt die Übereinstimmung im Zweck dieser Organe in Frage. Die Kampftentakel von *O. concinnata* besitzen statt der Holotriche große b-Mastigophore, die in Batterien angeordnet sind. Williams (1975) hat schon angemerkt, dass noch weitere Studien nötig sind um zu klären, ob Holotriche charakteristisch für alle Arten von Kampftentakeln sein müssen. Wegen des Fundes der speziellen Kampftentakel bei *O. concinnata* schlage ich vor, die Definition der Kampftentakel abzuwandeln zu „Ein weiterer Tentakeltyp, der größer und relativ undurchsichtig ist und ein zu den Fresstentakeln unterschiedliches Cnidom besitzt“.

3) Wiederbeschreibung von *Phymactis papillosa* und *Phymanthea pluvia*

Die Actiniidae sind die arten- und formenreichste Seeanemonenfamilie (McCommas, 1991). In fast jedem felsigen Flachwasserhabitat findet man mehrere Actiniidenarten. Wegen der geringen Anzahl taxonomisch relevanter Merkmale und dem Mangel an detaillierten Beschreibungen und Bestimmungsschlüssel sind sie jedoch oft schwer zu identifizieren. Die Strukturen und Auswüchse der Säule gehören zu den wichtigsten Charakteristika für die Systematik. Diese sind jedoch mehrfach und in einigen Fällen widersprüchlich definiert und in konserviertem Zustand oft schwer zu unterscheiden (den Hartog, 1987; Riemann-Zürneck & Gallardo, 1990; Daly, 2003). Aus diesem Grund ist es auch in dieser Gruppe wünschenswert, mehr und zuverlässigere Bestimmungsmerkmale zu finden (McCommas, 1991).

Carlgren (1959) führte die neue und bis heute monotypische Gattung *Phymanthea* unter starken Zweifeln ein, da sie *Phymactis* sehr ähnelt. Er begründete seine Entscheidung mit der

Anwesenheit von rutenförmigen Basitrichen und Spirocysten in den Acrorhagi von *Phymactis*. Ich konnte jedoch auch einige Spirocysten in den Acrorhagi von *Phymanthea* nachweisen. Außerdem wird das Vorkommen rutenförmiger Basitriche in anderen actiniiden Gattungen nur auf Artebene als Unterscheidungsmerkmal verwendet. Dennoch befürworte ich die Auftrennung in zwei Gattungen, da sich die histologische Struktur der Vesikel beider Gattungen deutlich unterscheidet (Fig. 3b,c).

Der Ausdruck Vesikel wird für verschiedene Auswüchse der Säule verwendet. Bei den Vesikeln von *Phymactis* und *Phymanthea* handelt es sich um nicht-adhäsive Strukturen. Die Vesikel von *Phymanthea* haben im Gegensatz zu denen von *Phymactis* keine Schleimzellen im Apex (Fig. 3b,c). In konserviertem Zustand werden die Vesikel oft flachgedrückt und ähneln Verrucae. *In vivo* sind Vesikel und Verrucae allerdings leicht zu unterscheiden (Fig. 2). Die Schleimzellen sezernieren Schleim, wenn die Aktinien bei Ebbe trocken fallen. Die großen Lumen der Vesikel sind mit dem Coelenteron verbunden, wodurch der Wassergehalt kontrolliert werden kann. Auf diese Weise können die Vesikel ein kontrollierbares Verdunstungs- und Kühlungssystem darstellen (Stotz, 1979).

Die morphologisch ähnlichste Gattung zu *Phymactis* und *Phymanthea* ist *Bunodosoma*. Lebende Exemplare dieser drei Gattungen sind kaum unterscheidbar. Der Hauptunterschied ist der Sphinkter, welcher bei *Phymactis* und *Phymanthea* diffus und bei *Bunodosoma* „mehr oder weniger circumskript“ ist (Carlgren, 1949b). Nach Carlgren (1925) reicht ein unterschiedlicher Sphinkter jedoch nicht aus, um Gattungen zu unterscheiden; in der Gattung *Anthopleura* z. B. wird die Sphinktermorphologie als Artmerkmal verwendet. Stephenson (1922) synonymisierte aus diesem Grund *Phymactis* und *Bunodosoma*. Allerdings gibt es noch einen weiteren Unterschied: bei *Phymactis* sind die beiden ersten Mesenterienordnungen steril, wogegen sie bei *Bunodosoma* fertil sind. Meiner Meinung nach reicht die Kombination dieser beiden Unterschiede aus, um weiterhin zwei Gattungen aufrechtzuerhalten.

Phymactis papillosa kommt sowohl als mittelgroße klonale Form im Gezeitenbereich als auch als solitäre große Form vor, welche bis ins Sublitoral zu finden ist. Ein ähnliches Muster ist für einige Arten der Gattung *Anthopleura* im Nordostpazifik bekannt. Bei manchen Arten können Polypen durch Längsteilungen asexuelle Aggregationen formen, wogegen andere solitär bleiben (Geller & Walton, 2001). Kürzlich wurde die solitäre Form von *Anthopleura elegantissima* jedoch als *A. sola* beschrieben (Pearse & Francis, 2000). Bei *A. elegantissima* und *A. sola* ist allerdings der Größenunterschied zwischen solitären und klonalen Individuen größer und die Größenverteilung innerhalb eines Klones homogener als bei *P. papillosa*. Weder

Stotz' (1977) noch meine Daten zeigten Unterschiede in Cnidom und Anatomie der klonalen und der solitären Form. Es ist daher anzunehmen, dass es sich bei der klonalen und der solitären Form von *P. papillosa* um dieselbe Art handelt.

Obwohl sich die Habitatpräferenzen der Farbmorphen von *Phymactis papillosa* etwas unterscheiden, konnten auch hier keine weiteren morphologischen Unterschiede gefunden werden. Nicht alle Mischungskombinationen sind möglich, jede Farbvariante ist jedoch an mindestens einer Mischform beteiligt. Die blaue Variante ist dabei die isolierteste Form, das sporadische Auftreten von rot-blauen Mischformen deutet aber darauf hin, dass Genfluss noch stattfindet.

Die Größenspannen der Nesselkapseln, die Stotz (1977) für *Phymactis papillosa* angibt, sind um einiges größer als die von mir gemessenen. Das liegt vermutlich daran, dass Stotz die Nesselkapselgrößen von 20 Tieren unterschiedlicher Körpergröße zusammengefasst hat. Die Größe der Holotriche der Acrorhagi variiert auch bei den von mir untersuchten Tieren sehr stark. Carlgren (1920) hat zwei Größenkategorien für diese Nesselkapseln definiert, in späteren Veröffentlichungen (Carlgren, 1945; 1951) hat er diese jedoch zu einer zusammengefasst. Die Größen der Holotriche der Acrorhagi sollten daher nicht als Unterscheidungsmerkmal verwendet werden. In jedem Fall sollten beim Cnidom immer Mittelwerte und Standardabweichungen berechnet werden. Außerdem sollten Größenspannen der Cnidae von Tieren sehr verschiedener Körpergrößen nicht vermischt werden. Und selbst wenn statistisch signifikante Unterschiede gefunden werden, sollten Cnidaegrößen nicht als alleiniges Artunterscheidungsmerkmal Verwendung finden, da sie auch innerhalb einer Art signifikant variieren können (Williams, 1996; Acuña, 2003). Nach Schmidt (1972) veränderte Nesselkapseldiagramme sind hilfreich, um relative Größenverhältnisse der Cnidae leicht erfassbar darzustellen und so verwandte Arten und Gattungen zu erkennen (Fig. 4). Da explodierte Cnidae im Gegensatz zu geschlossenen eine Vielzahl von zusätzlichen Merkmalen präsentieren, sollten diese bei Artneu- und Wiederbeschreibungen immer abgebildet werden (Fig. 5).

Durch die Synonymisierung von *Phymactis papillosa* mit *P. clematis* änderte sich deren Name zu *P. papillosa*. Es gibt jetzt nur noch eine weitere Art dieser Gattung, *P. sanctahelenae*, deren – kurze – Beschreibung ganz mit der von *P. papillosa* übereinstimmt. Typenmaterial von *P. sanctahelenae* existiert nicht mehr. Die große geographische Entfernung der Verbreitungsgebiete reicht jedoch zunächst aus, um zwei getrennte Arten beizubehalten.

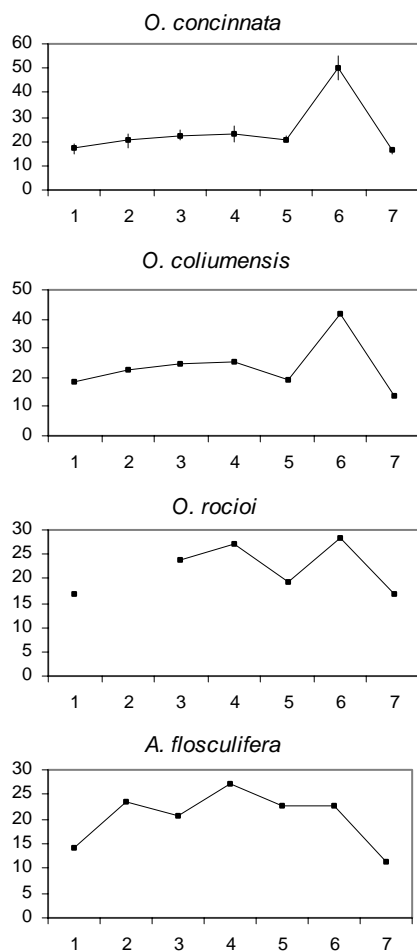


Fig. 4. Nesselkapseldiagramme der Gattungen mit kragenartiger Rosette *Oulactis concinnata*, *Oulactis coliumensis*, *Onubactis rocioi* und *Actinostola flosculifera*.

1: Basitriche (Säule), 2: Spirocysten (Tentakel), 3: Basitriche (Tentakel), 4: Basitriche (Pharynx), 5: mikrobasische Amastigophore A (Filamente), 6: große b-Mastigophore (Filamente), 7: kleine Basitriche (Filamente); x-Achse: Gewebe, y-Achse: Durchschnittsgröße in µm, senkrechte Linie Standardabweichung.

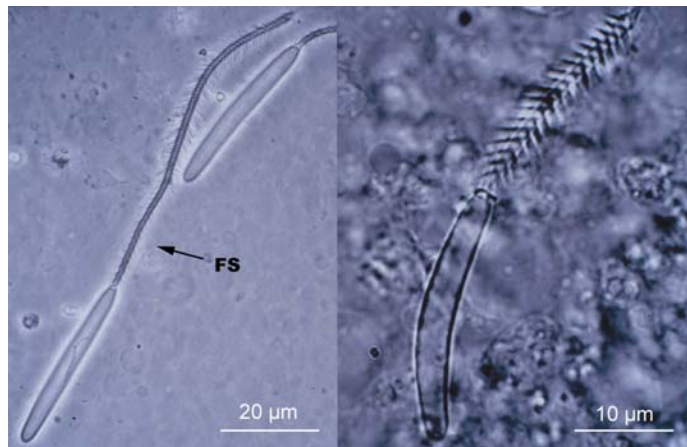


Fig. 5. Explodierte Nesselkapseln zeigen eine Vielzahl an Merkmalen wie z. B. die Anzahl der Windungen am Schaft oder die Länge des Falstück (FS), welche die Kategorisierung erleichtern und taxaspezifisch sein können.

4) Neubeschreibung der Art *Anemonia alicemartinae*

Carlgren (1928) bemerkte, dass, bei oberflächlicher Betrachtung, Arten der Gattung *Pseudactinia* mit denen von *Actinia* und *Anemonia* verwechselt werden können. Der Hauptunterschied zwischen diesen drei Gattungen ist die Position und Morphologie der Acrorhagi. Der Vergleich mit allen weltweit beschriebenen *Anemonia*-, *Actinia*- sowie *Pseudactinia*-Arten zeigte, dass es sich bei *Anemonia alicemartinae* um eine bisher unbeschriebene Art handelt. Die großen Acrorhagi von *A. alicemartinae* sind zweigeteilt mit einer gemeinsamen Basis und befinden sich auf dem Margo. Diese marginalen Auswüchse bilden ein Kontinuum von Pseudoacrorhagi (ohne Holotriche) bis hin zu zusammengesetzten Acrorhagi (mit Batterien von Holotrichen). Die von mir gefundenen Übergangsstadien zeigen, dass Acrorhagi durch die Bildung einer mit Holotrichen bewaffneten oralen Verzweigung aus Pseudoacrorhagi hervorgehen. Wenn diese orale Verzweigung groß ist, erscheint es, als würden die Acrorhagi in der Fossa sitzen. Aus diesem Grund wurde *A. alicemartinae* von Sebens & Paine (1979) irrtümlich als *Actinia* sp. bezeichnet.

Der schlechte Bearbeitungszustand der nordpatagonischen Aktinienfauna kann größtenteils mit sammeltechnischen Beschränkungen erklärt werden. Die steilen Felssubstrate der Fjorde und Kanäle konnten mit den Schleppnetzen und Hebegreifern der großen Expeditionen praktisch nicht beprobt werden und sind erst in jüngerer Zeit durch die SCUBA-Tauchmethode und ferngesteuerte Systeme erschließbar geworden. Das wichtigste Werk für diese Region stellt der Bericht zur Lund University-Chile-Expedition dar (Carlgren, 1959). Die Arbeit wurde erst nach Carlgrens Tod (im Alter von 90 Jahren) von anderen Wissenschaftlern auf der Basis seiner handschriftlichen Notizen fertiggestellt. Vier der 23 Arten, die Carlgren darin für die nördliche Fjordregion angibt, wurden von ihm im selben Werk erstbeschrieben. Bei sieben weiteren Arten handelt es sich um den ersten Fund für diese Region. Die Beschreibungen sind extrem kurz und unvollständig und etliche Bestimmungen werden vom Autor selbst als unsicher bezeichnet. Entsprechend kann davon ausgegangen werden – und das Beispiel von *Actinostola chilensis* zeigt dies auch – dass die Aktinienarten der Fjordregion mindestens so revisionsbedürftig sind wie die nördlicher vorkommenden Arten (siehe oben). Da die Revision einer Art je nach Kompliziertheit und Bearbeitungszustand der Gruppe selbst für einen Fachmann bis zu einem Jahr dauern kann, werden noch größere Anstrengungen und vor allem mehr Spezialisten nötig sein, bis die Anthozoenfauna dieser Region angemessen bearbeitet ist. Die Einbeziehung von Lebendmerkmalen kann dazu beitragen, taxonomische Entscheidungen zu erleichtern und damit den Bearbeitungsprozess deutlich zu beschleunigen.

b) Reproduktionsbiologie

Einführung

Wie kaum eine andere Tiergruppe sind Anthozoa für die große Vielfalt ihrer Reproduktionsmodi bekannt (Häussermann, 2003a-d). Obwohl vor allem Seeanemonen eine große Anzahl von Variationen sexueller und asexueller Fortpflanzung zeigen, gibt es nur wenige Veröffentlichungen, die sich damit befassen.

Die einfachste bei Aktinien auftretende Form sexueller Fortpflanzung ist die Abgabe freischwimmender Gameten (Ei- oder Spermazellen) in das Wasser. Die adulten Tiere sind meist getrenntgeschlechtlich, können aber auch hermaphroditisch sein (Stephenson, 1928). Bei der internen Befruchtung bleiben die Eizellen im Körper des Muttertiers und werden von über den Pharynx eingestrudelten Spermazellen anderer Tiere oder bei hermaphroditischen Tieren von eigenen, ins Gastrocoel abgegebenen Spermazellen befruchtet. Die Produkte der internen Befruchtung werden als Larven oder als fertige Jungtiere freigesetzt. Fertige Jungtiere entwickeln sich meist nahe der Basis unter oder zwischen den Mesenterien und werden als Brutkörper bezeichnet (Stephenson, 1928; Shick, 1991).

Die häufigste Form asexueller Fortpflanzung ist Längsteilung, die von proximal nach distal fortschreitet. In der Regel sind die Tochterorganismen ungefähr gleich groß, jedes erhält einen der meist zwei Siphonoglyphen und ein paar Direktiven (Stephenson, 1928; Stephenson, 1929). Fehlende Siphonoglyphen können, müssen aber nicht nachgebildet werden. Längsteilung führt in der Regel zu Unregelmäßigkeiten im Mesenterial- und Tentakelschema und hinterlässt oft äußerlich sichtbare Narben. Neben Längsteilung ist auch Lazeration („pedal laceration“) bekannt, bei der sich aus kleinen, abgeschnürten Gewebeteilen des Limbus (an der Grenze zwischen Säule und Fußscheibe) neue Polypen entwickeln (Stephenson, 1928). Lazeration kommt nur bei Mesomyaria und Boloceroidaria vor. Brutkörper können auch asexuell entstehen und sind morphologisch nicht von sexuell entstandenen zu unterscheiden. Sie können sich in weiblichen, männlichen, hermaphroditischen oder sterilen Tieren entwickeln (Shick, 1991). Eine weitere Form der asexuellen Fortpflanzung bei primitiven, sehr einfach gebauten Aktinien ist Querteilung, die sich meist durch die Bildung eines zweiten Tentakelkranzes proximal von der Tentakelkrone ankündigt (Chia et al., 1989). Echte Knospenbildung, wie sie von anderen Cnidaria bekannt ist, gibt es nur bei den primitiven Boloceroidaria (Shick, 1991). Kleine Seitenpolypen, die dennoch manchmal auch bei Vertretern anderer Familien zu beobachten sind, rühren meist von verletztem Gewebe her, das sich

im Heilungsprozess zu mehr oder weniger vollständigen Polypen differenziert hat. Verschluckte, autotomierte Tentakel können sich ebenfalls zu Polypen regenerieren (Shick, 1991).

Bei einigen Aktinien sind Formen der Brutpflege bekannt. Jungtiere lassen sich häufig nahe oder direkt auf den Muttertieren nieder (Dunn, 1975). Dort, meist unter dem Schirm der Tentakel, verbringen sie die frühe Phase ihres Lebens bis sie eine kritische Größe überschritten haben und weniger Räuberdruck ausgesetzt sind.

Um gängige Hypothesen (Shick, 1991) über den Zusammenhang zwischen Habitus, Habitat, Verbreitung, Tiefenverteilung und Fortpflanzungsmodus anhand chilenischer Arten zu testen, wurden diese Parameter für die häufigsten chilenischen Flachwasserarten tabellarisch gegenübergestellt und verglichen (Tab. 2, Fig. 9).

Ergebnis

Etwa die Hälfte (14) der beobachteten chilenischen Flachwasserarten können sich sowohl sexuell als auch asexuell fortpflanzen, wobei nur eine Variante asexueller Fortpflanzung pro Art auftritt (Häussermann, 2002a, Stephenson, 1928). Bei 16 untersuchten chilenischen Arten (Tab. 2) konnte kein Hinweis auf asexuelle Fortpflanzung gefunden werden. Die Tiere dieser Arten zeigen normalerweise einen regelmäßigen hexameren Aufbau (Fig. 6d).

Die Gegenüberstellung von Habitat, geographischer Verbreitung und Habitus der Tiere mit den vorkommenden Reproduktionsmodi zeigt, dass asexuelle Reproduktion in Chile auf mehr oder weniger exponiert lebende, kleine bis mittelgroße Spezies beschränkt ist (Tab. 2). Dichte, klonale Aggregationen findet man meist bei kleineren, exponiert lebenden Arten der Gezeitenzone, oder bei sublitoralen Arten mit sehr effektiven Verteidigungsmechanismen. Bei Spezies, die sich auch asexuell fortpflanzen können, sind Gonaden meist nur zu bestimmten Jahreszeiten und auch dann nur in wenigen Tieren zu finden. Am weitesten verbreitet unter den asexuellen Fortpflanzungsweisen ist die Längsteilung. Wiederholte Längsteilungen führen v.a. bei *Anthothoe chilensis* und *Acontiaria* sp. 2 oft zur Bildung dichter, ausgedehnter Rasen (Fig. 7). Brutkörper findet man meist bei kleinen Arten der Gezeitenzone. Große sublitorale Aktinienarten pflanzen sich in der Regel ausschließlich sexuell fort.

Im Aquarium konnte ein Individuum der Art *A. chilensis* bei einer Längsteilung beobachtet werden, die innerhalb von 2 h vonstatten ging (Fig. 6a). Die Art *Anemonia alicemartinae* stellt einen Extremfall asexuell reproduzierender Seeanemonen dar. Ausnahmslos alle

Tabelle 2: Systematik, Tiefenverteilung, Exponiertheit des Habitats, Größe, spezielle Abwehrmechanismen sowie Reproduktionsmodus der in dieser Arbeit behandelten chilenischen Aktinien.

Bearbeitete Art	Beschreiber	Familie	Tiefenverteilung	Exponiertheit des Habitats	Größe	Reproduktionsweisen	Abwehrmechanismen
<i>Gonactinia prolifera</i>	(Sars, 1835)	Gonactiniidae	15-70 m	P-M	S	Querteilung	Schwimmen
<i>Edwardsia intermedia</i> ¹	McMurrich, 1893	Edwardsiidae	30-300 m	P	S	rein sexuell	—
<i>Anemonia alicemartinae</i>	Häussermann & Försterra, 2001	Actiniidae	0-16 m	E	M	Längsteilung	Acrorhagi
<i>Phymactis papillosa</i>	(Lesson, 1830)	“	0-16 m	M-E (W)	M-L	Längsteilung	Acrorhagi
<i>Phymanthea pluvia</i>	(Drayton in Dana, 1846)	“	0-16 m	M-E (W)	L	rein sexuell	Acrorhagi
<i>Oulactis concinnata</i>	(Drayton in Dana, 1846)	“	0-15 m	P-M	L	rein sexuell	Acrorhagi, Kampftentakel
<i>Oulactis coliumensis</i> ¹	(Riemann-Zürneck & Gallardo, 1990)	“	40-55 m	P	M	rein sexuell	Acrorhagi
<i>Anthopleura hermaphroditica</i>	(Carlgren, 1899)	“	0-7 m	M	S	Brutkörper	Acrorhagi
<i>Bunodactis hermaphroditica</i>	(McMurrich, 1904)	“	0-7 (100?) m	M	S	Brutkörper	—
<i>Bunodactis octoradiata</i>	(Carlgren, 1899)	“	0 m	M	S	Brutkörper	—
<i>Parantheopsis ocellata</i>	(Lesson, 1830)	“	0-15 m	P-M	M	rein sexuell	—
<i>Boloceropsis platei</i>	McMurrich, 1904	“	8-40 m	M-E	L	rein sexuell ²	große Nesselkapseln
<i>Bolocera aff. occidua</i>	McMurrich, 1893	“	25-1000 m	M	M	rein sexuell ³	— ³
<i>Isotealia antarctica</i>	Carlgren, 1899	“	25-600 m	M	M	rein sexuell	—
<i>Actiniidae sp.1</i> (Norden)		“	0 m	M	S	Längsteilung	—
<i>Actiniidae sp. 2</i> (Chiloe)		“	0 m	M	S	rein sexuell	—
<i>Dactylanthus antarcticus</i>	(Clubb, 1908)	Prothantheae	25-50 m	E	S-M	rein sexuell	Mobilität
<i>Antholoba achates</i>	(Drayton in Dana, 1846)	Actinostolidae	0-40 m	M	L	Brutkörper (selten)	—
<i>Paranthus niveus</i>	(Lesson, 1830)	“	0-30 m	P	M	rein sexuell	—
<i>Actinostola chilensis</i>	McMurrich, 1904	“	22-278 m	M-E	L	rein sexuell	—
<i>Anthothoe chilensis</i>	(Lesson, 1830)	Sagartiidae	0-60 m	M-E	S-M	Längsteilung	Acontien
<i>Cereus herpetodes</i>	(McMurrich, 1904)	“	0-16 m	P-E	S-L	imperfekte Längsteilung	Acontien Fangtentakel
<i>Phellia sp.</i>		Hormathiidae	8-30 m	M	S-M	Längsteilung	Acontien
<i>Hormathia aff. pectinata</i>	(Hertwig, 1882)	“	25-300 m	M	M	rein sexuell	—
<i>Hormathia sp.</i>		“	25-35 m	M	M	rein sexuell	—
<i>Corynactis carnea</i>	Studer, 1879	Corallimorphidae	0-60 m	M	S	Längsteilung	Große Nesselkapseln
Acontiarina sp. 1 (braun)		?	5-15 m	P-(M)	S	Lazeration	Acontien Kampftentakel
Acontiarina sp. 2 (gelb)		?	0-15 m	M	S	Längsteilung	Acontien
Mesomyaria sp. 1 (lang)		?	7-25 m	P	S	rein sexuell	—
Mesomyaria sp. 2 (kurz)		?	5-15 m	P	S	rein sexuell	—

Habitats: P = geschützt, M = moderat, E = strömungsexponiert, W = wellenexponiert.

¹ Art wegen weniger oder unsicherer Fundorte nicht in zoogeographische Analyse einbezogen

² Externe Brutpflege

³ Autotomie der Tentakel.

beobachteten Tiere zeigten Narben oder Unregelmäßigkeiten, die von frischen Längsteilungen herrühren (Häussermann & Försterra, 2001). Regelmäßige Längsteilung ist eines der typischsten Merkmale dieser Art. Nur 5 der 64 in verschiedenen Jahren im Habitat gesammelten Tiere (8%) waren fertil; alle waren weiblich. Die fertilen Tiere wurden zwischen Oktober und Januar gesammelt.

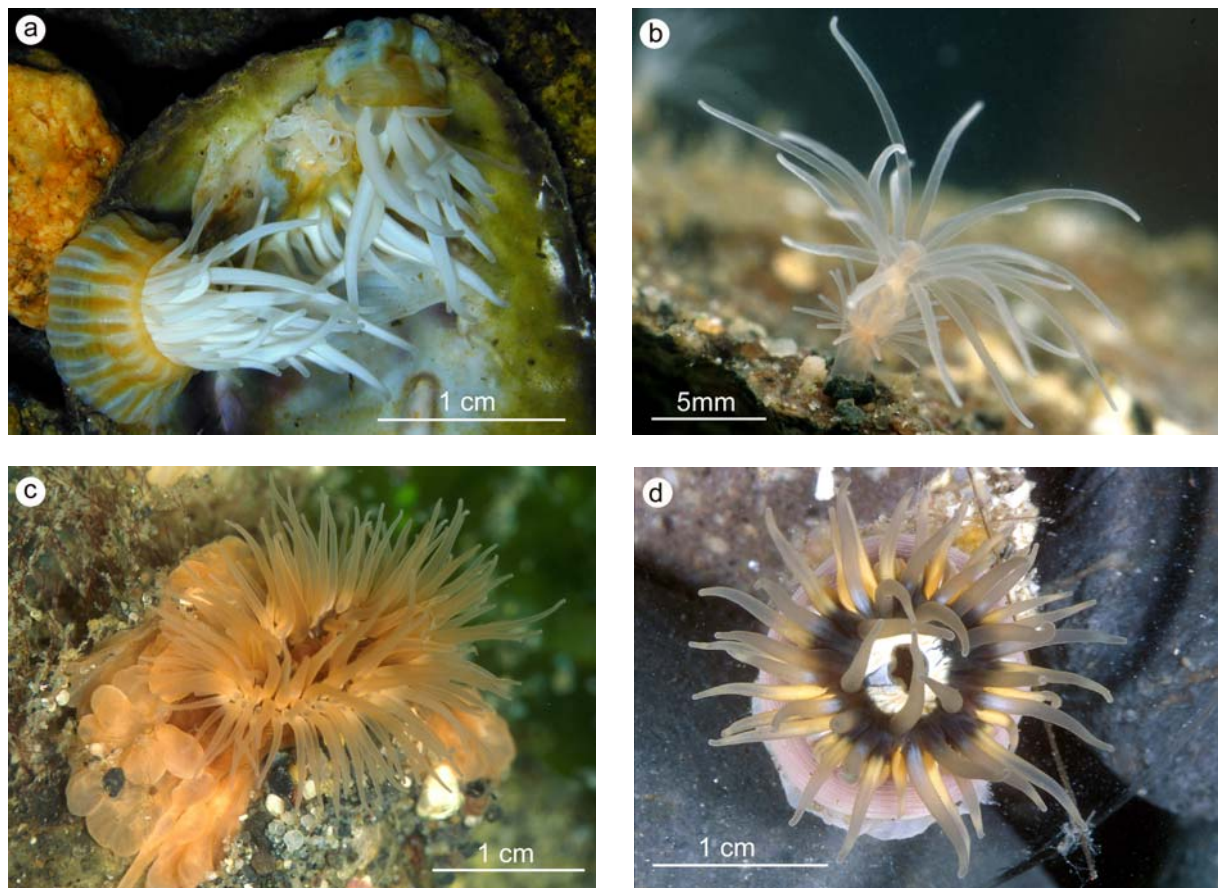


Fig. 6. Verschiedene Arten der Reproduktion bei chilenischen Aktinien. **a)** *Anthothoe chilensis* hat nach weniger als 2 h im Aquarium die Längsteilung fast beendet. **b)** *Gonactinia prolifera* ist die einzige chilenische Aktinie, bei der man Querteilung beobachten kann. **c)** Lazeration der Fußscheibe ist typisch für kleine sublitorale Aktinien (*Acontiaria* sp. 1). **d)** *Paranthus niveus* pflanzt sich ausschließlich sexuell fort und ist daher strikt hexamer aufgebaut.

Vertreter der Art *Cereus herpetodes* können wiederholt unvollständige Längsteilungen durchlaufen. Durch diese intratentakuläre, intramurale Knospung entstehen große flabello-mäandroide Kolonien mit bis zu mehr als 200 Zoiden (Häussermann, 2002b; Häussermann & Försterra, 2003). Mehrere Zooide umfassende Teile dieser Kolonien können abgespalten werden und dienen somit als Fortpflanzungseinheit.

Querteilung konnte nur bei der kleinen, primitiven, kosmopolitischen Art *Gonactinia prolifera* nachgewiesen werden (Fig. 6b).

Die sublitorale Art *Acontiaria* sp. 1 pflanzt sich durch Lazeration fort (Fig. 6c).

Die Beherbergung kompletter Tochter-Polypen im Gastrocoel konnte bei vier chilenischen Arten nachgewiesen werden (Tab. 2). Drei dieser Arten kommen vor allem in der Gezeitenzone vor, zwei davon bis in die subantarktische Region. Bei den chilenischen Arten der Gattungen *Actinostola* und *Bolocera* konnten trotz ganzjähriger Beprobung nie Embryonen im Gastrocoel gefunden werden, während dies bei den argentinischen Vertretern dieser Gattungen etwa bei der Hälfte aller untersuchten Tiere der Fall ist.

Jungtiere der großen südchilenischen Art *Boloceropsis platei* lassen sich unter dem Schirm der Tentakel des Muttertieres, nahe der Fußscheibe nieder, bis sie eine kritische Größe überschritten haben (Fig. 11a). Mittelgroße Tiere sind nur äußerst selten zu beobachten.

Diskussion

Die Untersuchung der chilenischen Seeanemonenfauna bestätigt die wichtigsten Hypothesen über den Zusammenhang zwischen Habitus, Habitat, Verbreitung, Tiefenverteilung und Fortpflanzungsmodus (Shick, 1991). Klonale Arten sind generell kleiner als aklonale Arten (Chia, 1976; Francis, 1988). Längsteilung ist die am weitesten verbreitete Art asexueller Fortpflanzung. Sie ist generell bei Arten der Gezeitenzone zu finden, Lazeration dagegen bei sublitoralen Arten. Die Fortpflanzungsprodukte von Arten der Gezeitenzone sind so durch ihre relative Ausgangsgröße besser vor Austrocknung geschützt (Shick, 1991). Kleinere, exponiert lebende Aktinienarten sind im Intermareal z.B. durch Wellenschlag mechanisch gefährdet. Dichte klonale Aggregationen helfen, die Angriffsfläche pro Individuum zu minimieren (Shick, 1991). Für Arten dieses Lebensraumes, die nicht zur Längsteilung fähig sind, ist interne Brutpflege eine Möglichkeit, Jungtiere während der Phase kritischer Körpergröße sowie vor Austrocknung zu schützen (Shick, 1991). Im Sublitoral sind Aktinien hohem Räuberdruck ausgesetzt (Paine, 1966; Francis, 1988). Die Verteidigung kann durch dichte Aggregationen und effektive Abwehrmechanismen optimiert werden (Shick, 1991), wie im Ökologieteil noch ausführlicher diskutiert wird. Maximale Individuengröße ist eine andere Strategie, hohem Räuberdruck im Sublitoral zu begegnen und den Beutefang zu maximieren (Sebens & Paine, 1979; Shick, 1991). Große sublitorale Arten pflanzen sich generell sexuell fort (Sebens & Paine, 1979). Zwischenstadien von Querteilung verhindern eine komplette Kontraktion, *Gonactinia prolifera* kann jedoch durch Schwimmen flüchten (Shick, 1991).

Nach Dunn (1983) und Fautin (1984) scheint interne Brutpflege bei subantarktischen und antarktischen Arten die Regel zu sein. Die südchilenische Seeanemonenfauna enthält jedoch im Vergleich zur Fauna Südargentiniens sowie der Antarktis wenig brutpflegende Arten.

Die Thorson-Regel besagt, dass Brutpflegende Arten im Südpolarmeer besonders häufig sind, pelagische Larven dagegen in tropischen Gegenden häufiger auftreten (Thorson, 1961). Thorson's Hypothese wurde meist mit dem nur saisonalen Auftreten planktonischer Nahrung in Verbindung gebracht (Pearse et al., 1991). Die Thorson-Regel wurde immer wieder angezweifelt, u.a. weil z. B. absolut gesehen in Kalifornien mehr Brutpflegende Arten zu finden sind als in der Antarktis (Pearse, 1994). Allerdings steht fest, dass Brutpflege zumindest bei antarktischen Tiefwasserarten häufig auftritt: 41 % der 34 untersuchten Arten im McMurdo Sound sind Brutpflegend; die Larven von 1/3 der Arten nehmen keine Nahrung zu sich (Pearse, 1994). Das gehäufte Auftreten lecitotropher Larven in der Antarktis sowie der Tiefsee lässt sich mit dem zumindest saisonalen Mangel an Nahrung für die Larven erklären (Pearse, 1994). In subpolaren Regionen ist es deutlich schwieriger, Begründungen für einen geringen Anteil planktotropher Larven zu finden. Eine Erklärung für das häufige Auftreten Brutpflegender Arten sowie lecitotropher Larven in polnahen Gebieten bietet die „Hypothese der selektiven Extinktion“ (Poulin & Feral, 1996; Poulin et al., 2002), die eine historische Erklärung liefert: in Regionen, die mit einer permanenten Eiskappe bedeckt waren, wurde gegen Arten mit planktotrophen Larven selektiert. Die heutige Zusammensetzung der Fauna wäre daher nur eine Folge früherer Bedingungen.

Der verhältnismäßig geringe Anteil Brutpflegender Arten in Chile im Vergleich zu benachbarten Gebieten gleicher geographischer Breite lässt sich jedoch nicht mit der Hypothese selektiver Extinktion erklären. Die Thorson-Regel scheint für Chile ebenfalls nicht zuzutreffen. Das Vorkommen der drei kleinen Brutpflegenden Arten der Gezeitenzone in Chile kann aber gut mit der Hypothese von Shick (1991) erklärt werden: Brutpflege dient bei Arten, die keine Längsteilung machen können, in erster Linie dazu, kleine Nachkommen vor den harschen Bedingungen im Gezeitenbereich (z.B. Wellenschlag, Austrocknung) zu schützen. Das Fehlen der für Argentinien und die Antarktis typischen, großen, Brutpflegenden Arten könnte auf die relativ hohen Wassertemperaturen in den Fjorden Chiles (Brattström & Johansen, 1983) zurückzuführen sein. Folglich könnte auch die Tatsache, dass argentinische Arten der Gattungen *Actinostola* und *Bolocera* regelmäßig, chilenische Exemplare dagegen nie Brutkörper hatten, mit den unterschiedlichen Umweltbedingungen erklärt werden.

Das seltene Auftreten fertiler Tiere und das Fehlen männlicher Exemplare bei den untersuchten chilenischen Populationen von *Anemonia alicemartinae* kann bedeuten, dass die sexuelle Reproduktion saisonal ist und eine verspätete Entwicklung der männlichen Gonaden

zeigt. Dass die wenigen weiblichen Individuen über einen Zeitraum von acht Monaten gefunden wurden, spricht aber eher dafür, dass es sich bei *A. alicemartinae* in Chile um eine klonale Population ohne männliche Tiere handelt (Häussermann & Försterra, 2001), wie es von den meisten Populationen der sich weltweit stark ausbreitenden Aktinie *Diadumene luciae* bekannt ist (Shick & Lamb, 1977; Dunn, 1982, Shick & Lamb, 1977). Diese Strategie wäre jedoch eine evolutionäre Sackgasse und spräche daher für die Hypothese, dass es sich bei *A. alicemartinae* um eine eingeführte Art handelt, die sich in ihrem Herkunftsgebiet auch sexuell fortpflanzen kann. Viele Individuen der Art *A. alicemartinae* wurden frei in der Strömung treibend beobachtet. Dies und die Tatsache, dass *A. alicemartinae* das Substrat schnell loslassen und sich ebenso schnell erneut anheften kann, deutet darauf hin, dass das adulte Tier als Verbreitungseinheit dient, wie es ebenfalls von *Diadumene luciae* bekannt ist (Minasian & Mariscal, 1979; Riemann-Zürneck, 1998).

c) Ökologie

Einführung

Besonders auf Hartsubstraten der Gezeitenzone und der flachen Bereiche der kalttemperierten Gewässer entlang der chilenischen Küste stellen die Anthozoa eine auffällige und nicht zuletzt auch wegen ihrer großen Häufigkeit eine ökologisch wichtige Gruppe dar (Sebens & Paine, 1979). In der nördlichen Fjordregion unterhalb von 15 m Tiefe gehören sie sogar zu den dominierenden Gruppen des Makrozoobenthos (Häussermann, 2003f; eigene Beobachtung). Wegen ihrer Abundanz und ihrer Rolle als Prädatoren spielen Seeanemonen vermutlich eine bedeutende Rolle in lokalen Nährstoffzyklen und in marinen Nahrungsnetzen (Sebens & Paine, 1979). Aus diesen Gründen sollten sie in ökologischen Studien benthischer Lebensgemeinschaften berücksichtigt werden. Im Südost-Pazifik gehören die skelettlosen Hexacorallia im Verhältnis zu ihrer Häufigkeit aber zu den am stärksten vernachlässigten Gruppen sowohl in ökologischen Veröffentlichungen wie auch in Biodiversitätsstudien. Informationen zur Biologie dieser Gruppe sowie *in situ*-Daten, die für ein breiteres Verständnis dieser Tiergruppe sowie der gesamten südostpazifischen marinen Ökosysteme nötig wären, fehlen praktisch vollständig. Actiniaria werden bei Artinventuren und in ökologischen Arbeiten oft ignoriert, bewusst ausgeklammert oder, was meist noch schlimmer ist, nur oberflächlich bestimmt und falsch benannt.

Ergebnis

1) Zunahme der Häufigkeit von Seeanemonen in Chile

Im chilenischen Infralitoral ist die große Abundanz der Seeanemonen sehr auffällig. Man kann regelmäßig große Flächen finden, die fast lückenlos mit Aktinien besetzt sind. Die Rasen bestehen generell aus einer einzigen Art, meist handelt es sich entweder um *Anthothoe chilensis* (Fig. 7), *Acontiarina* sp. 1, *Acontiarina* sp. 2, *Phellia* sp. oder *Corynactis carnea*. In einigen Fällen breiten sich diese Aktinienteppiche auf Freiflächen aus, die durch Störung entstanden sind. Wenn man die Literatur über chilenische Anthozoa studiert und mit ansässigen Wissenschaftlern sowie Fischern spricht, findet man etliche Hinweise darauf, dass Seeanemonen an Häufigkeit zunehmen. So konnten z.B. dichte Rasen der Arten *Anthothoe chilensis* und *Acontiarina* sp. auf Felssubstraten bei Piedra Lile, Chiloé, Südküste, beobachtet werden. Auf denselben Flächen wurden lokalen Fischern zufolge zuvor Mytiliden und Seepocken der Art *Austromegabalanus psittacus* stark abgeerntet. Ähnliche Effekte wurden an einigen Flächen



Fig. 7. *Anthothoe chilensis* kann im Sublittoral durch wiederholte Längsteilungen große klonale Populationen bilden. Fjord Comau, 10 m.

in der Nähe von Coquimbo, Nordchile beobachtet, die zuvor von filtrierenden Gastropoden der Art *Calyptraea trochiformis* und nach deren Aberntung 1986 zu 100% von der Seeanemone *Anthothoe chilensis* besiedelt wurden. Diese Situation blieb mindestens 10 Jahre lang unverändert (W. Stotz, pers. Komm., 2002).

Die auffällige Aktinie *Anemonia alicemartinae* wurde in Aufnahmen chilenischer Seeanemonen vor 1975 nicht erwähnt. Heute ist sie eine der häufigsten Arten der Gezeitenzone sowie des Flachwassers in Nord- und Zentralchile (Häussermann & Försterra, 2001). Diese Seeanemonenart ist häufig auf Freiflächen anzutreffen, die durch die Weidetätigkeit des Seeigels *Tetrapygus niger* entstehen. In einigen Gegenden Nordchiles haben sich die Populationen dieses Echinoids zwischen 1982 und 1988 vervierfacht (W. Stotz, pers. Komm., 2000).

2) Kolonialität von *Cereus herpetodes*

Durch wiederholte und unvollständige Längsteilungen bildet die Art *Cereus herpetodes* in Flachwasserhabitaten der exponierten Küste bandförmige Kolonien entlang von Spalten

oder unregelmäßig flächige Kolonien auf glattem Felssubstrat. Die durch intratentakuläre, intramurale Knospung entstehenden dichten flabello-mäandroiden Kolonien können aus über 200 Zooiden zusammengesetzt sein.

3) Eurybathie in den Fjorden

Im Sublitoral der Fjorde unterhalb der meist deutlichen Pyknokline sind die Bedingungen relativ konstant (Brattström & Johanssen, 1983). Die typische benthische Flachwasser-Fauna weist etliche Gattungen und Arten auf, die sonst aus größeren Tiefen bis hin zur Tiefsee bekannt sind. Diese Eurybathie tritt bei den Anthozoa besonders deutlich zu Tage: etliche Arten von Gorgonien und Alcyonarien sowie große Bänke azooxanthellater Tiefwasserkorallen, die aus Tiefen von 300 bis 700 m vor Chile beschrieben sind (Cairns, 1982; Försterra & Häussermann, 2001; Försterra & Häussermann, 2003), können in den chilenischen Fjorden bereits in Tauchtiefe gefunden werden. Bei den Aktinien sind es *Actinostola*- und *Hormathia*-Arten, die namensgebenden Gattungen der zwei bedeutendsten Tiefseefamilien Actinostolidae und Hormathiidae (Fautin & Barber, 1999), welche in einigen patagonischen Fjorden schon ab 22 m Tiefe anzutreffen sind.

Diskussion

1) Zunahme der Häufigkeit von Seeanemonen in Chile

Benthische Flachwasserorganismen sind Bestandteil eines komplexen Systems, in dem Gleichgewichte durch Konkurrenz und Fraßdruck bestimmt werden. Besonders in sehr produktiven Habitaten ist Raum oft der limitierende Faktor und eine stark nachgefragte Ressource (Dayton, 1971). Freigewordener Raum wird oft von Individuen konkurrierender Arten besiedelt. Abhängig von den Lebenszyklen, der Mortalität der beteiligten Arten und der Störungsrate, kann dieser Besiedlungswechsel mehr oder weniger langanhaltend sein. In manchen

Fällen kann sich sogar ein neues Gleichgewicht etablieren. Ständig steigende menschliche Prädation auf einige wenige Arten der Flachwasserlebensräume (Castilla & Durán, 1985; Defeo & Castilla, 1998) verändert die Konkurrenzsituation in chilenischen Benthos-Lebensgemeinschaften (Castilla, 1976; Castilla & Bahamondes, 1979; Santelices et al., 1980; Castilla, 1981; Castilla & Durán, 1985) und führt oft zu abnehmender Häufigkeit sowie zu durchschnittlich kleinerer Größe der geernteten Individuen (Bustamante & Castilla, 1990;

Davis, 1995). In der Folge können Organismen wie Seeanemonen, die nicht geerntet werden, von der abnehmenden Biomasse ihrer Raum- und Nahrungskonkurrenten profitieren.

Die Fähigkeit zur raschen asexuellen Reproduktion, sehr effiziente Verteidigungsmechanismen sowie ein potentiell relativ langes Leben ermöglichen es den Aktinien, Freiflächen schnell und vergleichsweise langfristig zu besetzen. Als Nahrungsopportunisten können sie zudem das Ansiedeln von Larven konkurrierender Arten durch Prädation hemmen. Es kann deshalb angenommen werden, dass lokal Aktinien einen beträchtlichen Einfluss auf die Wiederbesiedlungsdynamik gestörter Habitats haben (Häussermann, 2002c). Von Nordseebenthoshabitats ist bekannt, dass nach massiven Störungen (z.B. durch Frost auf Wattflächen) die Wiederbesiedlung oft nach dem Prinzip „Wer zuerst kommt, mahlt zuerst“ stattfindet (Dittmann et al., 1999). Arten, die nach der „Katastrophe“ zufällig zuerst reproduzieren, dominieren häufig die Flächen so lange, bis nach einer erneuten Katastrophe die Flächen wieder frei sind. Da in den chilenischen Flachwasserhabitats Störungen meist in Form von Aberntung auftreten und deshalb nicht alle Arten gleichmäßig betreffen, werden Seeanemonen praktisch nie negativ von diesen Katastrophen betroffen. In der Folge können sie sukzessiv neue Flächen erobern, ohne dass es massive Störungsfaktoren gäbe, die wieder zum Verlust dieser Flächen führen könnten.

Die späte erstmalige Erwähnung der Art *Anemonia alicemartinae* 1979 lässt vermuten, dass die Art innerhalb der letzten 50 Jahre an Häufigkeit zugenommen und/oder ihre Verbreitung erweitert hat. Gründe dafür könnten der zunehmende menschliche Einfluss auf benthische Lebensgemeinschaften oder aber auch eine kürzliche Einschleppung dieser Art nach Chile sein. Die Population von *Anemonia alicemartinae* profitiert wahrscheinlich auch von der zunehmenden Häufigkeit des schwarzen Seeigels *Tetrapygus niger*, der durch seine Weidetätigkeit Freiflächen schafft, die von *A. alicemartinae* besiedelt werden können. Die Seeanemonen selbst werden von diesem Seeigel gemieden.

Wegen des geringen Wissens über Lebenszyklen von Aktinien, deren Konkurrenzverhalten oder über ihre Rolle als Räuber, kann man den Einfluss von Aktinien auf die Dynamiken in den jeweiligen Benthosgemeinschaften nur schwer schätzen. Deswegen herrscht die dringende Notwendigkeit, Seeanemonenpopulationen längerfristig zu beobachten („Monitoring“). Studien der Lebenszyklen sind notwendig, um Schlüsselfaktoren in der Entwicklung von Aktinien auszumachen. Zudem müssen die Nahrungsgewohnheiten analysiert werden, um Aus-

sagen über die Rolle von Seeanemonen als Nahrungskonkurrent oder Räuber machen zu können.

2) Kolonialität von *Cereus herpetodes*

Die Entdeckung der Kolonialität von *Cereus herpetodes* hat für einiges Aufsehen unter den Anthozoologen gesorgt, da koloniale Seeanemonen aus funktionellen und evolutionsökologischen Gründen für unmöglich erklärt worden waren. Das Standardwerk zur Aktinienbiologie widmet ein ganzes Kapitel dem Thema „Why aren't there any colonial sea anemones“ (Shick, 1991). Koloniale Anemonen wurden wegen des Fehlens eines Exoskeletts bis vor Kurzem als biomechanisch nicht funktionsfähig angesehen (Grasshoff, 1987; Shick, 1991; Grasshoff & Gudo, 1998), weil angenommen wurde, dass nur eine zylindrische Form über das hydrostatische Prinzip aufgerichtet werden könne. Bei Arten der Gezeitenzone wurde das Fehlen von Kolonialität durch mechanische Restriktionen erklärt: die verbundenen Mitglieder einer Kolonie hätten Schwierigkeiten bei synchroner Retraktion als Schutz vor Flüssigkeitsverlust (Shick, 1991). Nach Shick (1991) und Francis (1988) handelt es sich bei den Aktinien um eine alte Gruppe, die die Strategie individueller Größe und solitären Lebensstils als Antwort auf Räuberdruck schon früh entwickelt haben. Mit der Entdeckung einer kolonialen Seeanemone (Häussermann & Försterra, 2003) müssen einige dieser Hypothesen neu überdacht werden. Die flache kompakte Form der Kolonien von *Cereus herpetodes* sowie Kolonialität selbst kann als Adaptation an eine Umwelt mit extrem starker Strömung verstanden werden, die große zylindrische Formen ausschließt. Die Säule von *Cereus herpetodes* besitzt adhäsive Verrucae, an denen kleine Steinchen anheften oder mit deren Hilfe benachbarte Sektionen einer Kolonie aneinander kleben können; die Fußscheibe haftet außergewöhnlich fest am Substrat. All das führt zu großer Integrität. Flaches Wachstum wird häufig bei Anemonen beobachtet, die starken Strömungen ausgesetzt sind (Koehl, 1977). Dichte Aggregationen minimieren den Strömungswiderstand (Koehl, 1982) pro Individuum, so dass flache Kolonien als maximal kompakte klonale Aggregationen ein optimales Verhältnis von strömungsexponierter Fläche zu nahrungsaufnehmender Oberfläche besitzen (Francis, 1988). Räuberdruck ist in Flachwasserhabitaten sehr groß (Paine, 1966; Jackson, 1985). Die Häufigkeit von Angriffen und deren Kosten pro Individuum sind geringer für einen Zooid, der sich gemeinsam mit seinen Kolonienachbarn verteidigt, als für einen Einzelorganismus gleicher Größe und Form. In einer Kolonie kann mehr Energie darauf verwendet werden, die exponierten Teile (Ränder)

zu schützen, ohne die Gesamtinvestition in Verteidigungsmechanismen zu erhöhen (Francis, 1988).

3) Eurybathie in den Fjorden

Das Phänomen der Eurybathie, also des Vorkommens von Tiefwasserarten im Flachwasser, ist bereits aus anderen Fjordregionen bekannt und scheint auf die inneren Fjorde beschränkt zu sein. Die genauen Gründe sind bisher unklar. Die Bedingungen im Flachwasser der chilenischen Fjorde scheinen denen tieferer Schichten zu entsprechen. Die konstanten Bedingungen im Infralitoral unterhalb der Pyknokline sowie die äußerst geringe Illumination könnten eine Rolle spielen. Außerdem könnten durch Auftriebsströmungen Larven von Tiefwasserarten regelmäßig ins flache Wasser transportiert werden. Die Grundlage der Abundanz und Diversität dieser üppigen, temperierten Fjord-Fauna läßt sich u.a. mit der Vielzahl von Substraten und Habitaten sowie deren ganzjährigen relativ stabilen Bedingungen ohne jede Extreme erklären (Riemann-Zürneck, 1986b).

d) Zoogeographie

Einführung

Ein Ausläufer der antarktisch-zirkumpolaren Westwinddrift trifft etwa auf Höhe der Halbinsel Taitao (46-47°S) auf die chilenische Küste und spaltet sich in den mächtigen, nach Norden verlaufenden küstenparallelen Humboldtstrom und den schwächeren, südwärts gerichteten Kap-Hoorn-Strom auf (Fig. 8). Der oberflächliche, kalte und gasreiche Humboldtstrom dominiert die hydrographischen Verhältnisse entlang des größten Teils der Küsten Chiles und Perus. Westablenkung, die durch Winddrift, Corioliskraft und Küstenvorsprünge verursacht wird, schafft starke Auftriebsgebiete. Nur der südliche Teil der Fjordregion unterliegt südwärts strömenden Wassermassen, die die Südspitze Südamerikas durch die Drake Passage umfließen (Brattström & Johanssen, 1983; Riemann-Zürneck, 1986b; Riemann-Zürneck, 1991) (Fig. 8).

Von etlichen Autoren (Brattström & Johanssen, 1983) wird das chilenische Meer in zwei zoogeographische Hauptprovinzen unterteilt: in die Peruvianische (Olsson, 1961) oder warmtemperierte Südostpazifische Provinz (Sullivan Sealey & Bustamante, 1999) die von der Halbinsel Illescas (oder Bayovar) (5°40'S), Peru, bis zum Chacao-Kanal nördlich der Insel Chiloé (42°30'S) reicht, sowie die Magellanische Provinz, welche die gesamte Fjordregion von der Insel Chiloé bis Kap Hoorn umfasst (Brattström & Johanssen, 1983) (Fig. 8). Bei etwa 42° S wird von den meisten Wissenschaftlern ein Faunensprung angenommen (Brattström & Johanssen, 1983). Die Magellanische Provinz wird von einigen Autoren in drei Subprovinzen unterteilt; die Nordpatagonische Provinz, die bis zur Halbinsel Taitao reicht (46-47°S), die Zentralpatagonische Provinz bis zur Magellanstraße (52-53°S) sowie die Südpatagonische Provinz südlich davon (Viviani, 1979). Auf der Ostseite von Südamerika liegt für Anthozoa nach Norden eine deutliche zoogeographische Grenze an der Mündung des Rio de la Plata (ca. 36-38°S) (Riemann-Zürneck, 1986b; Zamponi et al., 1997 (1998)) (Fig. 8).

Ergebnis

Vier der 14 im nördlichen Chile gefundenen Flachwasserarten haben ihre südliche Verbreitungsgrenze zwischen Valparaiso (32°S) und Puerto Montt (42° S) (Häussermann & Försterra, 2001; Häussermann, 2003e; Häussermann, *in review a*). Sieben dieser 14 Arten haben ihre südliche Verbreitungsgrenze in der Fjordregion (Häussermann, 1998; Häussermann, *in review b*) und eine Art kommt bis an das Südende Chiles vor. Das Verbreitungsgebiet von

dreizehn weiteren Arten ist auf die Fjordregion beschränkt. Eine Art wurde nur zwischen Valdivia und Chiloé gefunden und eine weitere nur in der Magellanstraße (Fig. 9).

Für die chilenische Küste sind inklusive Tiefwasserarten ca. 70 Aktinien beschrieben, für Argentinien ca. 45 und für die Antarktis ca. 100. Die Überlappung der Actino-Fauna Chiles (~10%) sowie Argentinien (~9%) mit der Antarktis ist relativ gering (Häussermann, 2003g).



Fig. 8. Südspitze Südamerikas mit Meeresströmungen (blaue Pfeile): 1 Westwinddrift, 2 Humboldtstrom, 3 Kap Horn-Strom, 4 Zirkumpolarstrom. Zoogeographische Grenzen für Aktinien (rote Pfeile): A Halbinsel Taitao, B Rio de la Plata, C Südgeorgien.

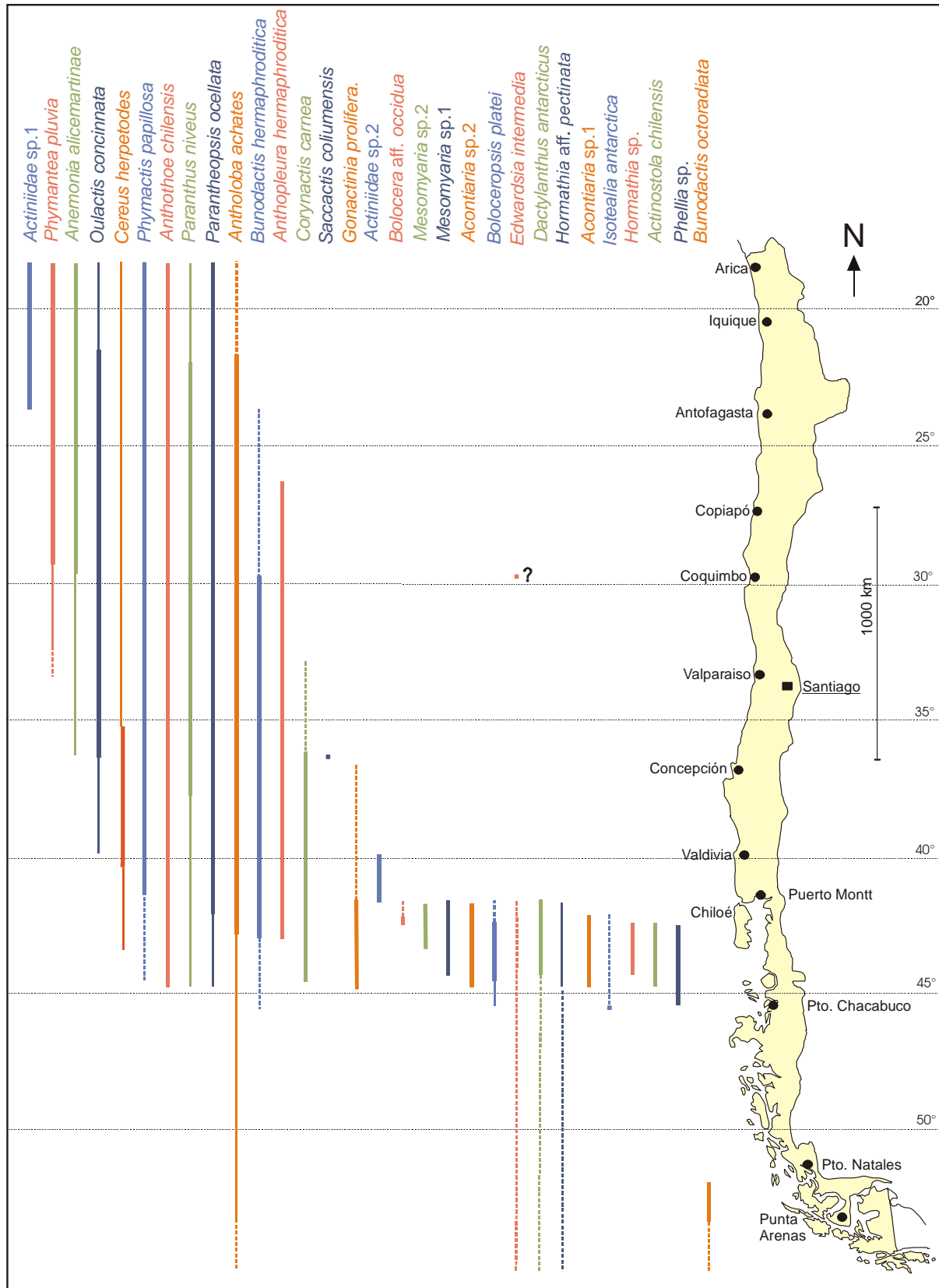


Fig. 9. Verbreitung der häufigsten chilenischen Flachwasserarten.

Bei den Arten, die sowohl in der Antarktis als auch in Chile oder Argentinien vorkommen, handelt es sich um Formen, die auch in tieferem Wasser leben. Im nördlichen Teil des Scotia-Bogens bis Südgeorgien können noch einzelne Arten der Südspitze Südamerikas gefunden werden (Tab. 3). Wenig größer ist die Überlappung der chilenischen Fauna mit der Argentinien. Nur etwa ein Fünftel der ca. 70 chilenischen Arten sind auch für Argentinien beschrieben. Nur drei dieser Arten haben der Literatur zufolge ein kontinuierliches Vorkommen um die Südspitze Südamerikas (Riemann-Zürneck, 1986b) (Tab. 3). Das Vorkommen von einer dieser drei, *Metridium senile lobatum*, in den chilenischen Fjorden konnte ich jedoch trotz intensiver Beprobung nicht bestätigen. Die meisten Arten der zentralpatagonischen Provinz wurden nicht an der Westküste Feuerlands südlich der Magellanstraße gefunden (Riemann-Zürneck, 1986b); ein Verbreitungsmuster, welches auch von anderen Tiergruppen bekannt ist (Balech, 1954; Stuardo, 1964). Drei der argentinischen Tiefseeaktinienarten zeigen eine auffällige disjunkte Verbreitung mit Fundorten östlich und nördlich der Falklandinseln (47-52°S) sowie vor Rio de la Plata an der Subtropischen Konvergenz (ca. 38°S) (Fig. 8).

Diskussion

Die Verbreitung von nur vier der von mir gefundenen nordchilenischen Flachwasserarten liegt innerhalb der Peruvianischen Provinz. Die südlichen Verbreitungsgrenzen dieser Arten verteilen sich über eine Distanz von über 1000 km, so dass es schwer fällt, anhand der Aktinien eine klare Südgrenze dieser Region auszumachen. Der größere Teil der Nordarten hat seine südliche Verbreitungsgrenze innerhalb der Fjordregion, was gegen die klassische Theorie eines plötzlichen Artensprungs bei 42° spricht (Brattström & Johanssen, 1983; Lancellotti & Vásquez, 1999). Allerdings kommen ab dem 42. Breitengrad eine große Zahl an Arten hinzu, die auf die Fjorde und Kanäle beschränkt sind. Dies bestätigt die Aussage von Riemann-Zürneck (1986a) und Brattström und Johanssen (1983), die südchilenische Fauna besäße einen hohen Anteil an Endemiten. Die Arten der exponierten Küste zeigen eine kontinuierlichere Verteilung, aus logistischen Gründen konnte ich deren Verbreitungsgrenzen innerhalb der Fjordregion allerdings nicht genau erfassen. Auch die Annahme einer temperierten Übergangsregion zwischen 35°S und 48° S (Lancellotti & Vásquez, 1999) ist anhand der gefundenen Muster bei Aktinien kaum nachzuvollziehen. Allerdings deuten die Verbreitungsmuster auf eine Faunengrenze zwischen 47° S und 48° S hin, was von einigen Autoren als Grenze zwischen nord- und zentralpatagonischer Region angesehen wird (Brattström &

Tabelle 3: Überlappungen der chilenischen Aktinienfauna mit Argentinien und der Antarktis sowie Brutpflegende Arten Chiles und Argentinien.

Gemeinsame Arten Chile/Antarktis: <ul style="list-style-type: none"> - <i>Dactylanthus antarcticus</i> - <i>Epiactis georgiana</i> - <i>Corallimorphus profundus</i>¹ - <i>Liponema multiporum</i>¹ - <i>Edwardsia intermedia</i>² - (<i>Bolocera occidua</i>= <i>B. kerguelensis</i>?)³ - (<i>Isotealia antarctica</i>)³ - NICHT <i>Actinostola crassicornis</i>³ 	Gemeinsame Arten Argentinien/Antarktis: <ul style="list-style-type: none"> - <i>Isocyaniis alba</i>⁴ - <i>Epiactis georgiana</i>⁴ - (<i>Bolocera occidua</i>=<i>B. kerguelensis</i>?)³ - (<i>Actinostola crassicornis</i>)³
Gemeinsame Arten Südpatagonien/Scotia-Bogen: <ul style="list-style-type: none"> - <i>Antholoba achates</i>¹ - <i>Corynactis carnea</i>⁵ - <i>Anthothoe chilensis</i>⁵ - <i>Bunodactis octoradiata</i> - <i>Parantheopsis cruentata</i> - <i>Choriactis laevis</i> - (<i>Amphianthus</i> aff. <i>lacteus</i>)⁶ 	Arten um die Südspitze Südamerikas: <ul style="list-style-type: none"> - <i>Choriactis laevis</i> - <i>Antholoba achates</i> - <i>Metridium senile lobatum</i>⁶
Gemeinsame Arten Chile/Argentinien: <ul style="list-style-type: none"> - <i>Antholoba achates</i> - <i>Hormathia pectinata</i>⁴ - <i>Epiactis georgiana</i>⁴ - <i>Choriactis laevis</i> - <i>Bunodactis octoradiata</i>⁷ - <i>Parantheopsis cruentata</i>⁷ - (<i>Bolocera occidua</i>)³ - <i>Corynactis carnea</i>⁵ - <i>Anthothoe chilensis</i>⁵ - (<i>Isotealia antarctica</i>)³ - (<i>Phellia exlex</i>)⁶ - (<i>Metridium senile lobatum</i>)⁸ - (<i>Phelliactis pelophila</i>)⁶ - (<i>Liponema multicornis</i>)⁶ - (<i>Amphianthus</i> aff. <i>lacteus</i>)⁶ - NICHT <i>Phymactis clematis</i> - NICHT <i>Actinostola crassicornis</i> 	Brutpflegende Arten in Chile und Argentinien: <ul style="list-style-type: none"> - <i>Choriactis laevis</i> - <i>Antholoba achates</i> - <i>Actinostola crassicornis</i>³ - <i>Bolocera kerguelensis</i>³ - <i>Epiactis georgiana</i>⁹ - <i>Bunodactis octoradiata</i> - <i>Bunodactis hermaphroditica</i> - <i>Anthopleura hermaphroditica</i> - <i>Boloceropsis platei</i>¹⁰

¹ Sehr weitreichende Verbreitung² Nur ein Fundort auf der antarktischen Halbinsel³ diese Arten wurden auf der Basis konservierten Materials großflächig synonymisiert (Fautin, 1984); da es sich aber um extrem variable Arten handelt, bedarf diese Synonymisierung einer Überprüfung, die zusätzliche Merkmale einschließt⁴ Disjunkte Verbreitung entlang der argentinischen Küste (Auftreten in Kaltwassergebieten)⁵ Übereinstimmung der Art des Scotia-Bogens bzw. der Art aus Argentinien mit der chilenischen Art muss überprüft werden⁶ Taxonomischer Status der Art unsicher⁷ Nur magellanische Region⁸ Ich konnte das Vorkommen dieser Art in den chilenischen Fjorden trotz umfangreicher Sammelplätze nicht bestätigen⁹ Externe Brutpflege.¹⁰ „Hatching“ von Jungtieren unter den Tentakeln

Johanssen, 1983). In diesem Bereich werden die Fjorde und Kanäle durch die weit in den Pazifik ragende Halbinsel Taitao und den südlich daran angrenzenden exponierten Golfo de Penas unterbrochen (Fig. 8). Außerdem spalten sich auf dieser Höhe von Westen kommende Wassermassen in eine südwärts und eine nordwärts gerichtete Strömung auf. Die benthische Fauna der zentralpatagonischen Subprovinz ist zwar nahezu unbekannt, es ist allerdings leicht vorstellbar, dass für Arten, die auf die Bedingungen der inneren Fjorde angewiesen sind, diese Gegebenheiten eine Barriere darstellen. Ob dies auch auf Arten der exponierten Küste zutrifft, bleibt zu untersuchen. Die vorhandenen Daten lassen dies zwar vermuten, da aber für die Region zwischen Chacabuco (45° S) und Puerto Natales (52°S) kaum Daten verfügbar sind, kann anhand der Aktinien noch kein echter Nachweis erbracht werden. Auch die vermutete zoogeographische Grenze an der Magellanstraße könnte durch ein Sammlungsartefakt erklärt werden. Die bisher bekannten Verbreitungen spiegeln in gewissem Maße auch die Sammlungsintensitäten wieder.

Einen Spezialfall der nördlichen Arten stellt *Anemonia alicemartinae* dar, die 1979 erstmalig in der Literatur erwähnt wird. Die Art hat entweder stark an Häufigkeit zugenommen und/oder wurde eingeschleppt. Der Literatur und Angaben chilenischer Wissenschaftler und Taucher zufolge hat sich diese Art, seit sie das erste Mal wahrgenommen wurde, kontinuierlich nach Süden ausgebreitet (Häussermann & Försterra, 2001). Diese Südausbreitung stoppte offenbar auf Höhe von Concepción (37° S). Ihre heutige Nord-Süd wie auch ihre Tiefenverbreitung korreliert genau mit dem südwärts gerichteten, warmen und salzreichen chilenischen Küsten-Gegenstrom („Chile Coastal Countercurrent“) (Häussermann & Försterra, 2001).

Die antarktische Konvergenz, die etwa auf Höhe von Südgeorgien verläuft, stellt offensichtlich eine effektive Verbreitungsgrenze für Seeanemonen dar. Die geringe Faunenüberlappung der magellanischen Region mit der Antarktis spiegelt sich auch in der Verbreitung vieler anderer Invertebraten wieder, wie z.B. Nudibranchia (Schrödl, 2003). Bei Aktinien ist die tatsächliche Artenüberlappung Chiles mit der Antarktis vermutlich noch geringer als es die Verbreitungsmuster aus der Literatur vermuten lassen, da nur zwei der sieben gemeinsamen Arten nicht kosmopolitisch sind und verlässliche Fundortdaten haben (Tab. 3). Der Scotia-Bogen, der als Faunenbrücke zwischen Südamerika und Antarktis dienen könnte (Fig. 8), zeigt nach Arntz (IBMANT/ANDEEP Symposium, 2003) magellanische Faunaspekte in seinem nördlichen Teil, im südlichen Teil dagegen antarktische. Dies lässt sich außer über die

unterschiedlichen Wassermassen auch mit der Fließrichtung und Stärke des Zirkumpolarstromes im Uhrzeigersinn erklären, der eine Verbreitung in Ostrichtung entlang des Bogens erleichtert, ein Vordringen nach Westen allerdings erschwert. Dies führt zu einer relativ scharfen Faunengrenze bei Südgeorgien.

Von den 15 chilenischen Arten, die auch für Argentinien beschrieben sind, ist nur das Vorkommen von acht Arten in Argentinien verlässlich erfasst (Tab. 3). Zwei davon beschränken sich auf die Gegend um die Magellanstraße, zwei weitere variieren so stark innerhalb ihrer Verbreitungsgrenzen, dass es sich möglicherweise um einen Artkomplex handelt (Tab. 3). Wegen der starken Strömung um die Südspitze Südamerikas von West nach Ost können sich Arten von Chile nach Argentinien, jedoch nicht umgekehrt ausbreiten (Riemann-Zürneck, 1986b). Die Durchquerung der Magellanstraße ist aber auch von West nach Ost wegen der Aussüßung der Deckschicht, der relativ großen Temperaturdifferenzen zwischen pazifischem und atlantischem Eingang und dem Vorhandensein von Tiefseebecken schwierig. Um über Kap Hoorn in den Atlantik einwandern zu können, müssen die Arten Temperaturen um 6 °C tolerieren (Riemann-Zürneck, 1986b). Obwohl er immer wieder in der Literatur angenommen wird, konnte ein oberflächlicher Nordwärtsstrom entlang der argentinischen Küste südlich von 41°S bisher nie nachgewiesen werden (Riemann-Zürneck, 1986a; Riemann-Zürneck, 1991). Das Fehlen eines solchen Stroms und die oben genannten Gründe können die geringe Präsenz chilenischer Flachwasserarten am südargentinischen Schelf gut erklären.

Die ungewöhnlichen, disjunkten Verbreitungen einiger argentinischer Aktinienarten sind auch von anderen benthischen Coelenteraten bekannt, die den argentinischen Kontinentalabhang bewohnen (Riemann-Zürneck, 1991). Diese sonderbaren Muster können durch die speziellen hydrographischen Bedingungen im Südwest-Atlantik erklärt werden: kaltes Tiefenwasser des Zirkumpolarstroms dringt durch die Shag-Rock-Passage, die mit 300 km Breite und 3000 m Tiefe der breiteste und tiefste Durchgang des Scotia-Bogens ist, in den Südwestatlantik ein und wird von dort nach Nordwesten und Westen abgelenkt. Die Gebiete um die Falklandinseln stehen daher unter dem permanenten Einfluss subantarktischen Wassers. Die Bedingungen um die Falklandinseln scheinen denen in Südchile ähnlicher zu sein als denen in Südargentinien (Riemann-Zürneck, 1986b). Entlang des argentinischen Kontinentalhangs befinden sich etwa 70 größere Canyons. Am südlichen Rand der subtropischen Konvergenz, welche bei 38°S liegt, befindet sich der besonders tiefe Bahia Blanca-Canyon. Die konstante Anwesenheit kalten Wassers an dieser Stelle lässt sich durch einen starken und stabilen Strom

von Zirkumpolarwasser durch das Südatlantische Becken erklären (Riemann-Zürneck, 1986a; Riemann-Zürneck, 1991). Dieses Tiefenwasser dringt entlang des Canyons am Kontinentalhang empor. Die beschriebenen Strömungsmuster beschränken subantarktische benthische Invertebraten auf Stellen, die stabil kalte Bedingungen bieten. Diese kälteliebenden Arten finden sich zum großen Teil auch in der Antarktis wieder (Riemann-Zürneck, 1986a; Riemann-Zürneck, 1991).

Obwohl Seeanemonen wegen ihrer Sessilität und ihres relativ langen Lebens potentiell sehr gut für zoogeographische Analysen geeignet sind, macht der schlechte Bearbeitungszustand dieser Gruppe in Südamerika und der Antarktis ein komplettes Bild sehr schwierig. Weiteres, vervollständigendes Sammeln sowie klärende taxonomische Bearbeitung ist dringend notwendig, um zoogeographische Muster besser aufspüren und interpretieren zu können.

e) Methodik

Einführung

Lebende Seeanemonen haben eine Vielzahl an Merkmalen, anhand derer sich die meisten Arten schon im Habitat unterscheiden lassen. Diese Charakteristika sind jedoch normalerweise nicht Bestandteil der Artbeschreibungen. Der Reichtum an äußeren Merkmalen, den ungestörte, lebende Tiere zeigen, geht während des Konservierungsprozesses weitestgehend verloren (Riemann-Zürneck, 1997). Anhand eines konservierten Tieres ist es deshalb in der Regel nicht möglich, dessen Erscheinungsbild *in vivo* zu rekonstruieren. Die skelettlosen Hexacorallia können ihre Form stark verändern und ihnen fehlen konstante, solide Strukturen. Deshalb musste man sich zur Bestimmung konservierten Materials weitgehend auf histologische und anatomische Merkmale beschränken, die meist erheblichen Präparationsaufwand bedeuten, sehr variabel, schwer zu interpretieren und/oder schwer in Worte zu fassen sind. Schlecht konserviertes oder beschädigtes Material, welches das Ergebnis unsachgemäßen Sammelns ist, verkompliziert die Situation. Für die Charakterisierung der skelettlosen Hexacorallia reichen in der Regel nicht einzelne Charakteristika, sondern ist eine Kombination von Merkmalen nötig. Bereits Stephenson (1928) zweifelte deshalb, ob eine zuverlässige Artbestimmung anhand konservierten Materials überhaupt immer möglich ist. Zu einer zuverlässigen taxonomischen Einordnung ist in vielen Fällen nur ein Spezialist in der Lage (Stephenson, 1928).

Technische Restriktionen bei Schiffsexpeditionen sind eine Hauptursache für die erheblichen Lücken bei der Erfassung der benthischen Fauna, vor allem in der chilenischen Fjordregion. Die steilen Felssubstrate, die im Flachwasser der Fjorde und Kanäle überwiegen, konnten mit den verwendeten Mitteln praktisch nicht beprobt werden. Heute ermöglichen moderne Feldtechniken wie SCUBA-Tauchen und der Einsatz von ROVs (remotely operated vehicles) das Sammeln und die Datenerfassung im Infralitoral auch an Stellen, die mit herkömmlichen Dredgenetzen und Bodengreifern nicht beprobbar sind und liefern lebendes Untersuchungsmaterial in optimaler Qualität. Bildgebende Methoden, vor allem die Unterwasserfotographie und Videographie, ermöglichen es auf vergleichsweise einfache Weise und in kurzer Zeit, große Mengen an leicht verständlicher Information über die lebenden Organismen zu erfassen, festzuhalten und verbale Beschreibungen mit einem Minimum an subjektiver Interpretation zu bebildern.

Die zusätzlich gewonnenen *in vivo*-Merkmale können als Bestimmungshilfe dienen, bieten aber auch hilfreiche Information über Morphologie, Biologie und Ökologie der untersuchten Arten. Die meisten Wissenschaftler kennen die Schwierigkeiten beim Sammeln und Bearbeiten von skelettlosen Hexacorallia nicht. Zudem ist die relevante Literatur oft alt und weit verstreut. Um den Einstieg in die Arbeit mit dieser Gruppe zu erleichtern, Daten vergleichbar zu machen und zukünftige Artbeschreibungen und Wiederbeschreibung zu vereinheitlichen und zu verbessern, habe ich ein Protokoll erstellt (Häussermann, 2003h; Häussermann, *in review c*), nach dem skelettlose Hexacorallia gesammelt, konserviert und untersucht werden sollen. Außerdem habe ich eine Auswahl der wichtigsten und hilfreichsten Literatur zusammengestellt (Häussermann, *in review c*). Das Protokoll kann ebenso von Taxonomen wie auch von Wissenschaftlern anderer Disziplinen standardmäßig für skelettlose Hexacorallia des Flachwassers verwendet werden.

Ergebnis

Protokoll für das Sammeln und Bearbeiten von skelettlosen Hexacorallia (siehe Häussermann, *in review c*)

Diskussion

Fast alle chilenischen Arten sind anhand von Größe, Habitus und Farbmuster oder mit einer einfachen morphologischen Untersuchung *in vivo* gut unterscheidbar, oft sogar schon *in situ*. Zum Beispiel sind sich die beiden im selben Habitat vorkommenden Flachwasserarten *Phymactis papillosa* und *Phymanthea pluvia* morphologisch zwar sehr ähnlich, *in vivo* jedoch durch ihre Farben leicht zu unterscheiden (Fig. 10) (Häussermann, 2001; Häussermann, *in review a*). Die zwei sublitoralen magellanischen Arten *Bolocera* aff. *occidua* und *Bolocerosopsis platei* dagegen sind neben ihrer morphologischen Ähnlichkeit zusätzlich sehr ähnlich gefärbt (Fig. 11) und beide können ihre Tentakel nicht kontrahieren. Bei stärkerer Störung (z.B. beim Sammeln) wirft *B. aff. occidua* jedoch teilweise ihre Tentakel ab, wozu *B. platei* nicht fähig ist. Der tentakuläre Sphinkter kann zwar auch an konserviertem Material dokumentiert werden, dies ist jedoch sehr zeitaufwendig und benötigt Erfahrung.

Nur die *in vivo*-Untersuchung der kragenartigen Rosette von *Oulactis concinnata* ermöglichte es, deren zarte Struktur zu entschlüsseln und damit die Gattung *Oulactis* zu revidieren (Häussermann, 2003e) (Fig. 2a, b). Ohne die SCUBA-Tauchtechnik wäre es nicht möglich gewesen, große Kolonien von *Cereus herpetodes* zu sammeln, an Hand deren der Beweis für

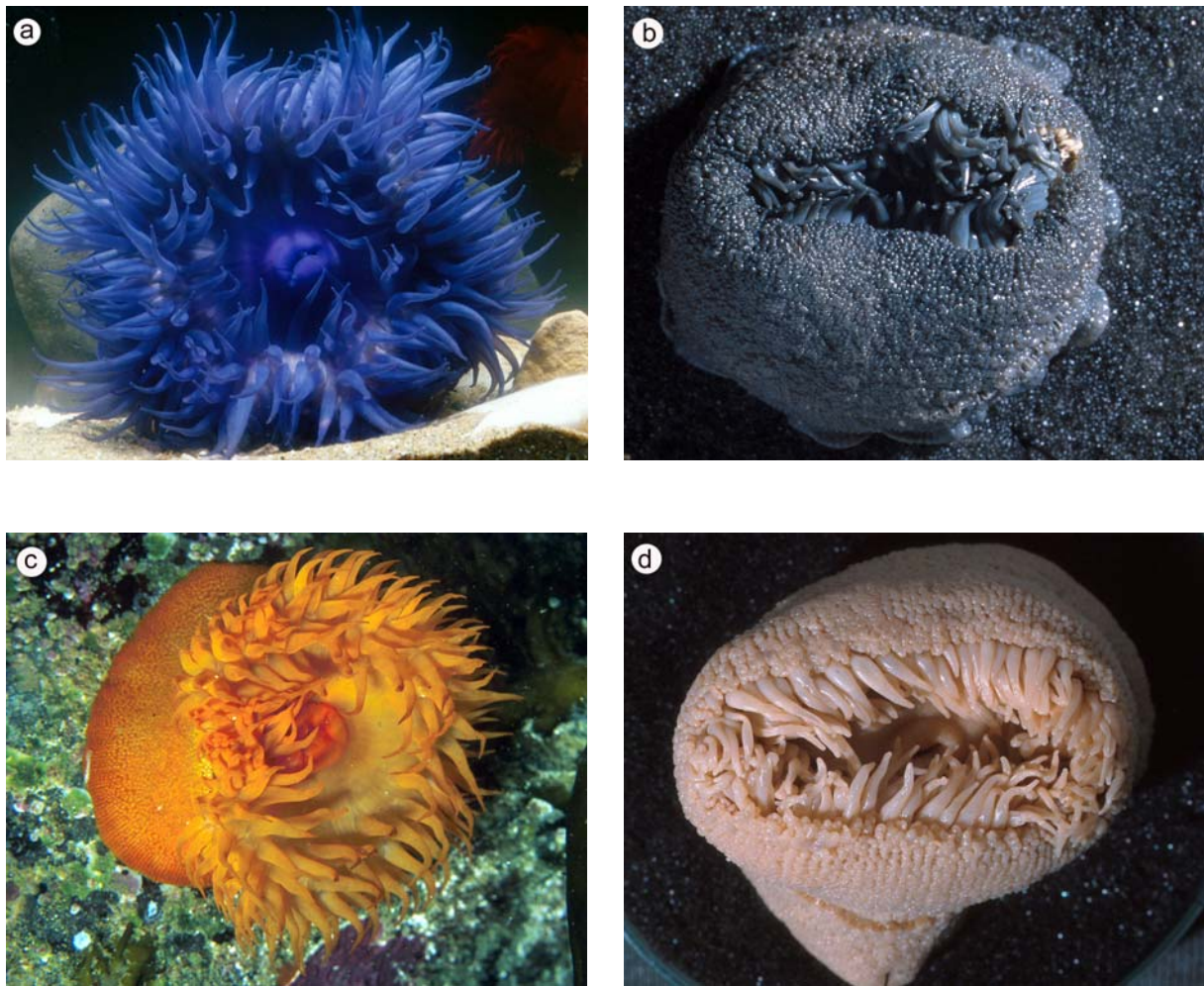


Fig. 10. *Phymactis papillosa* (var. *cyanea*) (a,b) und *Phymanthea pluvia* (c,d) sind *in vivo* leicht unterscheidbar, in konserviertem Zustand sind sie morphologisch extrem ähnlich. Größe der abgebildeten Tiere: *in vivo* 7 – 8 cm Ø, konserviert 5 – 6 cm Ø.

die Existenz von Kolonialität bei Seeanemonen erbracht werden konnte (Häussermann & Försterra, 2003). SCUBA-Tauchen sollte deshalb nicht mehr nur als ein Hobby von Meeresbiologen, sondern als eine zeitgemäße und notwendige Sammeltechnik für sublitorale Arten angesehen werden.

Es ist wichtig, Bestimmung nicht mit Taxonomie zu verwechseln. Taxonomie ist die Arbeit von Spezialisten, während der Bestimmungsprozess jedem Wissenschaftler möglich sein sollte. Wegen der früheren technischen Beschränkungen bei der Arbeit im Infralitoral wurde traditionell großteils mit konserviertem Material gearbeitet. Die Beschreibungen sublitoraler Arten enthalten in der Regel kaum Lebendinformation. Immer mehr Studien zeigen jedoch, dass die Aussagekraft einiger traditionell zur Bestimmung verwendeter Merkmale, wie z.B. Größe der Nesselkapseln und Form verschiedener Muskeln, zumindest bei manchen Gattun-

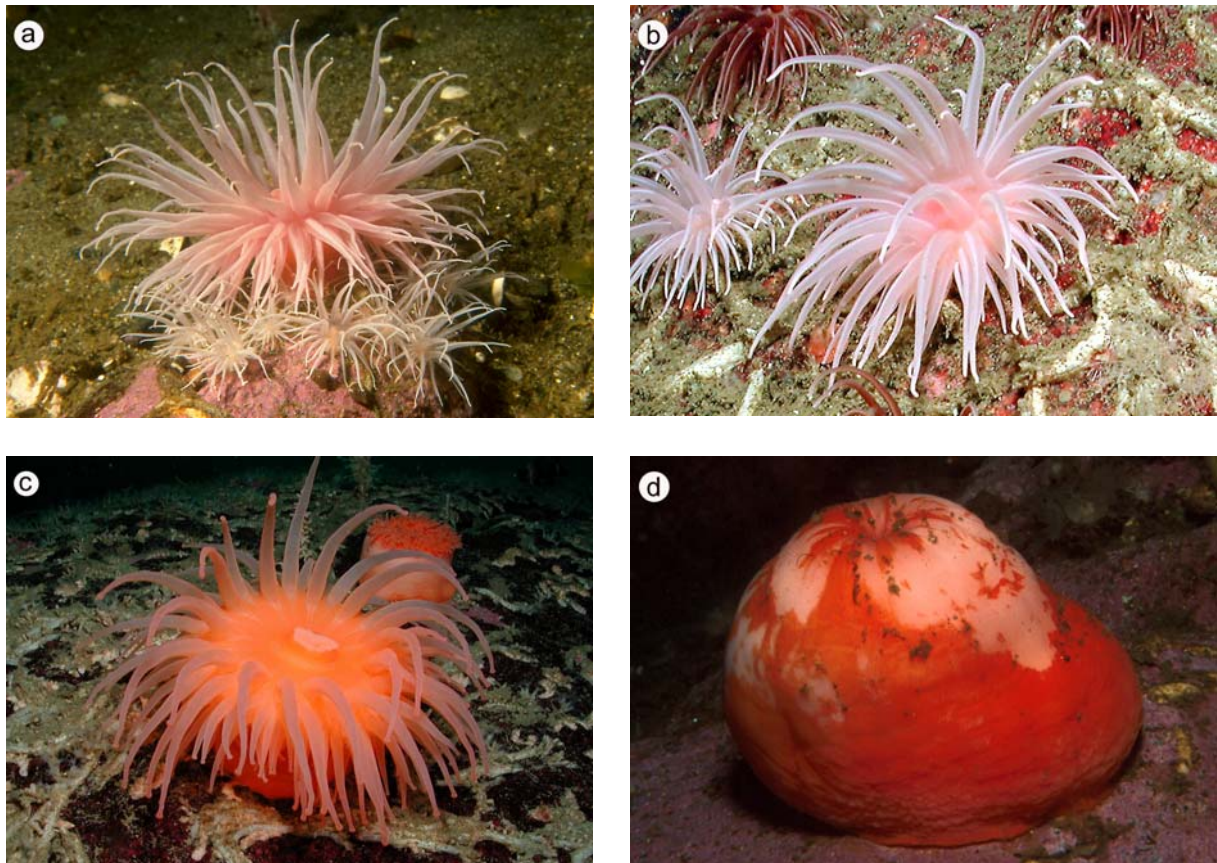


Fig. 11. *Boloceroopsis platei* **a)** und *Bolocera* aff. *occidua* **b)** sind im Habitat kaum zu unterscheiden. Beide Arten können ihre Tentakel nicht kontrahieren, aber nur *B.* aff. *occidua* wirft bei Störung Tentakel ab. **c) – d)** *Actinostola chilensis* kann ihre Tentakel bei Störung komplett vom Mauerblatt bedecken. Größe der abgebildeten Tiere: Ø ca. 8 bis 9 cm.

gen fragwürdig ist (Riemann-Zürneck, 1971; Riemann-Zürneck, 1978; England, 1987; Häusermann, *in review b*). Umso wichtiger ist es, zusätzliche Unterscheidungsmerkmale zu finden. Lebendmerkmale können und sollen morphologische und histologische Untersuchungen zwar nie komplett ersetzen, sie sollten jedoch als wichtiger Bestandteil einer Artbeschreibung angesehen und, soweit es die Situation erlaubt, immer mit aufgenommen werden. Die Erfassung, Auswertung, Verbreitung und Archivierung von Daten zu den lebenden Tieren stellt im digitalen Zeitalter kaum ein Problem mehr dar. Es bleibt jedoch die Problematik, dass neu gewonnene Informationen über lebende Tiere nur schwer mit den bestehenden älteren Beschreibungen in Verbindung gebracht werden können. Es sind umfangreiche und standardisierte Wiederbeschreibungen eines Großteils der Arten nötig, um diese Kluft zu schließen. Nur durch die konsequente Integration von *in vivo* und *in situ* Merkmalen in moderne Artbeschreibungen (Tab. 4) kann es gelingen, die existierenden Beschreibungen konservierter Tiere mit deren Erscheinungsbild *in situ* zu korrelieren. Eine breite Anwendung des vorgeschlagenen Protokolls durch Taxonomen, aber auch durch andere Wissenschaftler, die mit

Tabelle 4: Neue integrative Ansätze für das Sammeln, Bearbeiten und Beschreiben skelettloser Hexacorallia am Beispiel chilenischer Seeanemonen.

Material	Methode	Daten	Produkte
Lebende Tiere <i>in situ</i> und <i>in vivo</i>	<ul style="list-style-type: none"> ▸ <i>in situ</i>-Beobachtungen (SCUBA-Tauchen)* ▸ Aquarienbeobachtungen* ▸ Photographie*, Video* ▸ Messung von Umweltparametern* ▸ Untersuchung und Dokumentation explodierter Cnidae* 	<ul style="list-style-type: none"> ▸ assoziierte Arten, .. ▸ Räuber, Beute, .. ▸ Farbmuster, Morphologie ▸ typisches Verhalten ▸ Position im Habitat, .. ▸ physikalische und chemische Parameter ▸ Kategorien und typische Strukturen explodierter Cnidae, Fotos und Dauerpräparate 	Feldführer, Internetseiten Publikationen, Monographien, Datenbanken, Tabellarische Bestimmungsschlüssel
(Optimal) konserviertes Material	<ul style="list-style-type: none"> ▸ morphologische Untersuchungen ▸ histologische Untersuchungen ▸ Cnidae (Statistik*) ▸ molekulare Methoden* 	<ul style="list-style-type: none"> ▸ externe und interne Morphologie ▸ Gastrocoelinhalt ▸ Dauerpräparate: Form der Muskeln, Geschlecht,.. ▸ Größenstatistik und Verteilung der Cnidae ▸ DNA Sequenzen, Isoenzyme etc. 	

* moderne Methoden

skelettlosen Hexacorallia arbeiten, kann die Verfügbarkeit von fehlender Information fördern. Diese Information ist essentiell für dringend benötigte, detaillierte, regionale Bestimmungsschlüssel. Wenn ein Spezialist die Fauna einer Region und deren Variabilität gut kennt und so die Verwendbarkeit der verschiedenen Merkmale einschätzen kann, ist es möglich, solche Schlüssel sowohl für konservierte als auch für lebende Tiere zu erstellen. Um dem Fehlen dichotomer Bestimmungsentscheidungen und dem Auftreten von typischen Merkmalskombinationen gerecht zu werden, müssen solche Bestimmungshilfen tabellarisch sein.

Es ist nicht nur eine ethische Offensichtlichkeit, dass Biologen fähig sein sollten, die Tiere, mit denen sie arbeiten, auch in lebendem Zustand zu bestimmen. Es existiert auch eine sehr konkrete Nachfrage aus der Praxis nach Hilfe bei der Bestimmung, vor allem von leben-

den Tieren. Daher muss es die Aufgabe von Taxonomen sein, die Korrelation zwischen der Beschreibung konservierten Materials und den lebenden Tieren herzustellen und detaillierte Bestimmungsschlüssel zu erstellen, um die heutige katastrophale Situation in Regionen wie dem Südostpazifik zu verbessern. Nur so können die skelettlosen Hexacorallia die wissenschaftliche Aufmerksamkeit erfahren, die ihrer Häufigkeit und Rolle im Ökosystem entspricht.

f) Warum keine molekularen Methoden?

Man ist sich einig: die Taxonomie steckt in einer Krise und es gibt immer weniger Taxonomen (Gaston & May, 1992). Unter anderem auch deshalb intensiviert sich in den letzten Jahren die Diskussion über die Bedeutung molekularer Methoden für die Taxonomie. Tautz et al. (2002; 2003) schlagen vor, diese Krise mit einer auf DNA basierenden Methodik zu lösen (Stichwort DNA-Taxonomie): Jede Art bekommt ein „identification tag“, d.h. eine DNA-Sequenz als universelle Standardreferenz. Wenn genug Arten in einen Katalog aufgenommen sind, können Artbestimmungen von Routine-Sequenzierlabors getätigt werden. Die Idee ist reizvoll. Ich würde jedoch nicht so weit gehen, die Sequenz als Hauptreferenz einer Art zu verwenden. Ebenso wenig befürworte ich, die Zugabe einer DNA-Sequenz zu Artneubeschreibungen obligatorisch zu machen. Letzteres würde Entwicklungsländer mit weniger finanziellen Ressourcen für diese Art von Arbeit stark benachteiligen (Seberg et al., 2003) sowie eine zusätzliche Anforderung zu dem sowieso schon langsamen Prozess der Artbeschreibung hinzufügen (Mallet & Willmott, 2003). Ein weiteres Problem liegt darin, dass die Entscheidung getroffen werden muss, welche Gensequenz geeignet ist, und dies ist besonders bei schwierigen Tiergruppen alles andere als eindeutig. Und so wie Morphologie ihre Schwächen und Probleme hat, ist die Arbeit mit DNA nicht frei davon (Lipscomb et al., 2003; Seberg et al., 2003). Genauso wie man nicht ein einziges morphologisches Merkmal verwendet, um eine Art zu definieren, sollten wir auch nicht eine einzige Sequenz dazu verwenden (Mallet & Willmott, 2003). Die erste Priorität muss immer noch darin liegen, die Organismen in einem möglichst großen Zusammenhang zu kennen (Dunn, 2003) und Ziel sollte es sein, ihre Komplexität in ihrer Gesamtheit soweit wie möglich zu erfassen. Molekulare Daten sind v.a. für Arten geeignet, die morphologisch nicht oder sehr schlecht unterscheidbar sind (Proudlove & Wood, 2003). Molekulare Techniken sind deshalb nicht als konkurrierende Methoden zu traditioneller Taxonomie zu sehen, sondern als zeitgemäße Ergänzung. Diese Techniken sollen und werden die klassische Taxonomie jedoch nie ganz ersetzen können.

Bei einigen taxonomisch relativ gut untersuchten Gruppen skelettloser Hexacorallia wurden molekulare Techniken auf Familien-, Gattungs- oder Artniveau bereits angewandt (Sole-Cava et al., 1994; McFadden et al., 1997; Daly, 2002). Für eine kürzlich erschienene phylogenetische Studie über die Unterteilung der Hexacorallia wurden neben morphologischen auch molekulare Daten mit einbezogen (Daly et al., 2003). Trotzdem gibt es noch etliche Probleme beim Anwenden molekularer Techniken bei Anthozoa (Pinto et al., 2000): viele

Seeanemonen besitzen Zooxanthellen, deren DNA sauber von der Aktinien-DNA getrennt werden muss. Außerdem erschweren die großen Mengen an Polysacchariden und Schleim, autolytischen Enzymen sowie der hohe Wassergehalt den Extraktions- und Konservierungsprozess. Die intraspezifische Variabilität der Nukleotidsequenzen mitochondrialer Gene, die bevorzugt in Populationsstudien verwendet werden, ist bei Anthozoa extrem gering. Diese ungewöhnlich langsame Evolution mitochondrialer RNA bei Anthozoa verhindert die Anwendung dieser bei anderen Gruppen üblichen Sequenzen für Populationsstudien (Shearer et al., 2002). Die wenigen Forscher, die bisher genetisch mit Seeanemonen gearbeitet haben, waren meist keine Taxonomen. Deshalb sind Bestimmungen z. T. unsicher und existierende taxonomische Problematiken wurden nicht erkannt. Wenn im Nachhinein nicht klar ist, mit welchen Arten oder Gattungen gearbeitet wurde, bzw. auf welcher taxonomischen Ebene die Primer aussagekräftig sind, bleiben die Ergebnisse nutzlos. Besonders bei Gattungen, die bei näherem Hinsehen nicht monophyletisch sind, sondern Arten beinhalten, die bei einer Revision verschiedenen Gattungen zugeordnet werden müssten, ergeben sich ernsthafte Probleme. Nach wie vor sind aber ein großer Teil der Aktiniengattungen grundlegend revisionsbedürftig. Die Molekularbiologie bei den skelettlosen Hexacorallia steckt daher noch in der Experimentierphase und der breite Durchbruch, der diese Techniken zur Routine machen könnte, steht noch aus. Meiner Meinung nach liegt die Lösung in einer engen Kooperation von Taxonomen und Molekularbiologen. Der Anwendung der DNA-Taxonomie sollte sich kein Taxonom entziehen, ebenso wie jeder gute Molekularbiologe die Organismen, die zu seinen Sequenzen gehören, kennen sollte.

In der vorliegenden Promotionsarbeit wurden bewusst noch keine molekularen Techniken angewandt. Aufgrund der bestehenden taxonomischen Probleme und der oben erwähnten technischen Schwierigkeiten erschien mir dieser Schritt verfrüht. Für eine Doktorarbeit mit ihren zeitlichen und finanziellen Beschränkungen war das Risiko zu hoch, viel Zeit und Material in eine Richtung zu investieren, die noch zu wenig Aussichten auf Erfolg versprach. In ausgewählten und geeignet erscheinenden Fällen und unter fachlich qualifizierter Anleitung werden molekulare Techniken in meinem nächsten Projekt zum Einsatz kommen.

Ausblick

Die durchgeführten Studien sollen einen Überblick über das Themenspektrum der Seeanemonensystematik im Allgemeinen und über die chilenischen Seeanemonen im Speziellen geben. Ich habe gezielt Artneu- und Wiederbeschreibungen, Gattungsrevisionen sowie Fragestellungen zur Biologie, Ökologie und Zoogeographie herausgegriffen, um möglichst viele Beispiele systematischer Arbeit aufzuzeigen und mich in die verschiedenen Aspekte einzuarbeiten. Wegen der Grenzen, die durch eine Dissertation gesetzt sind, konnten in den vorliegenden Veröffentlichungen bei weitem nicht alle gesammelten Daten und es konnte auch nicht die gesamte gewonnene Erfahrung zur Anwendung kommen. Sie dienen als Grundstock für das geplante post-doc Projekt.

Bei der bisherigen Arbeit haben sich einige Aspekte als zentral herauskristallisiert und neue Fragestellungen sind aufgetaucht, die Anstoß zu Arbeitshypothesen geben. In Chile scheinen Seeanemonen eine zentrale Rolle im marinen Ökosystem zu spielen. Ein erster Schritt bei der Entschlüsselung der ökologischen Rolle ist es, die Lebenszyklen zu kennen. Die Reproduktionsbiologie ist bisher nur bei wenigen Beispielarten wie *Diadumene luciae*, *Nematostella vectensis* oder *Metridium farcimen* im Detail studiert worden (Shick & Lamb, 1977; Minasian, 1982; Sebens, 1982; Schäfer, 1984; Schäfer, 1985; Bucklin, 1987; Chia et al., 1989; Hand & Uhlinger, 1992; Yanagi et al., 1999). Die nur exemplarisch bearbeiteten chilenischen Aktinien mit ihrem Reichtum an Fortpflanzungsmodi sind eine ideale Zielgruppe für "life history"-Studien.

Molekulare Untersuchungen sind notwendig um dort anzusetzen, wo morphologische Studien an ihre Grenzen stoßen. An der University of Ohio werde ich in Zusammenarbeit mit Dr. Marymegan Daly molekulare Untersuchungen an chilenischen *Anthopleura*- und *Bunodactis*-Arten durchführen. Außerdem plane ich zusammen mit Dr. Allen Collins an der Universität Hannover die molekulare Untersuchung der kolonialen Seeanemone *Cereus herpetodes*, um deren phylogenetische Stellung innerhalb der Hexacorallia zu klären.

Kontakte zu argentinischen Forschern ermöglichen mir, lebende Exemplare der argentinischen Art *Actinostola crassicornis* nach einer geplanten Dredge-Expedition im März 2004 zu erhalten. Mit Hilfe dieses Materials werde ich die von mir vorgeschlagenen Lebendmerkmale zur Unterscheidung südamerikanischer *Actinostola*-Arten testen (Häussermann, *in review b*).

Die Aktinienfauna der chilenischen Fjorde zeigt viele Ähnlichkeiten zur Fauna der neuseeländischen Fjorde, die ebenfalls sehr unvollständig bearbeitet ist. Erste neuere Studien

weisen auch in Neuseeland auf eine hohe Diversität hin (Ocaña Vicente, 1997). In Zusammenarbeit mit Dr. Oscar Ocaña ist ein Vergleich der Anthozoenfauna Chiles und Neuseelands geplant.

Um dem immer lauter werdenden Ruf nach Hilfe mit der Bestimmung südostpazifischer Seeanemonen nachzukommen, plane ich einen zeitgemäßen Bestimmungsführer der häufigsten Flachwasserarten. Dafür müssen einige der noch unidentifizierten Arten sicher bestimmt sowie weitere Gattungen revidiert werden. Entsprechende Veröffentlichungen stellen weitere Schritte auf dem Weg einer Monographie der südostpazifischen Aktinienarten dar.

Literaturverzeichnis

- Acuña, F. H., Excoffon, A. C., Zamponi, M. O. & Ricci, L. (2003): Importance of Nematocysts in Taxonomy of Acontiarian Sea Anemones (Cnidaria, Actiniaria): A Statistical Comparative Study. *Zool. Anz.* 242: 75-81.
- Balech, E. (1954): División Zoogeográfica del Litoral Sudamericano. *Rev. Biol. Mar (Valparaíso)* 4: 184-195.
- Berntson, E. A., France, S. C. & Mullineaux, L. S. (1999): Phylogenetic relationships within the class Anthozoa (Phylum Cnidaria) based on nuclear 18S rDNA sequences. *Mol. Phyl. Evol.* 13: 417-433.
- Brace, R. C. (1981): Intraspecific Aggression in the Colour Morphs of the Anemone *Phymactis clematis* from Chile. *Mar. Biol.* 64: 85-93.
- Brattström, H. & Johanssen, A. (1983): Ecological and regional zoogeography of the marine benthic fauna of Chile. Report No. 49 of the Lund University Chile Expedition 1948-49. *Sarsia* 68: 289-339.
- Bridge, D., Cunningham, C. W., Schierwater, B. & DeSalle, R. (1992): Class-level relationships in the phylum Cnidaria: Evidence from mitochondrial genome structure. *Proc. Nat. Acad. Sc. US* 89: 8750-8753.
- Bridge, D., Cunningham, C. W., DeSalle, R. & Buss, L. W. (1995): Class-level relationships in the phylum Cnidaria: molecular and morphological evidence. *Mol. Biol. Evol.* 12: 679-689.
- Bucklin, A. (1987): Adaptive advantages of patterns of growth and asexual reproduction of the sea anemone *Metridium senile* (L.) in intertidal and submerged populations. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 110: 225-243.
- Bustamante, R. H. & Castilla, J. C. (1990): Impact of Human Exploitation on Populations of the Intertidal Southern Bull-kelp *Durvillea antarctica* (Phaeophyta, Durvilleales) in Central Chile. *Biol. Cons.* 52: 205-220.
- Cairns, S. D. (1982): Antarctic and Subantarctic Scleractinia. *Antarct. Res. Ser.* 34: 1-74.
- Carlgren, O. (1899): Zoantharien. *Hamb. Magelh. Sammlr.* 4: 1-48.
- Carlgren, O. (1920): Actiniaria und Zoantharia von Juan Fernandez und der Osterinsel. Pp. 145-160 in: Skottsberg The Natural History of Juan Fernandez and Easter Islands III.
- Carlgren, O. (1924): Papers from Dr. Th. Mortensen's Pacific Expedition 1914-16. XXI. Actiniaria from New Zealand and its Subantarctic Islands. *Videnskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Forening (Copenhagen)* 77: 179-261.
- Carlgren, O. (1925): On *Bolocerooides*, *Bunodeopsis* and their supposed allied genera. *Arkiv für Zoologi* 17 A: 1-20.
- Carlgren, O. (1927): Actiniaria and Zoantharia. Pp. 1-102 in: Odhner, T. Further Zoological Results of the Swedish Antarctic Expedition 1901-1903. P.A. Norstedt & Söner, Stockholm.
- Carlgren, O. (1928): Actiniaria der Deutschen Tiefsee-Expedition. *Wiss. Ergebn. d. Deutsch. Exped.* 22: 125-266.
- Carlgren, O. (1945): Further contributions to the knowledge of the cnidom in the Anthozoa especially in the Actiniaria. *Kungliga Fysiografiska Sällskapets Handlingar* 56: 1-24.
- Carlgren, O. (1949): A survey of the Ptychodactiaria, Corallimorpharia and Actiniaria. *Kungl. Svens. Vetens. Akad. Handl., Fjärde Ser.* 1: 1-121.
- Carlgren, O. (1949b): Corallimorpharia, Actiniaria and Zoantharia from New South Wales and South Queensland. *Arkiv För Zoologi* 1: 131-146.
- Carlgren, O. (1950): Actiniaria and Zoantharia from South Australia. *Kungliga Fysiografiska Sällskapets I: Lund Förhandlingar* 20: 121-135 [reprint 121-115].
- Carlgren, O. (1951): The actinian fauna of the Gulf of California. *Proc. US Nat. Mus.* 101: 415-449.
- Carlgren, O. (1954): Actiniaria and Zoantharia from South and West Australia with comments upon some Actiniaria from New Zealand. *Arkiv für Zoologi* 6: 571-595.
- Carlgren, O. (1959): Reports of the Lund University Chile Expedition 1948-49 38. Corallimorpharia and Actiniaria with description of a new genus and species from Peru. *Lunds Universitets Årsskrift N. F. Avd. 2* 56: 1-39.
- Carter, D. V. (1965): Actinias de Montemar, Valparaíso. *Rev. Biol. Mar (Valparaíso)* 12: 129-160.
- Castilla, J. C. (1976): Parques y reservas marítimas chilenas - necesidad de creación, probables localizaciones y criterios básicos. *Med. Amb.* 2: 70-80.
- Castilla, J. C. (1981): Perspectivas de investigación en estructura y dinámica de comunidades intermareales rocosas de Chile central. II. Depredadores de alto nivel trófico. *Med. Amb.* 5: 190-215.
- Castilla, J. C. & Bahamondes, I. (1979): Observaciones conductuales y ecológicas sobre *Lutra felina* (Molina) 1782 (Carnívora: Mustelidae) en las zonas Central y Centro-Norte de Chile. *Arch. Biol. Med. Exp.* 12: 119-132.

- Castilla, J. C. & Durán, L. R. (1985): Human exclusion from the rocky intertidal zone of central Chile: the effects on *Concholepas concholepas* (Gastropoda). *OIKOS* 45: 391-399.
- Chen, C. A., Odorico, D. M., Ten Lohuis, M., Veron, J. E. N. & Miller, D. J. (1995): Systematic Relationships within the Anthozoa (Cnidaria: Anthozoa) Using the 5'-end of the 28S rDNA. *Mol. Phyl. Evol.* 4: 175-183.
- Chia, F.-S. (1976): Sea anemones reproduction: patterns and adaptive radiations. In: Mackie, G. O. (ed.), *Coelenterate Ecology and Behaviour*, Plenum, New York: 261-270.
- Chia, F.-S., Lützen, J. & Svane, I. (1989): Sexual reproduction and larval morphology of the primitive anthozoan *Gonactinia prolifera* M. Sars. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 127: 13-24.
- Daly, M. (2002): A systematic revision of the Edwardsiidae. *Inv. Biol.* 121: 212-225.
- Daly, M. (2003): A redescription of three species of sea anemones (Cnidaria: Anthozoa: Actiniidae) from the Gulf of California, including *Isoaulactinia hespervolita* n. sp. *Pac. Sci. Accepted*.
- Daly, M., Fautin, D. G. & Cappola, V. A. (2003): Systematics of the Hexacorallia (Cnidaria: Anthozoa). *Zool. J. Linn. Soc.* 139: 419-437.
- Dana, J. D. (1846): Art. VII. - On zoophytes. *American Journal of Science and Arts* 2: 64-69.
- Davis, A. R. (1995): Over-exploitation of *Pyura chilensis* (Ascidiacea) in southern Chile: The urgent need to establish marine reserves. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 68: 107-116.
- Dayton, P. K. (1971): Competition, disturbance, and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecol. Monogr.* 41: 351-389.
- Dayton, P. K., England, K. W. & Robson, E. A. (1995): An unusual sea anemone, *Dactylanthus antarcticus* (Clubb, 1908) (Order Ptychodactiaria), on gorgonians in Chilean fjords. Pp. 135-142. 6th International Conference on Coelenterate Biology.
- Defeo, O. & Castilla, J. C. (1998): Harvesting and economic patterns in the artisanal *Octopus mimus* (Cephalopoda) fishery in a northern Chile cove. *Fish. Res. (Amsterdam)* 38: 121-130.
- den Hartog, J. C. (1987): A redescription of the sea anemone *Bunodosoma biscayensis* (Fischer, 1874) (Actiniaria, Actiniidae). *Zool. Meded.* 61: 533-559.
- Disney, H. (1998): Rescue plan needed for taxonomy. *Nature* 394: 120.
- Dittmann, S., Günther, C.-P. & Schleier, U. (1999): Recolonization of tidal flats after disturbance. In: Dittmann, S. (Ed.): *The Wadden Sea Ecosystem - Stability Properties and Mechanisms*: 174-192; Berlin, Heidelberg, New York (Springer).
- Doumenc, D. (1984): Les actinies bathyales du Chili: un exemple d'utilisation de fichiers informatiques. *Annales de l'Institut Oceanographique* 60: 143-162.
- Dunn, C. P. (2003): Keeping taxonomy based in morphology. *TREE* 18: 270-271.
- Dunn, D. F. (1975): Reproduction of the externally brooding sea anemone *Epiactis prolifera* Verrill, 1869. *Biol. Bull.* 148: 199-218.
- Dunn, D. F. (1982): Sexual Reproduction of Two Intertidal Sea Anemones. *Biotropica* 14: 262-271.
- Dunn, D. F. (1983): Some Antarctic and Sub-Antarctic Sea Anemones (Coelenterata: Ptychodactiaria and Actiniaria). *Biology of the Antarctic Seas XIV Antarctic Research Series* 39: 1-67.
- England, K. W. (1987): Certain Actiniaria (Cnidaria, Anthozoa) from the Red Sea and tropical Indo-Pacific Ocean. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.)* 53: 205-292.
- Fautin, D. G. (1984): More Antarctic and Subantarctic sea anemones (Coelenterata: Corallimorpharia and Actiniaria). *Biology of the Antarctic Seas XIV Antarctic Research Series* 41: 1-42.
- Fautin, D. G. (1988): Anthozoan dominated benthic environments. Pp. 231-236. *Proceedings of the 6th International Coral Reef Symposium, Australia*.
- Fautin, D. G. & Lowenstein, J. M. (1992): Phylogenetic Relationships among Scleractinians, Actinians, and Corallimorpharians (Coelenterata: Anthozoa). Pp. 665-670. *Proceedings of the Seventh International Coral Reef Symposium, Guam*.
- Fautin, D. G. & Barber, B. R. (1999): *Maractis rimicarivora*, a new genus and species of sea anemone (Cnidaria: Anthozoa: Actiniaria: Actinostolidae) from an Atlantic hydrothermal vent. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 122: 624-631.
- Försterra, G. & Häussermann, V. (2001): Large assemblages of azooxanthellate Scleractinia (Cnidaria: Anthozoa) in shallow waters of South Chilean fjords. Pp. 155. *Terra Nostra 4th Annual Meeting of the Gesellschaft für Biologische Systematik, GfBS, Oldenburg, Germany*.
- Försterra, G. & Häussermann, V. (2003): First report on large scleractinian (Cnidaria: Anthozoa) accumulations in cold-temperate shallow water of south Chilean fjords. *Zool. Verh. (Leiden)* 345: 117-128.
- France, S. C., Rosel, P. E., Agenbroad, J. E., Mullineaux, L. S. & Kocher, T. D. (1996): DNA sequence variation of mitochondrial large-subunit rRNA provides support for a two-subclass organization of the Anthozoa (Cnidaria). *Mol. Mar. Biol. Biotechnol.* 5: 15-28.

- Francis, L. (1988): Cloning and Aggression among Sea Anemones (Coelenterata: Actiniaria) of the Rocky Shore. *Biol. Bull.* 174: 241-253.
- Gaston, K. J. & May, R. M. (1992): Taxonomy of taxonomists. *Nature* 356: 281-282.
- Geller, J. B. & Walton, E. D. (2001): Breaking up and getting together: Evolution of symbiosis and cloning by fission in sea anemones (genus *Anthopleura*) inferred from a molecular phylogeny. *Evol.* 55: 1781-1794.
- Grasshoff, M. (1987): Sessile Tiere des Meeres; Evolutionswege - Konstruktionen - Lebensräume. *Nat. Mus.* 117: 369-386.
- Grasshoff, M. & Gudo, M. (1998): Die Evolution der Coelenteraten II. Solitäre und koloniale Polypen. *Nat. Mus.* 128: 329-341.
- Hand, C. & Uhlinger, K. R. (1992): The culture, sexual and asexual reproduction, and growth of the sea anemone *Nematostella vectensis*. *Biol. Bull.* 182: 169-176.
- Haszprunar, G. (2003): Species descriptions - not only "descriptive" but a framework of hypotheses in: Melzer, R. & Schrödl, M., (eds). *Org. Divers. Evol.* 5th GfBS Annual Meeting, Dresden.
- Häussermann, V. (1998 (unpublished)): Beiträge zur Aktinienfauna Chiles (Cnidaria, Anthozoa); Teil 2. 181 pp., Diploma thesis, Ludwig-Maximilians-Universität, München.
- Häussermann, V. (2001): A novel approach to sampling and description of non-scleractinian hexacorals exemplified by Chilean sea anemones. Pp. 164. *Terra Nostra* 4th Annual Meeting of the Gesellschaft für Biologische Systematik, GfBS, Oldenburg, Germany.
- Häussermann, V. (2002a): Reproductive patterns in Chilean sea anemones. Pp. 97. *Zoology* 95th Annual Meeting of the Deutsche Zoologische Gesellschaft, DZG, Halle, Germany.
- Häussermann, V. (2002b): Coloniality in Anthozoa. 5th Annual Meeting of the Gesellschaft für Biologische Systematik, GfBS, Munich, Germany.
- Häussermann, V. (2002c): Do sea anemones inhibit resettlement of economically interesting species? Pp. 35-37 in: Valdebenito, M., (ed). *Restoration of benthic invertebrate populations: Genetics, Diseases & Ecology*, Coquimbo, Chile. Universidad Católica del Norte.
- Häussermann, V. (2003a): Ordnung Ceriantharia (Zylinderrosen). In: Hofrichter, R. (Hrsg.), *Das Mittelmeer, Fauna, Flora, Ökologie, Band II/1, Bestimmungsführer*, Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin: 450-453
- Häussermann, V. (2003b): Ordnung Actiniaria (Seeanemonen, Aktinien). In: Hofrichter, R. (Hrsg.), *Das Mittelmeer, Fauna, Flora, Ökologie, Band II/1, Bestimmungsführer*, Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin 2003: 476-499
- Häussermann, V. (2003c): Ordnung Corallimorpharia (Korallenanemonen). In: Hofrichter, R. (Hrsg.), *Das Mittelmeer, Fauna, Flora, Ökologie, Band II/1, Bestimmungsführer*, Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin 2003: 499-501
- Häussermann, V. (2003d): Ordnung Zoantharia (= Zoanthiniaria, Zoanthidae) (Krustenanemonen). In: Hofrichter, R. (Hrsg.), *Das Mittelmeer, Fauna, Flora, Ökologie, Band II/1, Bestimmungsführer*, Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin 2003: 501-505
- Häussermann, V. (2003e): Redescription of *Oulactis concinnata* (Drayton in Dana, 1846) (Cnidaria: Anthozoa), an actiniid sea anemone from Chile and Perú with special fighting tentacles; with a preliminary revision of the genera with a "frond-like" marginal ruff. *Zool. Verh. (Leiden)* 345: 173-207.
- Häussermann, V. (2003f): Diversity of shallow water anthozoans of South Chilean fiords - an overview. Pp. 43. *XXIII Congreso de Ciencias del Mar*, Universidad de Magallanes, Punta Arenas, Chile. Sociedad Chilena de Ciencias del Mar.
- Häussermann, V. (2003g): Distribution patterns of South American and Antarctic sea anemones (Cnidaria: Anthozoa). IBMANT and ANDEEP meeting, Ushuaia, Argentina.
- Häussermann, V. (2003h): Sea anemone taxonomy: problems, their consequences and solutions exemplified by Chilean species. Pp. 41-42. *VII International Congress on Coelenterate Biology*, University of Kansas, Lawrence, Kansas.
- Häussermann, V. (*in review a*): Redescription of *Phymactis papillosa* (Lesson, 1830) and *Phymanthea pluvia* (Drayton in Dana, 1846) (Cnidaria: Anthozoa), two actiniid sea anemones from the south east Pacific with a discussion of the genera *Phymactis*, *Bunodosoma* and *Phymanthea*. *Zool. Meded.*
- Häussermann, V. (*in review b*): The sea anemone genus *Actinostola* Verrill, 1883: variability and utility of traditional taxonomic features; and a re-description of *Actinostola chilensis* McMurrich, 1904. *Pol. Biol.*
- Häussermann, V. (*in review c*): Identifications and taxonomy of soft-bodied hexacorals: problems, their consequences and solutions exemplified by Chilean species; with a protocol for sampling, preservation and examination of sea anemones. *J. Mar. Biol. Ass. UK.*

- Häussermann, V. & Försterra, G. (2001): A new species of sea anemone from Chile, *Anemonia alicemartinae* n. sp. (Cnidaria: Anthozoa). An invader or an indicator for environmental change in shallow water? *Org. Divers. Evol.* 1: 211-224.
- Häussermann, V. & Försterra, G. (2003): First evidence for coloniality in sea anemones. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 257: 291-294.
- Hertwig, R. (1882): Die Actinien der Challengerexpedition. 149 pp. Gustav Fischer, Jena.
- Jackson, J. B. C. (1985): Distribution and ecology of clonal and aclonal benthic invertebrates. Pp. 297-356 in: Jackson, J. B. C., Buss, L. W. & Cook, R. E. *Population Biology of Clonal Organisms*. Yale University Press, New Haven.
- Koehl, M. A. R. (1977): Effects of sea anemones on the flow forces they encounter. *J. Exp. Biol.* 69: 87-105.
- Koehl, M. A. R. (1982): The interaction of moving water and sessile organisms. *Scient. Amer.* 247: 124-132.
- Krell, F.-T. (2002): Why impact factors don't work for taxonomy. *Nature* 415: 957.
- Lancellotti, D. A. & Vásquez, J. A. (1999): Biogeographical patterns of benthic macroinvertebrates in the South-eastern Pacific littoral. *J. Biogeogr.* 26: 1001-1006.
- Lesson, M. (1830): Chapitre XVI. Description des animaux de la famille des Actiniées. Pp. 67-83 in: *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.
- Lipscomb, D., Platnik, N. & Wheeler, Q. (2003): The intellectual content of taxonomy: a comment on DNA taxonomy. *TREE* 18: 65-66.
- López-González, P. J., den Hartog, J. C. & García-Gómez, J. C. (1995): *Onubactis rocioi* gen. et spec. nov., a new species of Actiniidae (Anthozoa: Actiniaria) from the southern Iberian Peninsula. *Zool. Meded.* 69: 375-383.
- Mallet, J. & Willmott, K. (2003): Taxonomy: renaissance or Tower of Babel? *TREE* 18: 57-59.
- Manuel, R. L. (1981 (revised edition 1988)): *British Anthozoa. Keys and Notes for the Identification of the Species*. 241 pp. Academic Press, London, New York, Toronto, Sydney, San Francisco.
- Manuel, R. L. (1995): Class Anthozoa. Pp. 113-133 in: Hayward, P. J. & Ryland, J. S. *Handbook of the Marine Fauna of North West Europe*. Oxford University Press, Oxford, New York.
- McCommas, S. A. (1991): Relationships within the family Actiniidae (Cnidaria, Actiniaria) based on molecular characters. *Hydrobiol.* 216/217: 509-512.
- McFadden, C. S., Grosberg, R. K., Cameron, B. B., Karlton, D. P. & Secord, D. (1997): Genetic relationships within and between clonal and solitary forms of the sea anemone *Anthopleura elegantissima* revisited: evidence for the existence of two species. *Mar. Biol.* 128: 127-139.
- McMurrich, J. P. (1893): Scientific results of explorations by the U. S. Fish Commission Steamer Albatross. No. XXIII. - Report on the Actiniae collected by the United States Fish Commission Steamer Albatross during the winter of 1887-1888. *Proc. US Nat. Mus.* 16: 119-216.
- McMurrich, J. P. (1904): The Actiniae of the Plate Collection. *Zool. Jahrb.* 6 Suppl.: 215-306.
- Minasian, L. L. & Mariscal, R. N. (1979): Characteristics and regulation of fission activity in clonal cultures of the cosmopolitan sea anemone, *Haliplanella luciae* (Verrill). *Biol. Bull.* 157: 478-493.
- Minasian, L. L. J. (1982): The relationship of size and biomass to fission rate in a clone of the sea anemone, *Haliplanella luciae* (Verrill). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 58: 151-162.
- Minelli, A. (2002): The status of taxonomic literature. *TREE* 18: 75-76.
- Ocaña Vicente, O. (1997): Marine Biodiversity - New Zealand sea anemone survey reveals high diversity. *Water & Atmosphere* 5: 6-7.
- Olsson, A. A. (1961): Mollusks of the tropical eastern Pacific, particularly from the southern half of the panamic-pacific faunal Province (Panama to Peru). *Panamic-Pacific Pelecypoda*, Ithaca, N.Y. Paleontological Research Institution.
- 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.
- Paine, R. T. (1966): Food web complexity and species diversity. *Amer. Nat.* 100: 65-75.
- Pearse, J. S. (1994): Cold-water echinoderms break Thorsons rule. Pp. 26-39 in: Eckelbarger, K. J. & Young, C. M. *Reproduction, larval biology, and recruitment in the deep-sea benthos*. Columbia Univ. Press, New York.
- Pearse, J. S., McClintock, J. B. & Bosch, I. (1991): Reproduction of Antarctic Benthic Marine Invertebrates: Tempos, Modes, and Timing. *Amer. Zool.* 31: 65-80.
- Pearse, V. & Francis, L. (2000): *Anthopleura sola*, a new species, solitary sibling species to the aggregating sea anemone, *A. elegantissima* (Cnidaria: Anthozoa: Actiniaria: Actiniidae). *Proc. Biol. Soc. Wash.* 113: 596-608.

- Pinto, S. M., Fernandes-Matioli, F. M. C. & Schlenz, E. (2000): DNA extraction from sea anemone (Cnidaria: Anthozoa) tissues for molecular analysis. *Gen. Mol. Biol.* 23: 601-604.
- Poulin, E. & Feral, J.-P. (1996): Why are there so many species of brooding Antarctic echinoids? *Evol.* 50: 820-830.
- Poulin, E., Palma, A. T. & Feral, J.-P. (2002): Evolutionary versus ecological success in Antarctic benthic invertebrates. *TREE* 17: 218-222.
- Proudlove, G. & Wood, P. J. (2003): The blind leading the blind: cryptic subterranean species and DNA taxonomy. *TREE* 18: 272-273.
- Riemann-Zürneck, K. (1971): Die Variabilität taxonomisch wichtiger Merkmale bei *Actinostola callosa* (Anthozoa: Actiniaria). *Veröff. Inst. Meeresf.* 13: 153-162.
- Riemann-Zürneck, K. (1978): Actiniaria des Südwestatlantik IV. *Actinostola crassicornis* (Hertwig, 1882) mit einer Diskussion verwandter Arten. *Veröff. Inst. Meeresf.* 17: 65-85.
- Riemann-Zürneck, K. (1986a): On some abyssal sea anemones of the North Atlantic (Actiniaria: Hormathiidae). *Mitteil. Hamb. Zool. Mus. Inst.* 83: 7-29.
- Riemann-Zürneck, K. (1986b): Zur Biogeographie des Südwestatlantik mit besonderer Berücksichtigung der Seeanemonen (Coelenterata: Actiniaria). *Helgol. wiss. Meeres.* 40: 91-149.
- Riemann-Zürneck, K. (1991): The benthic deep-water siphonophore *Rhodalia miranda* and other coelenterates in the south-west Atlantic: ecological and oceanographical implications. *Hydrobiol.* 216/217: 481-487.
- Riemann-Zürneck, K. (1997): The deep-sea anemones *Bathypheilia margaritacea* and *Daontesia porcupina* sp. nov. with comments on the family Bathypheiliidae. *J. Mar. Biol. Ass. UK (Cambridge)* 77: 361-374.
- Riemann-Zürneck, K. (1998): How Sessile are Sea Anemones? A Review of Free-living Forms in the Actiniaria (Cnidaria: Anthozoa). *P.S.Z.N.: Mar. Ecol.* 19: 247-261.
- Riemann-Zürneck, K. & Gallardo, V. A. (1990): A new species of sea anemone (*Saccactis coliumensis* n. sp.) living under hypoxic conditions on the central Chilean shelf. *Helgol. wiss. Meeres.* 44: 445-457.
- Romano, S. L. & Cairns, S. D. (2000): Molecular phylogenetic hypothesis for the evolution of scleractinian corals. *Bull. Mar. Sci.* 67: 1043-1068.
- Romano, S. L. & Palumbi, S. R. (1996): Evolution of Scleractinian Corals Inferred from Molecular Systematics. *Science* 271: 640-642.
- Ronquist, F. & Gärdenfors, U. (2003): Taxonomy and biodiversity inventories: time to deliver. *TREE* 18: 269-270.
- Santelices, B., Castilla, J. C., Cancino, J. & Schmiede, P. (1980): Comparative Ecology of *Lessonia nigrescens* and *Durvillea antarctica* (Phaeophyta) in Central Chile. *Mar. Biol.* 59: 119-132.
- Sassaman, C. & Mangum, C. P. (1972): Adaptations to environmental oxygen levels in infaunal and epifaunal sea anemones. *Biol. Bull.* 143: 657-678.
- Schäfer, W. (1984): Fortpflanzung und Entwicklung von *Anemonia sulcata* (Anthozoa, Actiniaria). I. Fortpflanzungszyklus und Struktur der Oocyten vor und nach der Besamung. *Helgol. Meeres.* 38: 135-148.
- Schäfer, W. (1985): Fortpflanzung und Entwicklung von *Anemonia sulcata* (Anthozoa, Actiniaria) II. Frühentwicklung, Blastula und Gastrula. *Helgol. Meeres.* 39: 341-356.
- Schmidt, H. (1972): Prodrum zu einer Monographie der mediterranen Aktinien. *Zoologica* 42: 1-121.
- Schmidt, H. (1974): On Evolution in the Anthozoa. Pp. 533-560. *Proceedings of the Second International Coral Reef Symposium, Brisbane, Australia.*
- Schrödl, M. (2003): Sea slugs of southern South America. 165 pp. *ConchBooks, Bad Kreuznach.*
- Schuchert, P. (1993): Phylogenetic analysis of the Cnidaria. *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.* 31: 161-173.
- Sebens, K. (1998): Marine flora and fauna of the Eastern United States Anthozoa: Actiniaria, Corallimorpharia, Ceriantharia, and Zoanthidae, pp. 1-68. In Carriker, M. R. (Ed.): *NOAA Technical Reports NMFS.*
- Sebens, K. P. (1982): Asexual reproduction in *Anthopleura elegantissima* (Anthozoa: Actiniaria): seasonality and spatial extent of clones. *Ecol.* 63: 434-444.
- Sebens, K. P. & Paine, R. T. (1979): Biogeography of anthozoans along the west coast of South America: habitat, disturbance, and prey availability. Pp. 219-238. *N.Z. DSIR Inf. Ser. 137 Proceedings of the International Symposium on Marine Biogeography and Evolution in the Southern Hemisphere, Auckland, New Zealand.*
- Seberg, O., Humphries, C. J., Knapp, S., Stevenson, D. W., Petersen, G., Scharff, N. & Møller Andersen, N. (2003): Shortcuts in systematics? A commentary on DNA-based taxonomy. *TREE* 18: 63-65.
- Shearer, T. L., van Oppen, M. J. H., Romano, S. L. & Wörheide, G. (2002): Slow mitochondrial DNA sequence evolution in the anthozoa (Cnidaria). *Mol. Ecol.* 11: 2475-2487.
- Shick, J. M. & Lamb, A. N. (1977): Asexual Reproduction and genetic population structure in the colonizing sea anemone *Haliplanella luciae*. *Biol. Bull.* 153: 604-617.
- Shick, M. J. (1991): *A Functional Biology of Sea Anemones.* 395 pp. *Chapman & Hall, London.*

- Sole-Cava, A. M., Russo, C. A. M., Araujo, M. E. & Thorpe, J. P. (1994): Cladistic and phenetic analysis of allozyme data for nine species of sea anemones of the family Actiniidae (Cnidaria: Anthozoa). *Biol. J. Linn. Soc.* 52: 225-239.
- Song, J.-I. & Won, J. H. (1997): Systematic relationship of the Anthozoan orders based on the partial nuclear 18S rDNA sequences. *Kor. J. Biol. Sc.* 1: 43-52.
- Stephenson, T. A. (1922): On the classification of Actiniaria. Part III. - Definitions connected with the forms dealt with in Part II. *Quart. J. Microsc. Sci.* 66: 247-319.
- Stephenson, T. A. (1928): *The British Sea Anemones*. 162 pp. Dulau & Co., Ltd., London.
- Stephenson, T. A. (1929): On methods of reproduction as specific characters. *J. Mar. Biol. Ass. UK (Cambridge)* 16: 131-172.
- Stotz Uslar, W. (1977 (unpublished)): Observaciones sobre tres especies de actinias (*Phymactis clematis*, *Antholoba achates*, *Anthothoe chilensis*) (Anthozoa, Actiniaria) del litoral rocoso de la Bahía de Maiquillahue (Valdivia, Chile): Análisis metodológico, Taxonomía y Biología. 134 pp., Trabajo curricular de seminario para Licenciatura en Ciencias con Mención en Zoología, Universidad Austral de Chile, Valdivia.
- Stotz, W. B. (1979): Functional morphology and zonation of three species of sea anemones from rocky shores in southern Chile. *Mar. Biol.* 50: 181-188.
- Stuardo, J. (1964): Distribución de los Moluscos Marinos Litorales en Latinoamérica. *Bol. Inst. Biol. Mar. Mar de Plata* 7: 79-91.
- Sullivan Sealey, K. & Bustamante, G. (1999): Setting Geographic Priorities for Marine Conservation in Latin America and the Caribbean. The Nature Conservancy, Arlington, Virginia.
- Tautz, D., Arctander, P., Minelli, A., Thomas, R. H. & Vogler, A. P. (2002): DNA points the way ahead in taxonomy. *Nature* 418: 479.
- Tautz, D., Arctander, P., Minelli, A., Thomas, R. H. & Vogler, A. P. (2003): A plea for DNA taxonomy. *TREE* 18: 70-74.
- Thorson, G. (1961): Length of pelagic larval life in marine bottom invertebrates as related to larval transport by ocean currents. Pp. 455-474 in: Sears, M. *Oceanography*. Amer. Ass. Adv. Sc., Washington, D.C.
- Verrill, A. E. (1869): No. 6. - Review of the corals and polyps of the west coast of America. *Trans. Connet. Acad. Arts & Sc.* 1: 377-567.
- Viviani, C. A. (1979): Ecografía del litoral chileno. *Stud. Neotrop. Fauna Envir.* 14: 65-123.
- Williams, R. B. (1975): Catch-tentacles in sea anemones: occurrence in *Haliplanella luciae* (Verrill) and a review of current knowledge. *J. Nat. Hist.* 9.
- Williams, R. B. (1996): Measurements of cnidae from sea anemones (Cnidaria: Actiniaria): statistical parameters and taxonomic relevance. *Sci. Mar.* 60: 339-351.
- Yanagi, K., Segawa, S. & Tsuchiya, K. (1999): Early development of young brooded in the enteron of the beadlet sea anemone *Actinia equina* (Anthozoa: Actiniaria) from Japan. *Inv. Repr. Dev.* 35: 1-8.
- Zamponi, M. O., Belém, M. J. C., Schlenz, E. & Acuña, F. H. (1997 (1998)): Distribution and some ecological aspects of Corallimorpharia and Actiniaria from shallow waters of the South American Atlantic coasts. *Physis (Buenos Aires) Secc. A* 55 (128-129): 31-45.
- Zamponi, M. O. & Excoffon, A. C. (1995): La anemonofauna de Bahía Concepción (Chile). I. Algunos aportes a la distribución y biología de los generos *Phlyctenactis* Stuckey, 1909 (Actiniaria: Actiniidae) y *Antholoba* Hertwig, 1882 (Actiniaria: Actinostolidae). *Physis (Buenos Aires) Secc. A* 50 (118-119): 1-6.

Häussermann, V. & Försterra, G. (2001)

A new species of sea anemone from Chile, *Anemonia alicemartinae* n. sp. (Cnidaria: Anthozoa). An invader or an indicator for environmental change in shallow water?

Organisms Diversity & Evolution 1: 211-224

A new species of sea anemone from Chile, *Anemonia alicemartinae* n. sp. (Cnidaria: Anthozoa). An invader or an indicator for environmental change in shallow water?

Verena Häussermann*, Günter Försterra

Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Kansas, Lawrence
and Zoologische Staatssammlung München

Received 22 November 2000 · Accepted 23 May 2001

Abstract

The new species, *Anemonia alicemartinae* (Actiniidae), is described from rocky shores of north and central Chile. Its members' abundance, occurrence in exposed positions, and bright red colour make it one of the most eye-catching species of northern Chile. The description is based on 74 specimens collected between 1975 and 2001, and on live observations of several hundred animals in their habitats and in aquaria. The natural microhabitats are positions exposed to currents but protected from surge surf, ranging from tide pools down to depths of 16 m. In 1998, the southern distribution limit was 37° S, the southernmost extent of the southerly Chile Coastal Countercurrent. The species is similar to *Anemonia natalensis* and *Pseudactinia varia* from South Africa. The most distinctive features of *A. alicemartinae* n. sp. are its bipartite acrorhagi on the margin, uniform red colour, and marks from frequent longitudinal fission. Bud-like structures were observed in two specimens. Evidence of frequent fission and the absence of fertile males in the sample indicate a predominance of asexual reproduction in the population. The fact that such a conspicuous species was not reported in previous surveys of Chilean sea anemones suggests that it has been increasing in abundance and/or expanding its range during the last 50 years. Reasons for this may be human impact on benthic communities or recent introduction of this species into the area.

Key words: Actiniaria, *Anemonia alicemartinae*, Chile, benthos, biogeography, longitudinal fission

See also Electronic Supplement at <http://www.senckenberg.uni-frankfurt.de/odes/01–05.htm>

Resumen

Se describe la nueva especie, *Anemonia alicemartinae* (Actiniidae), del litoral rocoso del norte y centro de Chile. Su abundancia, posición expuesta, y color rojo intenso la hace una de las especies más vistosas de la zona inter-marea y de aguas poco profundas del norte de Chile. La descripción se basa en 74 animales recolectados entre 1975 y 2001, y en observaciones de cientos de animales en sus habitats o en acuario. Esta especie ocupa microhabitats expuestos a corrientes pero protegidos del oleaje, en la zona inter-marea hasta profundidades de 16 m. En 1998, el límite sur de esta especie fue 37° S, la extensión más austral de la contracorriente costal de Chile, la cuál se dirige hacia el sur. Esta especie es similar a *Anemonia natalensis* y *Pseudactinia varia* de Sudafrica. Las características más distintivas de *A. alicemartinae* n. sp. son sus acrorragios bipartidos en el margen, su color rojo uniforme, y marcas de fisión longitudinal frecuente. Estructuras semejantes a brotes fueron observados en dos animales. Evidencia de fisión longitudinal frecuente y la ausencia de machos fértiles en la muestra indican una predominancia de reproducción asexual en la población. El hecho de que una especie tan llamativa no haya sido notada en estudios anteriores de actinias chilenas, indica que esta especie ha estado aumentando en abundancia, extendiendo su distribución durante los últimos 50 años, o ambos. Una posible explicación incluye alteraciones en las comunidades bénticas a causa de la influencia humana. Otra posibilidad es que la especie haya sido introducida recientemente en el área.

Véase también el Electronic Supplement: <http://www.senckenberg.uni-frankfurt.de/odes/01–05.htm>

*Corresponding author: Verena Häussermann, Zoologische Staatssammlung München, Münchhausenstr. 21, D-81247 München, Germany; e-mail: vreni_haeussermann@yahoo.de

Introduction

The fauna and flora of the photic zone off the coast of northern Chile and southern Perú are remarkable for their high biomass and high turn-over rates. Primary production and plankton concentrations reach exceptionally high values, especially in summer, when the surface water is characterized by high light levels and by high nutrient concentrations due to upwelling (Codispoti et al. 1982). Although seasonally fluctuating bands of macroalgae and kelp are present in the northern Chilean coastal regions (Guiler 1959a), filter-feeders (e.g. barnacles and mussels), macroherbivores (e.g. chitons and limpets), and predators (e.g. sea stars, gastropods, and sea anemones) dominate the intertidal benthic communities (Guiler 1959a, Carter 1965). The adjacent shallow-water benthic communities are likely to show a similar structure. Sea anemones are a conspicuous component of the macrozoobenthos of rocky shores of northern Chile, represented by at least 15–20 species (Carter 1965; Sebens & Paine 1979; Försterra 1998, unpublished; Häussermann 1998, unpublished).

In this article we describe a new species of sea anemone, *Anemonia alicemartinae*, from the intertidal and infra-littoral of north and central Chile (see Electr. Suppl. 2001-05, Pt 4: figs 9, 10). Despite the noticeable size, bright red colour, and high abundance of its members at this time, this species was not mentioned in surveys of Chilean sea anemones until 1979, when it was referred to as *Actinia* sp. (Sebens & Paine 1979). This study is based upon the results of our sampling between 1994 and 2001, and upon the examination of specimens collected by K. P. Sebens and R. T. Paine in 1975.

Additional information on this study is available from the Organisms Diversity and Evolution Electronic Supplement 5 (2001), on the internet at <http://www.senckenberg.uni-frankfurt.de/odes/>. The four parts of Electr. Suppl. 2001-05 offer comprehensive site and sample data for the present study (in Part 1) and that of Sebens and Paine (Pt 2), detailed information about the examined material (Pt 3), colour versions of the printed text figures (Pt 4: figs 1–8), and additional colour pictures (Pt 4: figs 9–15).

Material and methods

From 1997 to 2001 we collected 26 specimens of *Anemonia alicemartinae* n. sp. (Electr. Suppl. 2001-05, Pt 3; Fig. 1). Between 1994 and 2001 we also observed several hundred specimens in the intertidal zone and down to depths of 16 m in north and central Chile between Arica (18°31'S, 70°24'W) and Concepción (36°34'S, 72°58'W) (Fig. 1; Electr. Suppl. 2001-05, Pt 1, Pt 4: figs 9, 10). Some animals previously collected in the Bahía de Coquimbo were taken from the aquarium of the Uni-

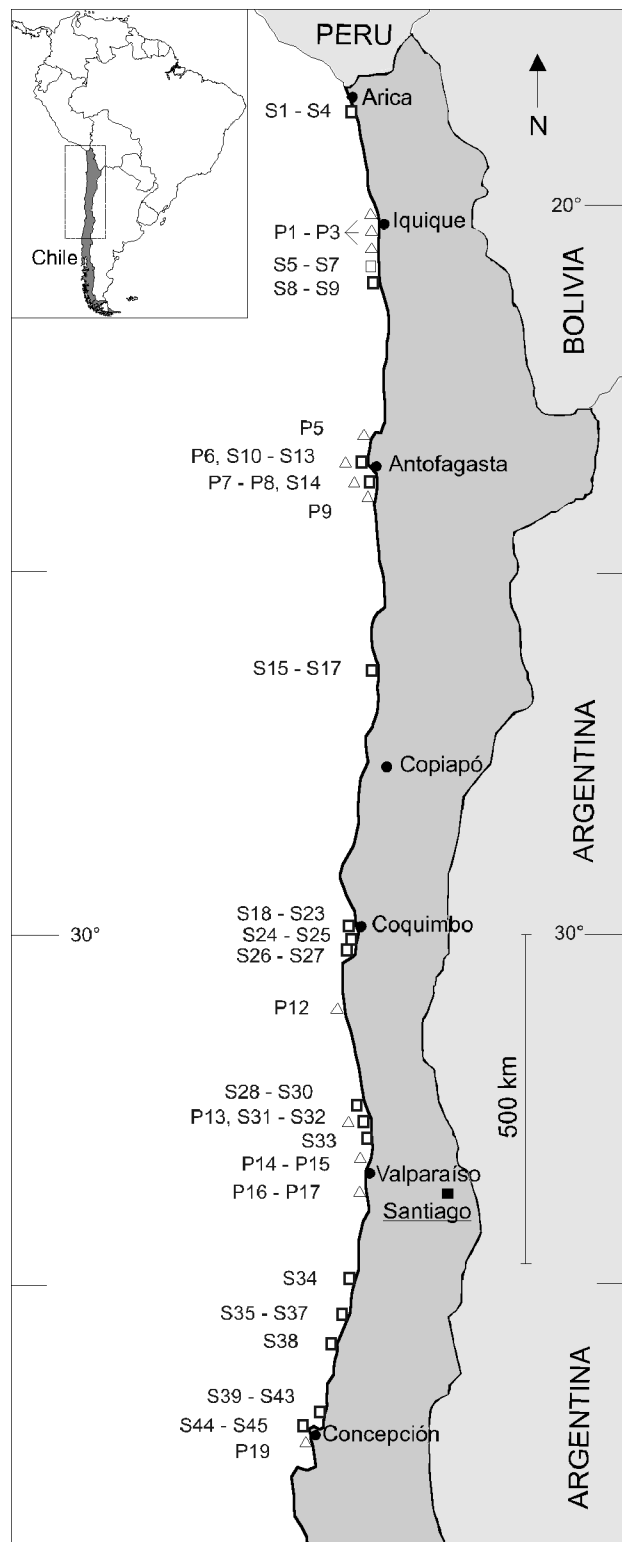


Fig. 1. Sites studied by VH and GF (S1–S45) and K. P. Sebens and R. T. Paine (P1–P19) in north and central Chile. See Electr. Suppl. 2001–05, Pts 1 and 2, for precise localities and short descriptions of stations.

versidad Católica del Norte in Coquimbo (in the following called Aq. Co.). In 1975, K. P. Sebens and R. T. Paine collected 48 specimens (Fig. 1; Electr. Suppl. 2001-05, Pt 2). Geographic data were taken from Turistel (1995).

In vivo photographs were taken both in situ and in the aquarium, where animals were observed for several days. Specimens to be analyzed were relaxed in O₂-enriched 7% MgCl₂ for 10–15 min and fixed in 15% seawater formalin or preserved in 96% alcohol. Specimens were kept in formalin for at least 4 months before being transferred to 70% alcohol. Cnidaria from 2 living and 9 preserved specimens were examined with a light microscope (1000×, oil immersion, phase or interference contrast), drawn or photographed. Cnidaria from 1 living and 5 preserved specimens were measured. The discharge of fresh cnidaria was provoked with distilled water or 4% vinegar solution. Nematocyst terminology follows that of England (1991). Two complete specimens and parts of 12 specimens were embedded in paraffin, sectioned at 8 or 9 µm, respectively, and stained with azocarmine triple stain or hematoxylin and eosin (Humason 1967).

The following material of *Anemonia natalensis* Carlgren, 1938 was examined: 6 syntypes ex coll. Swedish Museum of Natural History (NRS 89 × 6) from Durban, South Africa; 17 specimens deposited at Zoologische Staatssammlung München, Germany (1 paraffin-embedded, 11 in 10% formalin: ZSM 234; 5 in 96% alcohol: ZSM 235), from Umdlotti Beach, KwaZulu-Natal, South Africa (29°40'S; 31°08'E).

Results

Anemonia alicemartinae n. sp.

Material examined (for more details see Electr. Suppl. 2001-05, Pt 3)

Type locality: Chile, Coquimbo, intertidal zone of La Herradura (Fig. 1: site S19).

Holotype: female, 3.1.1998, leg. V. Häussermann & G. Försterra; deposited at Zoologische Staatssammlung München, Germany (ZSM 224, ZSM 224/1). One quarter of animal on 9 microscope slides of transverse sections and sphincter. In preserved state pedal disc diameter 20 mm, column height 13 mm, oral disc diameter 30 mm, tentacle length up to 17 mm.

Paratypes (fixed in 10–15% formalin, unless mentioned): 20 specimens deposited at ZSM, Munich, Germany: ZSM 225 (3 specimens): S19, intertidal; ZSM 226: S2, 3.5 m depth, as series of histological sections; ZSM 227 (2 specimens): S2, 3.5 m depth; ZSM 228 (preserved in 96% alcohol): S43, intertidal; ZSM 229: S43, intertidal; ZSM 230 – ZSM 232 (3 specimens): Aq. Co., including histological sections; ZSM 233 (5 specimens): Aq. Co.; ZSM 20012947 (2 specimens): S43, intertidal; ZSM 20012948 (2 specimens preserved in 96% alcohol): S43, intertidal. 48 specimens deposited at Na-

tionaal Natuurhistorisch Museum, Leiden, Netherlands (leg. K. P. Sebens & R. T. Paine, 1975): RMNH Coel. 24378/10: P8, intertidal; RMNH Coel. 24379/24: P8, subtidal, including histological sections of 4 female animals and of one with a bud-like structure; RMNH Coel. 24380/11: P2, intertidal. RMNH Coel. 24381/3: P1, intertidal. 1 female specimen deposited at Natural History Museum, University of Kansas, USA (KUMNH, Division of Invertebrate Zoology, catalog nr 001529), including histological sections: Aq. Co. 1 specimen deposited at Museo de la Universidad de Concepción, Chile (UCCC-25632): S19, intertidal, including histological sections. 1 specimen deposited at Swedish Museum of Natural History, Stockholm (SMNH-5227): S19, intertidal. 1 specimen deposited at Zoological Museum, University of Hamburg, Germany (C 11664): S19, intertidal. 1 specimen deposited at U. S. National Museum of Natural History, Washington (USNM 100647): Aq. Co.

Sampling sites (Fig. 1; for details see Electr. Suppl. 2001-05, Pts 1, 2): P1: 20°16' S, 70°08' W, Iquique lab, intertidal; P2: 20°25' S, 70°11' W, Pozo Toyo, intertidal; P8: 23°42' S, 70°27' W, S. Antofagasta, subtidal; S2: 18°31' S, 70°24' W, La Capilla, intertidal; S19: 29°53' S, 71°22' W, Playa La Herradura, Coquimbo, intertidal; S43: 36°34' S, 72°58' W, Cocholgué, intertidal. Aq. Co.: 29°53' S, 71°22' W, middle of Bahía La Herradura, Coquimbo.

Morphology

General. Entire animal solid bright red; tentacles slightly paler than column. Preserved animals brownish to brownish-grey or whitish. Most animals of medium size (55 of 74 preserved specimens with pedal disc diameter between 13 and 18 mm). All specimens examined show one or two scars or other signs of fission. These appear as regions without acrorhagi and with smaller tentacles (Fig. 2; Electr. Suppl. 2001-05, Pt 4: figs 1, 11), as remaining openings (mainly in proximal part of column or on pedal disc) with protruding mesenterial filaments, or as irregularities such as the mouth position being peripheral on the oral disc. Large scars may cover up to 1/6 of column. Length and arrangement of tentacles and mesenteries irregular in all examined animals due to fission.

Column. Smooth; low, never higher than broad (Fig. 3; Electr. Suppl. 2001-05, Pt 4: fig. 2); in life usually 5–20 mm high (maximum 25 mm) and 10–25 mm diameter (max. 35 mm); preserved 5–15 mm high (max. 22 mm) and 10–20 mm diameter (max. 28 mm). Margin (Fig. 4; Electr. Suppl. 2001-05, Pt 4: fig. 3) with 5–70 weak to well-developed simple or bipartite acrorhagi which are composed of two parts with a common stem

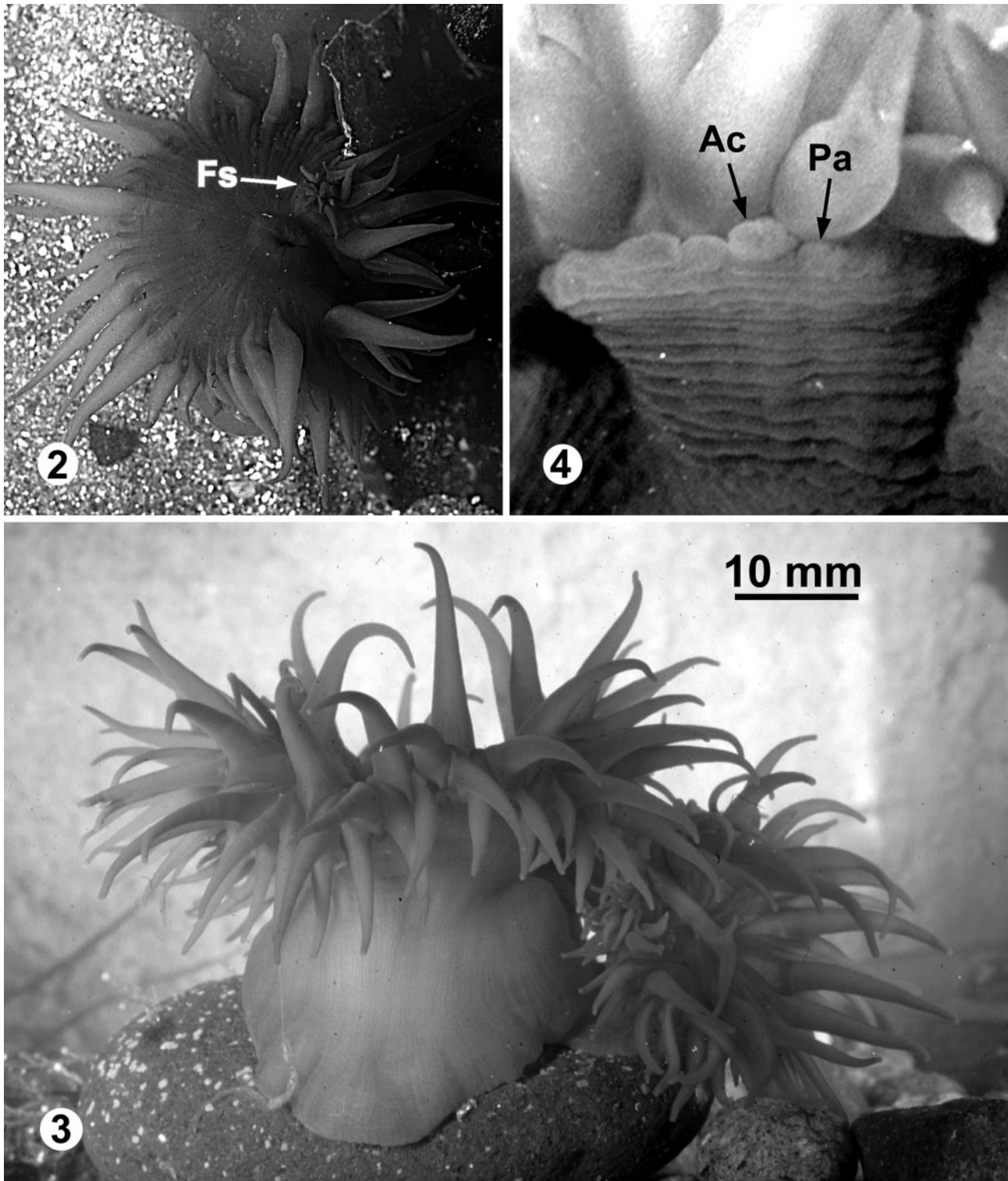


Fig. 2. Oral disc of *A. alicemartinae* with fission scar (Fs). See also colour plates in Electr. Suppl. 2001–05, Pt 4.

Fig. 3. Lateral view of *A. alicemartinae*.

Fig. 4. Margin of *A. alicemartinae* with pseudoacrorhagi (Pa) and small acrorhagi (Ac).

(exclusively containing batteries of holotrachs); acrorhagi alternate with pseudoacrorhagi (exclusively containing basitrachs) (Electr. Suppl. 2001-05, Pt 4: fig. 12); largest acrorhagi corresponding to endocoels of first and second cycle, endocoels of the youngest cycles with weakly developed corresponding pseudoacrorhagi; more pseudoacrorhagi than acrorhagi; transition forms between pseudoacrorhagi and acrorhagi (Fig. 5) present in many animals, contain basitrachs and holotrachs; every acrorhagus with whitish area on its oral apical side bearing holotrachs, the size of the whitish area proportional to the size of the acrorhagus. Fosse distinct. Two specimens with bud-like structures. Larger one on column with 53 tentacles, mouth opening, fosse, sphincter, mesenteries; oral disc preserved 9 mm diameter, column 4 mm high (Fig. 6; Electr. Suppl. 2001-05, Pt 4: fig. 4). Smaller one at margin with 10 very small tentacles.

Oral disc and tentacles (Fig. 2; Electr. Suppl. 2001-05, Pt 4: fig. 1). Oral disc circular to slightly oval; in life slightly transparent; without tentacles 15–30 mm diameter (maximum 45 mm), preserved 13–25 mm (maximum 30 mm). Insertions of mesenteries in life visible as red lines; mouth central, circular, slightly prominent; after fission in some animals at edge of the oral disc and/or oval. In many preserved specimens pharynx protruded, covering as much as half diameter of oral disc. Tentacles non-retractile, only at margin, number 45 to about 220; relatively long, conical, with broad base, few with short branch. Length highly variable; longest equal to diameter of oral disc; shortest near fission sites; in life 1–35 mm; preserved 1–25 mm.

Pedal disc. Wider than column, round to oval, limbus slightly lobed; in life slightly transparent; 15–30 mm di-

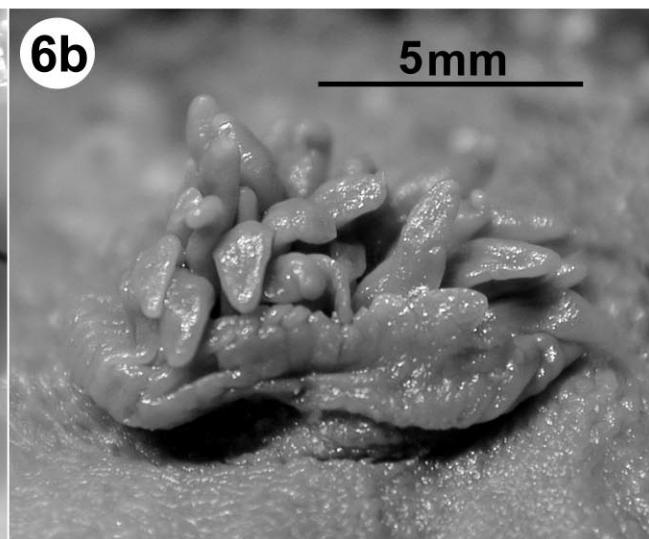
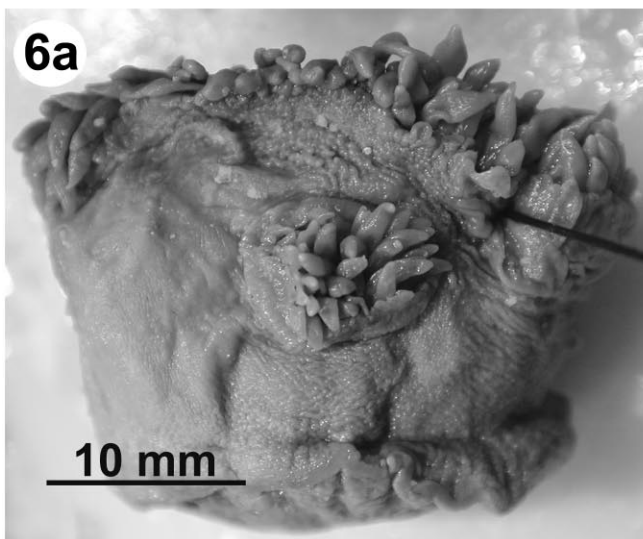
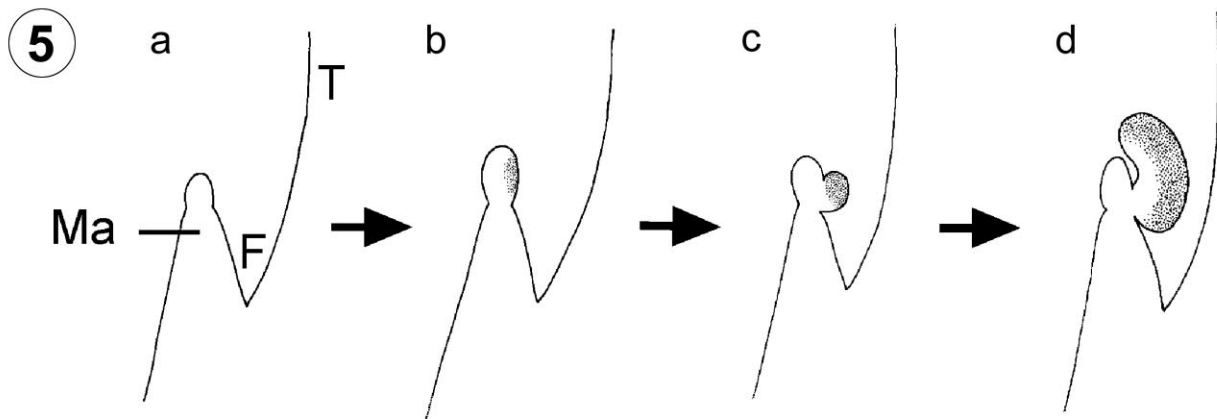


Fig. 5. Developmental stages of acrorhagi (schematic longitudinal section): a) pseudoacrorhagus. b-d) acrorhagi with holotrachs (spotted regions). F: fosse; Ma: margin; T: tentacle.

Fig. 6. Bud-like structure of *A. alicemartinae*: a) view on oral disc b) lateral view.

iameter (maximum 40 mm), preserved 11–25 mm (maximum 34 mm). Of 74 preserved specimens 10 with diameter of pedal disc smaller than 13 mm, 57 specimens with diameter of 13–18 mm, and 7 specimens with diameter larger than 18 mm. Insertions of mesenteries visible in life as red lines.

Internal anatomy

Fourteen individuals examined had 25 to 131 pairs of mesenteries each, 7 to 26 pairs perfect, no directives. Mesenteries irregularly arranged; members of a pair may differ in size; some animals with unpaired mesenteries. 8 (11%) of 74 examined specimens fertile: all female. Four of the eight females collected in October 1975 in Antofagasta (P8, subtidal), one collected in January 1998 in Coquimbo (S19, intertidal), and three taken from the Aquarium in Coquimbo in January 1998 (Fig. 1, Electr. Suppl. 2001-05, Pts 1, 2). All female animals of large size (pedal disc diameter larger than 17 mm after preservation); with reproductive tissue on 8 of 50, 7 of 64, 3 of 66, 13 of 70, 3 of 77, 11 of 77, 17 of 85, and 6 of 110 pairs of mesenteries; no recognizable pattern to fertile mesenteries, in 7 animals all reproductive tissue on one side of body. All cycles of mesenteries except youngest ones may be fertile; most fertile mesenteries of medium size.

Actinopharynx about 2/3 column length, with deep longitudinal furrows 1 to 7 of which are much broader than others.

Cnidom

Comprises spirocysts, basitrichs, microbasic amastigophors A, holotrichs (Fig. 7).

Table 1 provides data on cnidae size, as ranges respectively pooled from 5 preserved and one live specimen with pedal disc diameters from 10 to 20 mm.

Approx. 20% of the examined specimens of *A. alicemartinae* have scattered holotrichs in the column, approx. 50 % have nematocysts in the mesenterial filaments (12.6–16.2 $\mu\text{m} \times 2.7$ –3.6 μm) that fit Schmidt's (1969) definition of p-rhabdoids B. The basitrichs found in the pseudoacrorhagi correspond to those in the column. The size ranges of fresh cnidae fell within those from preserved animals.

Histology

Musculature. Sphincter endodermal, diffuse, weak, strongly branched (Fig. 8; Electr. Suppl. 2001-05, Pt 4: fig. 5). Mesenterial retractors diffuse, broad (Fig. 9; Electr. Suppl. 2001-05, Pt 4: fig. 6). Basilar muscles strong (Electr. Suppl. 2001-05, Pt 4: fig. 13). Parietobasilar muscles with short free pennon in distal part (Fig. 9; Electr. Suppl. 2001-05, Pt 4: fig. 6), with long free pennon on the older mesenteries in proximal part.

Epithelia. Palisade-like ectoderm, in distal part of column richly supplied with gland cells. Mesogloea with non-homogenous structure in the column, with acidophilic inclusions in trilobed filaments; thick on

Table 1. Types (capital letters, see Fig. 7), sizes and distribution of cnidae of *Anemonia alicemartinae* n. sp., in each tissue in order of abundance: ^v = very common, ^c = common, ^f = few, ^s = sporadic. Column titles "m_i" and "m_w": means, "d_i" and "d_w": standard deviations, "t": number of turns on proximal part of tube, "#": number of capsules measured, "p": proportion of animals examined with respective type of cnida present. Exceptional sizes in parentheses.

Tissue/Cnidae type, abundance	Capsule length (μm)	m _i	d _i	Capsule width (μm)	m _w	d _w	t	#	p
TENTACLES									
large basitrichs ^v (A)	(20.0) 21.6–34.7	28.98	3.54	2.1–3.6	2.83	0.34	6–7	95	6/6
spirocysts ^c (B)	10.8–41.6	24.31	7.16	1.6–4.1	2.63	0.56		108	6/6
small basitrichs ^f (C)	13.1–18.9 (21.3)	16.10	2.01	1.7–2.8	2.30	0.34	4–5	76	6/6
ACRORHAGI									
holotrichs ^v (D)	34.2–42.5	38.18	2.02	4.5–6.5	5.96	0.59		46	6/6
PSEUDOACRORHAGI									
large basitrichs ^c (E)	19.8–32.4	25.67	2.81	2.25–3.44 (4.09)	2.94	0.41	5–6	48	6/6
small basitrichs ^s (F)	9.9–13.0	11.40	1.30	1.8–2.0	1.9	0.12	?	4	1/6
COLUMN									
large basitrichs ^c (E)	20.8–31.2	24.67	1.94	2.2–3.3 (3.8)	2.85	0.37	5–6	95	6/6
small basitrichs ^s (F)	6.3–12.9 (16.6)	11.13	3.44	1.0–2.1	1.60	0.43	?	15	3/6
ACTINOPHARYNX									
large basitrichs ^v (G)	24.8–31.5 (34.2)	27.95	2.10	2.7–3.8 (4.4)	3.23	0.39	4–5	69	6/6
small basitrichs ^c (H)	14.2–22.5	19.01	1.91	2.2–3.1	2.64	0.24	3–4	41	6/6
microbasic amastigophors A ^f (I)	(14.4) 19.0–23.4	20.14	1.60	3.6–5.9 (6.3)	4.94	0.73	?	30	5/6
MESENTERIAL FILAMENTS									
microbasic amastigophors A ^c (L)	(15.5) 17.1–24.4	20.39	1.82	3.6–6.3	4.73	0.64	6–7	58	6/6
large basitrichs ^f (J)	20.7–29.7	24.37	2.10	3.2–5.5	3.91	0.51	?	56	6/6
small basitrichs ^f (K)	12.2–19.8	15.58	2.16	1.7–2.8	2.27	0.36	4–5	53	6/6

older mesenteries and at base of tentacles, in apical part of tentacles reduced to a thin band. Very weak siphonoglyphs with weakly developed “reticulated pads” (Riemann-Zürneck & Griffiths 1999); tissue of

siphonoglyphs not differentiated but with slightly thicker endoderm and longer cilia than adjacent tissue (Fig. 10; Electr. Suppl. 2001-05, Pt 4: fig. 7). No zooxanthellae.

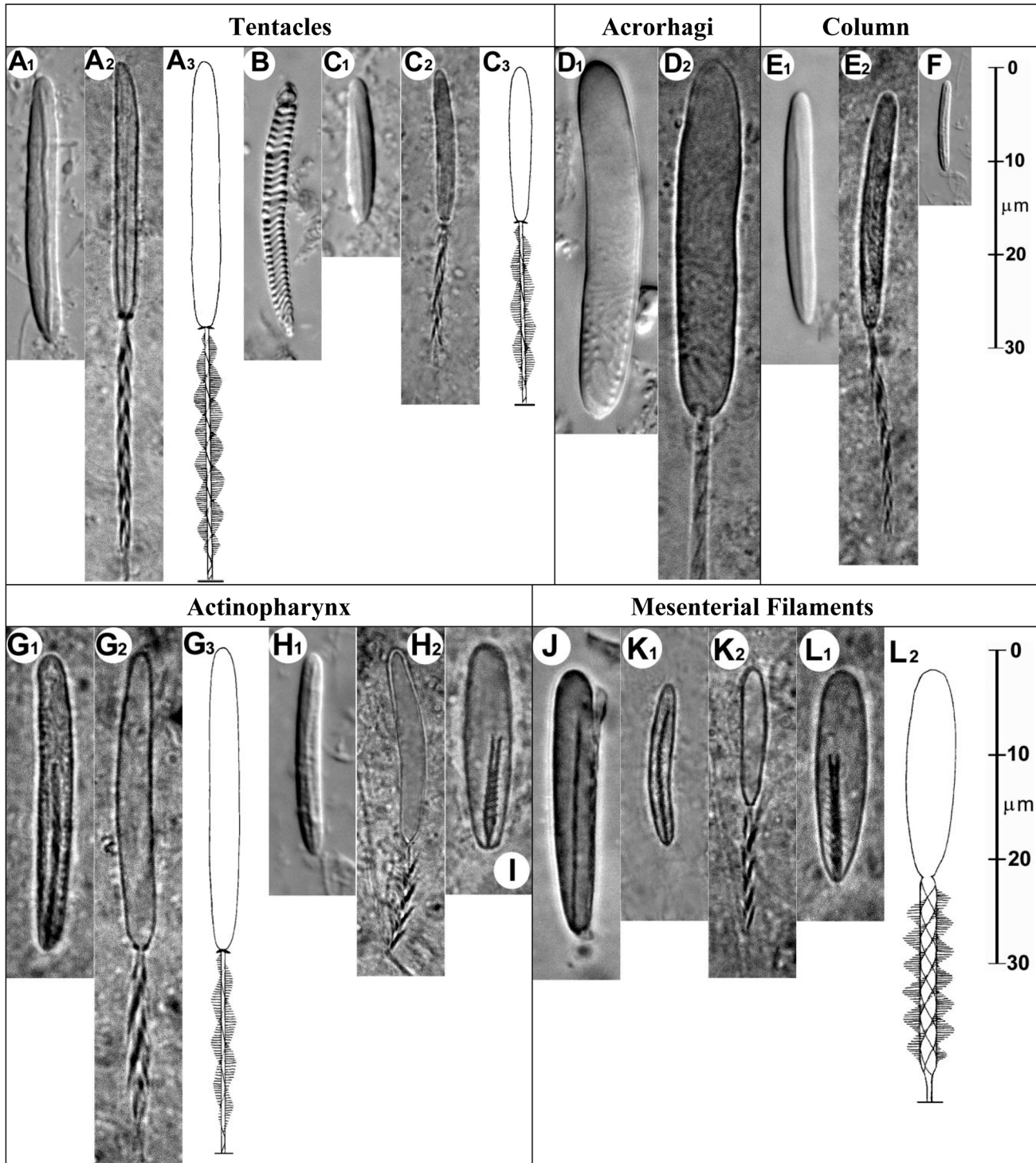


Fig. 7. Cnidae of *A. alicemartinae*. Letters A-L correspond to cnidae types listed in Table 1.

Etymology

Anemonia alicemartinae n. sp. is named after Mrs. Alice Martin, as a dedication to his wife by Mr. Manuel Martin within the BIOPAT program to support biodiversity research (<http://www.gtz.de/biopat/>).

Differential diagnosis

Diagnostic characters are listed in Table 2.

Distribution

Anemonia alicemartinae was one of the most abundant sea anemones observed in the intertidal zone and the upper infra-littoral down to depths of 16 m in north Chile, from Arica to Antofagasta (S1–S14; Fig. 1). Further south its density decreases, as that of *Anthothoe*

chilensis (Lesson, 1830), which is less abundant in the north, increases. Between Tongoy (S26, S27; Fig. 1) and Cocholgué (S43; Fig. 1), *A. alicemartinae* was found only intertidally. It was not found between Cocholgué and Punta Arenas (Strait of Magellan).

Habitat and associated species

Anemonia alicemartinae occurs in the intertidal and down to depths of 16 m, generally attached to bare rock. In tide pools where waves prevent water stagnation, animals of this species occur almost up to the mean high tide level where they frequently form groups of 5–10 specimens. They occur in places without direct surge that are exposed to currents. Commonly, *A. alicemartinae* is associated with the sea anemones *Phymactis clematis* (Drayton in Dana, 1846) and *Phymanthea pluvia* (Drayton in Dana, 1846), which extend to sites with

Table 2. Diagnostic characters of *Anemonia alicemartinae* n. sp. in comparison to the similar species *Anemonia natalensis* and *Pseudactinia varia*.

Characters	<i>Anemonia alicemartinae</i> n. sp.	<i>Anemonia natalensis</i> Carlgren, 1938	<i>Pseudactinia varia</i> Carlgren, 1938
Colour	column, oral disc, tentacles, and pedal disc red	column brick or dark purplish red or dark brown, tentacles may be greenish and have lilac tips; paler markings on oral disc (C. L. Griffiths, University of Cape Town, in litt. 2000)	column and tentacles rose red to red brown; tentacles with white band at the base, some with violet tips; oral disc grey; marginal spherules and vesicles may be red
Maximal expanded size	pedal disc diameter 40 mm, oral disc diameter 45 mm, height 25 mm; most animals smaller	pedal disc diameter 13 mm, oral disc diameter 18×25 mm, column height 9 mm	oral disc diameter 80×70 mm, but most animals smaller
Number of tentacles	45–220	85–115	72– >300
Location of acrorhagi (generic character)	on margin	on margin	in fosse
Vesicles on column (generic character)	none	none	1 (–2) rows on distal region
Sphincter muscle	diffuse: strongly branched	diffuse: few branches	diffuse: strongly branched
Number of complete mesenteries	7–26	23–28	up to 36 (or more?)
Fertile mesenteries	all except the weakest	all stronger	1 st cycle always sterile
Parietobasilar muscles	weak, proximally distinct	weak (J. C. den Hartog, Museum of Natural History, Leiden, in litt. 2000)	distinct in younger mesenteries
Longitudinal fission	very common	possible, incorrectly called "budding" by Lambert & Lambert (1978)	animals sometimes asymmetric, but no asexual reproduction observed
Basitrichs of column	two sizes	one size	two sizes
Microbasic amastigophors A of pharynx	present	present	none
Habitat	intertidal zone, infra-littoral to 16 m (Chile)	intertidal zone (South Africa)	intertidal zone, infra-littoral to 102 m (South Africa)

direct wave impact. Outside of tide pools, *A. alicemartinae* lives below the mean low tide level. Tides at Antofagasta are 0.8 m on average and 1.6 m at spring tide, and show little variation in the study region (Guiler 1959a). Single specimens were found emerged at low tide, some exposed to direct insolation when the sea was calm.

Most animals were found at depths of 1–6 m, where they are typically associated with the sea anemones *Anthothoe chilensis* and *Phymanthea pluvia*. *Anemonia alicemartinae* and *P. pluvia* mainly occupy more exposed positions than *A. chilensis* (Fig. 11; Electr. Suppl. 2001-05, Pt 4: fig. 8). Individuals of *A. alicemartinae* are most

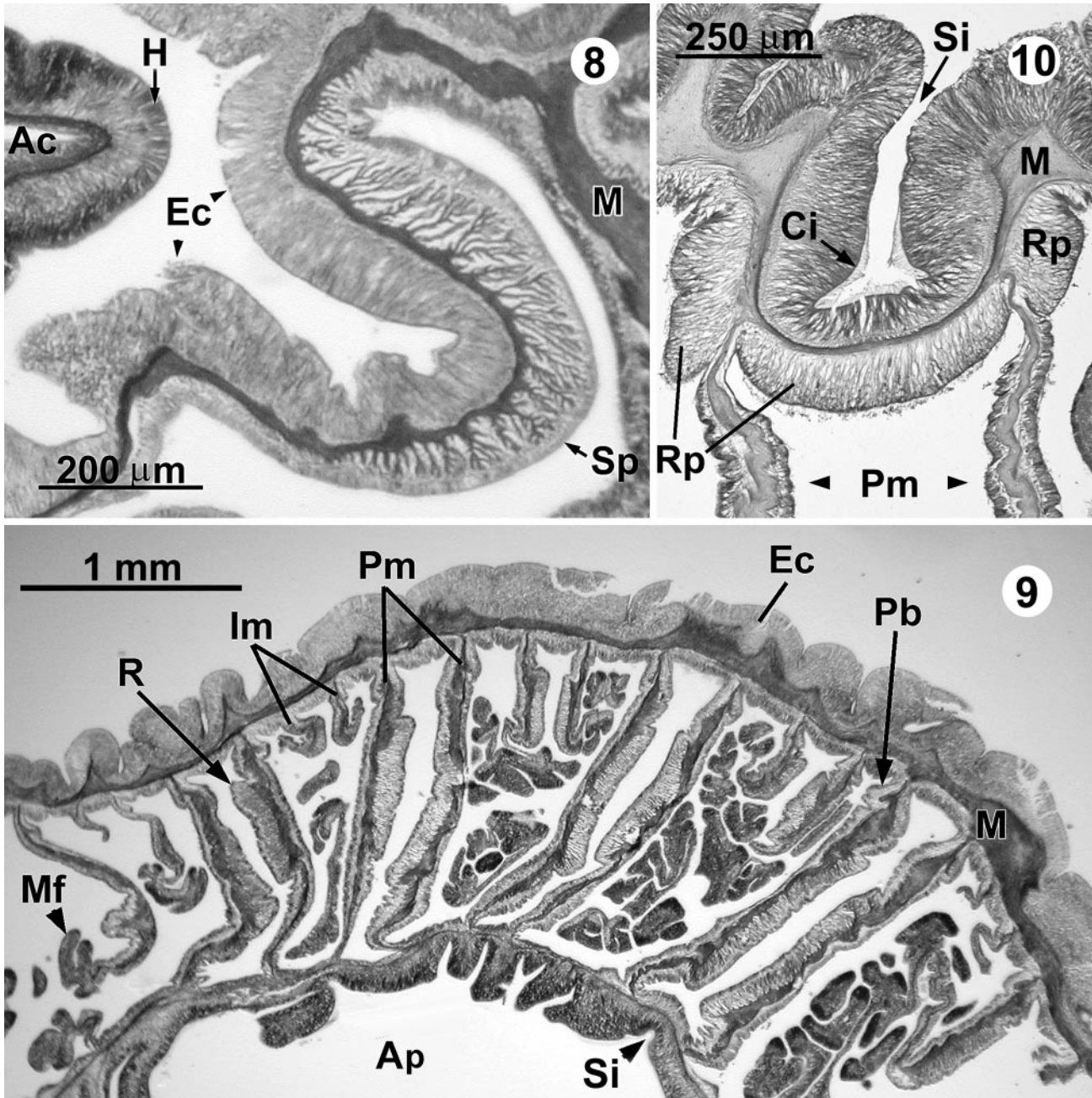


Fig. 8. Endodermal sphincter (Sp) of *A. alicemartinae* (azocarmine triple staining). Ac: acrorhagus; Ec: ectoderm; H: holotrichs; M: mesogloea.
Fig. 9. Transverse section of *A. alicemartinae* (azocarmine triple staining). Ap: lumen of actinopharynx; Ec: ectoderm; Im: pair of imperfect mesenteries; M: mesogloea; Mf: trilobed mesenterial filament; Pb: parietobasilar muscle; Pm: pair of perfect mesenteries; R: retractor; Si: siphonoglyph.
Fig. 10. Siphonoglyph (Si) with "reticulated pads" (Rp) of *A. alicemartinae* (eosin-hematoxylin staining). Ci: cilia; M: mesogloea; Pm: pair of perfect mesenteries.

abundant in the absence of other epifaunal organisms, especially on rocks cleared by the sea urchin *Tetrapygus niger* (Molina, 1782) (Fig. 11; Electr. Suppl. 2001-05, Pt 4: fig. 8). The clusters can be dense with the animals touching each other. *A. alicemartinae* was not found at sites with high sedimentation.

Between Arica (S2: Fig. 1) and Tongoy (S27: Fig. 1), *A. alicemartinae* was regularly found between the rhizoids of the macroalgae *Lessonia trabeculata* Villouta & Santelices, 1986 (Electr. Suppl. 2001-05, Pt 4: fig. 14). Where high population densities of *A. alicemartinae* occur, the animals can also be found on the rhizoids or even phylloids of macroalgae, on small stones, on shells, or even on garbage such as bottle caps. One specimen was found on the center of the carapace of the crab *Cancer polyodon* Poëppig, 1836. Some animals were seen unattached, drifting in the current or rolling on the substratum.

Water temperature in the habitat during sampling ranged from 13 to 23 °C, and salinity from 33 to 36‰.

Biology and field notes

Anemonia alicemartinae was never observed to contract much and seems unable to retract completely. When emersed, the animals become covered with a layer of mucus, and the inner tentacles bend toward the center of the oral disc and cover it. The outer tentacles stick together, forming a rim that keeps water on the oral disc (Electr. Suppl. 2001-05, Pt 4: fig. 15).

The adhesion of the pedal disc to the substrate is not very strong. Specimens of *A. alicemartinae* can be removed easily and reattach within minutes in the sampling jar or aquarium. Once attached again, they do not change position.

Specimens of *A. alicemartinae* that are transferred to formalin without previous relaxation react with an extreme expansion of the oral disc and actinopharynx.

Twenty-one of the 64 examined animals (excluding 10 from the aquarium) had foreign material in the gastrocoel that can be interpreted as food. These food particles included parts of and whole Mytilidae (Bivalvia)



Fig. 11. *A. alicemartinae* (darker animals) in a typical habitat together with the sea anemone *Anthothoe chilensis* (white animals) and the sea urchin *Tetrapygus niger*.

2–7 mm long (in 7 animals), parts of other bivalvia (in 1 animal), parts of porcellanid crabs (in 7 animals), a shrimp 2 mm long (in 1 animal), parts and whole sea urchins (in 4 animals), gastropod shells 3–6 mm long (in 5 animals), pieces of macroalgae 1–5 mm long (in 6 animals), a sea anemone (an unidentified species with verrucae on the column) 5 mm diameter (in 1 animal), a tube of a polychaete worm 5 mm long (in 1 animal), and a 6 mm long stone which was covered with small polychaete tubes (in 1 animal). Three animals had undefinable, soft particles in their gastrocoel. Many animals contained small stones and sand particles. The complete sea urchin found in one specimen had almost the same diameter (without spines) as the column of the sea anemone and almost filled its lumen, pressing the mesenteries against the inner wall of the column and the pharynx against the oral disc.

In the aquarium of the Universidad Católica del Norte in Coquimbo, the porcellanid crab *Allopetrolisthes spinifrons* (Milne Edwards, 1837) was observed clinging to the column of one specimen of *A. alicemartinae*. It is likely that the crab was brought into the aquarium together with the anemone as the relation of the crab with its host has been suggested to be obligatory (Baeza & Stotz 1995). This crustacean was reported by Baeza & Stotz (1995) to be a commensal on the sea anemones *Phymactis clematis* and *Phymanthea pluvia*, and on the sea star *Heliaster helianthus* (Lamarck, 1816). We also observed this crab on the sea anemone *Antholoba achatas* (Drayton in Dana, 1846) and *Isoulactis chilensis* Carlgren, 1959. This relationship might not be purely commensalistic, because at Chañaral (S15: Fig. 1) a specimen of *A. spinifrons* was observed pulling out the pharynx of its host, *Phymanthea pluvia*.

Discussion

Taxonomy

Carlgren (1928) pointed out that, when superficially examined, members of the genus *Pseudactinia* Carlgren can be confused with those of *Actinia* Browne or *Anemonia* Risso, and vice versa.

The main distinction between *Actinia* and *Anemonia* is considered to be the position of the acrorhagi (Carlgren 1949). The large acrorhagi of *Anemonia alicemartinae* n. sp. are composed of two parts with a common stem, and arise from the margin. Marginal projections form a continuum with pseudoacrorhagi (exclusively containing basitrichs) at one extreme, and composite acrorhagi (exclusively containing holotrichs in batteries) at the other. Therefore we suggest that a pseudoacrorhagus may develop into an acrorhagus by branching off an outgrowth on its oral face which bears the holotrichs

(Fig. 5). When the oral branch is large, it may give the impression of originating from inside the fosse (Fig. 5). This may be the reason why *A. alicemartinae* was recorded as *Actinia* sp. by Sebens & Paine (1979).

Although the generic descriptions of *Pseudactinia* (Carlgren 1928, 1938, 1949) clearly exclude *Anemonia alicemartinae*, the species description of *Pseudactinia varia* Carlgren, 1938 and Carlgren's (1928) description of one specimen of *Pseudactinia flagellifera* (Hertwig, 1882), which he synonymized with *P. varia* in 1938, indicate many similarities between *P. varia* and *A. alicemartinae*. One or two rows of vesicles in the upper part of the column and the sterility of the first cycle of mesenteries in *P. varia* seem to be the most important characters to distinguish the two species (Table 2). This could not be verified as type specimens of *P. varia* do not exist.

Cnidae

Concerning the cnidae we follow the nomenclature of England (1991), because it allows fine differentiation of nematocysts and facilitates integration of characters of fired cnidae. A comparison of nematocyst nomenclatures of several authors is given by England (1991).

The size ranges of cnidae in Table 1 are results pooled from several specimens of different sizes. Consequently, ranges of the two size types of basitrichs appear not far apart within some tissues. Within each individual, however, the size ranges are clearly distinct. Size ranges of nematocysts were not used as a diagnostic feature because statistical data such as standard deviations and means are missing for the species with which *A. alicemartinae* was compared. Since type material of *Pseudactinia varia* is missing, further data on cnidae cannot be obtained for this species. Without statistics nematocyst comparisons are of minor usefulness (Williams 1996).

Endomyarian actiniids are considered not to have "p-rhabdoids B" (Schmidt 1974). The "p-rhabdoid B"-like nematocysts that were found in the mesenterial filaments of some preserved specimens of *Anemonia alicemartinae* could not be examined in fired state. It cannot be excluded that these capsules are developmental stages of another type of cnidae, or pollution.

Reproduction and dispersion

Frequent longitudinal fission is perhaps one of the most typical characters of *Anemonia alicemartinae* as all observed specimens showed scars and/or irregularities. Early states of fission observed in 6 specimens (of all sizes) indicate that fission starts with a split of the pedal disc and proceeds distally.

Three of the 8 fertile specimens were from a sample of 10 from the aquarium of the Universidad Católica del Norte where they had been kept for an unknown period

of time, and therefore should not be used for further conclusions about fertility. Most of the examined individuals that were collected in the field were infertile (92%) and the 5 fertile ones were female (8%). This may indicate either that the population of *A. alicemartinae* reproduces exclusively asexually, like most populations of *Haliplanella luciae* (Verrill, 1898) (Shick & Lamb 1977, Dunn 1982), or that sexual reproduction is seasonal with retarded development of male reproductive tissues. The fertile specimens were collected between October and January. All fertile animals had at least some well-developed eggs, and some specimens had eggs of various developmental stages. Sampling year-round could reveal patterns in the occurrence of reproductive tissues, and molecular studies could help test whether *A. alicemartinae* forms a clonal population.

The growth of bud-like structures on the columns of 2 specimens is very likely the result of regeneration after injury (Stephenson 1929, Hand & Uhlinger 1995). The liberation of such a new individual by fission would simulate budding quite precisely, "... but to date no sea anemone is known to bud new individuals from its column" (Hand & Uhlinger 1995).

Many specimens of *A. alicemartinae* were observed passively rolling on the substrate or drifting in the current. This and the ability of this sea anemone to detach and to reattach very quickly indicate that the entire animal may function as a dispersal unit, as in *Haliplanella luciae* (Minasian & Mariscal 1979, Riemann-Zürneck 1998).

Zoogeography

The highest population density of *A. alicemartinae* occurred at Arica, the northernmost locality examined (Fig. 1). We presume this species extends farther north, possibly to the Golfo de Guayaquil, as the region between northern Perú (2–6° S) and central Chile (30–37° S) is considered a zoogeographical unit (the Peruvian Province) characterized by warm-temperate waters of high salinity (Brattström & Johanssen 1983).

Anemonia alicemartinae was not noted in taxonomic surveys of Chilean sea anemones between 1851 and 1949 (Carlgren 1899, McMurrich 1904, Carlgren 1959). It was also not mentioned as a component of the intertidal and infra-littoral communities of Chile by Guiler (1959a, b), nor was it found in a 1963/1964 inventory of sea anemones in the intertidal zone in Montemar (Fig. 1: P15), central Chile (Carter 1965). In 1975/1976, *A. alicemartinae*, referred to as *Actinia* sp., was found both intertidally and subtidally in Iquique (P1, P2; see Fig. 1 and Electr. Suppl. 2001-05, Pt 2) and Antofagasta (P7, P8), north Chile, but not in El Teniente (P12) or southward (Sebens & Paine 1979). Since 1980 and possibly earlier, it has been common in Coquimbo (Fig. 1) (W. Stotz, Universidad Católica del Norte, Coquimbo, Chile,

in litt. 2000). Despite intense examination, we did not find *A. alicemartinae* in 1994/1995 around Concepción, where we first found it in 1998/1999 in the intertidal zone (Fig. 1: S43). The population observed at S43 increased from 7 specimens in 1998 (1 specimen extracted) and 7 specimens in 2000 (2 specimens extracted) to 21 specimens in 2001 (4 specimens extracted).

Because this species can hardly be overlooked, the causes for its late appearance in the literature and the pattern of occurrence are best explored through the following hypotheses:

1) *Anemonia alicemartinae* n. sp. is an invader and has not been recorded in its country of origin. Having reached north Chile, it started to increase in abundance between 1949 and 1975, and spread southward.

2) *A. alicemartinae* is endemic to the west coast of South America, but its southern limit originally lay north of Chile. Ecological changes have allowed this species to spread south, reaching Concepción between 1995 and 1997.

3) The geographical distribution of *A. alicemartinae* has not changed substantially, but originally it was less abundant and/or inhabited less conspicuous places such as infra-littoral rocky habitats, which could not be sampled with the techniques used by former investigators. Recent ecological changes have led to increased abundance and the colonization of intertidal habitats.

Hypothesis 1 is consistent with the increase in transfer of marine species due to human activities. Shipping is the largest single vector for inter-oceanic dispersal of marine invertebrates (Carlton 1985, Ruiz et al. 1997). The sea anemone *Haliplanella luciae* can be carried over long distances attached to ship hulls (Gollasch & Riemann-Zürneck 1996). The release and reattachment abilities of *A. alicemartinae* probably make it easy for this species to use ships as carriers. This hypothesis is also consistent with the sudden occurrence of the species.

The hydrological situation along the Chilean coast is consistent with a southward spread of *A. alicemartinae*, postulated by hypotheses 1 and 2. Although the flow of the sea off Chile is dominated by the equatorward cold Humboldt Current, some areas at the shore are strongly influenced by countercurrents and upwelling. In north and central Chile, the southward Chile Coastal Countercurrent carries warm (16–20 °C) surface water, which is rich in salt (>35‰) and O₂ (>5 ml/l), along the shore. The maximum depth of this surface current (30 m) includes the habitats of *A. alicemartinae*, and the southernmost extension of the Chile Coastal Countercurrent (37°S in summer) (Brattström & Johanssen 1983) coincides precisely with the southern limit of this sea anemone.

Hypotheses 2 and 3 postulate ecological changes. Increased predation by humans (Castilla & Durán 1985, Defeo & Castilla 1998) is altering competition in Chilean benthic communities (Castilla 1976, Castilla & Bahamondes 1979, Santelices et al. 1980, Castilla 1981,

Castilla & Durán 1985) and often leads to decreased prey abundance and mean prey size (Bustamante & Castilla 1990, Davis 1995). As a consequence, species that are not harvested, like sea anemones, may benefit from decreased abundance of space and food competitors, and predators.

The population of *Anemonia alicemartinae* probably benefits from the increased abundance of the black sea urchin *Tetrapygus niger* which, in some parts of northern Chile, has quadrupled between 1982 and 1988 (W. Stotz, Universidad Católica del Norte, Coquimbo, Chile, in litt. 2000). Rock surfaces cleared by this echinoid are common habitats of *A. alicemartinae* (Fig. 11; Electr. Suppl. 2001-05, Pt 4: fig. 8).

A poleward shift of *A. alicemartinae* due to an increase of mean shoreline ocean temperatures, as observed for benthic invertebrates at comparable coastlines (Barry et al. 1995), can be excluded. A comparison of temperature data along the northern Chilean coast revealed rather a slight decrease of sea surface temperatures between 1982 and 1995 (Brandt & Knudsen 1997).

None of the species descriptions from surveys of Peruvian sea anemones (Lesson 1830, Dana 1846, Milne Edwards 1857, Verrill 1869, Pax 1912) fits *Anemonia alicemartinae*, which makes hypothesis 2 appear very unlikely.

The available data do not allow conclusive testing of the three hypotheses posed above. All three postulate an increase in abundance of *Anemonia alicemartinae* in Chile. The determination of the northern limit of *A. alicemartinae* could give a further hint as to a possible starting point on the west coast of South America. Molecular studies could help uncover a possible founder effect which would be consistent with hypothesis 1. Exclusion experiments could be a helpful approach to test whether the abundance of *A. alicemartinae* is influenced by human activities.

Acknowledgements

We are particularly grateful to Dr. Karin Riemann of the Alfred-Wegener-Institut Bremerhaven, Germany, for her friendly help with histology and her very helpful advice. It is a pleasure to thank Dr. Wolfgang Stotz, Universidad Católica del Norte, Coquimbo, Chile, for helping us with preparations for the sampling trips and giving us information about Chilean marine communities. Many thanks to Dr. Gerhard Haszprunar of Ludwig-Maximilians-University and Zoologische Staatssammlung München, Germany, for providing material, space, and continued support. Special thanks to Dr. J. C. den Hartog of the Nationaal Natuurhistorisch Museum, Leiden, Netherlands, for making available the specimens collected by Drs. K. Sebens and R. Paine and providing us with useful information. In this context we also want to thank the collectors of these specimens. Many thanks to Dr. Marco A. Retamal and Dr. Victor A. Gallardo of Universidad de Concepción, Chile, for support and providing space in the marine biology station. We grate-

fully acknowledge Dr. Ed Wiley, University of Kansas, for support and encouragement. We are very thankful to Dr. Charles Griffiths of Cape Town University, and Sean Bailey, Louis Celliers, and Dr. Michael Schleyer of the Oceanographic Research Institute Durban, South Africa, for specimens and colour slides of *A. natalensis*. We thank Karin Sindemark of Swedish Museum of Natural History, Stockholm, for the loan of type specimens of *A. natalensis*. Thanks to Rafael Rodriguez, Dr. Karin Riemann, Dr. Gerhard Haszprunar, Dr. Paul Dayton, and Jason Botz for helpful comments on previous versions of the manuscript. We are very grateful to Rose and Dr. Fritz Häussermann for their manifold and continued help. We also thank the many Chilean fishermen who brought us to sampling sites. This publication is drawn from the doctoral thesis of VH, supported by a one-year HSP III scholarship from the Deutscher Akademischer Austauschdienst (DAAD), Germany, and by a governmental scholarship "Förderung des wissenschaftlichen und künstlerischen Nachwuchses".

References

- Baeza, J. A. & Stotz, W. B. (1995): Estructura poblacional del cangrejo comensal *Allopetrolisthes spinifrons* (H. Milne Edwards, 1837) (Decapoda: Porcellanidae) sobre su hospedador habitual *Phymactis clematis* (Actiniaria) y en dos nuevos hospedadores. *Rev. Biol. Mar. (Valparaíso)* 30: 255–264.
- Barry, J. P., Baxter, C. H., Sagarin, R. D. & Gilman, S. E. (1995): Climate-related, long-term faunal changes in a California rocky intertidal community. *Science* 267: 672–675.
- Brandt, J. & Knudsen, T. (1997; last checked 24 October 2000): Global trends in sea surface temperature and total column ozone. <http://www.gfy.ku.dk/~tk/busstop/cases/trends/figcolor.htm>
- Brattström, H. & Johanssen, A. (1983): Ecological and regional zoogeography of the marine benthic fauna of Chile. Report No. 49 of the Lund University Chile Expedition 1948–49. *Sarsia* 68: 289–339.
- Bustamante, R. H. & Castilla, J. C. (1990): Impact of human exploitation on populations of the intertidal southern bull-kelp *Durvillea antarctica* (Phaeophyta, Durvilleales) in central Chile. *Biol. Cons.* 52: 205–220.
- Carlgrén, O. ((1898) 1899): Zoantharien. *Hamb. Magelh. Sammlr.* 4: 1–48.
- Carlgrén, O. (1928): Actiniaria der Deutschen Tiefsee-Expedition. *Wiss. Ergebn. d. Deutsch. Exped.* 22: 125–266.
- Carlgrén, O. (1938): South African Actiniaria and Zoantharia. *Kungl. Svens. Vetens. Akad. Handl.* 17: 1–148.
- Carlgrén, O. (1949): A survey of the Ptychodactiaria, Coralimorpharia and Actiniaria. *Kungl. Svens. Vetens. Akad. Handl., Fjärde Ser.* 1: 1–121.
- Carlton, J. T. (1985): Transoceanic and interoceanic dispersal of coastal marine organisms: the biology of ballast water. Pp. 313–371 in: Barnes, M. (ed.) *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* Aberdeen University Press.
- Carter, D. V. (1965): Actinias de Montemar, Valparaíso. *Rev. Biol. Mar. (Valparaíso)* 12: 129–160.
- Castilla, J. C. (1976): Parques y reservas marítimas chilenas: Necesidad de creación, probables localizaciones y criterios básicos. *Medio Ambiente* 2: 70–80.

- Castilla, J. C. (1981): Perspectivas de investigación en estructura y dinámica de comunidades intermareales rocosas de Chile central. II. Depredadores de alto nivel trófico. *Medio Ambiente* 5: 190–215.
- Castilla, J. C. & Bahamondes, I. (1979): Observaciones conductuales y ecológicas sobre *Lutra felina* (Molina) 1782 (Carnivora: Mustelidae) en las zonas Central y Centro-Norte de Chile. *Arch. Biol. Med. Exp.* 12: 119–132.
- Castilla, J. C. & Durán, L. R. (1985): Human exclusion from the rocky intertidal zone of central Chile: the effects on *Concholepas concholepas* (Gastropoda). *Oikos* 45: 391–399.
- Codispoti, L. A., Dugdale, R. C. & Minas, H. J. (1982): A comparison of the nutrient regimes off Northwest Africa, Peru, and Baja California. *Rapp. P.-v. Réunion. Cons. int. Explor. Mer.* 180: 184–201.
- Dana, J. D. (1846): Zoophytes. Pp. 740 in: United States Exploring Expedition. During the Years 1838, 1839, 1840, 1841, 1842. Under the Command of Charles Wilkes, U.S.N. Lea and Blanchard, Philadelphia.
- Davis, A. R. (1995): Over-exploitation of *Pyura chilensis* (Ascidacea) in southern Chile: the urgent need to establish marine reserves. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 68: 107–116.
- Defeo, O. & Castilla, J. C. (1998): Harvesting and economic patterns in the artisanal *Octopus mimus* (Cephalopoda) fishery in a northern Chile cove. *Fish. Res. (Amsterdam)* 38: 121–130.
- Dunn, D. F. (1982): Sexual Reproduction of Two Intertidal Sea Anemones. *Biotropica* 14: 262–271.
- England, K. W. (1991): Nematocysts of sea anemones (Actiniaria, Ceriantharia and Corallimorpharia: Cnidaria): nomenclature. Pp. 691–697 in: Williams, R. B., Cornelius, P. F. S., Hughes, R. G. & Robson, E. A. (eds) *Coelenterate Biology: Recent Research on Cnidaria and Ctenophora*. Kluwer Academic Publishers, Belgium.
- Försterra, G. (1998, unpublished): Beiträge zur Aktinienfauna Chiles (Cnidaria, Anthozoa); Teil 1. 144 pp., Diploma thesis, Ludwig-Maximilians-Universität, München.
- Gollasch, S. & Riemann-Zürneck, K. (1996): Transoceanic dispersal of benthic macrofauna: *Haliplanella luciae* (Verrill, 1898) (Anthozoa, Actiniaria) found on a ship's hull in a shipyard dock in Hamburg Harbour, Germany. *Helgol. wiss. Meeresunters.* 50: 253–258.
- Guiler, E. R. (1959a): Intertidal belt-forming species on the rocky coasts of northern Chile. *Pap. Roy. Soc. Tasm.* 93: 33–58.
- Guiler, E. R. (1959b): The intertidal ecology of the Montemar area, Chile. *Pap. Roy. Soc. Tasm.* 93: 165–183.
- Hand, C. & Uhlinger, K. R. (1995): Asexual reproduction by transverse fission and some anomalies in the sea anemone *Nematostella vectensis*. *Invertebr. Biol.* 114: 9–18.
- Häussermann, V. (1998, unpublished): Beiträge zur Aktinienfauna Chiles (Cnidaria, Anthozoa); Teil 2. 181 pp., Diploma thesis, Ludwig-Maximilians-Universität, München.
- Humason, G. L. (1967): *Animal Tissue Techniques*. W. H. Freeman and Company, San Francisco.
- Lambert, I. F. & Lambert, G. (1978): Budding in *Anemone natalensis* from South Africa. *Of Sea and Shore* 9: 61–62.
- Lesson, M. (1830): Chapitre XVI. Description des animaux de la famille des Actiniées. Pp. 67–83 in: *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.
- McMurrich, J. P. (1904): The Actiniae of the Plate Collection. *Zool. Jahrb.* 6 Suppl.: 215–306.
- Milne Edwards, E. (1857): Histoire naturelle des coralliaires ou polypes proprement dits. Pp. 221–310 in: *Librairie Encyclopedique de Roret*, Paris.
- Minasian, L. L. & Mariscal, R. N. (1979): Characteristics and regulation of fission activity in clonal cultures of the cosmopolitan sea anemone, *Haliplanella luciae* (Verrill). *Biol. Bull.* 157: 478–493.
- Pax, F. (1912): Les actinies de la côte du Pérou. Pp. 1–28 in: *Mission du Service Géographique de l'Armée pour la Mesure d'un Arc de Méridien Équatorial en Amérique du Sud sous le Contrôle Scientifique de l'Académie des Sciences*. Gauthier-Villars, Paris.
- Riemann-Zürneck, K. (1998): How sessile are sea anemones? A review of free-living forms in the Actiniaria (Cnidaria: Anthozoa). *P.S.Z.N.: Mar. Ecol.* 19: 247–261.
- Riemann-Zürneck, K. & Griffiths, C. L. (1999): *Korsaranthus natalensis* (Carlgren, 1938) nov. comb. (Cnidaria: Actiniaria) a mobile sea anemone attacking octocorals. *S. Afr. J. Zool.* 34: 190–196.
- Ruiz, G. M., Carlton, J. T., Grosholz, E. D. & Hines, A. H. (1997): Global invasions of marine and estuarine habitats by non-indigenous species: mechanisms, extent, and consequences. *Amer. Zool.* 37: 621–637.
- Santelices, B., Castilla, J. C., Cancino, J. & Schmiede, P. (1980): Comparative ecology of *Lessonia nigrescens* and *Durvillea antarctica* (Phaeophyta) in central Chile. *Mar. Biol.* 59: 119–132.
- Schmidt, H. (1969): Die Nesselkapseln der Aktinien und ihre differentialdiagnostische Bedeutung. *Helgol. wiss. Meeresunters.* 19: 284–317.
- Schmidt, H. (1974): On evolution in the Anthozoa. Pp. 533–560 in: *Proceedings of the Second International Coral Reef Symposium, Brisbane, Australia*.
- Sebens, K. P. & Paine, R. T. (1979): Biogeography of anthozoans along the west coast of South America: habitat, disturbance, and prey availability. Pp. 219–238 in: *Proceedings of the International Symposium on Marine Biogeography and Evolution in the Southern Hemisphere, Auckland, New Zealand*. N.Z. DSIR Inf. Ser. 137.
- Shick, J. M. & Lamb, A. N. (1977): Asexual reproduction and genetic population structure in the colonizing sea anemone *Haliplanella luciae*. *Biol. Bull.* 153: 604–617.
- Stephenson, T. A. (1929): On methods of reproduction as specific characters. *J. Mar. Biol. Assoc. UK (Cambridge)* 16: 131–172.
- Turistel (1995): *Mapa Rutero, Red Nacional*. Cochrane S. A., Santiago.
- Verrill, A. E. (1869): No. 6. – Review of the corals and polyps of the west coast of America. *Trans. Connect. Acad. Arts Sci.* 1: 377–567.
- Williams, R. B. (1996): Measurements of cnidae from sea anemones (Cnidaria: Actiniaria): statistical parameters and taxonomic relevance. *Sci. Mar.* 60: 339–351.

Verena Häussermann & Günter Försterra:

A new sea anemone from Chile, *Anemonia alicemartinae* n. sp. (Cnidaria: Anthozoa). An invader or an indicator for environmental change in shallow water?

Druckversion: Org. Divers. Evol. 1(3): 211-224. 2001 (Gesamtartikel)

Elektronischer Anhang: pdf-Dokumente und Farbbilder.

Zu der vorliegenden Druckversion dieser Arbeit gibt es folgende Online Appendizes:

- ▶ Teil 1: List of study sites of V. Häussermann and G. Försterra.
- ▶ Teil 2: List of study sites of K. P. Sebens and R. T. Paine.
- ▶ Teil 3: Material examined by V. Häussermann & G. Försterra.
- ▶ Teil 4: Die Figuren 1 bis 8 sind die farbigen Versionen der in der vorliegenden Druckversion abgedruckten Figuren. Die Figuren 9 bis 15 sind zusätzlich. Sie sind auf den nächsten beiden Seiten abgebildet.

(siehe auch <http://www..senckenberg.de/odes/01-05.htm>)

List of study sites of V. Häussermann and G. Försterra

Electr. Suppl. 5, part 1. - to: Häussermann, V. & Försterra, G. (2001): A new species of sea anemone from Chile, *Anemonia alicemartinae* n. sp. (Cnidaria: Anthozoa). Org. Divers. Evol. 1 (3): 211-224.

Site numbers as in Häussermann & Försterra (2001): fig. 1	Coordinates from Turistel (1995)	Site description	Dates visited	Occurrence frequency of <i>A. alicemartinae</i>
S1.*	18°31'S, 70°24'W	La Capilla, approx. 5 km S Arica. Intertidal. Extensive rocky plateau with tide pools and surge channels	28.11.1997	F
S2.*	18°31'S, 70°24'W	La Capilla, approx. 5 km S Arica. 0-6 m. Sand, shells, and boulders; alga <i>Lessonia trabeculata</i> Villouta & Santelices, 1986; wave-exposed vertical wall	31.11.1997 03.12.1997 06.12.1997	V
S3.	18°31'S, 70°24'W	500 m S La Capilla, Arica. Intertidal. Exposed rocky coast with tide pools, deep surge channels, and overhangs	27.11.1997	-
S4.	18°32'S, 70°24'W	S Playa Corazones in front of caves, approx. 8 km S Arica. Intertidal. Exposed rocky coast with many tide pools	26.11.1997	-
S5.*	20°52'S, 70°12'W	Approx. 5 km N Rio Seco. Intertidal. Gently sloping rocky shore, bottom with cobble	12.12.1997	F
S6.*	20°52'S, 70°12'W	Approx. 5 km N Rio Seco. 0-7 m. Gently sloping bottom with cobble, some boulders up to 1 m diameter, sand	12.12.1997	V
S7.*	20°55'S, 70°13'W	Rio Seco. Intertidal. Extensive rocky plateaus with tide pools and small surge channels	14.12.1997	F
S8.*	21°01'S, 70°14'W	Punta Lobos S Rio Seco, 500 m offshore. 10-16 m. Bottom with boulders, some of them up to 2 m diameter, covered with alga <i>Lessonia trabeculata</i> , shells	14.12.1997	V
S9.	21°01'S, 70°14'W	Punta Lobos S Rio Seco. Intertidal. Shore with cobble, some rocky plateaus with small tide pools, some sand	15.12.1997	-
S10.	23°33'S, 70°33'W	S end of Bahía Juan López, Antofagasta. Intertidal. Rocky plateau with few tide pools	17.12.1997	-
S11.*	23°33'S, 70°33'W	S end of Bahía Juan López, Antofagasta. 0-19 m. Steeply sloping bare rock; from 19 m downward sloping gently, alga <i>Lessonia trabeculata</i> on some boulders up to 1 m diameter; protected	17.12.1997	V
S12.*	23°33'S, 70°33'W	Bay S Juan López, Antofagasta. Intertidal. Rocky plateau with extensive tide pools	18.12.1997	F

* = *Anemonia alicemartinae* found.

S = sporadic (1-10 individuals seen during 45 min search), F = frequent (11-30 animals seen), V = very abundant (more than 30 animals seen).

S13.*	23°33'S, 70°33'W	Bay S Juan López, Antofagasta. 0-10 m. Cobble, sand, shells, and some boulders of various sizes up to 3 m diameter; protected	18.12.1997	V
S14.*	23°46'S, 70°12'W	Playa Huascar, Antofagasta. Intertidal. Sand, rocky plateau with tide pools and surge channels	16.12.1997	F
S15.	26°09'S, 70°39'W	Caleta Pan de Azúcar, national park Pan de Azúcar, Chañaral, 300 m offshore. 12-17 m. Bare boulders to 5 m diameter, with sand and broken shells	21.12.1997	-
S16.	26°11'S, 70°39'W	Playa Los Piqueros, national park Pan de Azúcar, Chañaral. Intertidal. Pebbly shore, some large boulders to 5 m diameter including cracks and shallow tide pools	20.12.1997	-
S17.*	26°12'S, 70°39'W	S end of Playa Los Piqueros, national park Pan de Azúcar, Chañaral. 0-8 m. Gently sloping pebbly shore, some sand between small rocky islands	21.12.1997	F
S18.	29°50'S, 71°21'W	Light house, Coquimbo peninsula. Intertidal. Rocky shore with tide pools and surge channels, partly covered with algae <i>Lessonia nigrescens</i> Bory, 1826	31.12.1997	-
S19.*	29°53'S, 71°22'W	Playa La Herradura, Coquimbo. Intertidal. Gently sloping shore with cobble, a boulder of 10 m diameter in the middle of the beach with some tide pools on it	02.01.1998	V
S20.	29°53'S, 71°22'W	Mole of Bahía La Herradura, Coquimbo. 0-9 m. Steel post of the mole	30.12.1997	-
S21.*	29°53'S, 71°22'W	Middle of Bahía La Herradura, Coquimbo. 6-7 m. Sand, broken shells, pebbles	30.12.1997	F
S22.	29°53'S, 71°22'W	S end of Bahía La Herradura. 10-16 m. Boulders to 1 m diameter, sloping quite steeply	30.12.1997	-
S23.*	29°53'S, 71°22'W	Shore in front of the Universidad Católica del Norte, Coquimbo. Intertidal. Cobble	02.01.1998	V
S24.	30°03'S, 71°24'W	S end of beach of Totoralillo. Intertidal. Sandy shore with large boulders up to 5 m diameter, shallow tide pools, surge channels	30.12.1997	-
S25.*	30°06'S, 71°23'W	Punta Lagunilla, on small peninsula 20 km S of Coquimbo. 0-9 m. Two large boulders of 10-15 m diameter on both sides of beach, gently sloping shore with cobble, covered with <i>Lessonia trabeculata</i> , exposed	29.12.1997	S
S26.*	30°15'S, 71°31'W	North side of Tongoy peninsula. Intertidal. Rocky shore, some small tide pools	28.12.1997	F
S27.*	30°15'S, 71°31'W	North side of Tongoy peninsula. 0-12 m. Gently sloping sandy bottom, with boulders up to 1 m diameter, many covered with algae <i>Lessonia trabeculata</i>	28.12.1997	F
S28.	32°05'S, 71°32'W	Beach of Pichidangui. Intertidal. Protected rocky shore	06.01.1998	-
S29.	32°05'S, 71°32'W	Small island offshore of Pichidangui. 12-20 m. Boulders and steep rock, wave-protected	06.01.1998	-

* = *Anemonia alicemartinae* found.

S = sporadic (1-10 individuals seen during 45 min search), F = frequent (11-30 animals seen), V = very abundant (more than 30 animals seen).

S30.	32°05'S, 71°32'W	Mole of Pichidangui. 2-7 m. Boulders and cobble, occasional alga <i>Lessonia trabeculata</i>	06.01.1998	-
S31.*	32°12'S, 71°31'W	Beach of Los Molles. Intertidal. Gently sloping, exposed shore with boulders, some up to 2 m diameter with tide pools, covered with alga <i>Lessonia nigrescens</i>	07.01.1998	S
32.	32°12'S, 71°31'W	S end of sandy beach of Los Molles. Intertidal. Large boulders up to 10 m diameter with shallow tide pools on them	07.01.1998	-
S33.*	32°29'S, 71°27'W	Beach of Papudo. Intertidal. Bottom sloping gently, boulders of various sizes, some up to 2 m diameter	08.01.1998	S
S34.	34°22'S, 71°59'W	Beach of the small peninsula S Pichilemu. Intertidal. Large boulders up to 5 m diameter, some tide pools	10.01.1998	-
S35.	34°53'S, 72°10'W	S end of the sandy beach of Caleta Duao. Intertidal. Exposed sandy shore, large boulders of various sizes with many tide pools, covered with alga <i>Lessonia nigrescens</i>	11.01.1998	-
S36.	34°53'S, 72°10'W	Exposed S end of beach of Caleta Duao, 500 m offshore. 19-23 m. Large boulders up to 5 m diameter on flat sandy bottom, some broken shells	12.01.1998	-
S37.	34°53'S, 71°10'W	S end of the beach of Caleta Duao, 500 m offshore. 12-17 m. Large boulder of 10 m diameter, surrounded by sand	12.01.1998	-
S38.	35°31'S, 71°31'W	S end of the large sandy beach of Las Cañas, Constitución. Intertidal. Extensive rocky shore with shallow and deep tide pools, covered with various macroalgae	13.01.1998	-
S39.	36°31'S, 72°55'W	Sandy beach at the marine biology station of the Universidad de Concepción, Dichato. Intertidal. Protected rocky plateaus with tide pools and surge channels	11.04.1998 13.01.2001 16.01.2001 28.03.2001	-
S40.	36°31'S, 72°55'W	Rocky ledge N of Pingueral, Dichato. 10-18 m. Boulders 1-2 m diameter	14.01.1998 15.01.1998 05.04.1998 13.01.2001	-
S41.	36°31'S, 72°55'W	Pingueral, Dichato. 1-7 m. Small rocky island with many cracks and a small cave, surrounded by sand	26.11.1997 27.11.1997 14.01.1998 15.01.1998 05.04.1998 13.01.2001 16.01.2001 29.03.2001 30.03.2001	-
S42.		Bahía Coliumo, Dichato. Approx. 20 m. Soft bottom. Samples collected by the research vessel KaiKai of the Universidad de Concepción	Early November 1997	-
S43.*	36°34'S, 72°58'W	Sandy beach of Cocholgüe. Intertidal. Extensive rocky plateaus with many tide pools and surge channels, surrounded by sand. 1994/1995: not present	08.04.1998 08.12.1999 30.03.2001	S F

* = *Anemonia alicemartinae* found.

S = sporadic (1-10 individuals seen during 45 min search), F = frequent (11-30 animals seen), V = very abundant (more than 30 animals seen).

S44.	36°47'S, 73°19'W	Beach of Chome, Hualpén peninsula, Concepción. Intertidal. Old quay wall, bottom with boulders, some to 3 m diameter	04.04.1998	-
S45.	36°47'S, 73°19'W	Chome, Hualpén peninsula, Concepción. 0-18 m. Gently sloping bottom, cobble, regions with broken shells, some boulders up to 5 m diameter	03.04.1998 07.04.1998	-

References

- Häussermann, V. & Försterra, G. (2001): A new species of sea anemone from Chile, *Anemonia alicemartinae* n. sp. (Cnidaria: Anthozoa). An invader or an indicator for environmental change in shallow water? *Org. Divers. Evol.* 1: 211-224.
- Turistel (1995): Mapa Ruteró, Red Nacional. Cochrane S. A., Santiago de Chile.

* = *Anemonia alicemartinae* found.

S = sporadic (1-10 individuals seen during 45 min search), F = frequent (11-30 animals seen), V = very abundant (more than 30 animals seen).

List of study sites of K. P. Sebens and R. T. Paine

Electr. Suppl. 5, part 2. - to: Häussermann, V. & Försterra, G. (2001): A new species of sea anemone from Chile, *Anemonia alicemartinae* n. sp. (Cnidaria: Anthozoa). Org. Divers. Evol. 1 (3): 211-224.

Site numbers as in Sebens & Paine (1979)	Coordinates as in Sebens & Paine (1979)	Site description as in Sebens & Paine (1979)	Dates visited as in Sebens & Paine (1979)	Occurrence frequency of <i>A. alicemartinae</i> after Sebens & Paine (1979)
P1.*	20°16'S, 70°08'W	Iquique lab. Intertidal	30.09.1975 01.10.1975	R
P2.*	20°25'S, 70°11'W	Pozo Toyo. Intertidal	01.10.1975 03.10.1975	A
P3.*	20°42'S, 70°12'W	Cumbres Borascosas. Intertidal	03.10.1975	R
P5.	23°05'S, 70°30'W	Mejillones. Intertidal	12.10.1975	-
P5.	23°02'S, 70°31'W	Mejillones. Subtidal	?	-
P6.*	23°25'S, 70°36'W	Santa Maria. Intertidal	07.10.1975	A
P7.*	23°41'S, 70°27'W	Antofagasta. Intertidal	?	A
P8.*	23°42'S, 70°27'W	S. Antofagasta. Intertidal	05.10.1975 06.10.1975 10.10.1975	A
P8.*	23°42'S, 70°27'W	S. Antofagasta. Subtidal	10.10.1975	C
P9.*	23°49'S, 70°29'W	Pt. Jara. Intertidal	08.10.1975	R
P12.	30°58'S, 71°39'W	B. El Teniente. Intertidal	?	-
P13.	32°14'S, 71°32'W	Pt. Molles exposed. Intertidal	16.10.1975 18.10.1975	-
P13.	32°14'S, 71°32'W	Pt. Molles protected. Intertidal	18.10.1975	-
P14.	32°52'S, 71°33'W	Isla Concon. Intertidal	22.10.1975	-

* = *Anemonia alicemartinae* found.

A = abundant (more than 100 individuals seen during 1 h search), C = common (6-100 animals seen), R = rare (less than 6 animals seen).

P15.	32°57'S, 71°32'W	Montemar exposed. Intertidal	?	-
P15.	32°57'S, 71°32'W	Montemar protected. Intertidal	?	-
P16.	33°22'S, 71°42'W	Algorroba. Subtidal	?	-
P16.	33°30'S, 71°39'W	Pt. El Lacho. Intertidal	25.10.1975	-
P17.	33°33'S, 71°38'W	San Antonio. Intertidal	?	-
P19.	36°48'S, 73°11'W	Boca de Biobio. Intertidal	28.10.1975	-

References

Sebens, K. P. & Paine, R. T. (1979): Biogeography of anthozoans along the west coast of South America: habitat, disturbance, and prey availability. Pp. 219-238 in: Proceedings of the International Symposium on Marine Biogeography and Evolution in the Southern Hemisphere, Auckland, New Zealand. N.Z. DSIR Inf. Ser. 137.

* = *Anemonia alicemartinae* found.

A = abundant (more than 100 individuals seen during 1 h search), C = common (6-100 animals seen), R = rare (less than 6 animals seen).

Material examined of V. Häussermann & G. Försterra

Electr. Suppl. 5, part 3. - to: Häussermann, V. & Försterra, G. (2001): A new species of sea anemone from Chile, *Anemonia alicemartinae* n. sp. (Cnidaria: Anthozoa). Org. Divers. Evol. 1 (3): 211-224.

Anemonia alicemartinae n. sp.

Type locality: Chile, Coquimbo, intertidal zone of La Herradura (site S19, see Part 1 of this Electronic Supplement).

Holotype: Female, 3.1.1998, leg. V. Häussermann & G. Försterra; deposited at Zoologische Staatssammlung München, Germany (ZSM 224, ZSM 224/1). One quarter of animal on 9 microscope slides of transverse sections and sphincter. In preserved state pedal disc diameter 20 mm, column height 13 mm, oral disc diameter 30 mm, tentacle length up to 17 mm. A 3 mm long isopod (V. Cappola, University of Kansas, pers comm. 2000) was found between the bases of the tentacles.

Paratypes: Fixed in 10-15% formalin, unless mentioned; specimens deposited at Nationaal Natuurhistorisch Museum, Leiden (Netherlands), leg. K. P. Sebens & R. T. Paine; all others leg. V. Häussermann & G. Försterra; specimens from the aquarium of Universidad Católica del Norte, Coquimbo, in the following called Aq. Co., had previously been taken from the Bahía de Coquimbo; for collection localities see Parts 1 and 2 of this Electronic Supplement):

20 specimens deposited at Zoologische Staatssammlung München, Germany: 3 specimens (ZSM 225) collected 3.1.1998 at site S19, intertidal. 1 specimen (ZSM 226) collected 30.11.1997 at S2, 3.5 m depth; 75 slides of longitudinal and transverse sections made from whole animal with small bud-like structure. 2 specimens (ZSM 227) collected 30.11.1997 at S2, 3.5 m depth. 1 specimen (ZSM 228) collected 8.12.1999 at S43, intertidal, preserved in 96% alcohol. 1 specimen (ZSM 229) collected 8.12.1999 at S43, intertidal. 2 females (ZSM 230, ZSM 231) collected 2.1.1998 from Aq. Co.; 6 resp. 7 microscopic slides of transverse sections made from $\frac{1}{8}$ of each animal. 1 specimen (ZSM 232) collected 2.1.1998 from Aq. Co.; 11 microscopic slides of transverse sections made from whole animal. 5 specimens (ZSM 233) collected 2.1.1998 from Aq. Co.; 2 specimens (ZSM 20012947) collected 30.3.2001 at S43, intertidal; 2 specimens (ZSM 20012948) collected 30.3.2001 at S43, intertidal, preserved in 96% alcohol.

48 specimens deposited at Nationaal Natuurhistorisch Museum, Leiden, Netherlands: RMNH Coel. 24378/10 collected 6.10.1975 at site P8, intertidal. RMNH Coel. 24379/24 collected 30.10.1975 at P8, subtidal; 38 microscopic slides of transverse sections each made from $\frac{1}{8}$ animal: 4 females and 1 with a well-developed bud-like structure. RMNH Coel. 24380/11 collected 1.10.1975 at P2, intertidal. RMNH Coel. 24381/3 collected 1.10.1975 at P1, intertidal.

1 female deposited at Natural History Museum, University of Kansas, USA: KUMNH, Division of Invertebrate Zoology, catalog nr 001529; collected 2.1.1998 from Aq. Co.; 5 microscopic slides of transverse sections made from $\frac{1}{8}$ of animal.

1 specimen deposited at Museo de la Universidad de Concepción, Chile (UCCC-25632), collected 3.1.1998 at S19, intertidal; 5 microscopic slides of transverse sections and sphincter made from $\frac{1}{8}$ of animal.

1 specimen deposited at Swedish Museum of Natural History, Stockholm (SMNH-5227), collected 3.1.1998 at S19, intertidal.

1 specimen deposited at Zoological Museum of University of Hamburg, Germany (C 11664), collected 3.1.1998 at S19, intertidal.

1 specimen deposited at U. S. National Museum of Natural History, Washington (USNM 100647), collected 2.1.1998 from Aq. Co.

***Anemonia natalensis* Carlgren, 1938**

6 syntypes from Swedish Museum of Natural History (NRS 89 x 6); South Africa, Durban.

17 specimens deposited at Zoologische Staatssammlung München, Germany (1 paraffin-embedded, 11 in 10% formalin: ZSM 234; 5 in 96% alcohol: ZSM 235), collected 23.3.2000 at Umdloti Beach, KwaZulu-Natal, South Africa (29°40'S; 31°08'E) by Sean Bailey and Louis Celliers of Oceanographic Research Institute, Durban, South Africa.



Fig. 9. The extreme, lifeless Atacama Desert contrasts with the rich marine life along the north Chilean shore. With long distances between research facilities most of the examinations had to be done in a "field laboratory".



Fig. 10. Shore near Arica, north Chile (top), and at the southern distribution limit of *A. alicemartinae* near Concepción, central Chile (bottom). While the landscape changes dramatically along this range, conditions in the sea stay more or less constant. Strong wave action is typical throughout.



Fig. 11. Irregularities and regions with exceptionally short tentacles are a result of former fissions.

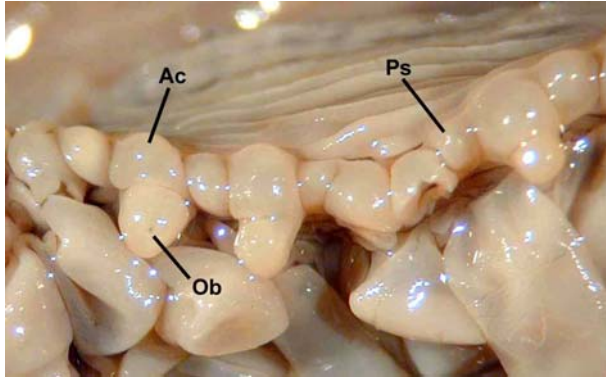


Fig. 12. Margin of a preserved specimen of *A. alicemartinae*: pseudoacrorhagi (Ps) and acrorhagi (Ac) in various developmental stages. Ob: oral branch carrying holotrichs.

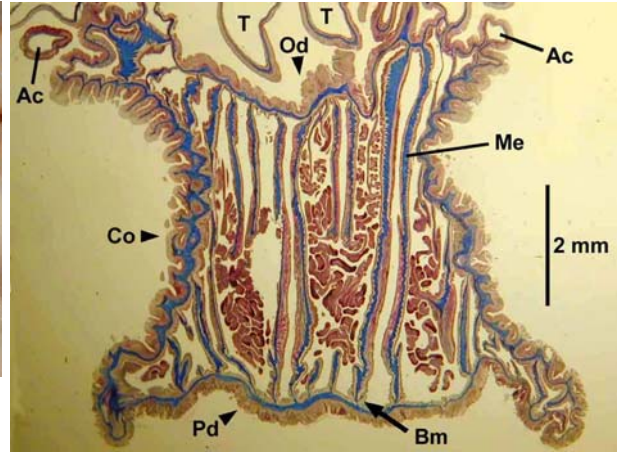


Fig. 13. Longitudinal section of *A. alicemartinae* (azo-carmin triple staining). Ac: acrorhagus; Bm: basilar muscle; Co: column; Me: mesenteries; Od: oral disc; Pd: pedal disc; T: tentacles.



Fig. 14. *A. alicemartinae* was regularly found between the rhizoids of the macroalgae *Lessonia trabeculata*.



Fig. 15. Even when emersed during extremely low tides, specimens of *A. alicemartinae* do not retract. The tentacles form a rim that retains water on the oral disc.

Häussermann, V. & Försterra, G. (2003)

First evidence for coloniality in sea anemones

Marine Ecology Progress Series 257: 291-294

NOTE

First evidence for coloniality in sea anemones

Verena Häussermann^{1,2,*}, Günter Försterra²¹Zoologische Staatssammlung München, Münchhausenstraße 21, 81247 Munich, Germany²Ludwig-Maximilians-Universität München, Department II Biologie, Karlstrasse 23–25, 80333 Munich, Germany

ABSTRACT: Sea anemones, a conspicuous group of marine benthic invertebrates, are considered to be strictly solitary animals. This is in contrast to almost all other orders of the class Anthozoa, which have colony-forming members, the best known examples being reef-building corals. Here we show that the sagartiid sea anemone *Cereus herpetodes* (McMurrich, 1904) from Chile forms flabello-meandroid colonies through intratentacular budding, a feature hitherto known only from stony corals. This finding sheds new light upon the debated evolution of Anthozoa and the principles of colony formation within this group.

KEY WORDS: Colony · Solitary · Actiniaria · Anthozoa · Polystomodaeal intramural intratentacular budding · Fission · *Cereus herpetodes* · Chile

Resale or republication not permitted
without written consent of the publisher

Observations. Colonies of anthozoans are clonal groups of organisms which are physically connected to each other (Fautin 1999). The exclusively solitary growth of sea anemones is well established and has been assumed both in major reference works (Dunn 1982, Shick 1991, Fautin 1999) and in research papers (Francis 1988, Grasshoff & Gudo 1998, Won et al. 2001, Daly et al. 2002). Herein we present a first report on a colonial sea anemone and briefly discuss the implications of this discovery.

During a 1 yr research project in 1994–1995 and 3 further expeditions to Chile in 1997–1998, 1999–2000 and 2001, we observed specimens of *Cereus herpetodes* from the intertidal zone down to depths of 22 m. We found very few solitary individuals. Instead, the anemones form band-like colonies within their entire range of distribution from Arica (18° 30' S, 70° 19' W) to Bahia Tic Toc (43° 42' S, 73° 00' W). Flat, irregular, patch-like colonies are restricted to sites subjected to extreme currents; e.g. near Pingüeral (36° 32' S, 72° 55' W), where clusters of colonies locally cover up to 50% of rocky surfaces (Fig. 1A). The largest band-like colonies of *C. herpetodes* range up to

35 cm in length, and patch-like colonies are up to 17 × 14 cm in area and 2 cm tall, with more than 150 mouth openings of different sizes.

Histological sections revealed that multiple mouth openings (Fig. 1B) result from repeated longitudinal fission through the pharynxes; fission proceeds in a proximal to distal direction. The resulting pharynxes are occasionally of similar size, but more often differ substantially (Fig. 1B,C). We observed extremely small pharynxes <1 mm in diameter which were connected to only 2 mesenteries and originated from a pharynx 40 times larger in diameter. Pharyngeal fission occurs either between pairs or within pairs of perfect mesenteries (Fig. 1C). After fission of the pharynx is complete, additional mesenteries are inserted and the 2 pharynxes grow slightly apart.

The gastric cavities of the resulting zooids communicate through channels distal to the joint pedal disc. Estimating from their size in preserved specimens, the channels seem too small to allow the passage of larger food particles; however, these openings are large enough to allow the exchange of gastrocoelic fluid. In addition, compared to actinarians in general, the mesenteries have exceptionally large marginal stomata that facilitate fluid exchange within the colony.

The mode of incomplete fission of polyps in *Cereus herpetodes* leads to flabello-meandroid colonies (Fig. 1C). It constitutes a mode of colonial growth hitherto known only from stony corals that is described as 'polystomodaeal intramural intratentacular budding' (e.g. genus *Euphyllia*; Fig. 1D). There is no indication that solitary polyps result from these divisions, but whole polystomodaeal portions of the colonies with independent tentacular crowns seem to separate as a form of asexual proliferation. In several of the colonies examined, most of the zooids had reproductive tissue. This indicates that the polystomodaeal colony is a permanent condition in *C. herpetodes*, and that colonies of

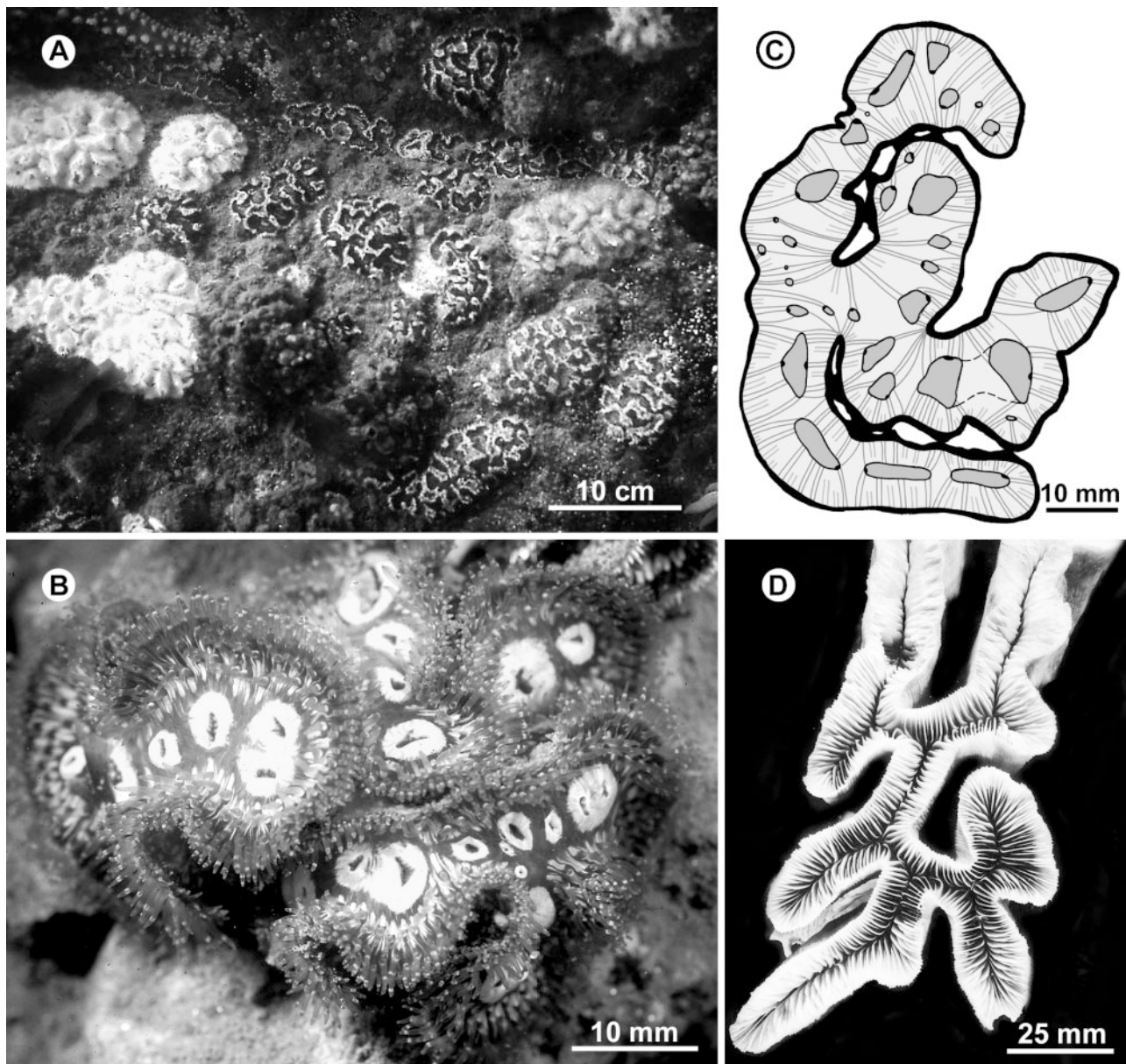


Fig. 1. Colonial sea anemone *Cereus herpetodes* (A–C) compared with stony coral *Euphyllia* sp. (D). (A to C) *C. herpetodes*. (A) Clusters of colonies (Pingueral site, colony at 5 m depth) locally cover up to 50% of rocky surfaces. (B) Small colony with 3 tentacular crowns on a common pedal disc; stomodaea marked by white peristomes (aquarium colony). (C) Schematic drawing of cross-section through small colony; black outline: body wall; dark grey areas: pharynxes with siphonoglyphs (black spots); radial lines: perfect and (larger) imperfect mesenteries; dotted lines: oral opening of pharynx in fission. (D) *Euphyllia* sp. Part of flabellomeandroid colony (photo M. Grasshoff)

this species can be classified as polycentric (Wells & Hill 1956).

Discussion. A gradual transition from solitary individuals with a single mouth to colonies with many mouths can be seen within the coral family Fungiidae (Veron 2000). We agree with Rosen's (1986) conclusion that scleractinian mouths are homologous, whether they are produced by extratentacular or by intratentac-

ular budding. Therefore, each mouth defines a conceptual zooid which according to the taxon is more or less modified, or more or less arrested in its development, and which is sometimes polymorphic (Rosen 1986). Some authors (Wells 1971) prefer to describe the result of intratentacular budding as a polystomodaeal individual. Nevertheless, corals, which regularly exhibit a high number of mouth openings, are generally re-

garded as colonial (see Rosen 1986, Veron 2000). The morphological prerequisites for Rosen's (1986) interpretation of coloniality are also present in sea anemones. Therefore his conclusions can be applied to sea anemones without further modifications. Sea anemones were considered to be unable to surpass the clearly defined solitary level, with the exception of temporary states during fission and the results of injury. This contradicts findings for *Cereus herpetodes*.

Specimens of *Cereus herpetodes* examined by previous authors were observed to have more than 1 oral opening (up to 3: Carlgren 1959; up to 3 large and 9 small: McMurrich 1904; for photographs of type specimens and original drawings see <http://hercules.kgs.edu/hexacoral/anemone2/index.cfm>), but these authors seemed to be unaware of the fact that they were dealing with colonies. Due probably to the small numbers and sizes of specimens examined, and the lack of *in situ* or *in vivo* observations, polystomodaeal specimens of *C. herpetodes* were previously interpreted as being 'in imperfect division' (Carlgren 1959) or 'only a stage in a complete division' (McMurrich 1904).

Coloniality in *Cereus herpetodes* is a unique feature not shared by the only other species in this genus, *C. pedunculatus* (Pennant, 1777) from the northern hemisphere. In corals, the mode of budding is usually a generic character. Therefore, in the future, it may be necessary to erect a new genus for the species *C. herpetodes*.

Shick (1991) posed the question 'Why aren't there any colonial sea anemones?'. He then summarized biomechanical and ecological theories to explain the solitary growth of sea anemones. Francis (1988) and Shick (1991) conclude that sea anemones are an ancient group that, in the sublittoral, adopted the strategy of large individual size and unitary lifestyle at an early stage in response to predation. In intertidal sea anemones, lack of coloniality is explained in terms of mechanical restriction: protection against desiccation such as symmetrical retraction of tentacles, and the retention of coelenteric fluid is interpreted as being more difficult to achieve for closely conjoined members of a sheet-like colony (Shick 1991). As a result, polyps with no exoskeleton should necessarily remain solitary and cylindrical (Grasshoff 1987, Shick 1991, Grasshoff & Gudo 1998). Our findings suggest that these explanations for the presence or absence of coloniality in anthozoans need to be reconsidered.

As the only known colony-forming sea anemone, *Cereus herpetodes* is a good subject on which to study the ecological driving forces behind coloniality and its morphological correlates. The flat shape of *C. herpetodes* colonies and coloniality itself may be an adaptation to a habitat in which extremely strong water movement precludes tall cylindrical growth. Flat

growth is frequently observed in sea anemones that are subjected to surf impact or extreme currents (Koehl 1977). Dense aggregations of anemones minimize the dragging effect for each individual (Koehl 1982). The ratio of exposed perimeter to feeding-surface area declines more steeply with clonal growth than with aclonal growth (Francis 1988). Flat colonies of *C. herpetodes*, which represent the most compact clonal aggregations, consequently attain an optimum ratio. The outer walls of neighbouring sections within a colony of *C. herpetodes* frequently adhere together through the adhesive verrucae on the column, leading to increased stiffness of the colony (Fig. 1C). Resistance against physical removal or damage is increased by particularly strong attachment to the substratum and, in many cases, by the attachment of small stones to the column of *C. herpetodes* and the presence of small stones in the gastrocoel.

The average prey success for each clone mate in dense aggregations with cooperative behaviour is higher than for completely separate individuals of comparable size, as larger and more agile prey can be overpowered and held in such aggregations. In a colony, each zooid benefits from the capture success of its clone mates through exchange of coelenteric fluid.

Predators are often abundant in shallow subtidal water (Paine 1966, Jackson 1985). The frequency of aggressive encounters and their cost to each individual will be lower for a ramet fighting back-to-back with a clone mate than for lone fighters of the same size and shape; more energy can be expended in protecting the exposed sides without increasing total investment (Francis 1988). In *Cereus herpetodes*, defence mechanisms include fighting tentacles (also termed 'catch tentacles'), acontia, stones in the gastrocoel and stones attached to the outer column wall.

The validity of subdivisions within the Anthozoa has been a subject of debate that has gained in intensity (Fautin & Lowenstein 1993, Chen et al. 1995, France et al. 1996, Grasshoff & Gudo 1998, Berntson et al. 1999, Stanley & Fautin 2001, Won et al. 2001, Daly et al. 2002). The skeletons of Scleractinia are of multiple origin (Romano & Palumbi 1996, Romano & Cairns 2000), and may even have been ephemeral. As a result, the lack of coloniality in Actiniaria is one of the last main morphological characters justifying separation of Scleractinia and Actiniaria (Daly et al. 2002). Although *Cereus herpetodes* exhibits the same mode of colony-formation as some stony corals, from the available data it is not apparent whether, in these sea anemones, coloniality is a plesiomorphic or an apomorphic character. Therefore, conclusions on the phylogenetic position of *C. herpetodes* exclusively based on its coloniality would be premature. Nevertheless, our findings confirm that relationships among anthozoans are not

clear-cut and support the hypothesis of Stanley & Fautin (2001) that it may be more phylogenetically accurate to merge the order Scleractinia with the orders Actiniaria and Corallimorpharia.

Acknowledgements. This publication was drawn from the doctoral thesis of V.H. and was supported by a scholarship of the Ludwig-Maximilians-Universität München. We thank Elaine Robson, Martin Thiel, Ralph Tollrian, Michael Schrödl, Roland Melzer, Gerhard Haszprunar, Peter Schuchert, Stephen Cairns, Heide Schulz and Ron Ates for comments on the subject and on previous versions of the manuscript, and Manfred Grasshoff for placing his photograph at our disposal. Thanks to the reviewers for their helpful comments.

LITERATURE CITED

- Berntson EA, France SC, Mullineaux LS (1999) Phylogenetic relationships within the class anthozoa (phylum Cnidaria) based on nuclear 18S rDNA sequences. *Mol Phylogenet Evol* 13:417–433
- Carlgren O (1959) Reports of the Lund University Chile Expedition 1948–49, 38: Corallimorpharia and Actiniaria with description of a new genus and species from Peru. *Acta Univ Lunds (N F Avd)* 2(56):1–39
- Chen CA, Odorico DM, Ten Lohuis M, Veron JEN, Miller DJ (1995) Systematic relationships within the Anthozoa (Cnidaria: Anthozoa) using the 5'-end of the 28S rDNA. *Mol Phylogenet Evol* 4:175–183
- Daly M, Lipscomb DL, Allard MW (2002) A simple test: evaluating explanations for the relative simplicity of the Edwardsiidae (Cnidaria: Anthozoa). *Evolution* 56:502–510
- Dunn DF (1982) Cnidaria. In: Parker SP (ed) *Synopsis and classification of living organisms*. McGraw-Hill, New York, p 669–705
- Fautin DG (1999) Cnidaria. In: Knobil E, Neill JD (eds) *Encyclopedia of reproduction*. Academic Press, New York, p 645–653
- Fautin DG, Lowenstein JM (1993) Phylogenetic relationships among scleractinians, actinians, and corallimorpharians (Coelenterata: Anthozoa). *Proc 7th Int Coral Reef Symp* 2: 665–670
- France SC, Rosel PE, Agenbroad JE, Mullineaux LS, Kocher TD (1996) DNA sequence variation of mitochondrial large-subunit rRNA provides support for a two-subclass organization of the Anthozoa (Cnidaria). *Mol Mar Biol Biotechnol* 5:15–28
- Francis L (1988) Cloning and aggression among sea anemones (Coelenterata: Actiniaria) of the rocky shore. *Biol Bull (Woods Hole)* 174:241–253
- Grasshoff M (1987) Sessile Tiere des Meeres; Evolutionswege—Konstruktionen—Lebensräume. *Nat Mus* 117:369–386
- Grasshoff M, Gudo M (1998) Die Evolution der Coelenteraten. II. Solitäre und koloniale Polypen. *Nat Mus* 128: 329–341
- Jackson JBC (1985) Distribution and ecology of clonal and aclonal benthic invertebrates. In: Jackson JBC, Buss LW, Cook RE (eds) *Population biology of clonal organisms*. Yale University Press, New Haven, CT, p 297–356
- Koehl MAR (1977) Effects of sea anemones on the flow forces they encounter. *J Exp Biol* 69:87–105
- Koehl MAR (1982) The interaction of moving water and sessile organisms. *Sci Am* 247:124–132
- McMurrich JP (1904) The Actiniae of the plate collection. *Zool Jahrb Abt Syst Ökol Geogr Tiere (Suppl 6)*:215–306
- Paine RT (1966) Food web complexity and species diversity. *Am Nat* 100:65–75
- Pennant T (1777) *A British zoology*, Vol 4. Benj White, London
- Romano SL, Cairns SD (2000) Molecular phylogenetic hypothesis for the evolution of scleractinian corals. *Bull Mar Sci* 67:1043–1068
- Romano SL, Palumbi SR (1996) Evolution of scleractinian corals inferred from molecular systematics. *Science* 271:640–642
- Rosen BR (1986) Modular growth and form of corals. *Phil Trans R Soc Lond B* 313:115–142
- Shick MJ (1991) *A functional biology of sea anemones*. Chapman & Hall, London
- Stanley GD Jr, Fautin DG (2001) The origins of modern corals. *Science* 291:1913–1914
- Veron JEN (2000) *Corals of the world*. Australian Institute of Marine Science, Townsville
- Wells JW (1971) What is a colony in anthozoan corals? *Abstr Program Geol Soc Am* 3:748. Reprinted in 1973. In: Boardman RS, Cheetham AH, Oliver WA Jr (eds) *Animal colonies: development through time*. Dowden, Hutchinson & Ross, Stroudsburg, p 29
- Wells JW, Hill D (1956) Anthozoa—general features. In: Moore RC (ed) *Treatise on invertebrate paleontology*. Part F: Coelenterata. The University of Kansas Press, Lawrence, KS, p F161–F166
- Won JH, Rho BJ, Song JI (2001) A phylogenetic study of the Anthozoa (phylum Cnidaria) based on morphological and molecular characters. *Coral Reefs* 20:39–50

Editorial responsibility: Otto Kinne (Editor), Oldendorf/Luhe, Germany

*Submitted: July 8, 2002; Accepted: March 6, 2003
Proofs received from author(s): July 4, 2003*

Häussermann, V. (2003)

Redescription of *Oulactis concinnata* (Drayton in Dana, 1846) (Cnidaria: Anthozoa), an actiniid sea anemone from Chile and Perú with special fighting tentacles; with a preliminary revision of the genera with a "frond-like" marginal ruff

Zoologische Verhandlungen 345: 173-207

Redescription of *Oulactis concinnata* (Drayton in Dana, 1846) (Cnidaria: Anthozoa: Actiniidae), an actiniid sea anemone from Chile and Perú with special fighting tentacles; with a preliminary revision of the genera with a “frond-like” marginal ruff

V. Häussermann

Häussermann, V. Redescription of *Oulactis concinnata* (Drayton in Dana, 1846) (Cnidaria: Anthozoa: Actiniidae), an actiniid sea anemone from Chile and Perú with special fighting tentacles; with a preliminary revision of the genera with a “frond-like” marginal ruff.

Zool. Verh. Leiden 345, 31.x.2003: 173-207, figs 1-16, tabs 1-3.— ISSN 0024-1652/ISBN 90-73239-89-3.

Verena Häussermann, Ludwig-Maximilians-Universität München, Department Biologie II, Karlstr. 23-25, D-80333 München, and Zoologische Staatssammlung München, Münchhausenstr. 21, 81247 München, Germany (e-mail: vreni_haeussermann@yahoo.de, website: <http://www.people.freenet.de/haeussermann/>).

Present address: Universidad Austral de Chile, Departamento de Biología Marina, Avda. Inés de Haverbeck, casas 9, 11 y 13, Campus Isla Teja; Casilla 567, Valdivia, Chile

Key words: Actiniaria; Actiniidae; *Oulactis concinnata*; *Isoulactis chilensis*; *Isocradactis magna*; *Saccactis coliumensis*; *Oulactis muscosa*; *Actinostella*; *Phyllactis*; Chile; Perú; benthos; catch or fighting tentacles; marginal “frond-like” ruff.

Two species of sea anemones with a conspicuous marginal ruff of frond-like structures encompassing the tentacular crown occur on the Chilean coast. *Oulactis concinnata* (= *Isoulactis chilensis*) (Drayton in Dana, 1846) is re-described in detail and further information is provided for *Oulactis coliumensis* (Riemann-Zürneck & Gallardo, 1990) (= *Saccactis coliumensis*) (both Actiniidae). The distribution of *O. concinnata* from Playa Las Salinas, Perú (9°19'10"S, 78°26'30"W), to the region of Valdivia, Chile (39°47'S, 73°21'W), lies within a zoogeographical unit known as the Peruvian Province. Re-description of *O. concinnata* is based on examination of 10 specimens collected between 1975 and 2003, and on observations of about 50 living anemones in their habitat and in aquaria. Specimens of this species occur in the intertidal zone and to depths of 15 m in crevices filled with sand, broken shells or pebbles. The most distinctive and conspicuous features of *O. concinnata* are its large size, the lobed and often colourful oral disc and the column with adhesive verrucae. Towards the margin these become smaller and compound and, on the upper margin, form the ruff of frond-like papillae. The structure of the marginal ruff is described in detail and its possible function is considered. The hypothesis is presented that the frond-like structures of the ruff are derived from verrucae. *Oulactis concinnata* is unusual in possessing special fighting tentacles with batteries of large basitrichs but lacking holotrichs. The genera *Isoulactis* Carlgren, 1959, *Isocradactis* Carlgren, 1924, and *Saccactis* Lager, 1911, are synonymized with the genus *Oulactis* Milne Edwards & Haime, 1851. The diagnoses of two other genera with a marginal ruff, *Actinostella* Duchassaing, 1850, and *Onubactis* López-González, den Hartog & García-Gómez, 1995, are provided. The diagnoses of the genera *Oulactis* and *Actinostella* are amended, their distinguishing features and cnidae compared and the described species listed.

A lo largo de la costa chilena se distribuyen dos especies de anémonas de mar con un collar vistoso de estructuras papilosas que rodean a la corona de tentáculos. *Oulactis concinnata* (= *Isoulactis chilensis*) (Drayton in Dana, 1846) (Actiniidae) es re-descrita en detalle. Además se aporta información adicional sobre la especie *Oulactis coliumensis* (Riemann-Zürneck & Gallardo, 1990) (= *Saccactis coliumensis*). *Oulactis concinnata* se distribuye desde Playa Las Salinas, Perú (9°19'10"S, 78°26'30"W) hasta la región de Valdivia, Chile (39°47'S, 73°21'W), y se encuentra integrada a la región zoogeográfica conocida como la provincia peruana. La re-descripción de *O. concinnata* está basada en el examen de 10 especímenes recolectados entre 1975 y 2003, y en observaciones de unas 50 anémonas vivas en su hábitat y en acuario. Los

ejemplares de esta especie se distribuyen desde la zona intermareal hasta una profundidad de 15 m, y generalmente se encuentran en grietas llenadas de arena, conchas quebradas y cascajo. Los caracteres más distintivos y vistosos de *O. concinnata* son: su gran tamaño; su disco oral lobado, el cuál presenta frecuentemente un color intenso; y por último su columna con verrucas adhesivas. Hacia el margen del disco las verrucas se hacen más pequeñas y compuestas y, en el margen superior, forman un collar de papilas llamativas. La estructura del collar marginal esta descrito en detalle y su posible función es discutida. Asimismo también se discute la relación de parentesco evolutivo entre las papilas y las verrugas. *Oulactis concinnata* se diferencia de otras especies del mismo género por presentar "catch tentacles" que poseen grandes basitricos pero no holotricos. Los géneros *Isoulactis* Carlgren, 1959, *Isocradactis* Carlgren, 1924 y *Saccactis* Lager, 1911 son sinonimizadas con el género *Oulactis* Milne Edwards & Haime, 1851. Se presenta la diagnosis de dos otros géneros con collar, *Actinostella* Duchassaing, 1850 y *Onubactis* López-González, den Hartog & García-Gómez. Se rectifica las diagnosis de los géneros *Oulactis* y *Actinostella* y se comparan sus caracteres distintivos ofreciendo además una lista de las especies descritas.

Introduction

Worldwide sixteen species of six genera in the family Actiniidae that exhibit a conspicuous marginal ruff are described. Two of those, *Oulactis concinnata* (Drayton in Dana, 1846) and *Oulactis coliumensis* (Riemann-Zürneck & Gallardo, 1990), can be found along the Chilean coast. Although there is no proof for a monophyletic relationship of these six genera, morphological similarities and possibly functional ones justify joint discussion. Most of the literature on these genera is very old and confusing and conclusions are often contradictory (c.f. Carlgren, 1924; Carlgren, 1949b; Carlgren, 1951). Stephenson (1922) made an attempt to revise them, but he noted that "these genera present a good deal of difficulty" and "it may need carrying a good deal further in the light of new knowledge". Now, 80 years later, most species with a marginal ruff are still very poorly known and a revision is needed more than ever (López-González, den Hartog & García-Gómez, 1995). Recent detailed descriptions of *Oulactis coliumensis* (Riemann-Zürneck & Gallardo, 1990), *Actinostella correae* (Schlenz & Belèm, 1988 (92)), *Actinostella flosculifera* (Ocaña, 1994) and *Onubactis rocioi* (López-González, den Hartog & García-Gómez, 1995) provide a good base for this revision.

Modern techniques like SCUBA diving deliver samples in optimal conditions and enable sampling on substrates and at sites where sampling by boat is not possible. Especially in animals with few preservable structures, like sea anemones, observations on specimens *in vivo* or better *in situ* can provide important information on morphology and biology that cannot be obtained from preserved material. Photographs of living animals help to illustrate written descriptions and reduce subjective interpretation. Sea anemones with a marginal ruff of frond-like vesicles encompassing the tentacular crown are excellent subjects for *in situ* observations. The examination of living anemones has yielded new information about these marginal structures and reveals important characteristics usually lost during preservation but possibly essential for the delimitation of species.

The present paper provides a detailed redescription of *Oulactis concinnata*, which is herein synonymized with *Isoulactis chilensis*. A list of all described species with a marginal ruff is provided and the division into the existing genera is discussed and preliminarily revised. The genera *Isoulactis*, *Isocradactis* and *Saccactis* are synonymized with the genus *Oulactis*. For a complete revision of this group a detailed examination of the species of the genus *Oulactis* from New Zealand and Australia and of the species of the genus *Actinostella* (= *Phyllactis*) is necessary.

Material and methods

Between 1994 and 2003, Günter Försterra and I observed and examined about 50 specimens of *Oulactis concinnata* along the Chilean coast from Arica (18°30'S, 70°19'W) to Los Molinos/Valdivia (39°50'S, 73°24'W) (fig. 1; app. 1). Lists of all study sites up to S44 can be recalled in the online appendix of Häussermann & Försterra (2001) at <http://www.senckenberg.uni-frankfurt.de/odes/>. The studies were carried out in the intertidal zone during low tide and also by means of SCUBA-diving. Some specimens were kept in aquaria for several days for detailed examination. Five specimens were preserved, three of which were examined histologically. I also examined five specimens collected by K.P. Sebens and R.T. Paine in 1975 (fig. 1; app. 2), one specimen from Perú collected by S. Austerhülle in 2002 (fig. 2; app. 3) and two specimens of *Oulactis coliumensis* dredged by the research vessel *Kaikai* of the Universidad de Concepción in November 1998 from ~ 20 m depth. This study also utilizes information gathered by S. Austerhülle in 2002, who collected and observed several specimens in Perú (fig. 2; app. 3).

Photographs were taken both in situ and in the aquarium. For preservation, the specimens were relaxed with menthol crystals for 30–120 min and fixed in 10–15% seawater formaldehyde. Specimens were kept in this formaldehyde solution for at least 4 months before being transferred to 70% alcohol. For histological examination parts of three specimens of *O. concinnata* and of one specimen of *O. coliumensis* were embedded in paraffin, sectioned at 8–9 µm and stained with Azocarmin triple staining.

For cnidae examination, squash preparations of small amounts of tissue from two living and four preserved specimens of *Oulactis concinnata* and one living and one preserved specimen of *Oulactis coliumensis* were examined with a light microscope (1000× oil immersion), drawn or photographed, and measured. The discharge of fresh cnidae was provoked with distilled water or 4% acetic acid solution. Permanent slides of discharged cnidae were prepared with the technique of Yanagi (1999): a small amount of tissue is put into a drop of 4% acetic acid or HCl solution on a microscopic slide. After some minutes the liquid is suck off carefully with a Kleenex. Then a solution of 1:1 sea water:glycerin with very few phenol and formalin (a few drops on 100 ml solution) is added. A cover slide is sealed several times with nail coating. If the coating is repeated regularly, the permanent slides stay in good condition for at least seven years (Yanagi, in litt., 2003).

Nematocyst terminology follows England (1991). According to Acuña et al. (2003), data on nematocyst size ranges of different specimens should not be grouped to determine statistical descriptive parameters. Thus the size ranges of table 1 are values taken from a single preserved specimen.

Results

Diagnosis of the genera with a marginal ruff

Family Actiniidae Rafinesque, 1815.

a) Genus *Oulactis* Milne Edwards & Haime, 1851.

Amended diagnosis, with changes in bold: Actiniidae with well-developed pedal disc; **oral disc wide, round to lobed**. Column smooth in its lowest part, otherwise

Table 1: Size and distribution of preserved cnidae of a single specimen *Oulactis concinnata* (letters A-P refer to fig. 9), in each tissue in order of abundance: ^s: sporadic, ^f: few, ^c: common and ^v: very common. "m_l" and "m_w" are the means, "d_l" and "d_w" are the standard deviations (all in µm), "t" are the number of turns on the proximal part of the tube, "#" is the number of capsules measured, "p" is the proportion of animals examined with respective type of cnida present. Exceptional sizes in parenthesis.

Tissue/Cnidae type, abundance	Capsule length (µm)	m _l	d _l	Capsule width (µm)	m _w	d _w	t	#	p
TENTACLES									
spirocysts ^v (D)	(14.4) 16.2 – 27.0	20.2	2.62	1.8 – 2.7	2.0	0.36		46	4/4
basitrichs ^v (E)	(15.3) 19.8 – 28.8	22.6	2.44	1.8 – 3.2	2.6	0.29	3-4	45	4/4
FIGHTING TENTACLES									
microbasic	22.5 – 31.5	26.9	2.03	3.2 – 5.0	4.0	0.55	~5	47	4/4
b-mastigophors^v (F)									
ACRORHAGI									
holotrichs I ^v (J)	39.6 – 53.1	44.9	3.36	2.3 – 3.2	2.8	0.26		42	2/2
holotrichs II ^c (K)	(36.0) 43.2 – 54.9 (60.3)	49.9	4.44	4.5 – 8.1	6.0	0.68		46	2/2
COLUMN									
basitrichs ^c (C)	(13.5) 15.3 – 21.6 (24.3)	17.0	1.78	1.4 – 2.7	2.0	0.30	3-4	45	4/4
holotrichs ^{f-c} (A)	25.2 – 35.1	29.2	2.30	4.5 – 6.3	5.4	0.37		47	4/4
rod-like	(22.5) 27.0 – 33.3	29.3	2.83	1.4 – 1.8	1.5	0.22		20	4/4
basitrichs^f (B)									
MARGINAL RUFF (PAPILLAE)									
basitrichs ^f (I)	11.7 – 15.3 (21.6)	14.2	2.39	1.4 – 1.8	1.5	0.22	3-4	25	4/4
ACTINOPHARYNX									
basitrichs ^c (G)	17.1 – 27.0 (30.6)	23.1	3.55	1.8 – 3.2 (3.6)	2.6	0.48	4-5	43	4/4
microbasic -	21.7			4.1				1	1/4
amastigophors A^s									
MESENTERIAL FILAMENTS									
microbasic -	38.7 – 57.6 (62.1)	49.9	4.76	5.4 – 9.9	8.3	1.17	~10?	40	4/6
b-mastigophors^c (L)									
microbasic p-	22.5 – 28.8 (34.2)	25.9	2.31	2.7 – 4.1 (5.4)	3.2	0.69		44	4/6
mastigophors B^c (O)									
basitrichs ^{f-c} (N)	13.5 – 19.8	16.1	1.40	1.4 – 1.8 (2.3)	1.7	0.18	3-4	41	4/6
microbasic	18.0 – 22.5	20.8	1.16	(3.6) 4.1 – 5.4	4.6	0.40	~5	40	4/6
amastigophors A^f (P)									
rod-like	33.0 – 36.0	34.1	1.42	1.5 – 2.0	1.78	0.21		4	1/6
basitrichs^s (M)									
PEDAL DISC									
basitrichs ^{f-c} (H)	(10.8) 15.3 – 21.6	17.6	1.72	2.3 – 2.7	2.6	0.29	3-4	40	4/4

covered with longitudinal rows of adhesive verrucae except in its most proximal part; verrucae becoming smaller towards the margin, compound and set on small lobes. Thin-walled marginal region carrying delicate frond-like papillae set on lobes and forming a ruff below the tentacles; one frond in each exo- and endo-coel. No distinct fosse. Acrorhagi present or not, when present they are placed on the oral side of the fronds. Arrangement of tentacles and mesenteries hexamerous, longitudinal muscles of tentacles ectodermal. Most of the mesenteries perfect, reproductive tissue may appear on all mesenteries except youngest cycles (in some species directives may be sterile). Two well-developed siphonoglyphs and two pairs of direc-

tives. **Endodermal sphincter diffuse, weak to well developed.** Retractors **diffuse to restricted, moderately strong to strong.** **Parietobasilar muscles and basilar muscles strong.** **No zooxanthellae present.**

Cnidom: spirocysts (**in tentacles, may also be found in pedal disc, acrorhagi and oral disc**), basitrichs (**in all body parts except acrorhagi and fighting tentacles**), microbasic **b-mastigophors** (**in filaments and fighting tentacles**), microbasic **p-mastigophors B** (**may be found in filaments**), microbasic **amastigophors A** (**in filaments, may also be found in pharynx**), holotrichs (**in acrorhagi, may also be found in column**), **in some species rod-like basitrichs (in filaments and column).**

b) Genus *Actinostella* Duchassaing, 1850.

Diagnosis after Carlgren, 1949b and amended by Schlenz & Belèm, 1988(1992) (*italics*), amended with changes in **bold**: Actiniidae with well-developed pedal disc. **Oral disc round**; column more or less elongate, usually with verrucae in its **upper** part. Above the verrucae and below the margin lies a **ruff or collar** which may be quite wide, and which is formed by a number of shorter or longer series of small frond-like **papillae** containing basitrichs. Above the vesicles a more or less distinct fosse. **Generally 48 tentacles.** No acrorhagi. *All mesenteries perfect or perfect and imperfect, hexamerously and regularly disposed.* Sphincter strong to very weak, circumscribed. Longitudinal muscles of tentacles ectodermal. As a rule two siphonoglyphs. Retractors typically strong, diffuse to restricted. Parietobasilar muscles well developed. Same number of mesenteries proximally and distally. **Zooxanthellae may be present.** Cnidom: spirocysts (**in tentacles**), basitrichs (**in all body parts**), microbasic **b-mastigophors (in filaments)**, microbasic **amastigophors A (in spherulae, pharynx and filaments)**; **holotrichs (may be found in column).**

c) Genus *Onubactis* López-González, den Hartog & García-Gómez, 1995.

Diagnosis after López-González, den Hartog & García-Gómez (1995): Actiniidae with well developed pedal disc. Column differentiated into a relatively firm scapus and a thin-walled scapulus with a ruff of hollow papilla-like outgrowths. Scapus smooth to slightly corrugate. Acrorhagi absent. Arrangement of tentacles and mesenteries hexamerous. More mesenteries distally than proximally. Mesenteries 48, arranged in four cycles: those of cycles I-III fertile, those of cycle IV microcyclic, without filaments and gonads, and only present in the distalmost part of the body. Stomadaeum with two siphonoglyphs supported by 2 pairs of directives. Sphincter weak, diffuse to restricted diffuse. Retractors of the mesenteries very strong and diffuse. Zooxanthellae absent.

Cnidom (for a comparison of cnidocyst nomenclature see England, 1991): spirocysts (numerous in tentacles and base), spirulae¹ (in all body parts), penicilli A² (in filaments only) and penicilli B1³ (present in sparse numbers in filaments).

The distinguishing features of the genera *Oulactis*, *Actinostella* and *Onubactis* and

¹ Also called basitrichs or microbasic b-mastigophors (see England, 1991)

² Also called microbasic amastigophors A (see England, 1991)

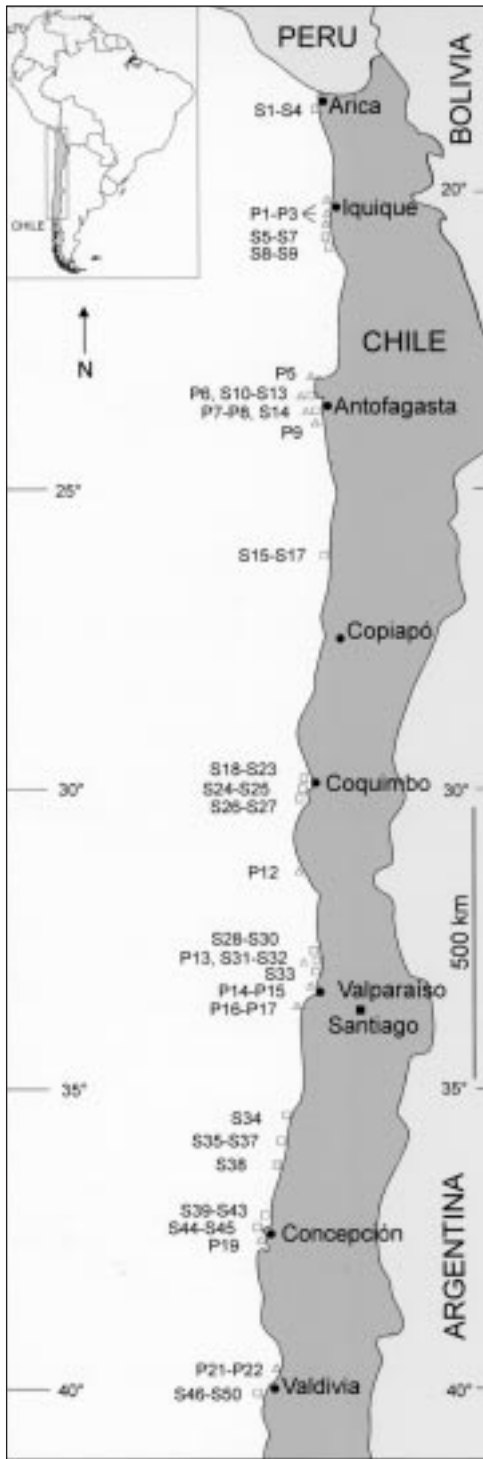
³ Also called microbasic p-mastigophors B1 (see England, 1991)

Table 2: Diagnostic characters of the genera *Oulactis* Edwards & Haime, 1851, *Actinostella* Duchassaing, 1850 and *Onubactis* López-González, den Hartog & García-Gómez, 1995.

characters	<i>Oulactis</i> M. Edwards & Haime, 1851	<i>Actinostella</i> Duchassaing, 1850	<i>Onubactis</i> López-González, den Hartog & García-Gómez, 1995
Synonymized genera	<i>Isocradactis</i> Carlgren, 1924 nov. syn., <i>Isoulactis</i> Carlgren, 1959 nov. syn., <i>Saccactis</i> Lager, 1911, <i>Cradactis</i> Stuckey, 1909; ? <i>Tealidium</i> Stuckey, 1909	<i>Phyllactis</i> M. Edwards & Haime, 1851; <i>Cradactis</i> McMurrich, 1893; <i>Asteractis</i> Verrill, 1869; <i>Metridium</i> p. p. Dana, 1846; <i>Oulactis</i> p. p. M. Edwards & Haime, 1851; <i>Lophactis</i> Verrill, 1869	none
Species	Genotype: <i>O. (Metridium) muscosa</i> (Drayton in Dana, 1846) = <i>O. plicata</i> Hutton, 1878 = ? <i>O. (Tealidium) cinctum</i> (Stuckey, 1909) (O. Ocaña, in litt., 2003): Australia, New Zealand: intertidal, sand-filled crevices. <i>O. (Metridium) concinnata</i> (Drayton in Dana, 1846) = <i>Isoulactis chilensis</i> Carlgren, 1959: Chile, intertidal to 15 m, sand-filled crevices. ? <i>O. (Cradactis) magna</i> (Stuckey, 1909) = ? <i>O. (Tealidium) cinctum</i> (Stuckey, 1909) (O. Ocaña, in litt., 2003): New Zealand, intertidal, sand-filled crevices. <i>O. (Saccactis) mcmurrichi</i> (Lager, 1911) = ? <i>S. australis</i> * Lager, 1911 = ? <i>S. muscolosa</i> * Lager, 1911: SW Australia, low water. *: species inquirendae <i>sensu</i> Riemann-Zürneck & Gallardo (1990). <i>O. (Saccactis) coliumensis</i> Riemann-Zürneck & Gallardo (1990): Central Chile, 20-50 m, soft bottom.	Genotype: <i>A. (Actinia) fuscilifera</i> (Le Sueur, 1817) = <i>Oulactis fasciculata</i> McMurrich, 1889 = <i>Metridium praetextata</i> Couthouy in Dana, 1846= <i>A. conchii</i> <i>lega</i> McMurrich, 1905 (<i>sensu</i> Carlgren, 1949, Schlenz & Belém, 1988 (92)); both sides of the tropical and subtropical Atlantic, Caribbean Sea; <i>sensu</i> Ocaña (1994) also: = <i>Oulactis conquirenda</i> Duchassaing & Michelotti, 1860 = <i>Oulactis foliosa</i> Andres, 1884 = <i>Asteractis</i> n. sp. Duerden, 1898 = <i>Asteractis expansa</i> Duerden, 1902: all Caribbean Sea; = <i>A. formosa</i> (Duchaissing, 1850): Guadeloupe <i>A. (Oulactis) radiata</i> Duchassaing & Michelotti, 1860: West India <i>A. (Cradactis) digitata</i> McMurrich, 1893: Southern Atlantic Ocean close to Argentina <i>A. (Asteractis) bradleyi</i> Verrill, 1869: California to Panama, Gulf of California; (= ? <i>Oulactis californica</i> McMurrich, 1893) <i>A. (Oulactis) californica</i> McMurrich, 1893: Gulf of California	

A. (Phyllactis) correae Schlenz & Belém, 1988 (92); Brasil, intertidal
A. (Lophactis) ornata (Verrill, 1869); Pearl Island
A. cichoracea M. Edwards in Haeckel, 1876; Red Sea
 ?*A. (Cradactis) excelsa* (Wassilieff, 1908): Japan (most probably belongs to another genus)
 ?*A. striata* Wassilieff, 1908: Japan (most probably belongs to another genus)
 ?*A. (Cradactis) variabilis* Hargitt, 1911

Distribution	Southern hemisphere: Australia, New Zealand, Chile	Tropical and subtropical oceans	Province of Huelva, Atlantic coast of the southern Iberian Peninsula
Habitat	Intertidal and shallow water, in crevices, under stones or borrowed in sand	Intertidal to shallow water	Probably sandy and muddy bottoms in deeper water
Shape of oral disc	Round to wide, lobed	Round	Round
Shape of column	Cup-like to elongate	+/- elongate	Cylindrical
Marginal ruff	Thin-walled marginal region carries delicate frond-like structures	Compound vesicles below the tentacles form a ruff; in <i>A. flosulifera</i> expanded during the day whereas the tentacles are expanded during the night	Hollow, papilla-like outgrowths arranged in parallel rows on the scapulus
Verrucae	Present (except in most proximal region), compound and set on small lobes in uppermost part	Present (only in distal region - see discussion)	No; column divided into smooth scapulus and thin-walled scapulus
Acrorhagi	Present or may be present	No	No (not found in 9 specimens)
Endodermal sphincter	Diffuse, weak to well developed	+/- circumscript, very weak to well - developed	Diffuse
Tentacles	96 to more than 400	Up to 48	Up to 96
Zooxanthellae	No	Yes (in <i>A. flosulifera</i> , <i>A. californica</i> and <i>A. correae</i> -other species have to be re-examined to confirm this)	No
Rod-like basitrichs	May be present in column and filaments	No	No



their described species are listed (table 2). Cnidae of the species *Oulactis concinnata*, *O. magna*, *O. coliumensis*, *O. muscosa*, *Actinostella flosculifera* and *Onubactis rocioi* are listed and compared (table 3).

Oulactis concinnata (Drayton in Dana, 1846)

Metridium concinnatum Drayton in Dana, 1846: 152 (San Lorenzo Island, Callao, Perú); Dana, 1859: 3, 11.

Oulactis concinnata; Milne Edwards, 1857: 292 (Peruvian coast); Verrill, 1869: 463; Andres, 1884: 290 (505); Verrill, 1907: 268 (footnote).

Non *Asteractis concinnata*; Pax, 1912: 12 (Paíta, Perú, six specimens).

Phyllactis concinnata; Stephenson, 1922: 283; Carlgren, 1949b: 67; Carter, 1965: 146 (Valparaíso, Chile)

Non *Phyllactis concinnata*; Carlgren, 1951: 424 (California, seven specimens); Brusca, 1980 (Gulf of California).

Non *Oulactis californica* McMurrich, 1893: 196 (Pichilingue, California, two specimens);

Carlgren, 1896: 175;

Non *Phyllactis californica*; Stephenson, 1922: 284; Carlgren, 1949b: 67; Pickens, 1988 (California).

Isoulactis chilensis Carlgren, 1959: 20 (Iquique and Lota/S of Concepción, Chile); Sebens & Paine, 1979: 223 (Chile, Iquique to Valdivia); Riemann-Zürneck & Gallardo, 1990: 451; López-González, den Hartog & García-Gómez, 1995: Häussermann, 1998: 63; 382; Häussermann & Försterra, 2001: 221 (Chile, Arica to Valdivia).

Examined material.— **Chile:** *Oulactis concinnata*. One specimen from Arica/Playa Corazones (S2), collected 31.xi.1997 by G. Försterra (GF) and V. Häussermann (VH), 4 m depth (Ex. 41=ZSM 20020265); one specimen from Iquique (P1) collected 30.ix.1975 by K. Sebens (KS) and R. Paine (RP), intertidal (RMNH Coel. 32160), very firm as dried up and rehydrated; two specimens from Antofagasta (P8) collected 6.x.75 by KS and RP,

Fig. 1: Sites studied by VH and GF (S1-S50) and K.P. Sebens and R.T. Paine (P1-P22) in Chile. For precise localities and short description of sites see app. 1-2.

intertidal (RMNH Coel. 32161), the identification of the small one is not sure; two specimens from Pingueral (S41), collected 31.x.1997 (Ex.8=ZSM 20020264) and 5.iv.1998 (Ex. 329=ZSM 20020266) by GF and VH, 7 m depth; one specimen from Pingueral (S41), collected 1.iv.1995 (Museo de la Universidad de Concepción, MZUC 23166) by GF and VH, 6 m depth; two specimens from Playa Misión (S46a), collected 31.xi.02 by A. Bravo, intertidal (IZUA-CNI-0032); three specimens from Mehuín (P21), collected 2.xi.75 by KS and RP, intertidal (RMNH Coel. 32162), very firm as dried up and rehydrated (P 1–P 22: numbers used as in Sebens & Paine, 1979).

Oulactis (Saccactis) coliumensis. Two specimens from the Bahía de Coliumo (S42), collected by the research vessel Kaikai at the beginning of November 1997, ~ 20 m depth (Ex. 25 = ZSM 20020267, Ex. 41= ZSM 20020268).— **Perú:** *Oulactis concinnata*. One specimen from Pucusana (R15), collected xii.2002 by S. Austermühle, 2–3 m depth (ZSM 20030294).

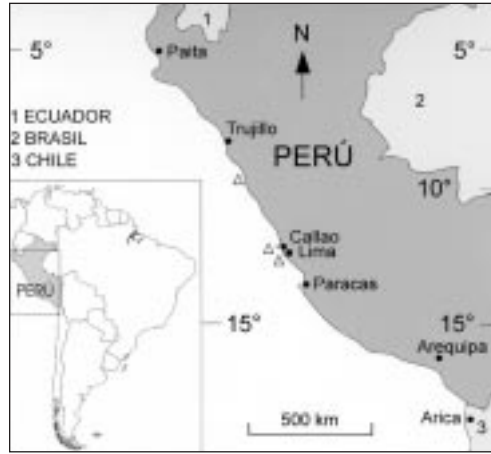


Fig. 2: Sites studied by other scientists in Perú (R1–R16). For precise localities and additional information see app. 3.

For detailed description and location of sampling sites see app. 1–3 and figs. 1–2.

Holotypes.— *Oulactis (Metridium) concinnata* (Drayton in Dana, 1846), San Lorenzo Island, Callao, Perú (12°05'S, 77°12'W). No type material. For original drawings of animal in the habitat see Fautin (2003: *Metridium concinnatum*).

— *Isoulactis chilensis* Carlgren, 1959, Iquique, southern part of the town, Chile, intertidal (20°13'10"S, 70°10'19"W). Swedish Museum of Natural History SMNH 3021 (examined); three paratypes: Museum of Zoology, Lund University L949/3594; Bahía de Lota, SE of Punta Fuerte Viejo, Golfo de Arauco, intertidal (37°06'17"S; 73°09'15"W). For original drawings of histological sections see Fautin (2003: *Isoulactis chilensis*).

— *Saccactis coliumensis* Riemann-Zürneck & Gallardo, 1990. Holotype 11538, paratypes 11539–11542; deposited in the Zoological Museum of the University of Hamburg. For figures of original description see Fautin (2003: *Saccactis coliumensis*).

Information on the type material of the other *Oulactis* species.

— *Oulactis mucosa* (type species of the genus *Oulactis*): No type material. For drawings of the living specimens see Fautin (2003: *Saccactis coliumensis*).

— *Oulactis magna* (Stuckey, 1909) (type species of the genus *Isocradactis*): No type material. *O. magna sensu* Carlgren, 1924: one specimen on which Carlgren based his re-description, Zoological Museum of the University of Copenhagen. *Sensu* Riemann-Zürneck & Gallardo (1990) it is not at all sure whether this animal is Stuckey's species. For information about the species see Fautin (2003: *Cradactis magna*).

— *Oulactis mcmurricchi* (Lager, 1911) (type species of the genus *Saccactis*): Type material: several syntypes, see Fautin (2003: *Saccactis mcmurricchi*), also for figures of original description.

Differential diagnosis of *Oulactis concinnata*.— Large-sized anemone, which lives in sand-filled crevices in the intertidal and down to depths of 15 m in north and central Chile and southern Perú. Numerous, short, thick tentacles and thread-like elon-

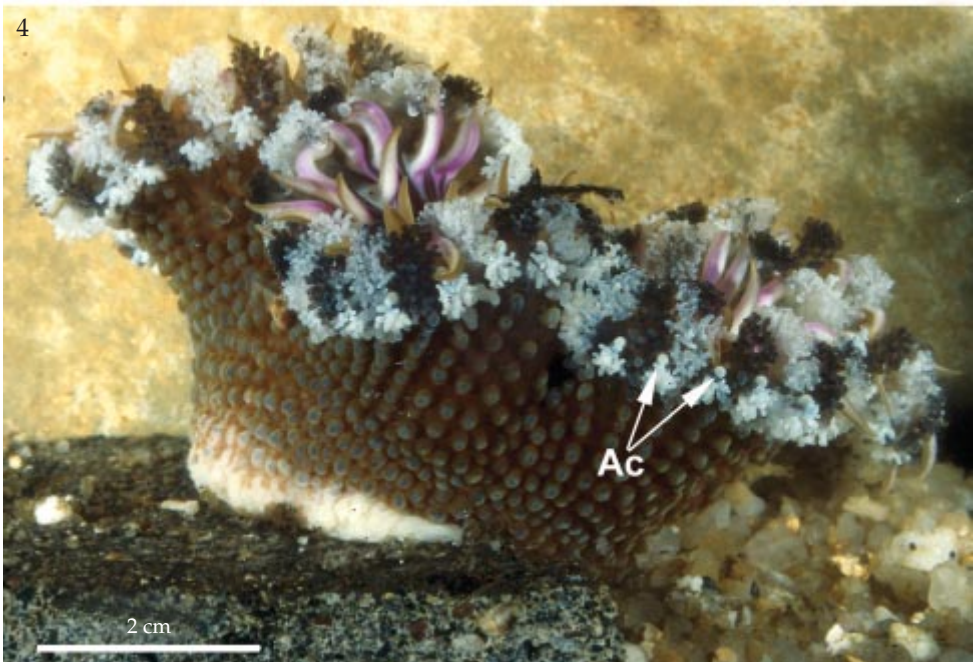


Fig. 3-4: *Oulactis concinnata*. Fig. 3. Lobed oral disc and tentacles of an individual in its typical habitat; note elongated mouth opening. Fig. 4. Lateral view of specimen ZSM 20020264; note the rows of adhesive verrucae visible in the upper part of the column and the marginal ruff consisting of large brown fronds alternating here with a large white and two small ones; the most proximal region of the column is white and lacks verrucae. Acrorhagi (Ac).

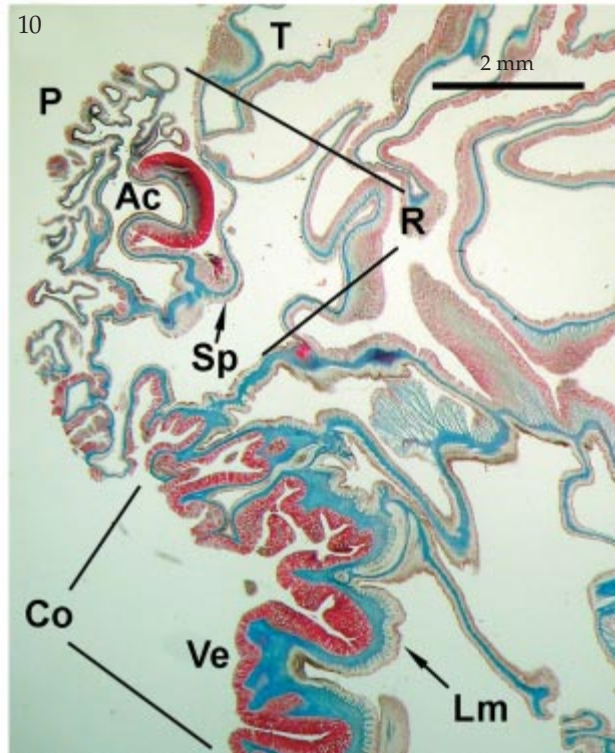
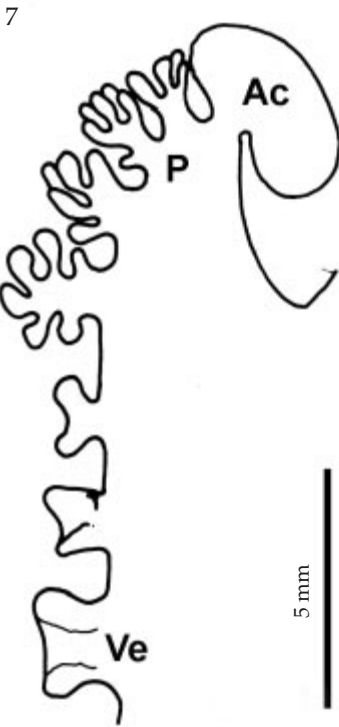
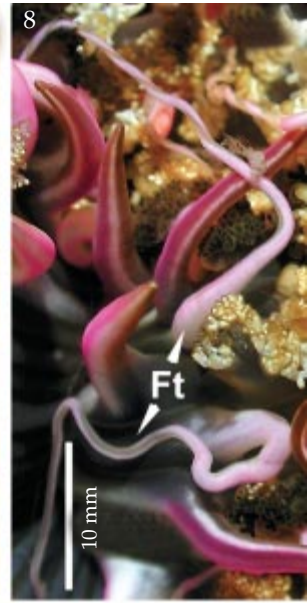
gated fighting tentacles. Lobed oral disc strongly and/or brightly uni- to bi-coloured, rarely tri-coloured; mouth opening round or lengthened, lips thick. Column with adhesive verrucae in 96 or more longitudinal rows; verrucae compound and set on small lobes in the most distal region. Thin-walled marginal region with delicate ruff consisting of papillae bundled to approx. 192 fronds; dark ones alternating with white ones or, more rarely, all white. Acrorhagi may be present. Two strong siphonoglyphs; sphincter diffuse and very weak; parietobasilar and basilar muscles strong.

In the field, this species can be distinguished from *Oulactis coliumensis* by the following characters: *O. coliumensis* is uniformly brown to green coloured, has 96 tentacles and lives on soft substrata. *Oulactis magna* from New Zealand differs by the colour of its tentacles (proximal purple to orange and distal yellow to claret), the well-developed sphincter and the microbasic amastigophors A (also called p-mastigophors) in the pharynx. *Oulactis muscosa* from New Zealand possesses 96 pale-brown tentacles with circular patterns, microbasic amastigophors A (also called p-mastigophors) in the pharynx and only one type of holotrichs in the acrorhagi.

General morphology.— Large-sized and robust species with only the oral disc being exposed above the sand (fig. 3). Specimens usually much broader than high, column of uniform diameter or broader distally than proximally (fig. 4); young individuals cylindrical, larger specimen oval to irregular. Oral disc lobed (fig. 3). Preserved animals whitish to grey or brownish, marginal ruff white and grey to bluish; oral disc never completely covered by the column in state of contraction. Size and arrangement of tentacles and mesenteries regular and hexamerous in all examined animals.

Colour.— Very variable and often striking: oral disc often brightly uni- or bi-, sometimes tri-coloured, often with a 5-20 mm wide ring around the pharynx in one colour and the rest of the oral disc in another, typical colours of the oral disc are violet and bluish, bright blue and black, brown and grey, uni-coloured specimens often are bright red or green-brown, different shades of brown or grey, or rarely white (for additional phenotypes see Häussermann, 1998); pharynx generally white, rarely dark. Insertions of mesenteries visible on oral disc as light or dark lines beginning at the base of the tentacles and becoming thinner and less obvious towards the pharynx. Tentacles white, frequently with broad longitudinal stripes of two different colours, orally pink and aborally grey or brown, or tentacles longitudinally precisely divided into two of these colours, rarely transparent. Column pale brownish to strongly red-brown, brown or green, lowest part without verrucae generally white (Fig. 4); pedal disc white. Endoderm of ruff, verrucae, mesenteries and pharynx may contain dark brownish granules.

Column.— Low; never higher than broad; in life up to 70 mm high and more than 180 mm diameter; covered with adhesive verrucae apart from a small rim at the limbus. Verrucae arranged in up to 96 or more vertical rows; rows distinct in the distal part of the column of living expanded specimens (fig. 4) but more indistinct in contracted or preserved animals. Each verruca lighter than the column, may be lengthened and end in a small cup if attached to foreign material (fig. 5). Column may be covered with many small stones, fragments of shells, algae, glass, wood, plastic etc. Distal column with additional, often doubled number of verrucae, becoming broader and lower, with higher proportion of white; upper column with composed verrucae set on small lobes, towards the margin transforming into non-adhesive more or less delicate dendritic papillae (figs 6-7); transition zone more or less broad; papillae are



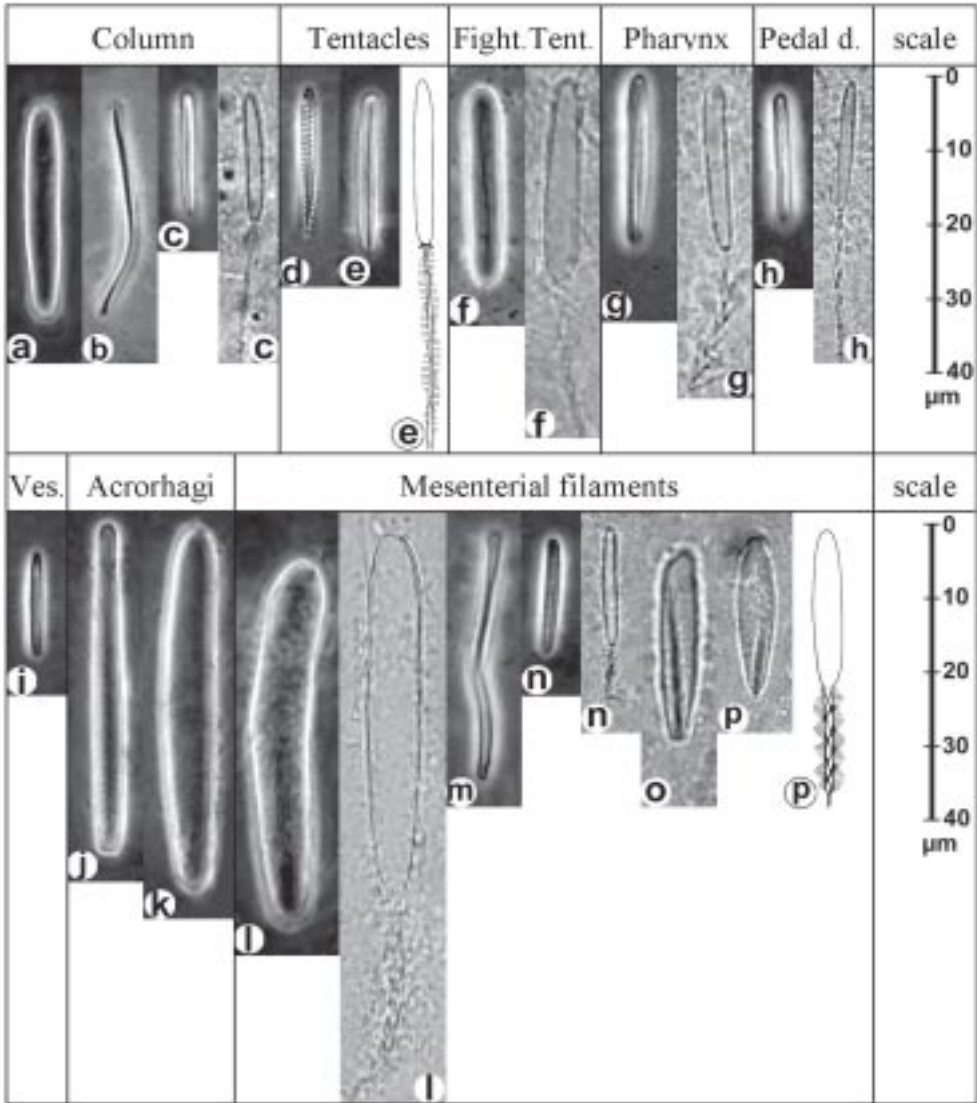


Fig. 9: Cnidae of *Oulactis concinnata*. Letters A–P correspond to cnidae types listed in Table 1.

◀ Fig. 5-8, Fig. 10. *Oulactis concinnata*. Fig. 5. Adhesive verrucae of the column and frond-like structures of the none-adhesive marginal ruff; note how several enlarged verrucae attach to a broken shell or stone. Fig. 6. Marginal ruff: transition sequence from simple verrucae to composed verrucae set on small lobes, towards the margin transforming into non-adhesive more or less delicate dendritic vesicles. Fig. 7. Drawing of transition sequence from verrucae to the marginal ruff of living specimen shown in Fig. 6. Fig. 8. Special fighting tentacles up to three times longer than feeding tentacles, with a paler colour and a different complement of cnidae. Fig. 10. Histological longitudinal section of upper column and marginal ruff (azocarmin triple staining); Mesogloea blue, ectoderm and endoderm red. Acrorhagus (Ac), column (Co), fighting tentacles (Ft), endodermal longitudinal muscle (Lm), papilla (P), marginal ruff (R), endodermal sphincter (Sp), tentacles (Te), verruca (Ve).

situated on thin-walled marginal region; ruff encompassing the tentacular crown; papillae bundled on approx. 192 fronds from which they branch towards the aboral side in a dendritic manner (figs 5-7). Tips of branches rounded; fronds of older cycles lengthened, usually a large brownish, greenish or blackish frond, corresponding to the first cycle, alternating with whitish fronds of different sizes (in many animals one large white and two small white ones), corresponding to subsequent cycles. Small white fronds correspond to the distally inserted rows of verrucae, large white fronds may have a blackish painting on their tips and vice versa, on some specimens all fronds white; acrorhagi present in two of ten examined specimens, generally large, round and light-coloured, placed on the smooth oral side of some of the fronds (74 acrorhagi on approx. 190 fronds counted in one animal). No distinct fosse. Insertions of mesenteries visible on proximal end of the column.

Oral disc and tentacles.— Oral disc wider than pedal disc, up to more than 220 mm × 120 mm diameter, round in small specimens and oval, irregular, and lobed in larger specimens, usually intensely coloured. Mouth central, strongly lengthened in large specimens, lips thick, pharynx longitudinally furrowed. Insertions of the mesenteries usually set off against the oral disc in colour, in some living animals directives visible as white lines. Feeding tentacles numerous, short, thick and conical, poorly retractile: up to more than 400, all of similar size, up to 20 mm long, located at the margin of the oral disc in three to four cycles. Tentacles with small subterminal slit. Four of 10 specimens with special fighting tentacles; fighting tentacles thread-like, up to 50 mm long, paler than feeding tentacles and with a different set of cnidae (fig. 8, 9f). Fighting tentacles seem to originate from the outer rows of tentacles, often restricted to one section of the tentacular crown.

Pedal disc.— Up to more than 20 cm × 10 cm diameter; firm, round in small specimens to oval in larger specimens, white, in living animals insertions of mesenteries visible; limbus weakly notched.

Internal anatomy.— Two medium-sized individuals had approx. 180 and 340 pairs of mesenteries, 50% or more perfect, the youngest ones connected to the pharynx with a small lappet, two pairs of directives. Mesenteries regularly arranged in six to seven cycles. Six of eight examined specimens fertile, only two small specimens sterile: all three sectioned specimens male, thus, sexes probably separate. Eggs of different sizes present on cnidae preparations of the filaments of specimen ZSM 20030294 from Perú. Reproductive tissue mainly on medium-sized mesenteries. All cycles of mesenteries except directives and mesenteries of youngest cycle may be fertile. Approximately same number of mesenteries distally and proximally; mesenteries seem to grow from distal to proximal.

Small marginal and oral stomata, round to slightly oval, oral stomata at about double diameter of marginal stomata.

Actinopharynx long, nearly reaching the pedal disc, with fine, deep longitudinal furrows and two siphonoglyphs, which are more or less aborally prolonged. Strongest mesenteries meet at the centre of the pedal disc.

Cnidom.— Comprises spirocysts (in tentacles), basitrichs (in all tissues except acrorhagi and fighting tentacles), microbasic b-mastigophors (in filaments and fighting tentacles), microbasic p-mastigophors B (in filaments), microbasic amastigophors A (in filaments), holotrichs (in acrorhagi and proximal region of column), rod-like

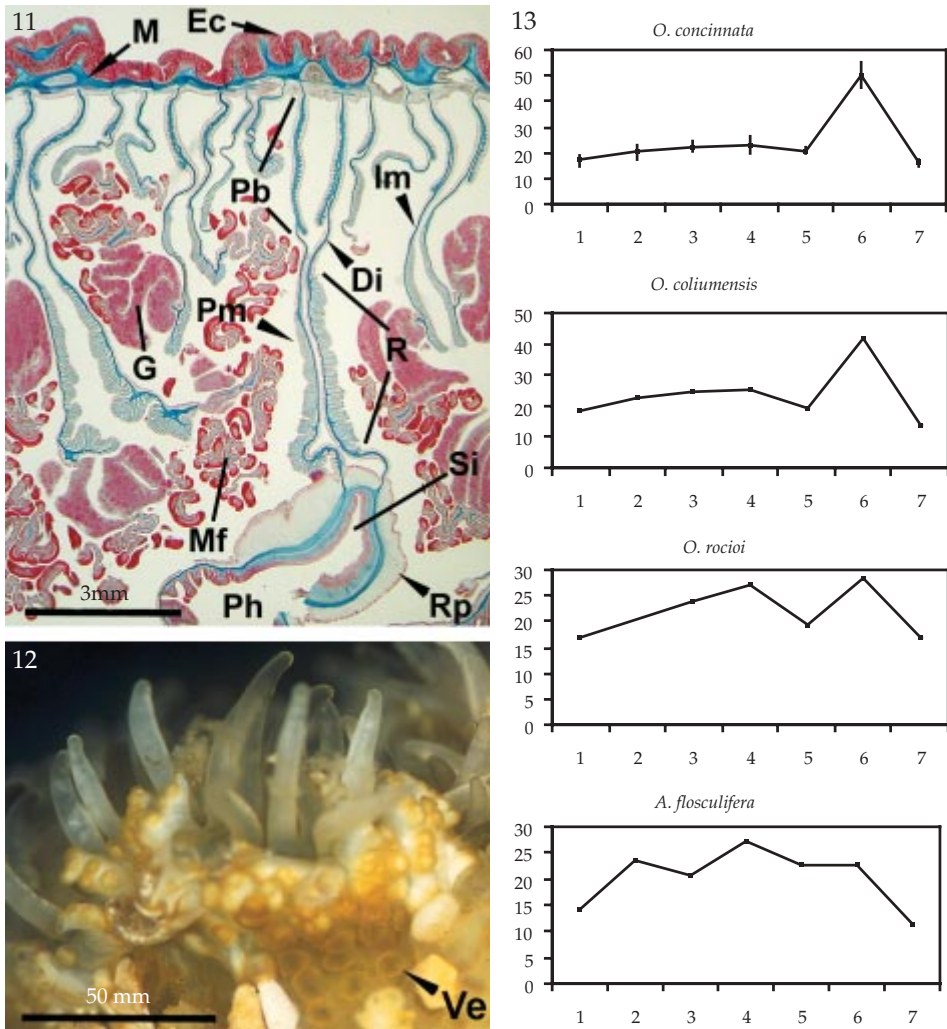


Fig. 11-13. Fig. 11. Transverse section of mid column of *Oulactis concinnata* (azocarmin triple staining). Ectoderm (Ec), male gonads (G); pair of imperfect mesenteries (Im), mesogloea (M), trilobated mesenterial filament (Mf), lumen of actinopharynx (Ph), parietobasilar muscle (Pb), pair of perfect mesenteries (Pm), directives (Di), retractor muscle (R), reticulated pad (Rp), siphonoglyph (Si). Fig. 12. *Parantheopsis ocellata*: enlarged verrucae (ve) at the margin. Fig. 13. Cnidocyst diagrams of *Oulactis concinnata*, *Oulactis coliumensis*, *Onubactis rocioi* and *Actinostella flosculifera* modified after Schmidt (1972). Mean values were taken from fig. 9, Häussermann (1998), Ocaña (1994) and López-González, den Hartog & García-Gómez (1995). x-axis: tissue, y-axis: mean value of cnidocysts in μm , vertical line (for *O. concinnata*): standard deviation; 1: basitrichs (column), 2: spirocysts (tentacles), 3: basitrichs (tentacles), 4: basitrichs (pharynx), 5: microbasical amastigophors A (filaments), 6: large basitrichs respectively microbasical b-mastigophors (filaments), 7: small basitrichs (filaments).

basitrichs (sporadic in column, rarely in filaments) (fig. 9).

The cnidom of *Oulactis concinnata* contains several characteristic elements: (1) Acrorhagi armed with two types of holotrichs (fig. 9J-K). (2) Column ectoderm with holotrichs and a few rod-like basitrichs in addition to basitrichs (fig. 9A-C). (3) Filaments with large microbasic b-mastigophors and microbasic p-mastigophors, rarely some rod-like basitrichs (fig. 9L-P). (4) Fighting tentacles with batteries of microbasic b-mastigophors (fig. 9F).

Table 1 provides data on cnidae size of the specimen ZSM 20020264 (Ex. 8), pedal disc diameter 35 mm in preserved state. Types and sizes of cnidae of five additional specimens were checked (ZSM 20020265, ZSM 20020266, IZUA-CNI-0032, MZUC 23166, ZSM 20030294), which lay within the ranges of the first specimen. The shaft of the microbasic p-mastigophors B in average was shorter than the one shown in fig. 9D, but always longer than half the length of the capsule; spines were often not clearly visible. One large microbasic p-mastigophor B $70 \times 3.5 \mu\text{m}$ with a very long shaft and one large basitrich $40 \times 2.7 \mu\text{m}$ were found in the column of specimens ZSM 20020265 resp. ZSM 20020266. The holotrichs of the column were mainly found in the proximal region.

Histology.— Musculature: Sphincter endodermal, diffuse, very weak and hardly recognizable (fig. 10). Mesenterial retractors diffuse, broad, restricted, starting in the middle of the mesentery, thickening and then abruptly ending close to the pharynx (fig. 11). Basilar muscles strong. Parietobasilar muscles strong (fig. 11), narrow in the distal part and broad in the proximal region, with short free pennon. Circular endodermal musculature of the body wall strong, absent in thin-walled marginal region and verrucae. Longitudinal musculature of the tentacles ectodermal. Circular musculature of the oral disc ectodermal. Male gonads strongly developed, may appear on all mesenteries except directives and youngest mesenteries, mostly on medium-sized mesenteries, arranged in long strings (fig. 11).

Epithelia: Major part of the column covered with adhesive verrucae, hollow evaginations of the body wall formed by all three tissue layers (fig. 10). Towards the distal margin, verrucae smaller, compound and set on small lobes (fig. 7). All layers of the verrucae show some modifications: central part of the ectoderm with fewer cnidae, endodermal circular musculature of the column weak or absent (fig. 10), endoderm with dark granules and mesogloea thinner towards the centre of the verrucae ($15 \mu\text{m}$ compared to up to $90 \mu\text{m}$ in the middle of the column). Thin-walled marginal region with a ruff of delicate dendritic papillae encompassing the tentacular crown, no musculature and all layers very thin (fig. 10), few cnidae present; in some regions with dark granules. Most proximal part of the column palisade-like, without verrucae. Pharynx with many fine longitudinal furrows; siphonoglyphs very distinct with strongly developed reticulated pads (fig. 11). Mesogloea of column, tentacles and oral disc spongy-like reticulated; oral disc mesogloea with endodermal protrusions.

Distribution and Zoogeography.— *Oulactis concinnata* is distributed between Playa Las Salinas, central Perú ($9^{\circ}19'10''\text{S}$, $78^{\circ}26'30''\text{W}$), and Valdivia, southern Chile ($39^{\circ}48'31.3''\text{S}$, $73^{\circ}23'50.8''\text{W}$) (see figs 1-2, App. 1-3). It was found regularly, but rarely abundant in north and central Chile from Arica to Valdivia (S2–S48: fig. 1). It was not found between Faro Corona ($41^{\circ}47'02.0''\text{S}$; $73^{\circ}52'58.8''\text{W}$) at the north west tip of Chiloé Island and Punta Arenas (Strait of Magellan) ($53^{\circ}30'\text{S}$; $70^{\circ}56'\text{W}$) (for detailed description and location of sampling sites south of Valdivia see Försterra & Häussermann, 2003).

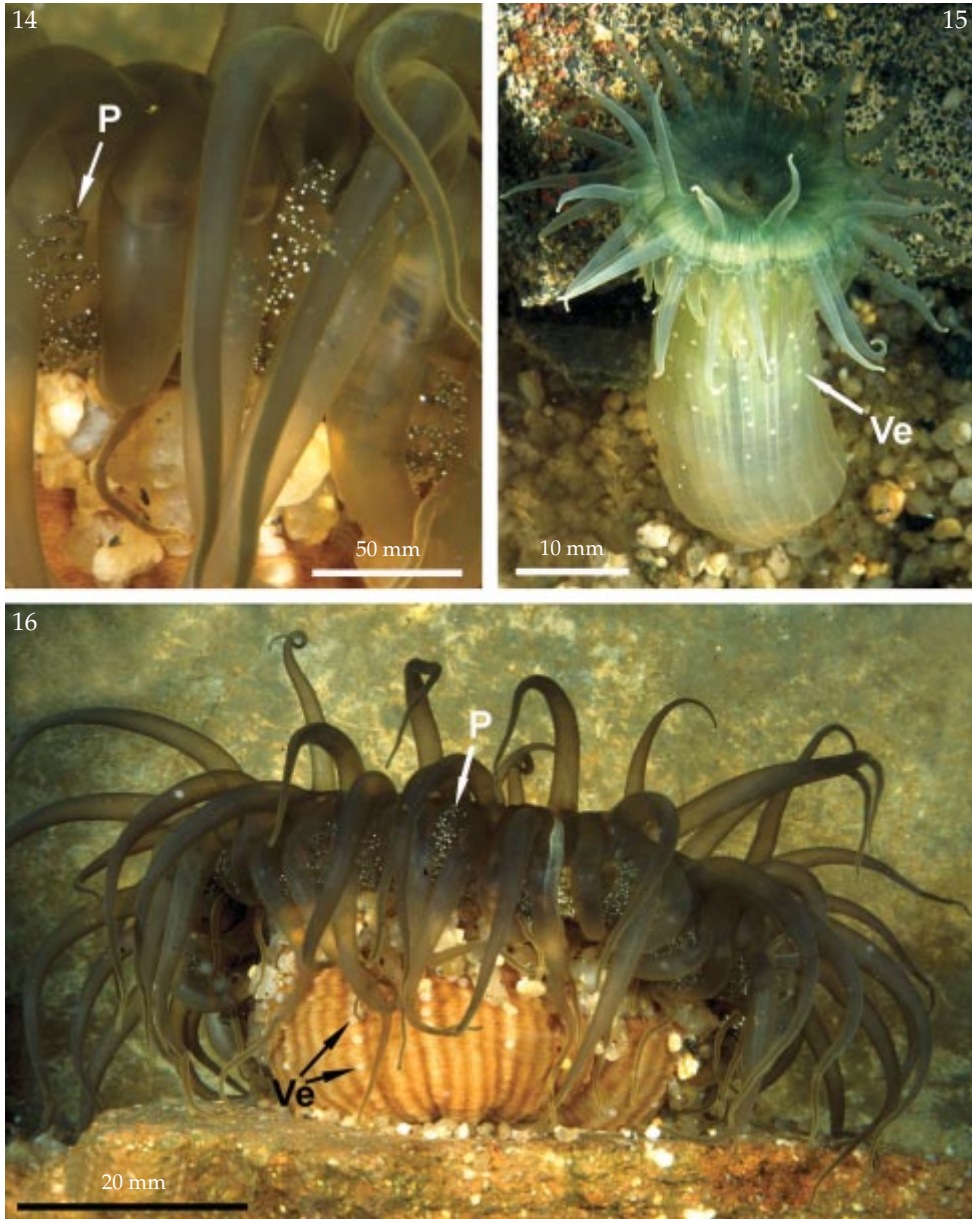


Fig. 14-16: *Oulactis coliumensis*. Fig. 14. Marginal ruff of *O. coliumensis* consisting of non-adhesive papillae (P). Fig. 15. Column and oral disc of *O. coliumensis* ZSM 20020267; note pale adhesive verrucae and lines of mesenterial insertions on the column and flat mouth opening. Fig. 16. Lateral view of *O. coliumensis* ZSM 20020268; note rows of pale, adhesive verrucae (ve) on the column.

Oulactis concinnata occurs in high abundance at the southern end of its confirmed distribution, along the exposed coast of Valdivia. Most probably the actual distribution extends further south but does not reach as far as the northern tip of Chiloé Island. From the pattern of presence in Peru (App. 3), it can be inferred that the northern distribution limit lies between Playa Las Salinas (09°19'10-15''S; 78°26'30''W) and the Peninsula Bayovar (05°48'15''S, 81°04'99''W). This distribution lies within the zoogeographical unit known as the Peruvian Province (Olsson, 1961) or the warm-temperate Southeast Pacific Province (Sullivan & Bustamante, 1999), which extends from the Peninsula Bayovar (5°40'S), Perú, to Chacao Channel north of Chiloé Island (40°30'S). Nevertheless, a recent paper negates the classical hypothesis of a faunal break-up at 42°S (Lancellotti & Vasquez, 1999) and proposes a transitional-temperate region between 35°S and 48°S. The region around Paita is considered by Olsson (1961) to be a transition zone, called the Paita Buffer Zone, where species of both the Peruvian and the Panamæic-Pacific province can be found.

Natural history of *Oulactis concinnata*.— Specimens of *Oulactis concinnata* regularly occur in crevices filled with coarse sand, broken shells or pebble in the intertidal and shallow water down to depths of 8 m (fig. 3). At one place (S37) a specimen was found at 15 m depth. Water temperature in the habitat during sampling ranged from 12 to 23°C, and salinity from 30.5 – 36‰. At two sites this species was so abundant that we found more than 30 specimens in 30 minutes search time (S41, S46a). In the intertidal zone, individuals of this species are generally found in moderately protected tide-pools below mean tide level, which are not subject to prolonged water stagnation. At one station (S35), some individuals of *O. concinnata* were found emerged at low tide. Tides at Antofagasta, north Chile, are 0.8 m on average and 1.6 m at spring tide, and show little variation in the study region (Guiler, 1959). Below low tide level specimens of *O. concinnata* generally occur at illuminated sites, with moderate to strong water movement but protected from direct surge, where sedimentation is high (sand pools).

Individuals of *Oulactis concinnata* are fixed on horizontal substratum with the oral disc always directed upward and spread out. Its robust pedal disc is firmly attached to the rocks. Individuals of this species were never observed to touch each other. The inner tentacles are in a vertical position, the outer ones as well as the fighting tentacles are directed sideward or slightly hanging down. *Oulactis concinnata* was generally observed with its entire column buried in the substratum or hidden in a crevice (fig. 3). Where this was not possible, the upper half of the column is densely covered with foreign matter such as small stones, fragments of shells, glass, wood, plastic or whatever had the right size. Heavier or larger particles are attached to several verrucae (fig. 5). The process of attaching these artifacts appears to be quite fast as even living crabs or snails were observed to be attached to the column. The buried or sediment-covered column, together with the marginal ruff, provide *O. concinnata* with a very effective camouflage although its tentacles are always expanded.

With its weak sphincter and poorly movable oral disc and tentacles, *O. concinnata* swallows food by moving its thick lips towards the prey. None of the animals collected had foreign material in the gastrocoel that could be interpreted as food. In some animals, small stones were found in the gastrocoel and between the mesenteries. I found one individual trying to swallow an entire specimen of the crab *Taliepus dentatus* (Molina, 1782) with a carapace length of 60 to 70 mm, which was too large

to fit completely into the gastrocoel and thus protruded out of the pharynx.

A small complete polyp was connected to the pedal disc of one specimen. It had about 1/20 of the size of the mother animal. No further specimens showed signs of asexual reproduction.

In the intertidal *Oulactis concinnata* is commonly associated with the sea anemone *Parantheopsis ocellata* (Drayton in Dana, 1846), which occurs in narrower crevices with finer substratum. In tide-pools it can also be found together with the anemones *Phymanthea pluvia* (Drayton in Dana, 1846) and *Anemonia alicemartinae* Häussermann & Försterra, 2001, which extend to more exposed rocky sites. In central Chile, specimens of this species are regularly found together with the ascidian *Pyura chilensis* (Molina, 1782). In the subtidal, it can also be found associated with the anemones *Parantheopsis ocellata*, *Paranthus niveus* (Lesson, 1830) or *Cereus herpetodes* (McMurrich, 1904). At Pingüeral (S41), one specimen of *Oulactis concinnata* was observed with a specimen of the porcellanid crab *Allopetrolisthes spinifrons* (Milne Edwards, 1837) sitting on the column. The crustacean was reported by Baeza & Stotz (1995, 2001) to be a commensal on the sea anemones *Phymactis papillosa* (Lesson, 1830) (= *P. clematis*) and *Phymanthea pluvia*, and on the sea star *Heliaster helianthus* (Lamarck, 1816). Häussermann & Försterra (2001) also observed this crab on the sea anemones *Antholoba achatas* (Drayton in Dana, 1846) and *Anemonia alicemartinae*.

The same individuals of *Oulactis concinnata* have been observed during seven years at S41 at exactly the same places. Therefore *O. concinnata* shows an interesting longevity and may become at least seven years old.

As the adhesion of the pedal disc of *O. concinnata* to the substratum is very strong, it is quite difficult to remove specimens without damaging the pedal disc. Thus it is recommendable to collect individuals attached to removable stones. During sampling, individuals of *O. concinnata* hardly contract; they seem unable of fully covering the tentacles with the column. In the sampling jar, they re-expand completely within a few minutes. During low tide, intertidal specimens are slightly retracted. In the aquarium they reattach quite fast and, once attached, do not change position. Fighting tentacles of two specimens in the aquarium were observed making searching movements, which is typical for this type of tentacles. Specimens of *Oulactis concinnata* that are transferred to formalin without previous relaxation react with an extreme expansion of the actinopharynx.

The tentacles stick to human skin when touched.

Discussion

Morphology of the marginal ruff

Neither Carlgren (1959) nor Riemann-Zürneck & Gallardo (1990) could find a thin-walled marginal region with delicate frond-like papillae in Carlgren's type specimens of *Isoulactis chilensis*. Examinations of recently collected specimens of *Oulactis concinnata* have shown that this thin-walled marginal ruff first described for *Oulactis coliumensis* (Riemann-Zürneck & Gallardo, 1990) is difficult to observe. These fronds are clearly visible on living animals and on histological sections of well preserved specimens (fig. 6, fig. 10), but not recognizable on badly preserved or old material. This might be due to strong contraction of the marginal region or decomposition of the del-

icate tissue. The specimens I examined clearly present typical actiniid verrucae on the column which, towards the margin, become smaller, compound and set on lobes. In the uppermost region, there is a distinct thin-walled region, where the verrucae transform more or less abruptly into delicate frond-like, non-adhesive papillae (figs 6-7, see histology section). Each frond of papillae is corresponding to one exo- respectively endocoel. Acrorhagi, when present, are placed at the oral side of the terminal lobes (fig. 7). This can easily be observed on living animals, especially in the aquarium, and was confirmed by the histological sections (fig. 7, fig. 10).

Oulactis magna (Stuckey, 1909) and *Oulactis muscosa* (Drayton in Dana, 1846) from New Zealand and Australia are described by Carlgren (1949a) and Riemann-Zürneck & Gallardo (1990) as possessing the same marginal structures consisting of adhesive verrucae formerly described for *O. concinnata*. Original type material of these two species is not available any more. However, it is most probable that the delicate frond-like papillae have been overlooked. Oscar Ocaña (in litt., 2002) confirmed that specimens of these species from New Zealand that he examined present a thin-walled region with delicate frond-like, non-adhesive papillae.

Function of the marginal ruff

The function of the marginal ruff within the genus *Oulactis* is still unclear. In *Actinostella flosculifera* (Le Sueur, 1817), the marginal ruff is expanded while tentacles are retracted during the day. During the night, the situation is vice versa (Ocaña, 1994). *Actinostella flosculifera* lives buried in sand or soft substratum with only the ruff and oral disc protruding into the water column. As this species is richly supplied with zooxanthellae, this behaviour guarantees a maximum light exposure during the day and maximum feeding success during the night. The abundant presence of nematocysts in the collar indicate that the collar can also be used to catch prey, which is e.g. walking over the oral disc (Ocaña, 1994).

The examined species of the genus *Oulactis* and *Onubactis rocioi* (López-González, den Hartog & García-Gómez, 1995) neither present zooxanthellae nor abundant nematocysts in the marginal ruff. A hypothesis about the marginal ruff of the other genera is that the ruff considerably increases the surface and thus represents an adaptation to a life style in bottoms with low concentrations of dissolved oxygen and high organic matter levels (Sassamann & Mangum, 1972; Riemann-Zürneck & Gallardo, 1990; López-González, den Hartog & García-Gómez, 1995). Both *Oulactis coliumensis* and *Onubactis rocioi* live on sandy and muddy bottoms. Sometimes both *Oulactis muscosa* and *Oulactis magna* from New Zealand can be found in polluted areas or with their pedal discs buried in anoxic substrate (O. Ocaña, in litt., 2003). In contrast to these species, *Oulactis concinnata* lives in intertidal and shallow water crevices, where oxygen supply is no problem. Thus, for this species, the ruff is not necessary for a quick recovery after a time with oxygen deficiency. Specimens of *O. coliumensis* seem to be tolerant of oxygen depletion, as they survived several days in an unventilated aquarium with stagnating water. In comparison, however, specimens of *O. concinnata* are very sensitive to unventilated water: after two hours in an aquarium without air supply, two specimens were in bad condition, with their pharynxes strongly protruded.

A final possible function of a strongly branched marginal ruff in a habitat with

strong currents and waves could be to slow down the water current passing by the oral disc as it is known from the tentacles (Koehl, 1982). Lower current speed increases the probability of food particles to get caught by the tentacles. As far as it is known, all species with marginal ruff live buried with only the oral disc protruding out of the substrate. In habitats with strong water movement, sediment particles are transported horizontally on the substrate surface. The ruff might have a sieve function allowing water to pass by the oral disc while sediment particles are kept off. In *O. concinnata*, which is not able to fully contract its oral disc, it additionally improves camouflage.

Origin of the marginal ruff

The classification of most actiniid genera depends on the definition and taxonomic evaluation of the different wart-, blister- and frond-like structures that may occur in the upper part of the column (Riemann-Zürneck & Gallardo, 1990). Therefore, these structures deserve detailed assessment. The dendritic marginal structures of *Oulactis* have been called vesicles by Riemann-Zürneck & Gallardo (1990). To avoid confusion with the columnar vesicles of species of the genera *Phymactis*, *Phymanthea* and *Bunodosoma* (see Häussermann, in preparation). I will call these structures papillae in the following. Stephenson (1922) interpreted the frond-like papillae as complicated and extended acrorhagi. However, Carlgren (1949a) presumed, at least for the genus *Saccactis*, that the papillae were expanded verrucae. Like Carlgren (1924), I disagree with Stephenson. Acrorhagi are not necessarily present on the marginal fronds of all specimens of these species and thus the papillae cannot be extended acrorhagi. Although I agree with Carlgren that the ruff is derived from distal verrucae, to me, the morphological, histological, and functional differences between the distal fronds and verrucae are sufficient that the fronds should be considered separate from typical columnar verrucae. I see a clear transition series from simple, adhesive verrucae to compound verrucae to non-adhesive papillae in *Oulactis concinnata* (figs 6-7). Even though the transition zone in most examined specimens was smaller than that shown in Fig. 6 it was always present; the distal region with non-adhesive papillae was generally broader. Structures that are similar to transition stages of verrucae in *O. concinnata* were also observed in specimens of other actiniid species such as *Parantheopsis ocellata* (Häussermann 1998) (fig. 12) and *Anthopleura* spp. from Japan (Kensuke Yanagi, in litt., 2002). If the enlarged verrucae as well as the frond-like papillae of the marginal ruff were sequences of variations of the same structure and derived from verrucae, the structures would be homologous. But this phenomenon could also be reversible or could have evolved several times. In this case the group of sea anemones with a marginal ruff might not be monophyletic. Further studies are needed to reveal whether these structures are homologous, which would underline a close relationship of these genera. For further discussion of the terms verrucae, vesicles and acrorhagi see Riemann-Zürneck & Gallardo (1990), den Hartog (1987) and Daly (2003).

Cnidae

In Table 3, the cnidae of four species of the genus *Oulactis* and one species of each of the further genera with a marginal ruff; *Actinostella* and *Onubactis* are listed. The

most striking similarity of the four *Oulactis* species in comparison to the two further species are the large microbasic b-mastigophors in the filaments.

A comparison of cnidae sizes is only of minor usefulness without statistics (Williams, 1996). Thus size ranges of cnidae were not used as a diagnostic feature for the compared anemones. Modified cnidocyst diagrams (after Schmidt, 1972) use mean values and ideally standard deviation to compare relative sizes of the most common types of cnidae. All values of one diagram should be taken from the same specimen. Such diagrams are given for *Oulactis concinnata*, *Oulactis coliumensis*, *Actinostella flosculifera* and *Onubactis rocioi* (fig. 13). The cnidocyst diagrams of *O. concinnata* and *O. coliumensis* show striking similarities and differ from these of *A. flosculifera* and *O. rocioi* (fig. 13).

Many of the differences among the compared species (table 3) with respect to the cnidom may be attributed to the patchy distribution and low numbers of certain types of cnidae. For instance, I found the rod-like basitrichs in the column and the filaments of *Oulactis concinnata* only sporadically; these cnidae have been reported for *Oulactis magna*, but not for *Oulactis coliumensis* and *Oulactis muscosa*. Microbasic amastigophors A are mentioned for the pharynx of *O. magna*, *O. muscosa*, *O. concinnata* and *Actinostella flosculifera* (table 3). Like Carlgren (1959), I found only one of this type of cnidae in the pharynx of *O. concinnata*. Riemann-Zürneck & Gallardo (1990) found additional p-mastigophors in the filaments of *O. coliumensis*; this type of cnidae is also present in *O. concinnata* (fig. 9O). I did not find these cnidocysts in the specimen of *O. coliumensis* I examined. These small p-mastigophors are already known from some other actiniid species (den Hartog, 1987). A second type of small basitrichs has been reported from the column of *O. muscosa* (Carlgren, 1949a) and from the pharynx of *O. magna* (Riemann-Zürneck & Gallardo, 1990). I found one small basitrich of approx. 15 µm in the tentacles of *O. concinnata* and small basitrichs approx. 20 µm in the pharynx of *O. coliumensis*. These small basitrichs, compared to the larger basitrichs with which they co-occur, are generally very sparse, and might be difficult to observe as they originate from the endoderm. The presence of acrorhagi is facultative, and thus the absence of holotrichs is not informative. These cnidae have not been reported in the column of *O. a)magna sensu* Carlgren (1924) and *O. coliumensis*. However, I found very sporadic holotrichs in the column of the specimen of *O. coliumensis* I examined (Häussermann, 1998). It is not known whether holotrichs of the column are induced as are those of the acrorhagi.

Differences in search technique, intensity or focus may also account for the differences. *Oulactis coliumensis* seems to be the only species with abundant spirocysts in the pedal disc. In the past, scientists generally did not examine the cnidae of the pedal disc, so comparing species is complicated. Furthermore, as Riemann-Zürneck & Gallardo (1990) mention, spirocysts may be difficult to observe on smears, but are obvious on histological sections. Nevertheless, I only found few spirocysts on the sections of the specimens of *O. concinnata* and *O. coliumensis*.

Actiniid sea anemones generally present a rather simple cnidom with few cnidae types, dominated by basitrichs. Thus, more uncommon cnidae like holotrichs and rod-like basitrichs can be helpful to distinguish between species or genera. Diagnostic cnidae must be present and rather abundant in all specimens of a species to be useful as a character for identification. Fired cnidae additionally reveal many structures that can be characteristic of the species; e.g. the relative length of the shaft and the number of windings on the shaft. Thus, if possible, photos or drawings of fired nematocysts

should be included in species descriptions. Permanent slides of fired cnidae can easily be prepared even in the field applying the technique of Yanagi (1999). Future detailed examinations, including fired cnidae, of several specimens of the species compared in Table 3 are necessary to decide which cnidae are convenient as a diagnostic feature at the species or genus level.

Taxonomy

a) Synonymization of the genera *Saccactis*, *Isocradactis* and *Isoulactis* with the genus *Oulactis*

In the taxonomic literature, there has been a lot of confusion about the validity of the genera *Oulactis* M. Edwards & Haime, 1851, *Saccactis* Lager, 1911, *Isocradactis* Carlgren, 1924, and *Isoulactis* Carlgren, 1959 (Stephenson, 1922; Carlgren, 1959). Carlgren (1949b; 1950; 1954) synonymized the genus *Saccactis* with the genus *Oulactis*. In 1990, Riemann-Zürneck & Gallardo (1990) reintroduced the genus *Saccactis*. They described for the first time a marginal ruff composed of tiny, dendritic papillae, which they thought to be unique for the genus *Saccactis* (fig. 14). The genera *Oulactis*, *Isoulactis* and *Isocradactis* were thought to possess adhesive verrucae at the margin and lack this thin-walled distal region of the scapus (López-González, den Hartog & García-Gómez, 1995). *Oulactis* was supposed to possess acrorhagi whereas *Isoulactis* and *Isocradactis* were not thought to exhibit these structures (Riemann-Zürneck & Gallardo, 1990).

In 1924, Carlgren introduced the genus *Isocradactis* for the species *Cradactis magna* because the ruff of the specimens he examined did not contain batteries of nematocysts but could act as “sucking warts” – his specimens did not possess acrorhagi. *Sensu* Carlgren (1924) the fronds of the imperfectly described type species of the genus *Cradactis* are probably “batteries of nematocysts and no sucking warts”. In 1959, Carlgren (1959) doubtfully erected the new and still monotypic genus *Isoulactis* with only minor differences to the equally monotypic genus *Isocradactis*. According to Carlgren (1959), the marginal ruff of *Isoulactis chilensis* is identical to that of *Oulactis*. He also stated that, if Parry’s (1951) observation of acrorhagi in *O. magna* were correct, it undoubtedly would belong to the genus *Oulactis*. As he was not sure whether to believe Parry’s observation, Carlgren (1959) left this species from New Zealand within the genus *Isocradactis*. There is no reason for not believing Parry (1951); in addition Oscar Ocaña (in litt., 2002) regularly observed acrorhagi in *O. magna* from New Zealand.

There are several arguments for the synonymization of the genera *Saccactis*, *Isocradactis* and *Isoulactis* with the genus *Oulactis*:

The identical structure of the column with adhesive verrucae and the marginal ruff consisting of delicate frond-like papillae in *Oulactis concinnata* (= *Isoulactis chilensis*), *Oulactis (Saccactis) coliumensis*, *Oulactis magna* (formerly called *Isocradactis magna*), and *Oulactis muscosa* (see discussion of the morphology of the marginal ruff)

The (at least facultative) presence of acrorhagi in *O. concinnata*, *O. coliumensis*, *O. magna*, and *O. muscosa*

The strong similarity of characteristic morphological features and habiti of *O. muscosa* and *O. concinnata* that can be seen in Dana’s (1846) original descriptions, on his drawings (Plate 5, figs 40-43; see Fautin, 2003) and on *in vivo* pictures of *O. muscosa*

Table 3: Comparison of the types of cnidae of 6 species with marginal ruff; ^f, sporadic; ^c, common and ^v, very common. Corresponding cnidae are arranged in the same row.

Tissue / Species	<i>Oulactis concinnata</i> (values from own examination; *; cnidae types not found by Riemann-Zürneck & Gallardo, 1990 in the type material of <i>Isoulactis chilensis</i>)	<i>Oulactis magna sensu</i> Carlgren, 1924 (values from Riemann-Zürneck & Gallardo, 1990)	<i>Oulactis coliumensis</i> (values from Riemann-Zürneck & Gallardo, 1990; *; ranges from own examination that lay out of the here given ranges)	<i>Oulactis muscosa</i> (values from Carl-gren, 1949: 134)	<i>Actinostella flosculifera</i> (values from Ocaña, 1994: 157)	<i>Onubactis rocioi</i> (values from López-González, den Hartog & García-Gómez, 1995: 380)*
Tentacles	Spirocysts ^v : 16.2-27 × 1.8-2.7 µm Basitrichs ^v : 19.8-28.8 × 1.8-3.2 µm	Spirocysts: 25-30 × 2-2.5 µm Basitrichs: 20-24.5 × 2-2.5 µm	Spirocysts: < 33 × 3-3.5 µm Basitrichs: (19*)23-29 × 2-2.5 µm	Spirocysts: not mentioned Basitrichs ^c : 19.7-25.4 × 2.5-3.5 µm	Spirocysts ^v : 13.7-29.1 × 1.8-2.3 µm B-mast. ^v : 16.4-25.5 × 1.6-2.3 µm B-mast. ^c : 6.4-12.7 × 1.8-2.1 µm	Spirocysts ^v : 13-25 × 2.0-2.7 µm Spirulae ^{v,c} : 21.4-27.6 × 2.2-2.7 µm Spirulae ^c : 12.6-18.7 × 1.6-2.2 µm
Column	Basitrichs ^c : 15.3-21.6 × 1.4-2.7 µm Rod-like basitr. ^{f,c} : 27.0-33.3 × 1.4-1.8 µm Holotrichs ^{f,c} : 25.2-35.1 × 4.5-6.3 µm	Basitrichs: 15.5-18 × 2 µm Rod-like basitr.: 33-44 × 1.5-2 µm	Basitrichs: 13-19(21*) × 2-2.5 µm	Basitrichs: 15.5-19.7 × 2.2-2.8 µm Basitrichs ^v : 22.6-29 × 3.5 µm	B-mast. ^v : 10-15.5 × 1.8 µm B-mast. ^s : 22.8-36.4 × 2.5-2.7 µm	Spirulae ^c : 12.9-19.6 × 2.0-2.3 µm
Marginal ruff (papillae)	Basitrichs ^f : 11.7-15.3 × 1.4-1.8 µm	not mentioned	Basitrichs: 14.5-19 × 2-2.5 µm	not mentioned	Spirocysts: present B-mastig. ^v : 8.2-13.7 × 1.8-2.3 µm P-mastig. ^s : 16.4 × 5.5 µm	Spirulae ^f : 8.9-13.4 × 1.6-2.0 µm
Actinopharynx	Basitrichs ^c : 17.1-27.0 × 1.8-3.6 µm Microbasi. amastig. A: P-mast. (opaque): 1 cnida 21.7 × 4.1 µm	Basitrichs 1: 26-32 × 3-3.5 µm Basitrichs 2: 9.5-13.5 × 1.5-2 µm P-mast. (opaque): 29 × 4-4.5 µm P-mast.: 26 × 6-8 µm	Basitrichs: (21*)26-33 × 3 µm	Basitrichs ^c : 27.5-32.4 × 4 µm Microbas. p-mast.: 21-26.8 × 4.6-6 µm	B-mast. ^c : 24.6-31.9 × 1.8-3.2 µm B-mast. ^v : 10.9-13.7 × 1.4-1.8 µm P-mast. ^c : 20.9-23.7 × 4.6-6.4 µm P-mast. ^s : 10.9 × 4.6 µm	Spirulae ^{f,c} : 21.4-30.3 × 2.5-2.9 µm

Mesenterial filaments	Basitrichs ^c : 13.5-19.8 × 1.4-2.3 µm Microbas. b-mast ^c : 38.7-57.6 × 5.4-9.9 µm Microbas. p-mast ^{c*} : 22.5-28.8 × 2.7-5.4 µm	Basitrichs: 9-12 × 2 µm B-mast: 46-55 × 6-7 µm	Basitrichs: (10*) 14.5-17.5 × 1.5-2.5 µm B-mast: 35-46(55) × 4.5-6.5 µm P-mast.: 17.5- 20(22*) × 3.5-4.5 µm (*:not found)	Basitrichs: 15.5-18.3 × 2.2-2.5 µm Basitrichs: 38-48x x5.6-7 µm	B-mast ^c : 9.1-13.7 × 1.4-2.1 µm B-mast ^s : 22.8 × 2.7 µm	Spirulae ^c : 14.2-18.2 × 1.3-1.8 µm Spirulae ^c : 21.8-34.7 × 3.6-4.9 µm Penicilli B1 ^s : 13.4-17.8 × 3.1-3.8 µm
Acrothagi	Holotrichs 2 ^c : 43.2-54.9 × 4.5-8.1 µm Holotrichs 1 ^v : 39.6-53.1 × 2.3-3.2 µm (*: no acrothagi present)	not present in this specimen	Holotrichs 1: 50- 64(70*) × 5-6.5 µm Holotrichs 2: (29*) 32-43.5 × 3.5-4 µm Spirocysts: 23-25 × 1.5-2.5 µm (*: not found)	Atrichs ^v : 46.5-70.5 × 7 µm	No acrothagi present	No acrothagi present
Pedal disc	Basitrichs ^{f-c} : 15.3-21.6 × 2.3-2.7 µm Some spirocysts present (*: not examined)	not mentioned	Basitrichs: (14*) 17-20 × 2-2.5 µm Spirocysts: 17-20(25*) × 2-2.5	not mentioned	not mentioned	Spirulae ^c : 13.4-22.7 × 2.0-2.7 µm Spirocysts ^v : 20.5-33.8 × 2.7-3.1 µm

*: Spirulae are also called basitrichs respectively microbasic b-mastigophors; penicilli are also called microbasic p-mastigophors respectively microbasic amastigophors A (England, 1991).

(Carlgren, 1949a: Plate II) and *O. concinnata* (figs 3-4); this similarity was also mentioned by Verrill (1907)

To complete this revision, specimens of the other species of the genus *Oulactis*, *O. muscosa* (as the type species of the genus *Oulactis*), *O. mcmurricchi* (as the type species of the genus *Saccactis*) and *O. magna* (as the type species of the genus *Isocradactis*) from New Zealand and Australia have to be examined in life. There is no type material available for *O. muscosa* and *O. magna*, thus neotypes have to be designated and species re-described. As the type material of *O. mcmurricchi* was already in a rather poor condition in 1911 and almost disintegrated in 1990 (Riemann-Zürneck & Gallardo, 1990), it would be recommendable to also re-describe this species and designate a neotype.

The genus *Oulactis* seems to be most similar to the genus *Anthopleura* with the presence of adhesive verrucae on the column, large microbasic b-mastigophors in the filaments, and at least the facultative presence of acrorhagi and of holotrichs and rod-like basitrichs in the column ectoderm. This was already mentioned by Riemann-Zürneck & Gallardo (1990). On the other hand, we still do not know about the phylogenetic importance of characters such as verrucae, acrorhagi and the marginal ruff. Future molecular analysis might also help us to know which characters are phylogenetically preserved and could help to clarify phylogenetic relationships within the Actiniidae.

b) Synonymization of *Oulactis concinnata* with *Isoulactis chilensis*

Dana's (1846) description of *Metridium concinnatum* from central Perú is relatively short but provides a very good drawing of the living animal as well as of its position in the habitat (see Fautin, 2003). Unfortunately, there is no type material. The type material for the species described by Carlgren (1959) as *Isoulactis chilensis* still exists and is identical with the above described species.

Carter (1965) synonymized *Isoulactis chilensis* with *Oulactis concinnata*, which she called *Phyllactis concinnata*, without further explanation, but this has not been followed by other scientists. *Oulactis concinnata* is the only species with a marginal ruff found in southern Perú (Pax, 1912; Stefan Austermühle, in litt., 2002) that meets the description of Dana (1846). The description and the drawing provided by Dana (1846) in combination with the *in vivo* photos and the preserved specimens from Pucusana, Perú, leave no doubt that these two species are identical. The two are identical in colour, habitus, posture, habitat, behaviour and in morphological features like verrucae and marginal ruff.

c) Species formerly synonymized with *Oulactis concinnata*

Carlgren (1951) synonymized McMurrich's (1893) *Oulactis californica* from the Gulf of California with *Oulactis concinnata*. This synonymization is hard to comprehend: according to McMurrich (1893), the species is elongate and small (15 mm diameter pedal disc, 30 mm high), with 48 tentacles, 24 pairs of mesenteries, 48 longitudinal rows of verrucae in the uppermost part of the column and a circumscribed sphincter. Carlgren's (1951) description mainly agrees with that of McMurrich; he additionally found zooxanthellae. However, neither fits Dana's description of *O. concinnata* at all. In fact, it seems obvious that McMurrich's *O. californica* belongs to the genus *Actinos-tella*. The specimens from Paita, northern Perú (fig. 2), examined by Pax (1912) and assigned to the species *O. concinnata*, most probably also belong to the species *Actinos-*

tella californica. Pax (1912) reports a circumscribed sphincter and small body size (20 mm broad and 20 mm high). It still has to be clarified if *A. californica* is identical with *A. bradleyi* (Verrill, 1869), a very similar species described earlier for the same region. Thus the latter species name would have priority.

d) Former descriptions of *Oulactis concinnata* and remarks on the description of the species *Oulactis coliumensis*

Carlgren (1959) believed that the lobing of the oral discs of his specimens of *Oulactis concinnata* was due to strong contraction. All larger individuals of *O. concinnata* observed in the field exhibit a strongly lobed oral disc in expanded state (fig. 3). In contrast to Carlgren's specimens, none of the specimens I examined had fertile directives. Carlgren (1959) described the longitudinal muscles of the tentacles of his specimens as endodermal, but the drawing he provides shows ectodermal musculature. The longitudinal muscles of the specimens I examined are clearly ectodermal. After examining the type specimen, Riemann-Zürneck & Gallardo (1990) doubted Carlgren's statement that *O. concinnata* would possess 280 to 290 tentacles, believing instead that this species had fewer tentacles. However, I regularly counted more than 400 tentacles in Chilean specimens. The specimens of *O. concinnata* examined by Carlgren had neither acrorhagi nor fighting tentacles, and were all from the intertidal. In addition to the cnidocysts Carlgren (1959) and Riemann-Zürneck & Gallardo (1990) described for *O. concinnata*, I found sparse rod-like basitrichs in the column and the filaments as well as additional p-mastigophors in the filaments.

The new material and field observations also add new insight into the biology of *Oulactis coliumensis*. This species was previously known only from depths between 40 and 55 m (Riemann-Zürneck & Gallardo, 1990). Two of the specimens of *O. coliumensis* I examined were dredged by the research vessel *Kaikai* of the Universidad de Concepción in 1998 from approx. 20 m depth. Additionally, observations of living animals revealed that the verrucae are adhesive (fig. 14). Unlike the seven specimens of the first description, the two specimens examined in this study showed slight variation in colour: the column of the smaller animal was light green and transparent in its most proximal region with transparent green tentacles (fig. 15), the other one had an ochre column with white verrucae and transparent brown tentacles (fig. 16); the tips of the ruff of both specimens were whitish (figs 14-15). The pedal discs were transparent whitish. Both examined individuals presented acrorhagi. In contrast to the description of Riemann-Zürneck & Gallardo (1990), the acrorhagi of living animals are situated close to the top on the oral side of the marginal lobe like in *O. concinnata*. The observation of Riemann-Zürneck & Gallardo (1990) might be an artifact due to contraction of the preserved specimens. The mouth openings of living animals are not wide and the lips are not prominent (fig. 15). The outer tentacles hang down, the inner are set upright (figs 15-16); the tentacles have small distal openings. Both examined specimens were able to contract completely. In the aquarium, they dug into the sandy substratum comparably fast with the pedal disc and attached their pedal disc to the glass bottom with only the ruff and the tentacular crown protruding out of the substratum. Both specimens survived several days in an aquarium in stagnating water without air supply. The cnidome given by Riemann-Zürneck & Gallardo (1990) could be confirmed; in addition sporadic holotrichs were

observed in the column. In contrast to Riemann-Zürneck & Gallardo (1990), I found only few spirocysts in the smears as well as in the histological section of the pedal disc of the examined specimen of *O. coliumensis* (Häussermann, 1998). The specimen I sectioned was male, just as the specimens sectioned by Riemann-Zürneck & Gallardo (1990); its directives did not carry reproductive tissue.

e) The genus *Actinostella*

Carlgren (1949b) lists the genus *Actinostella* under synonymies of the genus *Phylactis*. It is not clear why he does not use the senior synonym. He states that the genus possesses a column with verrucae in its "lower" (= proximal) part. In the next sentence, he mentions that there is a ruff between the verrucae and the tentacles. *Actinostella flosculifera* (Ocaña, 1994) as well as *Actinostella correae* (Schlenz & Belém, 1988(92)) are described with verrucae in the "upper" (= distal) part of the column. It is most probable that Carlgren by a slip of the pen mixed up the words "upper" and "lower". Therefore, I propose to change this sentence in an amended diagnosis of the genus *Actinostella* to "usually with verrucae in its upper part". I also incorporated some other characters like the presence of 48 tentacles (Riemann-Zürneck & Gallardo, 1990) and the possible presence of zooxanthellae. This emended diagnosis is to be verified in a revision of the genus *Actinostella* including all its species.

Fighting tentacles

Catch or fighting tentacles appear in addition to feeding tentacles and develop from them (Shick, 1991). As these tentacles are used in intraspecific agonistic behaviour rather than for catching prey, the name fighting tentacles is more appropriate than the name catch tentacles (Purcell, 1977). They are defined by their larger size, relative opacity and distinctive cnidome consisting especially of large, penetrating holotrichs (Shick, 1991). Fighting tentacles were thought to appear only within mesomyarian sea anemones; the counterpart of actiniid anemones was thought to be the acrorhagi (Williams, 1975). During the last decade, fighting tentacles containing holotrichs were discovered in a few actiniid anemones such as *Cnidopus japonicus* (Sanamyan & Sanamyan, 1998). Neither of these species possesses acrorhagi. A fighting tentacle of a member of *Oulactis concinnata* is up to three times longer than a feeding tentacle, and possesses a different equipment of cnidae (fig. 9). The colours of the fighting tentacles of *O. concinnata* in life are paler than those of feeding tentacles. In one specimen in the aquarium, I observed several of these tentacles, which were restricted to the same section of the tentacular crown where acrorhagi were present, suggesting that fighting tentacles, like acrorhagi, are used in agonistic behaviour in this species. I found no holotrichs in any of the several tentacles (from three different specimens) I examined, finding instead batteries of microbasic b-mastigophors that are larger and significantly wider than the cnidae of the feeding tentacles. In the aquarium, these tentacles were observed to make the searching movements typical of fighting tentacles. Williams (1975) already remarked that further work is required to ascertain whether holotrichs are characteristic of all tentacles exhibiting specialized "searching" and aggressive behaviour. Although I did not directly observe these tentacles being used in agonistic behaviour, I have no

doubt that they have the same function as fighting tentacles. Therefore I propose to expand the definition of fighting tentacles to "different tentacles with larger size, relative opacity and a distinctive cnidome" which is not restricted to the presence of holotrichs.

Acknowledgements

I am particularly grateful to Günter Försterra of the Ludwig-Maximilians-University, Munich, for his company and great help with diving, sampling and *in vivo* observations during the field trips. It is a pleasure to thank Marymegan Daly, University of Kansas, Lawrence, for the very constructive suggestions on previous versions of the manuscript, which helped a lot to improve it. Many thanks to Günter Försterra, Elaine Robson, University of Reading, England, Oscar Ocaña, University of Ceuta, Spain, Martin Thiel, Universidad Católica del Norte, Coquimbo, Kensuke Yanagi, Coastal Branch of Natural History Museum and Institute, Chiba, Japan and the anonymous reviewer for very helpful comments on previous versions of the manuscript. I am grateful to Oscar Ocaña and Kensuke Yanagi for putting information and photos of living and preserved specimens from New Zealand and Japan at my disposal. Many thanks to Karin Riemann, Alfred-Wegener Institut, Germany, for information and histological slides of *Oulactis magna* and for lending a microscope for the sampling trips. Special thanks to Leen van Ofwegen, Museum Naturalis, Leiden, Netherlands, for making available specimens and photos of *O. concinnata* collected by K. P. Sebens and R. T. Paine and for editing the manuscript. I am also grateful to Gerhard Haszprunar, Zoologische Staatssammlung München, Germany, for providing material, space and continuous support. I want to thank Alejandro Bravo, Universidad Austral de Chile, Valdivia and Stefan Austermühle, Lima, Perú, for collecting and providing information on specimens of *O. concinnata* and to Carlos Gallardo, Alejandro Bravo and Elena Clasing, Universidad Austral de Chile, Valdivia, for putting laboratory equipment at my disposal. Many thanks to Victor Gallardo, Universidad de Concepción, Chile, for providing working space in the marine biology station in Dichato and for giving me two specimens of *Oulactis coliumensis*. I am also grateful to Wolfgang Stotz, Universidad Católica del Norte, Coquimbo, for help with regulations and paperwork in Chile. Thanks to Björn Sohlenius, Swedish Museum of Natural History, Stockholm, for the loan of type specimens of *Isoulactis chilensis*. Many thanks to Rose and Fritz Häussermann for their manifold and continued help. I also thank the many Chilean fishermen who brought me to sampling sites. This publication is drawn from the doctoral thesis of the author, supported by two one-year governmental scholarships "Förderung des wissenschaftlichen und künstlerischen Nachwuchses" and "Förderung der Promotion von Wissenschaftlerinnen" from the Ludwig-Maximilians-University Munich.

References

- Acuña, F.H., Excoffon, A.C., Zamponi, M.O. & Ricci, L., 2003. Importance of Nematocysts in Taxonomy of Acontiarian Sea Anemones (Cnidaria, Actiniaria): A Statistical Comparative Study.— Zool. Anz. 242: 75-81.
- Baeza, J.A. & Stotz, W.B., 1995. Estructura poblacional del cangrejo comensal *Allopetrolisthes spinifrons*

- (H. Milne Edwards, 1837) (Decapoda: Porcellanidae) sobre su hospedador habitual *Phymactis clematis* (Actiniaria) y en dos nuevos hospedadores.— Rev. Biol. Mar. (Valparaíso) 30: 255-264.
- Baeza, J.A. & Stotz, W.B., 2001. Host-use pattern and host-selection during ontogeny of the commensal crab *Allopetrolisthes spinifrons* (H. Milne Edwards, 1837) (Decapoda: Anomura: Porcellanidae).— J. nat. Hist. 35: 341-355.
- Carlgren, O., 1924. Papers from Dr. Th. Mortensen's Pacific Expedition 1914-16. XXI. Actiniaria from New Zealand and its Subantarctic Islands.— Vidensk. Meddr. Dansk Naturh. Foren. 77: 179-261.
- Carlgren, O., 1949a. Corallimorpharia, Actiniaria and Zoantharia from New South Wales and South Queensland.— Ark. Zool. 1: 131-146.
- Carlgren, O., 1949b. A survey of the Ptychodactiaria, Corallimorpharia and Actiniaria.— Kung. Svesnsk. Vetensk. Akad. Handl., Fjärde 1: 1-121.
- Carlgren, O., 1950. Actiniaria and Zoantharia from South Australia.— Kungl. Fysiograf. Sällsk. I: Lund Förhand. 20: 121-135 [reprint 121-115].
- Carlgren, O., 1951. The actinian fauna of the Gulf of California.— Proc. US Nat. Mus. 101: 415-449.
- Carlgren, O., 1954. Actiniaria and Zoantharia from South and West Australia with comments upon some Actiniaria from New Zealand.— Arkiv für Zoologi 6: 571-595.
- Carlgren, O., 1959. Reports of the Lund University Chile Expedition 1948-49 38. Corallimorpharia and Actiniaria with description of a new genus and species from Peru.— Lunds Univ. Årsskr. N. F. Avd. 2 56: 1-39.
- Carter, D.V., 1965. Actinias de Montemar, Valparaíso.— Rev. Biol. Mar. (Valparaíso) 12: 129-160.
- Daly, M., 2003. A redescription of three species of sea anemone (Cnidaria: Anthozoa: Actiniidae) from the Gulf of California, including *Isoaulactinia hespervolita* n. sp.— Pac. Sci. *Accepted*.
- Dana, J.D., 1846. Zoophytes: 740 in: United States Exploring Expedition. During the years 1838, 1839, 1840, 1841, 1842. Under the command of Charles Wilkes, U.S.N.— Lea and Blanchard, Philadelphia.
- England, K.W., 1991. Nematocysts of sea anemones (Actiniaria, Ceriantharia and Corallimorpharia: Cnidaria): nomenclature: 691-697. In: Williams, R.B., Cornelius, P.F.S., Hughes, R.G. & Robson, E.A. Coelenterate Biology: Recent Research on Cnidaria and Ctenophora.— Kluwer Academic Publishers, Belgium.
- Fautin, D.G., 2003. Hexacorallians of the World: Sea anemones, Corals and their allies. <http://hercules.kgs.ku.edu/hexacoral/anemone2/index.cfm>.
- Försterra, G. & Häussermann, V., 2003. First report on large scleractinian (Cnidaria: Anthozoa) accumulations in cold-temperate shallow water of south Chilean fjords.— Zool. Verh. Leiden 345: 117-128.
- Guiler, E.R., 1959. Intertidal belt-forming species on the rocky coasts of northern Chile.— Pap. Proc. Roy. Soc. Tasmania 93: 33-58.
- Hartog, J.C. den, 1987. A redescription of the sea anemone *Bunodosoma biscayensis* (Fischer, 1874) (Actiniaria, Actiniidae).— Zool. Meded. Leiden 61: 533-559.
- Häussermann, V., 1998 (unpublished). Beiträge zur Aktinienfauna Chiles (Cnidaria, Anthozoa); Teil 2: 181 pp.— Diploma thesis, Ludwig-Maximilians-Universität, München.
- Häussermann, V. & Försterra, G., 2001. A new species of sea anemone from Chile, *Anemonia alicemartinae* n. sp. (Cnidaria: Anthozoa). An invader or an indicator for environmental change in shallow water?— Org. Div. Evol. 1: 211-224.
- Häussermann, V., in preparation. Redescription of *Phymactis papillosa* (Lesson, 1830) and *Phymanthea pluvia* (Drayton in Dana, 1846) (Cnidaria: Anthozoa), two actiniid sea anemones from the south east Pacific with a discussion of the genera *Phymactis*, *Bunodosoma* and *Phymanthea*.— Zool. Med. Leiden.
- Koehl, M.A.R., 1982. The interaction of moving water and sessile organisms.— Scient. Amer. 247: 124-132.
- Lancellotti, D.A. & Vásquez, J.A., 1999. Biogeographical patterns of benthic macroinvertebrates in the Southeastern Pacific littoral.— J. Biogeogr. 26: 1001-1006.
- López-González, P.J., den Hartog, J.C. & García-Gómez, J.C., 1995. *Onubactis rocioi* gen. et spec. nov., a new species of Actiniidae (Anthozoa: Actiniaria) from the southern Iberian Peninsula.— Zool. Med. Leiden 69: 375-383.

- McMurrich, J.P., 1893. Scientific results of explorations by the U. S. Fish Commission Steamer Albatross. No. XXIII. - Report on the Actiniae collected by the United States Fish Commission Steamer Albatross during the winter of 1887-1888.— Proc. US Nat. Mus. 16: 119-216.
- Ocaña Vicente, O., 1994. Anémonas (Actiniaria y Corallimorpharia) de la Macaronesia Central: Canarias y Madeira. Estudio Sistemático, Faunístico, Anatómico comparado y Biogeográfico: 484 pp.— Tesis Doctoral, Universidad de La Laguna.
- Olsson, A.A., 1961. Mollusks of the tropical eastern Pacific, particularly from the southern half of the panamic-pacific faunal Province (Panama to Peru). Panamic-Pacific Pelecypoda, Ithaca, N.Y.— Paleontological Research Institution.
- 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).— Rec. Canterbury Mus. 6: 83-119.
- Pax, F., 1912. Les actinies de la côte du Pérou: 1-28 in: Mission du service géographique de l'armée pour la mesure d'un arc de méridien équatorial en Amérique du sud sous le contrôle scientifique de l'académie des sciences.— Gauthier-Villars, Imprimeur-Libraire, Paris.
- Purcell, J.E., 1977. Aggressive function and induced development of catch tentacles in the sea anemone *Metridium senile* (Coelenterata, Actiniaria).— Biol. Bull. 153: 355-368.
- Riemann-Zürneck, K. & Gallardo, V.A., 1990. A new species of sea anemone (*Saccactis coliumensis* n. sp.) living under hypoxic conditions on the central Chilean shelf.— Helgoländer wiss. Meeresunters. 44: 445-457.
- Sanamyan, N.P. & Sanamyan, K.E., 1998. On Actiniaria.— Zoosyst. Ross. 7: 7.
- Sassaman, C. & Mangum, C.P., 1972. Adaptations to environmental oxygen levels in infaunal and epifaunal sea anemones.— Biol. Bull. 143: 657-678.
- Schlenz, E. & Belém, M.J.d.C., 1988 (1992). *Phyllactis correae* n. sp. (Cnidaria, Actiniaria, Actiniidae) from Atol das Rocas, Brazil, with notes on *Phyllactis flosculifera* (Lesueur, 1817).— Bolm. Zool. 12: 91-117.
- Schmidt, H., 1972. Prodromus zu einer Monographie der mediterranen Aktinien.— Zoologica 42: 1-121.
- Sebens, K.P. & Paine, R.T., 1979. Biogeography of anthozoans along the west coast of South America: habitat, disturbance, and prey availability: 219-238.— N.Z. DSIR Inf. Ser. 137 Proc. Int. Symp. Mar. Biogeogr. Evol. South.Hem., Auckland, New Zealand.
- Shick, M.J., 1991. A Functional Biology of Sea Anemones: 395 pp.— London.
- Stephenson, T.A., 1922. On the classification of Actiniaria. Part III. — Definitions connected with the forms dealt with in Part II.— Quart. J. Microscop. Sc. 66: 247-319.
- Sullivan Sealey, K. & Bustamante, G., 1999. Setting Geographic Priorities for Marine Conservation in Latin America and the Caribbean.— Arlington, Virginia.
- Verrill, A.E., 1907. II. — The Bermuda Islands. Part V. — An account of the coral reefs.— Amer. J. Sc. 12: 248-281.
- Williams, R.B., 1975. Catch-tentacles in sea anemones: occurrence in *Haliplanelle luciae* (Verrill) and a review of current knowledge.— J. nat. Hist. 9.
- Williams, R.B., 1996. Measurements of cnidae from sea anemones (Cnidaria: Actiniaria): statistical parameters and taxonomic relevance.— Scient. Mar. 60: 339-351.
- Yanagi, K., 1999. Taxonomy and developmental biology of Japanese *Anthopleura* (Anthozoa: Actiniaria): 287 pp.— Doctoral thesis, Tokyo University of Fisheries, Tokyo (1998).

Appendix 1

List of study sites (S 1-S 50) of VH and GF; *Oulactis concinnata* found (*); latitude/longitude (GPS respectively Microsoft Encarta, 2002; the latter without seconds); site description; dates visited. S (sporadically: 1-10 individuals seen in 45 min search), F (frequent: 11-30 animals seen), V (very abundant: more than 30 animals seen).

- S 1. 18°30'S, 70°19'W, La Capilla, approx. 5 km S Arica. Intertidal. Extensive rocky plateau with tide pools and surge channels. 28.11.97.
- S 2.* 18°30'S, 70°19'W, La Capilla, approx. 5 km S Arica. 0-6 m. Sand, shells, and boulders; alga *Lessonia trabeculata*; wave-exposed vertical wall. 31.11., 3.12., and 6.12.1997. R.
- S 3. 18°30'S, 70°19'W, 500 m S La Capilla, Arica. Intertidal. Exposed rocky coast with tide pools, deep surge channels, and overhangs. 27.11.1997.
- S 4. 18°32'S, 70°19'W, S Playa Corazones in front of caves, approx. 8 km S Arica. Intertidal. Exposed rocky coast with many tide pools. 26.11.1997.
- S 5.* 20°56'S, 70°07'W, approx. 5 km N Rio Seco. Intertidal. Gently sloping rocky shore, bottom with cobble. 12.12.1997. R.
- S 6. 20°56'S, 70°07'W, approx. 5 km N Rio Seco. 0-7 m. Gently sloping bottom with cobble, some boulders up to 1 m diameter, sand. 12.12.1997.
- S 7.* 20°58'S, 70°08'W, Rio Seco. Intertidal. Extensive rocky plateaus with tide pools and small surge channels. 14.12.1997. V.
- S 8. 21°01'S, 70°10'W, Punta Lobos S Rio Seco, 500 m offshore. 10-16 m. Bottom with boulders, some of them to 2 m diameter, covered with alga *Lessonia trabeculata*, shells. 14.12.1997.
- S 9. 21°01'S, 70°10'W, Punta Lobos S Rio Seco. Intertidal. Shore with cobble, some rocky plateaus with small tide pools, some sand. 15.12.1997.
- S 10. 23°32'S, 70°33'W, S end of Bahía Juan López, Antofagasta. Intertidal. Rocky plateau with few tide pools. 17.12.97.
- S 11. 23°32'S, 70°33'W, S end of Bahía Juan López, Antofagasta. 0-19 m. Steeply sloping bare rock; from 19 m downward sloping gently, alga *Lessonia trabeculata* on some boulders to 1 m diameter; protected. 17.12.97.
- S 12. 23°30'S, 70°35'W, bay W Juan López, Antofagasta. Intertidal. Rocky plateau with extensive tide pools. 18.12.97.
- S 13. 23°30'S, 70°35'W, bay W Juan López, Antofagasta. 0-10 m. Cobble, sand, shells, and some boulders of various sizes to 3 m diameter; protected. 18.12.97.
- S 14. 23°42'S, 70°26'W, Playa Huascar, Antofagasta. Intertidal. Sand, rocky plateau with tide pools and surge channels. 16.12.97.
- S 15. 26°08' S, 70°40' W, Caleta Pan de Azúcar, national park Pan de Azúcar, Chañaral, 300 m offshore. 12-17 m. Bare boulders to 5 m diameter, with sand and broken shells. 21.12.1997.
- S 16. 26°10'S, 70°39'W, Playa Los Piqueros, national park Pan de Azúcar, Chañaral. Intertidal. Pebbly shore, some large boulders to 5 m diameter including cracks and shallow tide pools. 20.12.97.
- S 17.* 26°11'S, 70°39'W, S end of Playa Los Piqueros, national park Pan de Azúcar, Chañaral. 0-8 m. Gently sloping pebbly shore, some sand between small rocky islands. 21.12.97. V.
- S 18. 29°56'S, 71°20'W, light house, Coquimbo peninsula. Intertidal. Rocky shore with tide pools and surge channels, partly covered with alga *Lessonia nigrescens* Bory, 1826. 31.12.1997.
- S18a. 29°57'23.6''S, 71°21'39.7''W, Playa la Pampilla, Coquimbo peninsula. Extremely exposed rocky shore with large boulders up to several m diameter, tide pools and surge channels, partly covered with alga *Lessonia nigrescens*. 14.11.2002. 20./23.4.2003.
- S18b. 29°56'00.1''S, 71°20'11.1''W, intertidal zone at cannon, end of the road, Coquimbo peninsula. Very exposed rocky shore with a small rocky plateau; towards the S many small to large boulders up to several m diameter. 7.11.2002. 22.4.2003.
- S 19. 29°58'58.6''S, 71°21'36.4''W, Playa La Herradura, Coquimbo. Intertidal. Gently sloping shore with cobble, a boulder 10 m diameter in the middle of the beach with some tide pools on it. 2.1.1998. 19./21.4.2003.

- S 20. 29°58'S, 71°20'W, Mole of Bahía La Herradura, Coquimbo. 0-9 m. Steel post of the dock. 30.12.1997.
- S 21. 29°58'S, 71°21'W, middle of Bahía La Herradura, Coquimbo. 6-7 m. Sand, broken shells, pebbles. 30.12.1997.
- S 22. 29°58'S, 71°21'W, S end of Bahía La Herradura. 10-16 m. Boulders to 1 m diameter, sloping quite steeply. 30.12.1997.
- S 23. 29°57'57.7''S, 71°21'11.7''W, shore in front of the Universidad Católica del Norte, Coquimbo. Intertidal. Cobble. 2.1.1998.
- S 24.* 30°03'S, 71°23'W, S end of beach of Totoralillo. Intertidal. Sandy shore with large boulders to 5 m diameter, shallow tide pools, surge channels. 30.12.1997. C.
- S 25. 30°06'S, 71°23'W, Punta Lagunillas, on small peninsula 20 km S of Coquimbo. 0-9 m. Two large boulders 10-15 m diameter on both sides of beach, gently sloping shore with cobble, covered with *Lessonia trabeculata*, exposed. 29.12.1997.
- S 26. 30°14'S, 71°30'W, north side of Tongoy peninsula. Intertidal. Rocky shore, some small tide pools. 28.12.1997.
- S 27. 30°14'S, 71°30'W, north side of Tongoy peninsula. 0-12 m. Gently sloping sandy bottom, with boulders to 1 m diameter, many covered with algae *Lessonia trabeculata*. 28.12.1997.
- S 28. 32°07'S, 71°32'W, Beach of Pichidangui. Intertidal. Protected rocky shore. 6.1.1998.
- S 29. 32°07'S, 71°32'W, small island offshore of Pichidangui. 12-20 m. Boulders and steep rock, wave-protected. 6.1.1998.
- S 30. 32°07'S, 71°32'W, mole of Pichidangui. 2-7 m. Boulders and cobble, occasional alga *Lessonia trabeculata*. 6.1.1998.
- S 31. 32°14'S, 71°30'W, beach of Los Molles. Intertidal. Gently sloping exposed shore with boulders, some to 2 m diameter with tide pools, covered with alga *Lessonia nigrescens*. 7.1.1998.
- S 32. 32°15'S, 71°28'W, S end of sandy beach of Los Molles. Intertidal. Large boulders to 10 m diameter with shallow tide pools on them. 7.1.1998.
- S 33. 32°30'S, 71°27'W, beach of Papudo. Intertidal. Bottom sloping gently, boulders of various sizes, some to 2 m diameter. 8.1.1998.
- S 34. 34°25'S, 72°03'W, beach of the small peninsula S Pichilemu. Intertidal. Large boulders to 5 m diameter, some tide pools. 10.1.1998.
- S 35.* 34°54'S, 72°10'W, S end of the sandy beach of Caleta Duao. Intertidal. Exposed sandy shore, large boulders of various sizes with many tide pools, covered with alga *Lessonia nigrescens*. 11.1.1998. C.
- S 36. 34°54'S, 72°11'W, exposed S end of beach of Caleta Duao, 500 m offshore. 19-23 m. Large boulders to 5 m diameter on flat sandy bottom, some broken shells. 12.1.1998.
- S 37.* 34°54'S, 71°11'W, S end of the beach of Caleta Duao, 500 m offshore. 12-17 m. Large boulder 10 m diameter, surrounded by sand. 12.1.1998. S.
- S 38. 35°27'S, 72°29'W, S end of the large sandy beach of Las Cañas, Constitución. Intertidal. Extensive rocky shore with shallow and deep tide pools, covered with various macroalgae. 13.1.1998.
- S 39. 36°31'S, 72°56'W, sandy beach at the marine biology station of the Universidad de Concepción, Dichato. Intertidal. Protected rocky plateaus with tide pools and surge channels. 11.4.1998, 13.1.2001, 16.1.2001, 28.3.2001.
- S 40. 36°31'S, 72°56'W, rocky ledge N of Pingueral, Dichato. 10-18 m. Boulders 1-2 m diameter. 14.1.1998, 15.1.1998, 5.4.1998, 13.1.2001.
- S 41.* 36°31' S, 72°56' W, Pingueral, Dichato. 1-7 m. Small rocky island with many cracks and a small cave, surrounded by sand. 26.11.1997, 27.11.1997, 14.1.1998, 15.1.1998, 5.4.1998, 13.1.2001, 16.1.2001, 29.3.2001, 30.3.2001. V.
- S 42. approx. 36°31'S, 72°56'W, Bahía Coliumo, Dichato. Approx. 20 m. Soft bottom. Samples collected by the research vessel KaiKai of the Universidad de Concepción. Early November 1997.
- S 43. 36°35'S, 72°58'W, sandy beach of Cocholgüe. Intertidal. Extensive rocky plateaus with many tide pools and surge channels, surrounded by sand. 1994/1995, 8.4.1998, 8.12.1999, 30.3.2001.
- S 44.* 36°45'S, 73°11'W, beach of Chome, Hualpén peninsula, Concepción. Intertidal. Old quay wall, bottom with boulders, some to 3 m diameter. 4.4.1998. S.

- S 45.* 36°45'S, 73°11'W, Chome, Hualpén peninsula, Concepción. 0-18 m. Gently sloping bottom, cobble, regions with broken shells, some boulders to 5 m diameter. 3.4.1998, 7.4.1998. S.
- S 46. 39°47', 73°24'W, N end of Playa Calfuco, Valdivia. Intertidal. Bottom sloping gently with boulders, some to 2 m diameter, macroalgae (*Lessonia nigrescens* and *Durvillea antarctica*), brackish water through terrestrial fresh water input. 24.1.1998.
- S46a.* 39°48'31.3'', 73°23'50.8''W, Playa Misión, Valdivia. Intertidal. Extensive rocky plateau with tide pools and surge channels covered with many macroalgae (*Lessonia nigrescens*, *Macrocystis* sp.). 31.11.02, 14.8.03. V.
- S 46b.* 39°47'48.1''S, 73°23'57.2''W, Punta Misión, near Valdivia. Intertidal. 14.8.03. V.
- S 47. 39°50'46.5''S, 73°23'59.8''W, rocky beach N of Los Molinos, Valdivia. Intertidal. Extensive rocky plateau with tide pools and surge channels covered with many macroalgae (*Lessonia nigrescens*, *Macrocystis* sp.), separated by small bays with boulders, brackish water through terrestrial sweet water input. 23.1.1998.
- S 48.* 39°50'S, 73°24'W, rocky beach N of Los Molinos, Valdivia. 4-8 m. Small island, rocky ground, partly covered with *Macrocystis* sp., regions with broken shells. 25.1.1998, 26.1.1998. S.
- S 49. 39°51'S, 73°27'W, Punta del Conde, Bahía Niebla, Valdivia. 18-23 m. Large boulders of different sizes. 25.1.1998.
- S 50. 39°51'S, 73°27'W, Punta del Conde, Bahía Niebla, Valdivia. 8-14 m. Small rocky islands and large boulders in close to a colony of sea lions. 26.1.1998.

Appendix 2

List of study sites of K.P. Sebens and R.T. Paine (P 1-P 22, numbers used as in Sebens & Paine, 1979): *Oulactis concinnata* found (*); longitude/latitude, site, date visited (if available). *O. concinnata*: A (abundant: more than 100 individuals seen in 1 h search), C (common: 6-100 seen), R (rare: fewer than 6 seen) (Sebens & Paine, 1979).

- P 1.* 20°16'S, 70°08'W, Iquique lab. Intertidal. 30.9.1975, 1.10.1975. C.
- P 2. 20°25'S, 70°11'W, Pozo Toyo. Intertidal. 1.10.1975, 3.10.1975.
- P 3.* 20°42'S, 70°12'W, Cumbres Borascosas. Intertidal. 3.10.1975. R.
- P 5.* 23°05'S, 70°30'W, Mejillones. Intertidal. 12.10.1975. A.
- P 5. 23°02'S, 70°31'W, Mejillones. Subtidal.
- P 6. 23°25'S, 70°36'W, Santa Maria. Intertidal. 7.10.1975.
- P 7.* 23°41'S, 70°27'W, Antofagasta. Intertidal. R.
- P 8.* 23°42'S, 70°27'W, S. Antofagasta. Intertidal. 5.10.1975. 6.10.1975. 10.10.1975. C.
- P 8.* 23°42'S, 70°27'W, S. Antofagasta. Subtidal. 10.10.1975. R.
- P 9. 23°49'S, 70°29'W, Pt. Jara. Intertidal. 8.10.1975.
- P 12. 30°58'S, 71°39'W, B. El Teniente. Intertidal.
- P 13.* 32°14'S, 71°32'W, Pt. Molles exposed. Intertidal. 16.10.1975. 18.10.1975. R.
- P 13. 32°14'S, 71°32'W, Pt. Molles protected. Intertidal. 18.10.1975.
- P 14.* 32°52'S, 71°33'W, Isla Concon. Intertidal. 22.10.1975. A.
- P 15. 32°57'S, 71°32'W, Montemar exposed. Intertidal.
- P 15. 32°57'S, 71°32'W, Montemar protected. Intertidal.
- P 16. 33°22'S, 71°42'W, Algorroba. Subtidal.
- P 16.* 33°30'S, 71°39'W, Pt. El Lacho. Intertidal. 25.10.1975. C.
- P 17. 33°33'S, 71°38'W, San Antonio. Intertidal.
- P 19.* 36°48'S, 73°11'W, Boca de Biobio. Intertidal. 28.10.1975. R.
- P 21.* 39°23'S, 73°14'W, Mehuín. Intertidal. 2.11.1975. C.
- P 22. 39°26'S, 73°16'W, I. Maiquillahue. Intertidal. 1.11.1975.

Appendix 3

List of study sites (R1–R16) in Perú; *Oulactis concinnata* found (*); latitude/longitude (Microsoft Encarta 2002 respectively GPS when minutes are given); scientist; date visited / date of publication. Depth. Abundance.

- R 1. 03°29'17''S, 80°23'10''W, Tumbes. Subtidal. Stefan Austermühle, Aug. 2003.
- R 2. 04°06'24''S, 81°04'00''W, Playa Vichayito, Mancora. Subtidal. Stefan Austermühle, Aug. 2003.
- R 3. 04°06'24''S, 81°04'00''W, Playa Pocitas, Mancora. Subtidal. Stefan Austermühle, Aug. 2003.
- R 4. 04°10'35''S, 81°08'07''W, Los Organos. Subtidal. Stefan Austermühle, Aug. 2003.
- R 5. 04°14'55''S, 81°14'09''W, Punta Cabo Blanco. Subtidal. Stefan Austermühle, Aug. 2003.
- R 6. 04°53'40''S, 80°51'00''W, Punta Mero. Subtidal. Stefan Austermühle, Aug. 2003.
- R 7. 05°05'S, 81°06'W, Paita. Pax, 1912 (Pax's specimens are probably *Actinostella californica*).
- R 8. 05°07'37''S, 81°10'07''W, Talara. Subtidal. Stefan Austermühle, Aug. 2003.
- R 9. 05°07'38''S, 81°10'07''W, Caleta Yasila, Paita. Subtidal. Stefan Austermühle, Aug. 2003.
- R 10. 05°12'24''S 81°12'24''W, Isla Foca, Paita. Subtidal. Stefan Austermühle, Aug. 2003.
- R 11. 05°48'15''S, 81°05'00''W, Bahía de Sechura. Subtidal. Stefan Austermühle, Aug. 2003.
- R 12. 05°48'15''S, 81°04'99''W, Playa Tantalean, Peninsula Bayovar. Intertidal (tidepools) and subtidal. Stefan Austermühle, Aug. 2003.
- R 13*. 09°19'10-15''S; 78°26'30''W, Playa Las Salinas, aprox. 30 km S of Chimbote, December 2002. Intertidal. Several small animals in tide-pools, which never fall dry.
- R 14*. 12°05'S, 77°12'W, San Lorenzo Island, Callao. Drayton, 1846 (type locality).
- R 15*. 12°28'09''S, 76°47'52''W, near Punta Chuncho, Pucusana. Intertidal and subtidal. Stefan Austermühle, July and December 2002. Very common in sand-filled crevices between boulders in 2-3 m depth.
- R 16. 14°02'40''-14°03'50''S, 76°15'60''-76°16'70''W, Playa Mendieta, cliffs and rocky islands forming the N limits of the bay Hueco de Zorra to its S limit point Mendieta; and from from the sand flat habitat to mouth of the bay Hueco de Zorra, Reserva Nacional de Paracas. Intertidal and subtidal. Stefan Austermühle, July and Dec. 2002, Aug. 2003.

Häussermann, V., Försterra, G., Weinberg, S., Opresko, D., Schuchert, P. & Pfannschmidt, S. (2003)
Klasse Anthozoa (Blumentiere)
In: Hofrichter, R. (Hrsg.), Das Mittelmeer, Fauna, Flora, Ökologie, Band II/1, Bestimmungsführer, Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin: 410-411

Häussermann, V., Försterra, G., Opresko, D. & Schuchert, P. (2003)
Unterklasse Hexacorallia Haeckel, 1866
In: Hofrichter, R. (Hrsg.), Das Mittelmeer, Fauna, Flora, Ökologie, Band II/1, Bestimmungsführer, Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin: 444-449

Häussermann, V. (2003)
Ordnung Ceriantharia (Zylinderrosen)
In: Hofrichter, R. (Hrsg.), Das Mittelmeer, Fauna, Flora, Ökologie, Band II/1, Bestimmungsführer, Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin: 450-453

Häussermann, V. (2003)
Ordnung Actiniaria (Seeanemonen, Aktinien)
In: Hofrichter, R. (Hrsg.), Das Mittelmeer, Fauna, Flora, Ökologie, Band II/1, Bestimmungsführer, Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin 2003: 476-499

Häussermann, V. (2003)
Ordnung Corallimorpharia (Korallenanemonen)
In: Hofrichter, R. (Hrsg.), Das Mittelmeer, Fauna, Flora, Ökologie, Band II/1, Bestimmungsführer, Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin 2003: 499-501

Häussermann, V. (2003)
Ordnung Zoantharia (= Zoanthiniaria, Zoanthidae) (Krustenanemonen)
In: Hofrichter, R. (Hrsg.), Das Mittelmeer, Fauna, Flora, Ökologie, Band II/1, Bestimmungsführer, Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin 2003: 501-505

• Klasse Anthozoa (Blumentiere)

Vreni Häussermann, Günter Försterra, Steven Weinberg, Dennis Opresko, Peter Schuchert, Stephan Pfannschmidt

Charakteristik: Stets nur als Polypenform auftretende, meist sessile oder halbsessile, überwiegend koloniale, seltener solitäre Cnidaria. Einzelpolyp meist groß und mit bloßem Auge gut erkennbar, skelettlos oder mit äußerem oder innerem Skelett, äußerlich radialsymmetrisch, innerlich biradial- oder bilateralsymmetrisch. Oralpol als Mundscheibe mit hohlen Tentakeln in ein oder mehreren Kränzen sowie einem epidermalen Schlundrohr. Gastralraum durch stets mehr als vier gastrodermale Mesenterien peripher gekammert. Mesogloea gut entwickelt und zellhaltig. Gonaden gastrodermal.

Umfang und Verbreitung: Weltweit sind rund 5 600 rezente Anthozoenarten beschrieben, dazu kommen mindestens noch einmal so viele oder mehr Arten, die nur als Fossilien bekannt sind.

Die Hauptverbreitungsgebiete liegen in den Tropen, wo die Anthozoa in den flachen Küstengewässern durch die Riffforallen eine überaus dominante Rolle spielen. In den restlichen Gebieten – so auch im Mittelmeer – sind es vor allem die Aktinien und Octocorallia, welche die Hauptmenge der Arten darstellen.

Morphologie und Lebensweise: Die Polypen der Anthozoa sind fast durchweg größer als diejenigen der Hydrozoa und Scyphozoa und erreichen bei einigen Arten Durchmesser von mehr als einem Meter. Wahrscheinlich bedingt durch diese Größenzunahme, ist der Innenraum komplex durch die Mesenterien strukturiert (Abb. 12.15 so-

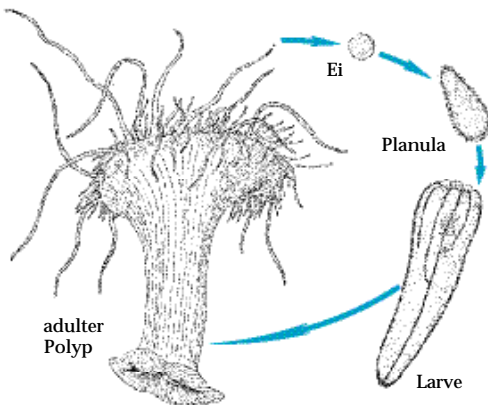
wie Abb. auf S. 477 im Teilkapitel Actiniaria). Ebenfalls im Gegensatz zu den anderen Cnidariern ist der Polyp der Anthozoa bilateralsymmetrisch gebaut. Obwohl auch hier die Tentakel eine Radiärsymmetrie andeuten, verleiht ihnen die schlitzförmige Mundöffnung und das daran anschließende Schlundrohr (Pharynx) eine klare bilaterale oder biradiale Symmetrie. Die bilaterale Anordnung der Mesenterien verstärkt dies oft noch (Abb. 12.14).

Das Schlundrohr, eine Eigenheit der Anthozoa, ist eine epidermale Einstülpung, welche an einer oder beiden Schmalseiten bewimperte Rinnen besitzt. Diese Siphonoglyphen erleichtern das Verschlingen der Nahrung und die Defäkation. Wichtig sind sie auch für den Wasseraustausch, denn sie regulieren den Druck der Gastralfüssigkeit auf die Körperwand und sorgen so für die Aufrechterhaltung eines hydrostatischen Skeletts. Die Mesenterien, gebildet als membranartige Auswüchse der Gastodermis, vergrößern die Oberfläche des Gastralraumes, bilden die Geschlechtszellen und sind oft mit starken Muskelzügen versehen. Durch tentakelartige Anhänge, welche ausgestoßen werden können, erhalten sie gar bei einigen Arten eine defensive Funktion. Die Anordnung der Mesenterien und ihre Bildungsweise unterscheiden sich markant in den verschiedenen Untergruppen und beide dienen als wichtiges taxonomisches Merkmal (siehe Abb. 12.15).

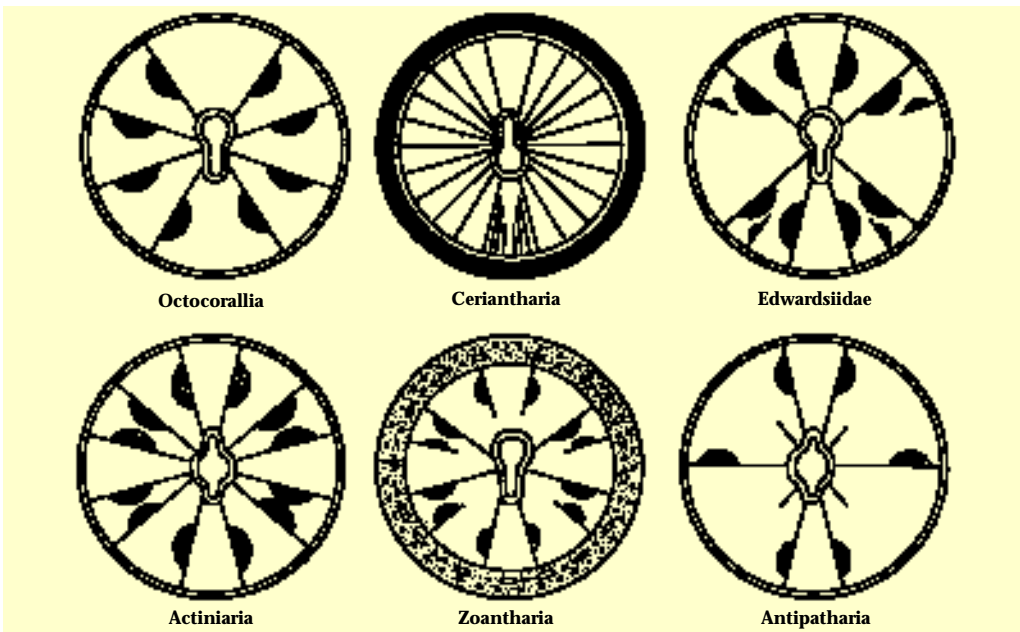
Die Anthozoa sind rein marin und besiedeln sämtliche Lebensräume vom Mediollitoral bis hinab in die Tiefseeergräben. Die meisten adulten Anthozoa leben am Boden und sind an ein festes Substrat gebunden. Lediglich die Seefedern, sind mit dem unteren, beweglichen Teil ihres Stieles im Sediment verankert. Einige Aktinien sind beschränkt beweglich. Sie sind auch zu langsamen Schwimmen durch Tentakelschlag oder durch rhythmische Biegungen des Körpers befähigt, wobei es sich um Fluchtreaktionen handelt. Eine kleine Gruppe von tropischen Schwebekaktinien ist holopelagisch. Diese treiben passiv an der Meeresoberfläche mithilfe der zu einer Boje umgewandelten Haftscheibe, welche eine Luftblase umschließt. Nur wenige Anthozoa sind an niedere Salzgehalte angepasst und kommen auch in Brackwassergebieten vor.

Die Anthozoen ernähren sich weitgehend von Beute, die sie mit den Nesselkapseln ihrer Tentakel fangen. In vielen Gruppen spielt aber auch der Beitrag von symbiontischen Algen eine sehr wichtige Rolle (vergleiche Seite 100). Für die riffbildenden Korallen der tropischen Meere ist der Beitrag dieser Zooxanthellen geradezu unabdingbar für den Aufbau ihrer oft riesigen Kolonien.

Die Vermehrung ist entweder sexuell oder ungeschlechtlich. Die ungeschlechtliche Vermehrung kommt vorwiegend durch Knospung zustande und führt zur Bildung von Kolonien. Andere



12.14 Lebenszyklus der Anthozoa am Beispiel einer Seeanemone (Actiniaria). Das Medusenstadium fehlt bei den Blumentieren vollständig, der Polyp bildet die Gonaden. Nach Schäfer, aus Westheide und Rieger (1996).



12.15 Schematische Querschnitte durch Anthopolypen auf der Höhe des Pharynx, welche die typischen Anordnungen der Mesenterien in den verschiedenen Gruppen zeigen. Die Muskulatur ist durch Schraffierung hervorgehoben, bei den Zoantharia ist die Mesogloea mit Fremdkörpern gepunktet dargestellt. Aufeinander folgende Mesenterienpaare mit gegenüberliegenden Muskelzügen werden Dubletten genannt (bei Actiniaria, Scleractinia und Zoantharia). Durch Einschieben von weiteren Dubletten (auch als unvollständige Mesenterien) ist meistens die Anzahl der Mesenterien viel höher als hier dargestellt. Mesenterien, die sich spiegelbildlich zur Symmetrieachse gegenüber liegen, werden als Paare bezeichnet. Verändert nach Westheide und Rieger (1996).

realisierte Möglichkeiten der vegetativen Vermehrung sind die Längs- oder Querteilung von Polypen sowie die Laceration, bei der sich abgelöste Stücke der Fußscheibe zu ganzen Tieren regenerieren. Anthopolypen sind meist getrenntgeschlechtlich, doch sind auch hermaphroditische Arten bekannt. Es sind auch einige Fälle parthenogenetischer Entwicklung bekannt.

Die Keimzellen entstehen in den Mesenterien und werden nach der Reife typischerweise ins freie Wasser abgegeben. Brutpflege ist jedoch nicht selten. Im einfachsten Fall werden die Eier im Gastralraum zurückgehalten und entwickeln sich hier zur Planula oder gar zum Jungtier. Die Planulae sind wie bei den anderen Cnidaria meist recht kurzlebig und setzen sich bald auf einem Festsubstrat ab und bilden einen neuen Polypen (Abb. 12.14). Manche Arten umgehen diese Ein-

schränkung, indem sich aus den Planula planktische Juvenilstadien bilden, die weit verfrachtet werden können. Einige Planulae von Aktinien besitzen eine Mundöffnung und können sich von Plankton ernähren. Diese planktotrophen Larven können sich daher ebenfalls über große Distanzen verbreiten.

Systematik und Phylogenie: Die Anthozoa werden traditionell in zwei Unterklassen aufgeteilt: die Octocorallia und die Hexacorallia. Die Octocorallia sind unbestritten eine monophyletische Gruppe und leicht an den acht gefiederten Tentakeln zu erkennen (Abb. 12.16). Die Monophylie der Unterklasse Hexacorallia wird jedoch wegen der grundlegenden Unterschiede im Bau der Polypen seit Jahrzehnten angezweifelt.

Neuere Untersuchung mittels DNA-Sequenzen ergaben aber, dass dies falsch ist (siehe Übersicht in Berntson et al., 1999). Die Antipatharia gehören demnach eindeutig zu den Hexacorallia. Die Stellung der Ceriantharia ist aber nicht endgültig entschieden: Während eine Untersuchung die klassische Zweiteilung der Blumentiere in Octo- und Hexacorallia bestätigte, konnten dies andere Studien nicht. Weitere Untersuchungen mit anderen Genen sind notwendig, um eine klare Antwort zu erhalten.

Da es auch gute Argumente für eine Monophylie der Hexacorallia gibt, wie etwa das Vorhandensein der Spirocysten, könnte die klassische Zweiteilung in Octocorallia und Hexacorallia mit einiger Wahrscheinlichkeit doch zutreffend sein. Das Taxon Hexacorallia wurde daher hier beibehalten (vgl. S. 444f).



Unterklasse Hexacorallia Haeckel, 1866

Vreni Häussermann, Günter Försterra, Dennis Opreško und Peter Schuchert

Charakteristik: Anthozoa, welche nicht gleichzeitig acht Mesenterien und acht gefiederte Tentakel besitzen. Anzahl der Mesenterien oft sechs oder ein Vielfaches von sechs; neben Cnidocysten auch mit Spirocysten (Ausnahme Familie Discosomatidae der Corallimorpharia).

Umfang und Verbreitung: Siehe Tabelle 12.1. Die entsprechenden spezifischen Informationen bieten die Einführungen zu jeder Ordnung.

Lebensweise: Siehe den vorigen Absatz und Seite 410f.

Systematik und Phylogenie: Der Name Hexacorallia deutet auf eine sechsfache Symmetrie hin. Im Gegensatz zu den Octocorallia mit immer acht Tentakeln und Mesenterien hat jedoch kaum ein Vertreter der Hexacorallia sechs Tentakel oder Mesenterien. Die Zahl der Mesenterien ist zwar oft ein Vielfaches von sechs, dies wenigstens in frühen Wachstumsstadien, durch Einschübe von weiteren Mesenterien geht das Sechser-Zahlenverhältnis jedoch häufig verloren. Die endgültige Zahl der Tentakel beträgt bei keiner mediterranen Art sechs und ist in der Regel auch nicht durch sechs teilbar. Einige Spezies entsprechen dennoch der selten zutreffenden lehrbuchmäßigen Definition: Adulte *Alicia mirabilis* etwa haben 96 Tentakel.

Da die Octocorallia sehr einheitlich acht Mesenterien und acht gefiederte Tentakel besitzen,

lassen sich alle anders gebauten Anthozoa leicht als Hexacorallia erkennen.

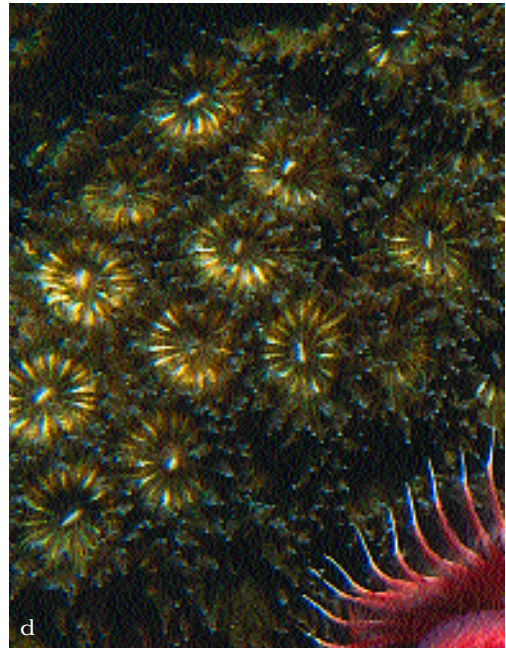
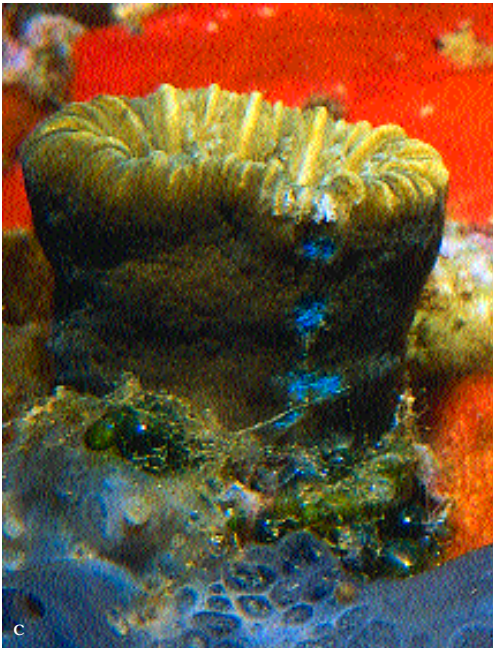
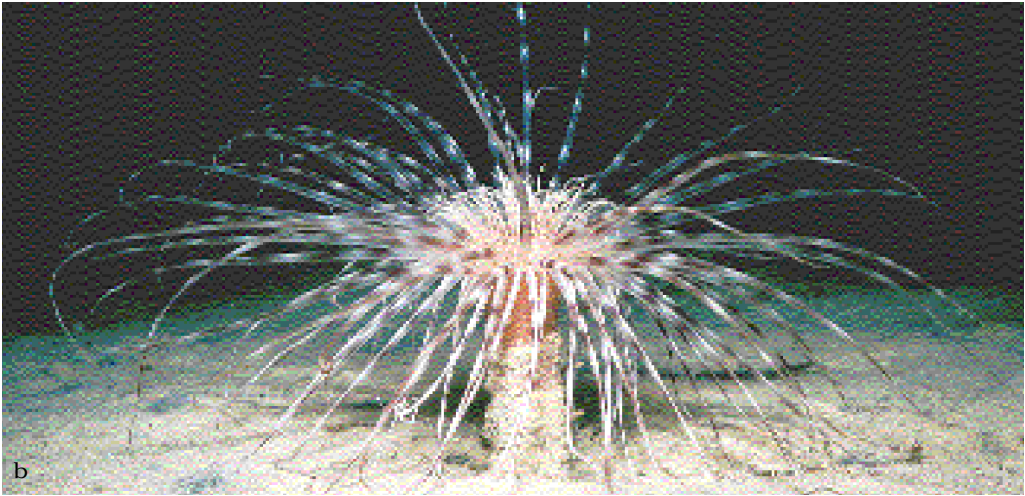
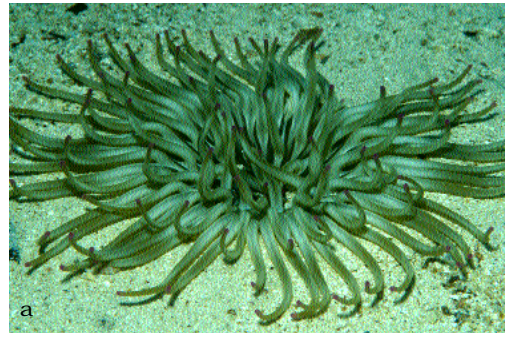
Die Monophylie der Hexacorallia ist etwas umstritten und wurde bereits im Einleitungskapitel zu den Anthozoa besprochen. Die Untergruppen der Hexacorallia sind aber homogen genug, um gut erkannt zu werden. Die Hexacorallia sind hier in die folgenden Ordnungen unterteilt: Ceriantharia (Zylinderrosen, Abb. 12.20b), Scleractinia (Steinkorallen, Abb. 12.20 c, d), Actiniaria (Seeanemonen, Abb. 12.20 a), Corallimorpharia (Korallenanemonen), Zoantharia (Krustenanemonen, Abb. 12.19) und Antipatharia (Dörnchenkorallen). Anstelle von Scleractinia wird oft auch der etwas bekanntere Name Madreporaria gebraucht. Dieser schließt auch ausgestorbene Korallengruppen und die Corallimorpharia ein.

Manchmal wird – vor allem im englischsprachigen Raum – anstelle von Hexacorallia der Name Zoantharia gebraucht. Der Name der Krustenanemonen, in diesem Werk Zoantharia genannt, müsste nach dieser Ansicht Zoanthidea lauten. Diese Namensgebung ist jedoch anfällig für Verwechslungen und der Name Hexacorallia deshalb vorzuziehen.

12.19 Die Gelbe Krustenanemone *Parazoanthus axinellae* (Zoantharia, Hexacorallia) gehört zu den markantesten Nesseltieren des Mittelmeeres. An beschatteten Steilwänden, unter Überhängen und an Höhleneingängen bedeckt sie oft über viele Quadratmeter den Hartboden und prägt eine charakteristische Lebensgemeinschaft, die *Parazoanthus axinellae*-Fazies.



12.20 Beispiele für Hexacorallia aus dem Mittelmeer.
 a) *Condylactis aurantiaca* (Actiniaria). b) Zylinderrose am Sedimentgrund, vielleicht *Cerianthus membranaceus* (Ceriantharia). Zylinderrosen lassen sich von Fotos oft nicht sicher bestimmen. Wie auch im Fall der *Anthipatharia*, wurde die Zugehörigkeit der Ceriantharia zu den Hexacorallia angezweifelt.
 c) *Balanophyllia europaea* und d) *Cladocora caespitosa*, als Beispiele für solitäre und koloniebildende Steinkorallen (Scleractinia). Steinkorallen leben oft in einer obligaten mutualistischen Symbiose mit Zooxanthellen, die für das Mittelmeer beschriebenen 33 rezenten Arten sind aber überwiegend azooxanthellat.



Hexacorallia-Glossar

Die nachfolgende Übersicht erklärt die wichtigsten für die Bestimmung relevanten und in diesem Teilkapitel verwendeten Merkmale bzw. Fachbegriffe der Ceriantharia, Actinaria, Corallimorpharia, Scleractinia, Zoantharia und Antipatharia. Ein umfassendes Glossar bietet z. B. Manuel (1981). Die hier erklärten Begriffe sind im Hexacorallia-Teil mit Sternchen gekennzeichnet.

Acontien: bei einigen Aktinien vorkommende, proximal am freien Mesenterienrand entspringende Nesselfäden mit spezieller und üppiger Nesselkapselausstattung. Können auf Reiz durch Cincliden, Tentakelenden oder Mundöffnung ausgestoßen und langsam wieder eingezogen werden.

Acontioiden: bei einigen Zylinderrosen vorkommender, proximal am freien Mesenterienrand befestigter kurzer, dicker Faden ohne spezielle Nesselkapselausstattung (Abb. 12.21).

Acrorhagus (Randbläschen, Nesselsack): mit Batterien von speziellen Nesselkapseln (Holo-triche) ausgestattete, ektodermale, runde oder ovale, zwischen Tentakelkranz und Scapus einiger Aktinien liegende Verdickungen, die im Rahmen aggressiven Verhaltens eingesetzt werden.

Acrosphäre: globuläre, mit Nesselkapseln beladene Verdickung am aboralen Tentakelende. Häufig bei Scleractinia und Corallimorpharia.

Basilarmuskeln: am proximalen Ende der Mesenterien auf beiden Seiten parallel zur Fußscheibe verlaufende Muskeln.

Basis: proximaler (aboraler), meist verbreiteter Teil unterhalb des Kelches, mit dem der Korallit am Substrat festgeheftet ist.

Basalplatte: verbreiterte Basis der Antipathariakolonien, mit der sie am Substrat festgeheftet sind.

Bildungsfach (multiplication chamber): bei Zylinderrosen ventral gegenüber der Siphonoglyphe liegende spezielle Kammer, in der die Mesenterien gebildet werden.

Botrucniden: Büschel von Cnidorhagen auf einem Stängel; bei einigen Zylinderrosen.

brachycnemisch: imperfekter Zustand des 5. Mesenterienpaares bei Zoantharia.

Bracteen (Randzähnen): kleine kammartige Erhebungen am oberen Scapusrand.

Calyx: Kelch.

Capitulum: zarter oberster Bereich des Mauerblattes einiger Aktinien zwischen randständigen Tentakeln und Scapus, der sich oberhalb des Sphincters befindet.

Carcinoecium: durch Zoanthariakolonie gebildete Gehäusestruktur um einen Einsiedlerkrebs.

Ciliar trakt: lateraler Flimmerstreifen am Mesenterialfilament vieler Aktinien und Krustenanemonen.

Cincliden: Poren im Scapus einiger Aktinien, aus denen Acontien austreten können.

Coenenchym: weiches Gewebe, welches das Kolonieskelett von Antipatharia und Gorgonaria zwischen den Polypen überzieht.

Coelenteron: Lumen des Polypen.

Coenosarc: Teil des Polypengewebes, der außerhalb des Kelches liegt.

Coenosteum: Skelettmatrix, in die einzelne Polypen oder Korallite einer Anthozoenkolonie mehr oder weniger tief eingebettet sind und die keinem einzelnen Polypen direkt zugeordnet werden kann.

Columella: vom Kelchboden mehr oder weniger weit aufragende Skelettstruktur im Zentrum der Kelche einiger Scleractinia. Oft aus verdrehten Lamellen, Stäbchen oder Warzen. Durch Verschmelzung der Elemente oft schwammartig bis massiv.

Conchula: mehr oder weniger gelappte Ausstülpung am oberen Ende einer Siphonoglyphe.

Costae: Rippen.

Cnidoglandulartrakt: Hauptstrang des Mesenterialfilaments; zentraler Drüsennesselstreifen.

Cnidom: Nesselkapselausstattung. Für Abbildungen siehe Schmidt (1972); zur Nomenklatur siehe auch England (1991). Vgl. Exkurs S. 406.

Cnidorhagus: bei einigen Zylinderrosen auftretende runde Ausstülpungen des Mesenteriums, mit zahlreichen Nesselkapseln; in Büscheln als Botrucniden bezeichnet.



12.21 *Adamsia palliata* mit ausgestoßenen Acontien.

Craspedonemen : Auswüchse der Mesenteriallamelle, die ein zusammengerolltes Teil des doppelten Mesenterialfilaments trägt; bei Zylinderrosen.

Cuticula („Periderm“): mit Schleim, Sand und Detritus verklebte chitinöse Auflagerung des Scapus. Teilweise mit Epiphyten und Epizoen besiedelt.

diözisch: männliche und weibliche Fortpflanzungszellen sind jeweils auf verschiedene Kolonien verteilt.

Direktiven (Richtungsmesenterien): meist zwei, immer perfekte und zum ersten Zyklus gehörige Mesenterienpaare, deren Retraktoren einander abgewandt sind. Korrelieren meist mit Siphonoglyphen.

Endocoel: Raum zwischen den Mesenterien eines Paares.

Endosepten: bei Koralliten, deren Septenanordnung dem Pourtalès-Plan folgt: Septen der früheren Zyklen, die sich geradlinig in Richtung Kelchmitte erstrecken ohne, oder frühestens in der Kelchmitte mit anderen Septen zu verschmelzen. Oft von Dreiecken der Exosepten eingeschlossen. EndoS₁ – ... EndoS_N: Endosepten des 1. Zyklus bis Endosepten des N-ten Zyklus.

entakmäisch: (bei Tentakellänge) von innen nach außen an Größe abnehmend.

Exocoel: Raum zwischen zwei Mesenterienpaaren von Aktinien.

Exosepten: bei Koralliten, deren Septenanordnung dem Pourtalès-Plan folgt: Septen späterer Zyklen, die aufeinander zugeneigt sind oder vor Erreichen der Kelchmitte mit anderen Septen desselben Zyklus verschmelzen und typische Dreiecke bilden, in denen oft Endosepten eingeschlossen sind. Im Laufe des Kelchwachstums verschmelzen die Spitzen dieser Dreiecke oft mit der Columella und lassen die Exosepten als Endosepten erscheinen. ExoS₃ – ... ExoS_N: Exosepten des 3. Zyklus bis Exosepten des N-ten Zyklus.

extracalculare Knospung: Knospung, die durch Bildung neuer Kelchelemente an der Außenseite des Mutterkelches oder auf/im Coenosteum einer Kolonie erfolgt.

extratentakuläre Knospung: Bildung eines neuen Polypen außerhalb des Tentakelkranzes des Mutterpolypen. Bei Scleractinia synonym mit extracalicularer Knospung.

Fangtentakel: (*fishing-* oder *catch tentacles* bei Aktinien und *sweeper tentacles* bei Korallen) zusätzlich zu den Fresstentakeln ausgebildete, oft nur einzeln sichtbare retraktile Tentakel; meist deutlich größer, dicker und mit anderem Cnidom als die Fresstentakel. Mit zahlreichen Chemo- und Mechanorezeptoren. Kommen bei aggressivem Verhalten zum Einsatz.

Fiedern: Bei Antipatharia: Symmetrisch arrangierte kleinste Verzweigungen von annähernd gleicher Größe.

Fossa: bei einigen Actiniaria: mehr oder weniger deutliche Vertiefung hinter dem ringförmigen Wulst am distalen Rand des Mauerblattes, welche dieses von den Tentakeln abgrenzt. Bei Scleractinia: Kelchdepression.

Gastralraum: Coelenteron.

Hypostom: konische oder runde Erhebung auf der Mundscheibe vieler Anthozoen mit zentral liegender Mundöffnung.

Hemisulcus: Fortsetzung des Hyposulcus bei einigen Zylinderrosen, separat an jeder Direktive.

Hyposulcus: über den Pharynx herausragende Verlängerung der Siphonoglyphe einiger Zylinderrosen, welche die Direktiven verbindet.

intracalculare Knospung: Knospung, die durch Aufteilung und Neubildung von Elementen im Inneren eines Kelches erfolgt.

intratentakuläre Knospung: Knospung (Teilung), die innerhalb des Tentakelkranzes des Mutterpolypen meist mit einer Teilung des Pharynx und der Mundöffnung beginnt. Bei Scleractinia synonym mit intracalicularer Knospung.

Interseptalraum: Lumen zwischen zwei benachbarten Septen.

Kelch: becherförmige Skelettstruktur der Theca, in der sich die Septen befinden und in die sich der Korallenpolyp zurückziehen kann.

Kelchdepression (≠ Kelchlumen): die vom inneren Rand der Septen und der Spitze der Columella begrenzte Vertiefung im distalen zentralen Bereich des Kelches (nicht zwischen die Septen reichend).

Kelchwand: den Korallit nach außen oder gegenüber benachbarter Korallite abgrenzende Skelettstruktur, die den Kelch bildet.

Korallit: das gesamte Kalkskelett, das einem einzigen Korallenpolypen eindeutig zuzuordnen ist.

Korallum: Skelett der Korallenkolonien, bei solitären Korallen synonym mit Korallit.

Laceration (pedal laceration): vegetativer Fortpflanzungsmodus einiger Aktinien durch Abtrennung von Stückchen des Limbus.



Lateraltentakel: 2 Paare von Tentakeln, von denen je ein Paar an jedem Ende der Transversalachse des Polypen sitzt; bei Antipatharia.

Lacuna: Höhle in der Mesogloea vieler Zoantharia.

Limbus: klare Abgrenzung zwischen Fußscheibe und Mauerblatt vieler Aktinien. Glatt oder durch Mesenterieninsertionen gekerbt.

Macronemen: gut entwickeltes, normalerweise perfektes Mesenterium, meist mit starkem Retraktor, Gonaden (Geschlechtszellen) und Filamenten. Dieser Terminus wird nur im Gegensatz zur Microcneme verwendet, bei der ein deutlicher Unterschied zu den perfekten Mesenterien besteht.

macrocnemisch: perfekter Zustand des 5. Mesenterienpaares bei Zoantharia.

Margo: distaler Rand des Mauerblattes. Mit Fossa und Parapet oder direkt in die Tentakel übergehend (tentakulat).

Mastigophoren: p-Mastigophoren (Nematocystentyp der Anthozoa, in der intakten Kapsel hat das Schaffende einen V-förmigen Einschnitt); b-Mastigophoren (Nematocystentyp der Anthozoa, im Gegensatz zu den p-Mastigophoren ohne V-förmige Kerbe im Schaft, die entladene Kapsel entspricht eher einer basitrichen Anisorhiza).

Mauerblatt: aus Ektoderm, Mesogloea und Entoderm bestehende Körperwand.

Mesenterialfilamente: mit Drüsen- und Nesselkapseln ausgestattete fadenartige Strukturen am freien Mesenterienrand, oft dreilappig bestehend aus Ciliartrakt und Cnidoglandulartrakt.

Mesenterien: radiär (bei Aktinien und Korallen in Paaren) angeordnete, von außen nach innen wachsende vertikale Membranen. Perfekte Mesenterien im Gegensatz zu imperfekten Mesenterien zumindest teilweise mit dem Pharynx verwachsen. Meist nur erste Zyklen perfekt. Bei Aktinien oft gattungsrelevant, ob von proximal nach distal oder umgekehrt wachsend.

Mesenterieninsertion: Linie, an der das Mesenterium am Mauerblatt, der Mund- oder Fußscheibe festgewachsen ist; meist von außen sichtbar.

Micronemen: imperfekte Mesenterien ohne Retraktoren, Geschlechtszellen und Filamente.

monopodial: mit einem Hauptstamm, der sich bis zur Spitze des Korallums erstreckt.

„**Nemathybomes**“: mit vielen Nesselkapseln ausgestattete, kugelförmige Einstülpung des Ektoderms des Mauerblattes in die Mesogloea; bei einigen Edwardsiiden.

Nesselkapselbatterie: meist kräftig gefärbte punktförmige Verdickungen des Ektoderms der Tentakel, in denen Nesselkapseln in hoher Zahl und dicht gepackt liegen.

Oralstoma: runde oder ovale Öffnung im distalen pharynxnahen Bereich perfekter Mesenterien.

palifere Septen: Septen, die Pali tragen

Palus: Meist hoch aufragender, schlanker bogenförmiger Auswuchs des inneren Randes von Septen bestimmter Zyklen, der deutlich von der Columella und dem Septum getrennt ist. Mehrere Pali bilden oft typische Zyklen. Im Rahmen des Wachstums verschmelzen Pali früher Zyklen oft mit der Columella.

Parapet: ringförmige Wulst am distalen Ende des Mauerblattes mit dahinterliegender Vertiefung (Fossa); bei Krustenanemonen und einigen Aktinien.

Parietalstoma (Randstoma) : runde oder ovale Öffnung im distalen wandständigen Bereich perfekter Mesenterien.

Parietobasilar-muskeln: proximal schräg von der Mitte der Fußscheibe zum Scapus und distal parallel zum Scapus verlaufende Muskulatur vieler Aktinien.

Peristom: ektodermales Gewebe, das die Mundöffnung umgibt und zusammen mit dieser das aus der Mundscheibe herausgehobene Hypostom bildet.

Pharynx (Stomodaeum, Actinopharynx): Schlundrohr mit meist ovalem Querschnitt; oft mit Siphonoglyphen; mehr oder weniger weit in den Gastralraum hineinreichend.

phototroph: mit positiver Reaktion auf Lichtstimuli.

Physa: blasenförmiges aborales Ende der Aktinien ohne Fußscheibe (Athenaria).

Pinnulae: Fiedern

Planula: ciliates Larvenstadium der Cnidaria (siehe Abb. 12.5).

Polyp: Zooid der Anthozoen. Bei Anthozoen mit Skelettelementen bezeichnet der Polyp den lebenden zelltragenden Anteil.

Pourtales-Plan: Schema nach dem die Septen einiger Korallen angeordnet und in Endosepten und Exosepten unterteilt werden. Erkennbar durch typische Dreiecksbildung.

Pseudozyklus: einer von vielen konzentrischen Ringen von Radiärelementen der Zylinderrosen (kein echter Zyklus, da nicht radiärsymmetrisch angelegt).

Pseudoacrorhagus (Pseudo-Randsäckchen) : auf dem Parapet aufsitzender, verlängerter, hohler Anhang des Mauerblattes. Einfach oder verzweigt, oft perforiert, von allen drei Gewebsschichten gebildet; ohne spezielle Cniden.

Radius: Fläche auf der Mundscheibe zwischen zwei Mesenterieninsertionen.

Randzähnhchen: kleine Protuberanzen auf dem Parapet von Zoantharia.

Retraktor (Muskelfahne): Längsmuskulatur der Mesenterien. Bei Mesenterienpaaren – mit Ausnahme der Direktiven – einander zugekehrt.

Ringsinus: gut entwickelter mesogloealer Kanal, der einen kompletten Ring formt; bei Zoantharia.

Rippen: langgezogene Erhebungen auf der Außenseite der Korallenkelche, die parallel zu den Septen verlaufen, diesen zuordenbar sind und am Kelchrand in die Septen übergehen können.

Sagittalachse: Linie auf der Mundscheibe durch den Mund, senkrecht zur Zweigrichtung.

Sagittaltentakel: Tentakel auf der Sagittalachse nahe der Mundöffnung, je einer auf jeder Seite der Mundöffnung.

Scapularinnen: Längsfurchen im distalen Teil des Scapus, in Randzähnhchen endend; bei Zoantharia.

Scapulus: distal des Scapus liegender, dickwandiger Bereich des Mauerblattes einiger Aktinien. Fehlen jeglicher Differenzierungen, auch der Cuticula; teilweise andersartig strukturiert oder gefärbt.

Scapus: zylindrische oder an den Enden trompetenförmig verbreiterte Körperwand; glatt oder mit verschiedenen Anhängen oder Strukturen (Abb. 12.22).

Septen, Sclerosepten (≠ Mesenterien): vertikale, radiäre Wände des Kalkskeletts, die sich in mehreren Zyklen von der Kelchwand mehr oder weniger weit zur Kelchmitte erstrecken. Hauptsepten erreichen die Columella oder verschmelzen in der Kelchmitte. S₁ –... S_N: Septen des 1. Zyklus bis Septen des N-ten Zyklus.

Siphonoglyphe (Schlundrinne): anatomisch differenzierte glatte Rinne, die den Pharynx hinabführt; meist mit Direktiven korrespondierend; häufig in zipfelförmigen Verlängerungen endend.

Spherula (Randsäckchen): auf dem Parapet aufsitzender, verlängerter, hohler Anhang des Mauerblattes, einfach oder verzweigt, manchmal perforiert; von allen drei Gewebsschichten gebildet. Aufsitzender Acrorhagus mit speziellen Cniden ausgestattet (Holotriche).

Sphincter: Ringmuskulatur am distalen Mauerblattende vieler Aktinien und Krustenanemonen. In Endoderm (endodermal) oder Mesogloea (mesogloeal) eingebettet, diffus oder circumscripirt, seltener auch Mischformen.

Tenaculus: von dünnem Ektoderm bedeckte, mehr oder weniger feste mesogloeale Papillen auf dem Mauerblatt einiger Aktinien, häufig unter einer Cuticula.

Theca: Kelchwand

Transversalachse: Linie auf der Mundscheibe durch die Mundöffnung parallel zur Zweigrichtung.

Verrucae (Wärzen): alle drei Gewebsschichten umfassende Ausstülpung des Mauerblattes einiger Aktinien mit differenziertem Ektoderm; blasen- oder becherförmig. Oft anders gefärbt; teilweise mit anhaftenden Fremdkörpern. Einfach oder seltener zusammengesetzt. Häufig in Längsreihen.

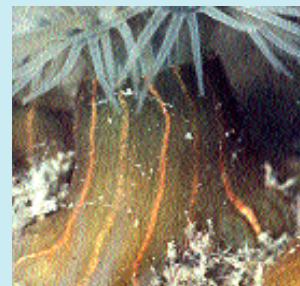
Vesikel (Blasen) : nicht adhäsive, durch alle drei Gewebsschichten gehende, hohle Ausstülpungen des Mauerblattes; oft mit verdicktem Ektoderm mit zahlreichen Nesselkapseln. Einfach oder zusammengesetzt.

Zellinselchen (cell-islets): isolierte Zelle oder Gruppe von Zellen, die in der Mesogloea der meisten Anthozoen zu finden sind, besonders bei Zoantharia.

Zooxanthellen : einzellige symbiontische Dinoflagellaten, meist der Gattung *Symbiodinium*. Tiere mit diesen Symbionten werden als zooxanthellat, solche ohne sie als azooxanthellat bezeichnet.

Zyklus : radiärsymmetrisch angeordnete Strukturen bei Anthozoen (Ausnahme Zylinderrosen Pseudozyklen), die etwa zeitgleich entstehen und meist ähnliche Größe haben. Im Rahmen des Wachstums werden immer weitere Zyklen gebildet, wobei meist je ein Element des neuen Zyklus zwischen zwei benachbarte Elemente vorhergehender Zyklen eingeschoben werden. Dadurch ergibt sich im Idealfall eine Verdopplung der Elemente in jedem neuen Zyklus. Einem Zyklus können Mesenterien, Mesenterienpaare, Tentakel, Septen und/oder Rippen zugeordnet werden.

12.22 Die Körperwand von *Diadumene luciae* (Actiniaria). Das Mauerblatt (Körperwand aus Ektoderm, Mesogloea und Entoderm) ist in den Scapus (zylindrische oder trompetenförmige Körperwand) und ein relativ langes Capitulum (zarter oberster Bereich des Mauerblattes) unterteilt.



Ordnung Ceriantharia (Zylinderrosen)

Vreni Häussermann (Fotos von Ron Ates)

Charakteristik: Solitäre skelettlose Hexacorallia mit einer dorsalen Siphonoglyphe* und unpaaren Mesenterien* in Dupletts oder Quartetts, die im ventralen so genannten Bildungsfach* entstehen. Mesenterien (Proto*- und Metamesenterien*) ohne Retraktoren*, alle perfekt. Umfangreiche Längsmuskulatur der Säule; kein Sphincter. Zylinderrosen leben in einem Wohnzylinder und unterscheiden sich von anderen Gruppen der Hexacorallia durch ihren Tentakeldimorphismus: Am Mundfeldrand befinden sich lange Marginal- oder Randtentakel, nahe dem Pharynx kurze Mund- oder Labialtentakel. Die Tentakel sind nicht retraktil.

Umfang und Verbreitung: Mit ca. 50 beschriebenen Arten gehören die Zylinderrosen zu den kleineren Gruppen innerhalb der Hexacorallia. Sie sind in allen Meeren weltweit verbreitet und besiedeln sandig-schlammiges Substrat vom Flachwasser bis in die Tiefsee. Das Wissen über die Zylinderrosen ist noch äußerst lückenhaft, was sicher zum Teil an ihrer eingegrabenen und oft nachtaktiven Lebensweise liegt. Man kennt allein über 80 Arten von planktontischen Larven, deren Verwandtschaft mit den erwachsenen Zylinderrosen bisher weitgehend unbekannt ist und für die sogar eine eigene Nomenklatur geschaffen wurde. Es ist damit zu rechnen, dass weltweit noch etliche weitere noch unbeschriebene Arten existieren.

Aus dem Mittelmeer sind bisher nur 5 benthische Arten bekannt, mindestens eine weitere ist noch unbeschrieben (*Pachycerianthus* sp.). Von einigen weiteren Arten sind bisher nur die freischwimmenden Larven bekannt, im Mittelmeer sind es: *Synarachnactis bournei*, *Synarachnactis membranaceus*, *Engodactylus formosa*, *Isarachnactis lobiancoi*, *Isarachnactis longipes*, *Arachnactis albida*, *Arachnactis lobiancoi*, *Cerianthula mediterranea* und *Dactylactis* sp.

Morphologie und Lebensweise: Die solitären Polypen der Zylinderrosen leben tief im weichen Substrat vergraben in einem Wohnzylinder, welcher größtenteils aus speziellen abgefeuerten Nesselkapseln (den so genannten Ptychocysten) sowie aus Schleim und verklebtem Fremdmaterial besteht. Nur ausnahmsweise findet man sie zwischen großen Felsen und in Geröll oder in verlassenen Bohrlöchern im Fels. Bei Störung kann sich das Tier blitzschnell in die weiche, pergamentartige und innen glatte Röhre zurückziehen, die meist viel länger ist als das Tier selbst. Diese enthält außerdem antibakterielle Substanzen und kann so, selbst in feuchter Umgebung, über ein Jahr aufgehoben werden. Der zugespitzte Fuß mit Öffnung (Porus), durch den bei Kontraktion Wasser ausgestoßen wird, ermöglicht freie Bewegung in der Höhle.

Zylinderrosen ernähren sich von Plankton und Kleinstlebewesen. Die Randtentakel fangen und betäuben die Beute und übergeben sie den Mundtentakeln, welche sie zur Mundöffnung befördern.

Über die Fortpflanzung der Zylinderrosen ist nur wenig bekannt. Bei *C. membranaceus* wurden Gonaden beiderlei Geschlechts zeitlich etwas versetzt oder seltener gleichzeitig gefunden (protandrische oder protogyne Zwitter). Dies deutet auf einen phasischen Geschlechtswechsel hin. Die *Arachnactis*-Larven schwimmen aktiv im Plankton. Bereits in der pelagischen Phase besitzen sie mehrere Marginal- und wenige oder keine Labialtentakel. Die Larve bohrt sich ins Substrat und baut dort eine Wohnröhre.

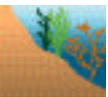
Ceriantharien können tag- und/oder nachtaktive sein. Im Aquarium können sie über 50 Jahre alt werden.

Untersuchung und Bestimmung: Im tieferen Wasser ist das Sammeln von Zylinderrosen sehr mühsam, da oft ein großer, 0,4–1 m tiefer Trichter in den Sand gegraben werden muss. Einfacher ist das Sammeln in der Gezeitenzone, in Schlickfeldern oder Seegraswiesen.

Die Tiere sind im Aquarium unproblematisch und gut zu halten. Sie gewöhnen sich schnell ein, besonders wenn der Wohnzylinder noch vorhanden ist. Vor der Konservierung sollte man die Tiere betäuben, indem man bei geringem Wasservolumen für eine längere Zeit Mentholkristalle auf der Wasseroberfläche treiben lässt. Für die Untersuchung der Nesselkapseln benötigt man ein Lichtmikroskop mit mindestens 500-facher Gesamtvergrößerung (Phasen- oder Interferenzkontrast). Dazu wird wenig lebendes Gewebe leicht gequetscht und bei hoher Vergrößerung untersucht.

12.23 Zylinderrose aus dem westlichen Mittelmeer.

*Ceriantharia*arten gleichen einander stark, sie sind sehr variabel und ihre Unterscheidung ist meistens nur anhand anatomischer Merkmale mithilfe eines Mikroskops und durch Spezialisten möglich. Das abgebildete Exemplar lässt sich vom Foto nicht sicher bestimmen.



Die Systematik der Zylinderrosen ist sehr unsicher und umstritten. Es existiert kaum neuere Literatur über diese Nesseltiere und es gibt so gut wie keine Spezialisten, die sich mit ihnen intensiv auseinandersetzen. Seit langem wird fast jede


größere Zylinderrose der Mittelmeeres automatisch als *Cerianthus membranaceus* bezeichnet (Abb. 12.23 und 12.24). Etliche Arten der Ceriantharia sowie ihre Systematik und Taxonomie sind dringend revisionsbedürftig.

Unterordnung Spirularia den Hartog, 1977

Charakteristik: Zylinderrosen ohne p-Mastigophoren (Penicilli). Homotriche (wahrscheinlich immer) in der Säule. Mesenterien in mehr oder weniger deutlichen Quartetts. Stomadeum mit kurzem, oft unscheinbarem Hyposulcus* und mehr oder weniger deutlichen Hemisulci*. Keine Acontioiden*. Craspedonemen* oder Cnidoragae* können vorkommen; Letztere normalerweise zu Botrucniden* vereinigt.

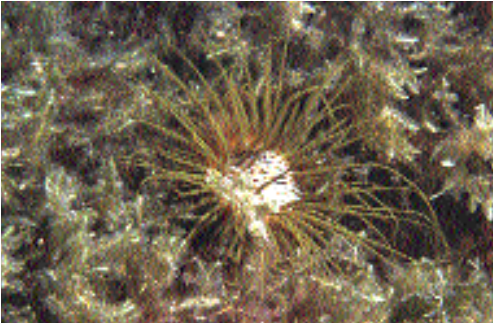
Familie Cerianthidae Milne-Edwards and Haime, 1852

Mesenterienanordnung in mehr oder weniger deutlichen Quartetts, keine Acontioiden. Craspedonemen vorhanden.

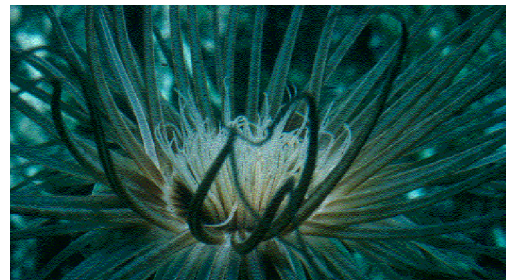
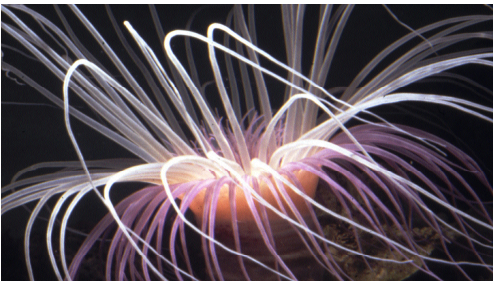
Cerianthus membranaceus (Spallanzani, 1784) (*Synarachnactis membranacea*) 

– Mittelmeer-Zylinderrose


Säule bis 400 mm lang. Wohnröhre geschmeidig, pergamentartig; bis 1 m im Weichsubstrat vergraben, ragt mehr oder weniger weit über das Substrat hinaus. Bis 144 Marginal- und Labialtentakel in je 4 Pseudozyklen*, Erstere bis 20 cm lang; etwas weniger Labial- als Marginaltentakel; 2 Tentakelsorten oft unterschiedlich gefärbt; 1 Mundrichtungstentakel*. Färbung variabel, weiß über gelb, grün, braun, violett bis hin zu schwarz. Mehrere Varietäten: u. a. *violacea* (schlamm- und seegrasverfestigte Sande; Röhre aus dem Substrat ragend) und *fusca* (reine Sandböden; Tentakel liegen dem Untergrund auf, farbig geringelt; häufiger) (siehe Bd. 1,



12.24 Wegen mangelnder taxonomischer Arbeiten kann keine der größeren Zylinderrosen des Mittelmeeres mit Sicherheit bestimmt werden. Jedes der abgebildeten Exemplare könnte *Cerianthus membranaceus*, *Pachycerianthus dohrnii* oder eine andere Art sein.



S. 399, Abb. 688f). • **Verwechslungsmöglichkeiten:** Alle anderen Zylinderrosen. • **Ernährung:** Planktivor. • **Fortpflanzung:** Eier im westlichen MM VII, Adria I–VI; pelagische Larven VII; hermaphroditisch und ovipar. • **Lebensraum:** 1 (dann nur in Höhlen) bis 70 m; sandig-schlammige Böden in Stillwasserzonen, oft in Gewässern mit leichter Verschmutzung (Hafengebiete), Detritusböden am Eingang von Höhlen und Grotten, sandgefüllte Spalten oder seegrassverfestigte Sande. • **Verbreitung:** Vermutlich gesamtes MM (e). Häufig. • **Anmerkung:** Seit langem wird fast jede größere Zylinderrose der Mittelmeeres als *Cerianthus membranaceus* bezeichnet. Nach Ates (1988) handelt es sich hier vermutlich um einen Artenkomplex. Es ist kein Typusmaterial vorhanden (Typusfundort La Spezia) und unklar, wie *C. membranaceus* wirklich aussieht. Die gesamte Beschreibung ist daher mit einem Fragezeichen zu versehen.

Cerianthus lloydii Gosse, 1859 (*Synarachnactis bournei*) 

Säule bis 70 mm (max. 150 mm) lang; Tentakelkrone bis 60 mm ; meist viel kleiner. Wohnröhre 150–200 mm (max. 400 mm), niemals oberhalb des Bodensubstrats sichtbar. Säule langgezogen, meist aboral verdickt und abgerundet; mit terminaler Öffnung; braun bis fleischfarben, oben meist dunkler. Bis zu 70 Marginaltentakel in 4 Pseudozyklen; in expandiertem sehr lang, bis zu 4–5facher Mundscheibendurchmesser; spitz zulaufend. Kurze Labialtentakel braun, gelbbraun oder rosa, nie geringelt; verdecken meist den Mund und den Großteil der konkaven Mundscheibe; Randtentakel in verschiedenen transparenten Braunstufen gefärbt, meist mit dunkleren Ringeln. Andere Farben können gelegentlich auftreten, besonders weiß oder kräftig grün; komplett weiße Tiere vorhanden. Tag- und nachtaktiv. • **Verwechslungsmöglichkeiten:** Alle anderen Zylinderrosen. • **Fortpflanzung:** I–VIII; vermutlich nur geschlechtlich; Larven leben 3–4 Monate planktonisch. • **Lebensraum:** Niedrigwasserlinie bis mindestens 100 m; immer in Schlamm, Sand oder Kies vergraben. Röhre oft um Steine gewunden, falls im Habitat vorhanden. • **Verbreitung:** NO-AL (europäische Küsten), MM (Adria). Im Mittelmeer nicht häufig.

Pachycerianthus solitarius (Rapp, 1829) 

Säule bis 70 mm lang; Wohnröhre nur wenig länger. Farbe des Mauerblattes variiert beträchtlich: dunkle Farben scheinen zu überwiegen, am häufigsten braune oder violette Tiere; manchmal mit Streifenzeichnung auf dem Mauerblatt oder auf dem gesamten Tier. Keine komplett grünen Exemplare, bestenfalls mit grünen Punkten und Strichen auf der Tentakeloberseite. Bis zu 64 Marginaltentakel bzw. Labialtentakel in je 4 Zyklen; Randtentakel lang und dick; oft unregelmäßige Entwicklung der Tentakel; 1 Mundrichtungstentakel*. Nachtaktiv, tagsüber oft weit in die Röhre zurückgezogen. • **Verwechslungsmöglichkeiten:** V. a. *Pachycerianthus* sp. • **Ernährung:** Planktivor. • **Fortpflanzung:** Vermutlich geschlechtlich und ungeschlechtlich. • **Lebensraum:** 1–5 m; auf detritusreichen Böden, zwischen Seegrass (*Zostera* sp., *Posidonia* sp.). • **Verbreitung:** Vermutlich gesamtes MM, NO-AL (Frankreich ?). Nicht häufig. • **Anmerkung:** Standortwechsel möglich: kriecht mit den Tentakeln voran. Ausgeprägtes Regenerationsvermögen.

Pachycerianthus dohrni (van Beneden, 1923)

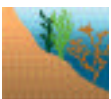
Wohnröhre mindestens 400 mm lang; Säule bis 30 mm ; Tentakel bis 120 mm lang. Durch die andersartige Struktur ihres Wohnzylinders scheint es der Art möglich zu sein, sich hoch über das Substrat zu erheben. Färbung der Tiere sehr variabel, bei Neapel v. a. violette und grüne Tentakel. • **Verwechslungsmöglichkeiten:** Keine. • **Lebensraum:** 10–60 m. • **Verbreitung:** Westliches MM (Neapel) (e). Sehr selten. • **Anmerkung:** Seit der Erstbeschreibung nicht mehr untersucht. Angeblich die größte *Pachycerianthus*-Art der Welt.

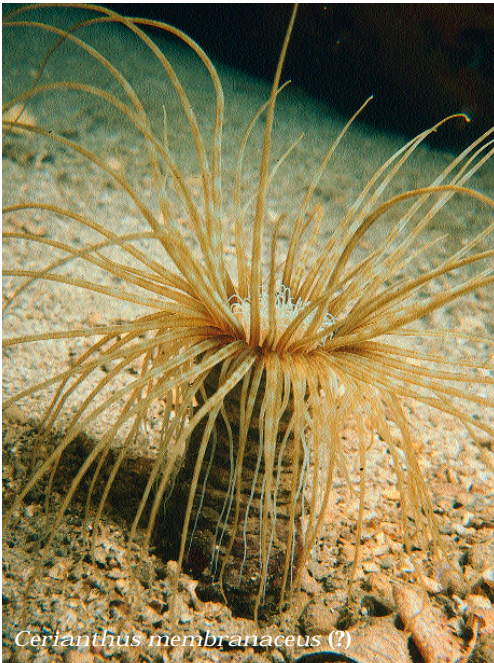
***Pachycerianthus* sp.** (nach Ates, 1988)

Größe und Länge der Röhre ungefähr wie *P. solitarius*. Tentakel deutlich dünner als bei *P. solitarius*, jedoch 1,5 bis 3 mal so lang. Eine Farbvariante gefunden: gelb- oder bräunlich mit unregelmäßigen dunkleren Flecken. Im ruhigen Wasser Körper (niemals seine Röhre!) fast immer oberhalb des Bodens. Kein ausgeprägter Tag- und Nachtrhythmus. • **Verwechslungsmöglichkeiten:** *P. solitarius*. • **Lebensraum:** Gezeitenzone und Flachwasser. • **Verbreitung:** MM (Adria), AL (Galizien). Selten.

Unterordnung Penicillaria den Hartog, 1977

Charakteristik : Zylinderrosen mit p-Mastigophoren (Penicilli) und einigen b-Mastigophoren (Spirulae). Keine Holotrichen. Mesenterien in Dupletts. Stomadaeum mit langem Hyposulcus (0.5 bis 1 x das Stomadaeum), abgegrenzt von einem Ciliartrakt*. Craspedonemen und Cnidoragae immer fehlend. Acontioiden immer vorhanden.





Cerianthus membranaceus (?)



Cerianthus lloydii



Pachycerianthus sp.



Arachnanthus oligopodus




Pachycerianthus solitarius

12.25 Verschiedene Zylinderrosen aus dem Atlantik und dem Mittelmeer. Die abgebildete *Cerianthus lloydii* stammt aus der Bretagne, ähnliche Formen können aber auch im Mittelmeer gefunden werden. Der Besitz je einer einzigen Reihe von Oral- bzw. Labialtentakeln ist ein einfaches Bestimmungsmerkmal von *Arachnanthus oligopodus*.

Familie Archnactidae McMurrich, 1910

Mesenterienanordnung in Dupletts, Acontioiden vorhanden, Stomadeum mit langem Hyposulcus.

Arachnanthus oligopodus (Cerfontaine, 1891) – Gebänderte Zylinderrose, Zwergzylinderrose 
 Säule bis 80 mm (meist bis 25 mm) lang. Dünne, nicht sclerotisierte, körnige Wohnröhre relativ locker im Substrat; häufig u-förmig; kann leicht reißen. Bis 20 Marginal- bzw. Labialtentakel in je einem Pseudozyklus; Randtentakel kurz; Tentakel braun-grau gebändert, einheitlich braun oder durchsichtig; Kein Mundrichtungstentakel. Siphonoglyphe sehr breit. Nachtaktiv, rollt bei Belichtung Tentakel sofort ein. • **Fortpflanzung:** Geschlechtlich, ungeschlechtlich durch Teilung. • **Lebensraum:** 1–80 m; sandig-schlammiges Weichsubstrat, Küstendetritus, *Posidonia oceanica*-Wiesen. • **Verbreitung:** Möglicherweise gesamtes MM (e). Selten. • **Anmerkung:** Standortwechsel möglich: kriecht mit dem Fuß voran. Ein weiteres, etwas anders aussehendes Tier der Gattung *Arachnanthus* wurde von Ates (1988) in Griechenland gefunden. Möglicherweise gibt es noch mehr *Arachnanthus*-Arten im MM.



Ordnung Actiniaria (Seeanemonen, Aktinien)

Vreni Häussermann

Charakteristik: Solitäre skelettlose Hexacorallia, meist mit Siphonoglyphen* und paarigen Mesenterien*, die in Zyklen* entstehen. Tentakel fast immer ohne Acrosphären*. Farben und Zeichnungen sind reich entwickelt.

Umfang und Verbreitung: Mit ca. 1 000 bekannten Arten sind die Seeanemonen in allen Weltmeeren anzutreffen. Sie leben in allen Habitaten von der Tiefsee bis hin zu Korallenriffen. Besonders in kalten und gemäßigten Gewässern bilden sie oft einen bedeutenden Bestandteil des Makrozoobenthos. Schmidt (1972) erwähnt 38 im Mittelmeer sicher vorkommende Arten. Seit 1972 sind 13 weitere Arten im Mittelmeer gefunden bzw. neu beschrieben worden. Zwei weitere Arten tauchen bis heute nur einmalig in der Literatur auf (*Octophellia timida* Andres, 1883, *Paracalliactis lacazei* Dechangé und Dufaure, 1959), bei 4 anderen Arten handelt es sich um *nomina dubiae* (*Heliactis minor* Andres, 1883, *Halcampella endromitata* (Andres, 1880), *Paraphellia sanzoi* Calabresi, 1926, *Synhalcampella oustromovi* (Wyragéwitch, 1905). Einige atlantische Arten kommen (z. T. sehr knapp) bis zur Straße von Gibraltar vor: *Actinia fragacea* Tugwell, 1856, *Anthopleura thallia* (Gosse, 1854), *Bunodosoma biscayensis* (Fischer, 1874), *Edwardsiella carnea* (Gosse, 1856), *Onubactis rocioi* López-González et al., 1995). Das Vorkommen der atlantischen Arten *Edwardsiella carnea* (nach Manuel, 1981 und Chintiroglou et al., 1997) im MM ist unsicher.

Es ist zu erwarten, dass sich die Artenzahl noch erhöht bzw. die Verbreitungsgebiete der schon bekannten Arten erweitert werden. Selbst in verhältnismäßig gut untersuchten Gebieten wie dem Mittelmeer ist das Wissen über geografische Verbreitung und Lebensweise vieler Aktinienarten noch lücken- und fehlerhaft. Revisionen sind seit langem überfällig. Die Mehrzahl der bisherigen Untersuchungen fanden im westlichen Mittelmeer und der Adria statt. In den letzten Jahren wurde zunehmend auch das östliche Mittelmeer einbezogen. Die Kenntnis über die afrikanische Küste ist noch äußerst lückenhaft.

Morphologie und Lebensweise: Neben Vertretern von nur wenigen mm Größe können tropische Riesenaktinien Mundscheibendurchmesser von 1,5 m erreichen, die Arten im MM sind durchaus viel kleiner. Seeanemonen sind Nahrungsoportunisten: Sie fressen, was sie mit ihren nesselkapselbewehrten Tentakeln festhalten können, von Detritus über Plankton, Algen bis hin zu Quallen, Krebsen, Seeigeln und Fischen. Die Beute kann manchmal größer sein als die Seeanemone selbst. Die Ernährungsgewohnheiten der meisten Arten sind jedoch noch unbekannt.

Seeanemonen weisen eine außergewöhnliche Vielfalt an Fortpflanzungsmodi auf: von getrenntgeschlechtlich ovipar über zwittrig vivipar bis hin zu vivipar parthenogenetisch. Asexuelle Vermehrung ist sehr häufig: Längsteilung, Laceration*, selten Querteilung oder (nur in *Actinia equina mediterranea* Form 2) interne Planuloidbildung. Das Vorkommen echter Knospung ist sehr selten. Manche sehr invasive Arten wie *Diadumene luciae* formen in einigen Gebieten rein klonale Populationen mit ausschließlich sterilen oder gleichgeschlechtlichen Tieren.

Aktinien sind sedentär. In der Regel sind sie ortstreu, bei ungünstigen Bedingungen jedoch können sie durch Kriechen, Purzelbaum schlagen oder Graben mehr oder weniger langsame Ortsveränderungen vollziehen (oft nach dem Einsetzen im Aquarium zu beobachten). Raschere Bewegungen sind das Kontrahieren bei Störung (Licht, chemische oder mechanische Reizung) oder die aktive Flucht vor Fressfeinden wie bei der atlantischen Art *Stomphia coccinea*. Durch rhythmisches Kontrahieren und Biegen des Mauerblattes führt diese Actinostolidae Schwimmbewegungen aus und flieht so vor ihren Feinden. Andere Seeanemonen lösen sich bei Gefahr oder zur passiven Verbreitung vom Untergrund und lassen sich treiben. Durch ihre sessile Lebensweise und ihr zum Teil hohes Alter (bis 100 Jahre) eignen sich Aktinien ideal als Bioindikatoren.

Viele Formen beherbergen symbiontische Dinoflagellaten oder Algen, die oft farbgebend sind: In flacheren, klaren Gewässern kann der Zooxanthellengehalt so hoch sein, dass die Aktinien braun oder braungrün gefärbt sind. In größeren Tiefen dominieren hellere Farbtöne. Bekannt sind die Aktinien auch durch ihre Symbiosen mit Fischen, Garnelen und Einsiedlerkrebse. Bei Letzteren nimmt der Krebs beim Gehäusewechsel oft „seine“ Seeanemone mit und setzt sie auf seine neue Behausung.

Seeanemonen werden nicht im großen Stil genutzt. In einigen Ländern kann man sie jedoch gelegentlich auf Fischmärkten finden. Am Mittelmeer werden u. a. *Anemonia viridis* und *Actinia equina mediterranea* gelegentlich roh oder gebacken gegessen. Die Neurotoxine aus den Nesselkapseln sind in das Blickfeld biomedizinischer Forschung gerückt.

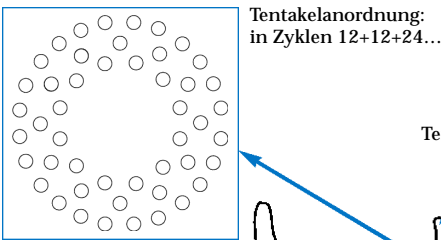
Untersuchung und Bestimmung: Seeanemonen können bei Ebbe in der Gezeitenzone, beim Tauchen oder durch Dredgen und mit Hebegreifern gesammelt werden. Wenn möglich sollten die Tiere samt Substrat gesammelt werden (z. B. mit Hammer und Meißel). Wo dies nicht möglich ist, muss die Aktinie sehr behutsam ausgehend vom Rand der Fußscheibe mit dem Fingernagel oder einem scharfen Messer vom Untergrund abgelöst werden. Unverletzte Seeanemonen öffnen sich im Aquarium meist rasch wieder. Gestörte oder ver-

letzte Tiere können je nach Art oft Tage brauchen, bis sie sich erholt und erneut befestigt haben. Vor der Konservierung sollte man die Tiere betäuben, indem man bei geringem Wasservolumen für eine längere Zeit Mentholkristalle auf der Wasseroberfläche treiben lässt. Für die Untersuchung kleinerer Tiere ist eine Stereolupe notwendig, zur Untersuchung der Nesselkapseln ein Lichtmikroskop mit mindestens 500-facher Gesamtvergrößerung (am besten 1000 x mit Phasen- oder Interferenzkontrast). Dazu wird wenig lebendes Gewebe leicht gequetscht und bei hoher Vergrößerung untersucht. Die Nesselkapseln einiger Aktinien, z. B. *Alicia mirabilis*, *Aiptasia mutabilis*, *Calliactis parasitica*, *Metridium farcimen* (AL) oder *Anemonia viridis*, können empfindliche Hautpartien durchschlagen. Bei Verbrennungen sollte man Zitronensaft, 5%-ige Essiglösung oder 40-70%-igen Alkohol auf die betreffenden Stellen geben.

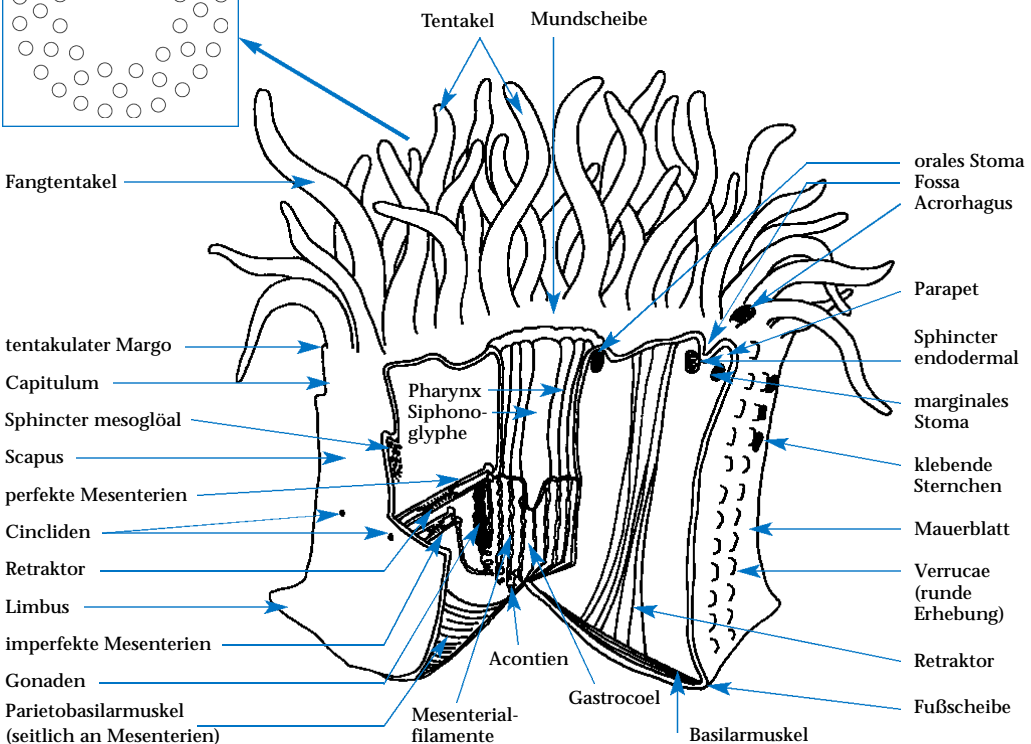
Bestimmung: Trotz ihrer Auffälligkeit gehören die Seeanemonen zu den wissenschaftlich stark vernachlässigten Tiergruppen. Dies mag daran lie-

gen, dass bis heute die Bestimmung fast ausschließlich auf Merkmalen konservierter Tiere beruht und für den Nicht-Fachmann sehr mühsam ist. Die exakte Artzuweisung erfordert in der Regel histologische Untersuchungen (siehe u. a. Stephenson, 1928) und ein Studium der Nesselkapseln (siehe Schmidt, 1972, England, 1991, Exkurs S. 406). Die Beschreibung der genauen Vorgehensweise würde jedoch den Rahmen dieses Buches sprengen. Vor allem taxonomische Literatur ist selten, verstreut, meist sehr alt und oft widersprüchlich. Bis auf wenige Ausnahmen (z. B. Manuel, 1981, Schmidt, 1972) gibt es keine zusammenfassenden Arbeiten. Auch mangelt es an Versuchen, die Merkmale lebender Seeanemonen mit der alten Bestimmungsliteratur zu korrelieren und einen umfassenden Bestimmungsschlüssel zu erstellen, der auch die Merkmale lebender Tiere berücksichtigt. Folglich wird das Bestimmen von Seeanemonen von Nicht-Spezialisten oft gemieden, oder, was zu noch mehr Verwirrung führt, fehlerhaft durchgeführt.

Wichtige Merkmale und Organisation der Actiniaria



Skizze einer chimären Aktinie, die links einer Mesomyaria und rechts einer Endomyaria entspricht (Zeichnung: Roman Babuscak)



Unterordnung Protantheae Carlgren, 1891

Charakteristik : Basale Gruppe der Seeanemonen ohne Basilar-muskulatur* und ohne Ciliartrakte* an den Mesenterialfilamenten*. Längsmuskulatur von Scapus*, Tentakel und Pharynx* ektodermal.

Familie Gonactiniidae Carlgren, 1893

Glatter Scapus; Margo tentakulat, nicht gelappt. Tentakel nicht retraktil. Kein Sphincter. 7–10 (normalerweise 8) perfekte Mesenterien.

Protanthea simplex (Carlgren, 1891)

Bis 20 mm hoch; Tentakelkrone bis 70 mm . Tiere sehr weich und schlaff. Fußscheibe schwach adhäsiv, nur wenig breiter als die Säule. Säule zylindrisch, am Margo trompetenartig verbreitert. Mauerblatt weiß oder rosa, leicht transparent; Gonaden, wenn vorhanden, kräftig orangerot durchscheinend; Mauerblatt durch winzige Nesselkapselbatterien im Ektoderm mit feinen Noppen bedeckt. Bis zu 200 sehr lange Tentakel; weiß bis milchig; nicht retraktil; mit leichter Einschnürung an der Basis. Mund-scheibe groß, Mund auf prominentem Hypostom*. • **Verwechslungsmöglichkeiten**: Keine. • **Fortpflanzung**: Geschlechtlich. • **Lebensraum**: Ca. 9–500 m; an Orten mit minimaler Wasserbewegung, wie z. B. in Fjorden und in tieferem Wasser; auf Fels oder biogenem Substrat (auf *Lophelia pertusa*- oder *Madrepora oculata*-Bänken, Ascidien, Wurmröhren). • **Verbreitung**: NO-AL (europäische Küsten), westliches MM (einmalig auf Korallenbänken bei Banyuls gefunden (den Hartog et al., 1993)). • **Anmerkung**: Eine außergewöhnlich aktive Seeanemone: Wildes Zucken der Tentakel bis hin zu völligem Erschlaffen der Muskeln als Reaktion auf verschiedene Stimuli sind nicht selten zu beobachten; Autotomie der Tentakel möglich. Klebt stark an Fingern und Glas und kann dabei zerreißen: Fragmente (außer Tentakel) können zu kompletten Tieren regenerieren.

Gonactinia prolifera (Sars, 1835)

Fußscheibe klein; Säule bis 4 mm hoch; Tentakel bis 3 mm lang. Säule im expandierten Zustand lang und schmal; weiß bis farblos transparent, selten rötlich oder fleischfarben; Mesenterieninsertionen als feine Linien sichtbar. 10–20 (meist 16), im Verhältnis zur Körpergröße lange, transparente Tentakel in 3 Zyklen. Nur schwach am Substrat haftend. Lässt bei Störung los, kann kriechen oder mit schlagenden Tentakeln in Richtung der Mundöffnung schwimmen. • **Verwechslungsmöglichkeiten**: Einige Hydrozoen. • **Fortpflanzung**: VII (VI) –XI (I); getrenntgeschlechtlich. Querteilung häufig (sehr selten bei Seeanemonen!); oft zweiter Tentakelkranz auf halber Höhe des Scapus erkennbar. • **Lebensraum**: 0,6–100 m; auf Algen, Wurmröhren, Muschel- und Schneckenschalen, Ascidien und Hydrozoen. • **Verbreitung**: AL (u. a. europäische Küste), Pazifik, MM (westl. MM, Adria). Im Mittelmeer sehr selten.

Unterordnung Nynantheae Carlgren, 1899

Charakteristik : Mit Ciliartrakten an den Mesenterialfilamenten. Mit Ausnahme der Direktiven einander zugekehrte Retraktoren* an den Mesenterienpaaren. Umfasst den Großteil der beschriebenen Arten.

Tribus Boloceroidaria Carlgren, 1924

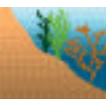
Charakteristik : Flache Fußscheibe, tentakulater* Margo*, schwache Retraktoren*. Ohne Acontien* und Sphincter*, nur selten Basilar-muskulatur*.

Familie Boloceroididae Carlgren, 1924

Breite Fußscheibe. Tentakel mit Spinker an der Basis. Mauerblatt glatt, manchmal in Scapus* und Scapulus* unterteilbar, ersterer mit blasenförmigen Auswüchsen. Häufig ohne Siphonoglyphen*. 6 komplette Mesenterienpaare, bei ungeschlechtlicher Fortpflanzung anderszählig.

Bunodeopsis strumosa Andres, 1880 (*Tetractis janthina*) – Zwergaktinie

Säule bis 6 mm hoch; Fuß- und Mundscheibe bis 4 mm . Mauerblatt in Scapus und Scapulus unterteilt; Scapus braungrün mit großen goldgelben, blasenartigen Ausstülpungen; Scapulus und Mundscheibe transparent mit Nesselkapselbatterien. 12–56 (oft 28) konische Tentakel; Länge bis vierfacher Mund-scheibendurchmesser; transparent, fein bräunlich gesprenkelt, deutlich mit Nesselbatterien besetzt. Färbung der Art durch unterschiedlichen Gehalt an Zooxanthellen* variabel. Keine deutlichen Siphonoglyphen. Kein Sphincter. • **Verwechslungsmöglichkeiten**: *Alicia mirabilis* (Größe), *Paranemonia cinerea* (keine Nesselkapsel-





Protanthea simplex



Gonactinia prolifera



Bunodeopsis strumosa



Alicia mirabilis

batterien), junge Aiptasien (Acontien) • **Fortpflanzung:** Eier im X; getrenntgeschlechtlich, ovipar. Im Sommer asexuelle Massen-Vermehrung durch Längsteilung. • **Lebensraum:** Flachwasser; im Sommer auf kleinen Seegräsern, Algen, Bryozoen; in kalten Wintern im schlammigen Untergrund vergraben. Stellenweise Leitform des schlammigen Sandes geschützter Gewässer und euryhaliner und eurythermer Lagunen; auch Brackwasser. • **Verbreitung:** Vermutlich gesamtes MM, NO-AL (Kanarische Inseln). Im Sommer stellenweise massenhaft. • **Anmerkung:** Vollständige Kontraktion möglich nach Einführung der Tentakel durch die Mundöffnung. Hohes Regenerationsvermögen.

Familie Aliciidae Duerden 1897

Breite Fußscheibe, tentakulater Margo und sehr lange Tentakel. Mauerblatt unterteilt in Scapus und Scapulus, Ersterer mit blasenförmigen Auswüchsen. 2 deutliche Siphonoglyphen, 6 komplette Mesenterienpaare.



Alicia mirabilis

Alicia mirabilis Johnson, 1861 (*Alicia costae*) – Wunderanemone 📷

Säule bis 500 mm hoch. Mauerblatt transparent gelblichgrün mit blumenkohlartigen Auswüchsen, Limbus gekerbt. Adulte Tiere mit 96 Tentakeln streng hexamer; Tentakel sehr lang, haarförmig auslaufend mit zahlreichen deutlichen Nesselkapselbatterien. Bei geringster Störung oder Belichtung werden die Tentakel korkenzieherartig eingerollt und dann in die Mundöffnung eingeführt. Mundscheibe transparent mit gelbgrünlichem Schimmer und gelben Siphonoglyphen. Kein Sphincter. Nachtaktiv, tagsüber zu unscheinbarem bräunlichem Kegel kontrahiert, z. T. freitreibend auf dem Substrat. • **Verwechslungsmöglichkeiten:** *Bunodeopsis strumosa* (Größe, Tentakelsphincter). • **Ernährung:** Planktivor. • **Fortpflanzung:** VII-X; getrenntgeschlechtlich, ovipar. • **Lebensraum:** 10-40 m; Coralligene, exponierte Standorte auf Hartsubstraten, Hornkorallen und *Posidonia*-Blättern. • **Verbreitung:** MM (westliches und östliches MM, bisher nicht Adria), subtropischer und tropischer AL (u. a. Kanarische Inseln), Karibik. Selten zu sehen, da nachtaktiv. • **Anmerkung:** Fortbewegung kopfüber auf halb ausgestreckten Tentakeln kriechend, Anheften an höher gelegenen Standort mit der Fußscheibe. Stark nesselnd. Enormes Regenerationsvermögen. Relikt einer ursprünglich tropischen Gattung.



Tribus Mesomyaria Stephenson, 1921

Charakteristik : Mesogloealer Sphincter (oder selten) ohne Sphincter. Mauerblatt teilweise in Regionen unterteilt. Selten mehr als 12 Paar Mesenterien vollständig, häufig hexamer angeordnet, mit oder ohne Acontien. Tentakel gewöhnlich in alternierenden Zyklen.

Familie Diadumenidae Stephenson, 1920

Mit Acontien und Cincliden, ohne Sphincter; innere Tentakel oft als Fangtentakel* ausgebildet. 6 oder nur wenig mehr vollständige Mesenterienpaare.

Diadumene cincta Stephenson, 1925 – Gürtelanemone

Fußscheibe bis 10 mm (20 mm) ; Säule bis 35 mm (selten bis 70 mm) hoch. Form der Tiere sehr variabel. Säule zylinderrförmig, glatt; hellgrau bis orange, selten grünlich; unterteilt in Scapus mit vielen prominenten Cincliden und zartes Capitulum. Scapus im expandierten Zustand wurmförmig; Capitulum nicht erkennbar; in nicht komplett expandiertem Zustand Capitulum als Krause sichtbar. Margo tentakulat. Bis zu 200 transparent orangefarbene Tentakel in 5–7 unregelmäßigen Zyklen bedecken den Großteil der fast farblosen Mundscheibe. Manchmal Fangtentakel vorhanden. Lippen und Pharynx orangerot, Letzterer durch das Mauerblatt durchscheinend. Acontien. Kontrahiert sich bei Störung schnell, oft asymmetrisch. Aggressiv gegenüber anderen Seeanemonen. • **Verwechslungsmöglichkeiten**: Junge *Metridium senile* (nur im AL), *Diadumene luciae* (Färbung, Cincliden unauffällig). • **Fortpflanzung**: Ungeschlechtlich durch Laceration (häufig) und geschlechtlich. • **Lebensraum**: 0 (Gezeitentümpel) bis 40 m, auf Hartsubstrat (Muscheln, Felsen etc.), bevorzugt vertikale oder überhängende Stellen, oft in kleinen Gruppen, auch in Brackwasser und *fouling* (in fast allen größeren Häfen). • **Verbreitung**: NO-AL (auch europäische Küste bis Niederlande), MM (Adria: nur *fouling* in Lagune von Venedig). Im MM selten.

Diadumene luciae (Verrill, 1898) (*Haliplanella lineata* (Verrill, 1869), *H. luciae*)

– Orange gestreifte oder Grüne Anemone

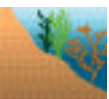
Fußscheibe bis 13 mm (25 mm) ; Säule bis 20 mm (40 mm) hoch. Mauerblatt zart; unterteilt in Scapus und relativ langes Capitulum (bis Ø Länge des Scapus); Scapus mit unauffälligen Cincliden. Margo tentakulat, Parapet immer vorhanden. Scapus olivgrün, braun oder gräulich, selten pink; meist mit 7–34 Längsstreifen (orange, gelb oder weiß); Capitulum transparent grün. Bis zu 100 unregelmäßig angeordnete, lange und transparente Tentakel; gelegentlich Fangtentakel vorhanden. Mundscheibe transparent graugrün; 0(1)–5 Siphonoglyphen. Kein Sphincter; Acontien. Bei Störung werden schnell Acontien ausgestoßen. • **Verwechslungsmöglichkeiten**: *Diadumene cincta* (Färbung, Cincliden auffällig). • **Fortpflanzung**: ungeschlechtlich durch Längsteilung (häufig) oder Laceration. • **Lebensraum**: Gezeitentümpel, gelegentlich auch oberes Infralitoral; auf Hartsubstrat und Algen, in geschützten Buchten, Häfen, Lagunen, Flussmündungen (Brackwasser), *fouling*. Extrem tolerant gegenüber Schwankungen von Temperatur und Salinität. • **Verbreitung**: weltweit in gemäßigten und subtropischen Gewässern: AL, Pazifik, vermutlich gesamtes MM, SM. Im MM selten. • **Anmerkung**: Nach Ates und den Hartog (in Vorb.) ist *Haliplanella* ein Junior-Synonym von *Diadumene*. Korrekter Artname umstritten, da Artbeschreibung von Verrill (1869) nicht von allen als eindeutig befunden wird. Ursprünglich aus dem West-Pazifik, im 20. Jhd. stark ausgebreitet (an Schiffen, Austern, Makroalgen). Bildet ungeschlechtliche, klonale Populationen mit ausschließlich sterilen und eingeschlechtlichen Tieren.

Familie Aiptasiidae Carlgren, 1924

Aktinien mit flacher Fußscheibe, Basalarmuskulatur, Acontien und schwachem Sphincter. Mauerblatt glatt, mit Cincliden. 6 oder bei ungeschlechtlicher Fortpflanzung mehr Mesenterienpaare vollständig.

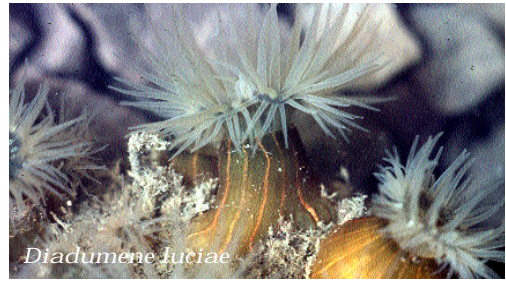
Aiptasia mutabilis (Gravenhorst, 1831) (*A. couchii*) – Siebanemone

Fußscheibe bis 30 mm ; Säule bis 100 mm hoch; Mundscheibe bis 60 mm . Säule trompetenförmig; ockergelb mit gelblich-weißen Längsflecken, distal dunkel; mit Cincliden. Margo tentakulat, Limbus gekerbt. Bis zu 192 (Form 1: 48–96; Form 2: oft 136) lange, spitze und marmorierte Tentakel von bis zu 6 cm Länge in 6 Zyklen; können Acontien enthalten. Mundscheibe braungrünlich, gelbweiß gefleckt. 2 Siphonoglyphen. Tiere durch Zooxanthellen meist bräunlich gefärbt, bei Lichtmangel weiß. 2 Formen, die sich in Größe, Farbmuster und Ökologie unterscheiden: Die Färbung der kleineren Form 1 (*A. couchii*) variiert stark (v. a. jahreszeitlich) zwischen einfarbig hyalinweiß und hellrötlich bis dunkelbraun. Die größere Form 2 ist hellgrau, rötlichgelb, braungrün bis weiß. Übergangsformen vorhanden. Stößt bei Störung viele Acontien aus. Nicht sehr retraktil. Beherbergt z. T. kleine Garnelen (*Periclimenes*). • **Verwechslungsmöglichkeiten**: *A. diaphana* (nur in stark verunreinigten Gewässern). • **Fortpflanzung**: VI–VIII; getrenntgeschlechtlich, ovipar; z. T. auch ungeschlechtlich (Form 1 Laceration). • **Lebensraum**: In Spalten und Löchern der Felsgründe. Form 1: 0–10 m (oberstes Infralitoral); mehr oder weniger große

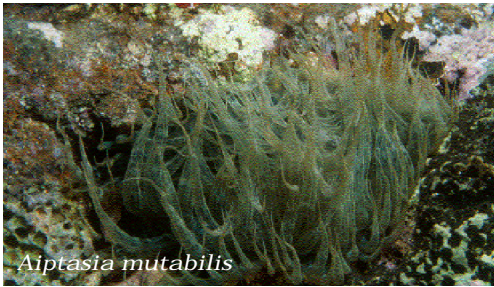




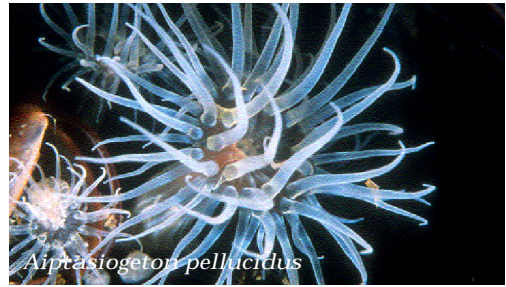
Diadumene cincta



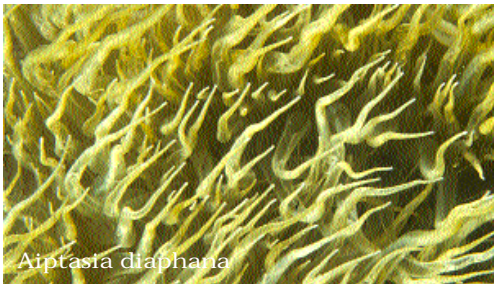
Diadumene luciae



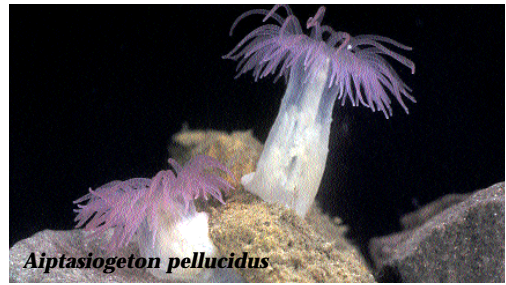
Aiptasia mutabilis



Aiptasiogeton pellucidus



Aiptasia diaphana




Aiptasiogeton pellucidus

Gruppen in Lebensgemeinschaften der photophilen Algen oder des Präcoralligene; an wenig belichteten Standorten; vereinzelt in euryhalinen und eurythermen Lagunen in Invertebratenbiozönosen stark verunreinigter Gewässer. Form 2: 0–50 m; je 1–3 Individuen in Lebensgemeinschaften der photophilen Algen, des Präcoralligene, Coralligene oder der infralitoralen Kiese. • **Verbreitung:** Gesamtes MM, NO-AL (Makaronesien, nicht West-Afrika: Form 1). Häufig. • **Anmerkung:** Stark nesselnd. Kann schwimmen.

Aiptasia diaphana (Rapp, 1829) – Durchsichtige Anemone, Gelbe Aiptasie 

Fußscheibe bis 30 mm ; Säule bis 40 mm hoch; Mundscheibe bis 20 mm . Säule zylindrisch; braungrün, unterhalb des Margo hell gesprenkelt; mit Cincliden. Margo tentakulat, Limbus schwach gekerbt. Bis zu 160 (adulte regelmäßige Tiere 96) transparente, im Sommer gefleckte Tentakel von bis zu 40 mm Länge in 5 Zyklen. Mundscheibe glasklar. Färbung variiert stark (jahreszeitlich) durch unterschiedlichen Zooxanthellengehalt zwischen weißhyalin, rötlichgelb, braungrünlich und graugrünlich. Stößt bei Störung Acontien aus. • **Verwechslungsmöglichkeiten:** *A. mutabilis*. • **Fortpflanzung:** VIII–X; getrenntgeschlechtlich, ovipar; ungeschlechtlich durch Laceration. Es kommt jedoch nur selten zum Ablachen, Eier gehen im Herbst oft zugrunde. • **Lebensraum:** Infralitoral; auf Hartsubstrat, Leitform der Invertebratenbiozönose stark verunreinigter Gewässer. Kommt nur in diesem Habitat vor. • **Verbreitung:** Gesamtes MM, erst später ins Rote Meer (Golf von Aqaba) eingewandert, NO-AL (Kanarische Inseln). Im Sommer oft asexuelle Massenvermehrung. • **Anmerkung:** Tropisches Relikt. Bei niedrigen Temperaturen Autotomie der Tentakel. Nach England (1992) müsste die Familie Aiptasiidae revidiert werden: *A. diaphana* gehört möglicherweise zu einer anderen Gattung als *A. mutabilis*.

Aiptasiogeton pellucidus (Hollard, 1848) (*Aiptasiogeton comatus*) 

Fußscheibe bis 15 mm ; Säule bis 30 mm hoch; Mundscheibe bis 15 mm . Form sehr variabel. Mauerblatt glatt, ockergelb, proximal heller als distal, Mesenterieninsertionen als helle Linien sichtbar;



2–4 Cincliden auf den Radien des I. und II. (selten III.) Zyklus knapp distal der Körpermitte als dunkel umrandete, transparente Blasen. Margo tentakulat, rotbraun; Limbus gekerbt. Bis 96 hyalinrötlichbraun transparente Tentakel mit gelbweißer Basis und Spitze. Mundscheibe dunkelrotbraun transparent; Lippen graubraun; Pharynx bräunlichrot. Färbung (auch jahreszeitlich; keine Zooxanthellen!) sehr variabel. 2(3) Siphonoglyphen. Acontien. • **Verwechslungsmöglichkeiten:** *Sagartia elegans* var. *rosea* (Verrucae), *Sagartiogeton laceratus* (AL). • **Fortpflanzung:** Zwischen VI–VIII: getrenntgeschlechtlich, ovipar. zwischen V–X: ungeschlechtlich durch Laceration. • **Lebensraum:** 0,5–2 m; in mehr oder weniger großen Gruppen; Biozönose der photophilen Algen; z. T. auf in Hafennähe verankerten Tonnen. • **Verbreitung:** Vermutlich gesamtes MM, NO-AL (Frankreich, Makaronesien). Im Golf von Neapel nicht selten.

Familie Hormathiidae Carlgren, 1925

Flache, kräftig entwickelte Fußscheibe und Acontien. Mauerblatt häufig derb mit Cuticula, glatt oder mit Tuberkeln*, teilweise unterteilbar in Scapus und Scapulus. Selten mehr als 96 Tentakel, 6 (seltener 12) vollständige Mesenterienpaare.

Hormathia coronata (Gosse, 1858)

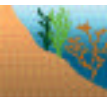
Fußscheibe bis 25 mm ; Säule bis 30 mm hoch; Mundscheibe bis 15 mm . Mauerblatt in Scapus und Scapulus unterteilt; Scapus graubraun, in der Mitte schmutzigweiß-gelblich; vier- oder rechteckige Tuberkeln; insbesondere distal von brauner detritushaltiger Cuticula überzogen; Scapulus dunkelbraun mit helleren Längswülsten. Margo hellgraubraun, tentakulat. Bis 96 (adulte Tiere stets 96) hyalin-graubräunliche Tentakel mit weißlicher Spitze; Oberseite proximal weißlich mit 2 rötlichvioletten Flecken. Mundscheibe bräunlichrosarot, Mesenterieninsertionen goldgelb umrandet; 2 keilförmige weiße Flecken senkrecht zur Richtungsachse. Acontien. • **Verwechslungsmöglichkeiten:** *H. alba* (weißer Scapus, rosa Scapulus, Tuberkeln schwach entwickelt), *Telmatactis forskalii*. • **Fortpflanzung:** IX–XI; meist getrenntgeschlechtlich, teilweise hermaphroditisch und vivipar. • **Lebensraum:** Bis 123 m; auf Schalenresten, Kalkkrotalgen, Bryozoen, Einsiedlerkrebse (AL). Leitform der Biozönose des bathyalen Schlammes; auch in Biozönose des Küstendetritus in 60–90 m. Bevorzugt Standorte mit leichter Bodenströmung. • **Verbreitung:** Gesamtes MM, NO-AL (europäische Küste bis Irland). Nur an bestimmten Stellen, dort gehäuft.

Hormathia alba (Andres, 1880) (*Paracalliactis mediterranea*) – Leuchtende Anemone

Fußscheibe breit, bis 25 mm ; Säule bis 26 mm hoch; Tentakelkrone bis 30 mm . Säule zylindrisch; weiß; mit schwach entwickelten Tuberkeln; undeutliche Unterteilung in Scapus und Scapulus; Cuticula leicht vom weißen Scapus ablösbar, oft nur noch proximal oder fleckig vorhanden; Scapulus glatt, leicht rosa. In expandiertem Zustand kleine Fossa sichtbar. 96 Tentakel in 5 Zyklen, konisch, entkamätsch, orange-pink transparent, kräftigerer Streifen an der aboralen Basis, weißer Fleck an der oralen Basis, manchmal mit 2 lachsfarbenen Längsstreifen. Mundscheibe hyalinweiß mit innerem weiß- bis orange-pinkem, auffälligem mittlerem und äußerem gelblichen Kreis von Flecken. Pharynx cremefarben mit bräunlichen Längsfurchen und 2 Siphonoglyphen. Acontien. Tiere in kontrahiertem Zustand sehr flach. Bläuliche Lumineszenz. Symbiose mit verschiedenen Einsiedlerkrebse; im flacheren Wasser oft zusammen mit *Calliactis parasitica*. • **Verwechslungsmöglichkeiten:** *H. coronata* (keine Lumineszenz). • **Fortpflanzung:** Gonadenentwicklung ab Frühherbst; getrenntgeschlechtlich und ovipar. • **Lebensraum:** 70–700 m; auf Küstendetritus und Schlamm. • **Verbreitung:** Westliches MM, NO-AL (West-Afrika, Makaronesien). Recht häufig. • **Anmerkung:** Möglicherweise handelt es sich bei *Paracalliactis lacazei* um ein Synonym von *H. alba*.

Paractinia striata (Risso, 1826) (*Parastephanauge paxi*)

Fußscheibe bis 10 x 25 mm; Säule bis 8 mm hoch; Mundscheibe bis 16 mm . Mauerblatt glatt, braun, proximal von dünner transparenter Cuticula überzogen, mit weißen/hellblauen, hellbraunen und dunkelbraunen Streifen; 6–12 Cincliden als weiße (seltener hellblau- oder lilafarbene) Erhebungen auf dem proximalen hellblauen Drittel. Margo tentakulat. Bis 96 (stets hexamer) braune Tentakel mit hyalinem Mittelstreifen auf der Oberseite, V. Zyklus weiß. Mundscheibe glasklar transparent; Mund hellblau, lila oder rosa umrandet; Pharynx schwach orangebräunlich mit 2 deutlichen Siphonoglyphen. Acontien. • **Verwechslungsmöglichkeiten:** *Actinia striata* (keine Acontien), *Sagartiogeton undatus* (nicht auf *Posidonia*). • **Fortpflanzung:** VI–IX; stets ovovivipar (befruchtete Eier werden in Schleimhülle abgegeben) und hermaphroditisch. • **Lebensraum:** Infralitoral; ausschließlich solitär auf Blättern des Seegrases *Posidonia oceanica*; bevorzugt leicht bewegte, planktonreiche Gewässer. • **Verbreitung:** Westliches MM (e). Kommt an wenigen Stellen vor, dort ist sie jedoch relativ häufig. • **Anmerkung:** Nach Tur (1991) ist *P. striata* keine gültige Art. Bei den von Schmidt beschriebenen Tieren handelt es sich nach ihm um *Parastephanauge paxi* Dufaure 1959.





Hormathia coronata



Hormathia coronata



Hormathia alba

Paractinia striata



Adamsia palliata



Calliactis parasitica



Calliactis parasitica

Adamsia palliata (O. F. Müller, 1776) (nicht Müller, 1788) (*A. carciniopados*) – Mantelaktinie 📷
 FuÙscheibe bis 100 mm; Mundscheibe bis 40 mm Mauerblatt glatt; schmutzig-weiÙ mit charakteristischen violetten Flecken, distaler Rand weiÙ; proximal mit dünner Cuticula und Cincliden. Margo tentakulat; Limbus gekerbt. Bis 384 hyalinweiÙe Tentakel. Mundscheibe sehr transparent, Mesenterien sichtbar; Pharynx weiÙ. Acontien weiÙ bis violett (siehe Bd 1, S. 432, Abb. 7.11b). • **Verwechslungsmöglichkeiten:** Keine. • **Ernährung:** Die Tentakelkrone unter der Mundöffnung des Krebses kann an Mahlzeiten des Krebses teilhaben und kehrt bei der Wanderung des Krebses wie ein Besen über den Boden. • **Fortpflanzung:** VI–VIII (MM), IX–X (AL); ovipar und getrenntgeschlechtlich. • **Lebensraum:** 3–200 m; ausschließlich auf Weichsubstrat, solitär in enger (fakultativer) Symbiose auf vom Einsiedlerkrebs *Pagurus prideaux* (oder *P. excavatus*, *P. forbesii*) bewohnten Schneckenschalen (selten auf *Maja* und *Carcinus*); im Infralitoral innerhalb der Biozönose der feinen Sande und des schlammigen Sandes flacher geschützter Gewässer sowie im Circalitoral innerhalb der Biozönose des Küstendetritus. • **Verbreitung:** Gesamtes MM, NO-AL (Kapverden bis Norwegen, Westsahara), Rotes Meer. Recht häufig. • **Anmerkung:** Der Krebs füttert seine Aktinie, löst sie beim Umzug aktiv los und hält sie so lange auf dem neuen Schneckengehäuse fest, bis sie sich festgehaftet hat. *A. palliata* scheidet chitinoses Sekret aus und kann so das Schneckengehäuse dem Wachstum des Einsiedlers anpassen. Die Nesselkapseln der Aktinie schützen den Krebs vor Feinden, bei Gefahr verlässt der Krebs jedoch auch manchmal Aktinie und Schneckenhaus. Nach Ates (1985) beschrieb O. F. Müller die Art vor Otto, sodass der korrekte Name *A. palliata* ist.

Calliactis parasitica (Couch, 1842) (nicht 1838) – Einsiedler-Seerose 📷
 FuÙscheibe bis 80 mm ; Säule bis 100 mm hoch, bis 35 mm . Mauerblatt glatt; mit Cincliden; teilweise mit dünner, leicht transparenter Cuticula; mit 12 gelblichen Längsstreifen, dazwischen 12 bräunliche Streifen mit unregelmäßigen gelblichen und dunkelbraunen Flecken. Margo tentakulat. Bis zu




768 (1536) kurze Tentakel in 8 Zyklen (konstant hexamer), hyalengelb (innen) bis braungrau (außen), mit braunen und weißlichen Flecken. Mundscheibe ockergelblich mit radialen braunen und weißen Streifen; Lippen und Pharynx orange. Bei Störung werden blitzschnell die weiß bis violetten Acontien ausgestoßen. Meist zu mehreren Individuen auf den Schalen verschiedener Schnecken, die von Einsiedlerkrebsen (*Dardanus* oder *Paguristes* sp.) bewohnt sind (siehe Bd. 1, S. 411, Abb. 6.96i und S. 432, Abb. 7.11a). • **Verwechslungsmöglichkeiten:** Keine. • **Ernährung:** Nicht-selektiv omnivor; v. a. Mollusken und Crustaceen. • **Fortpflanzung:** V–VIII; getrenntgeschlechtlich, ovipar oder selten vivipar. • **Lebensraum:** 2–650 m; im Infra- und Circalitoral meist innerhalb der Biozönosen des feinen und des schlammigen Sandes oder des Küstendetritus. • **Verbreitung:** Gesamtes MM, NO-AL (Nordsee bis Westsahara). Örtlich sehr häufig. • **Anmerkung:** Stark nesselnd. Bei dieser fakultativen Symbiose wird die Aktinie vom Krebs zu Nahrungsquellen getragen, der Krebs wird durch die Nesselzellen der Aktinie vor Octopussen und Fischen geschützt. Der Name *Calliactis rondeletii* (Delle Chiaje, 1828) ist ein Seniorsynonym (Manuel, 1981), aber vermutlich wird der gebräuchliche und viel verwendete Name *C. parasitica* beibehalten werden.

Paracalliactis robusta Tur, 1991 (ohne Foto)

Kontrahierte Tiere: Fußscheibe asymmetrisch, bis 51 mm ; Säule bis 14 mm hoch. Mauerblatt unterteilt in Scapus und Scapulus, ersterer mit Cuticula und Tenaculi; Mesenterieninsertionen durchscheinend. Ca. 50 Tentakel hexamer angeordnet, konisch; innere länger als die äußeren. 2 deutliche Siphonoglyphen; Acontien. 48 Mesenterienpaare regelmäßig in 4 Zyklen angeordnet, erster Zyklus steril. 2 Paar Direktiven. Konservierte Tiere mit weiß-gelblicher Säule und rötlich kastanienfarbigen Tentakeln. • **Verwechslungsmöglichkeiten:** Keine. • **Fortpflanzung:** Beide untersuchten Tiere waren weiblich. • **Lebensraum:** Auf Gastropoden. • **Verbreitung:** Westliches MM (Spanien: S von Barcelona). • **Anmerkung:** Artbeschreibung existiert nur auf Microfiche in katalanischer Universität, keine Typusexemplare ausgewiesen; Gültigkeit umstritten. Eine Beschreibung in einer weiter verbreiteten Sprache und Zeitschrift wäre wünschenswert.

Amphianthus dohrnii (v. Koch, 1878) 

Fuß- und Mundscheibe bis 15 mm (25 mm) ; Säule bis 10 mm hoch, in der Mitte 5 mm . Mauerblatt glatt; schmutzigweiß bis fleischfarben, mit zahlreichen karminroten Längsflecken; nur einzelne Cincliden. Margo tentakulat; Limbus weißgold. Bis zu 80 (96) schmutzigweiße, unregelmäßig angeordnete, an der Basis karminrote Tentakel. Mundscheibe hyalinschmutzigweiß, Mesenterieninsertionen sichtbar; Pharynx gelbweiß mit 1 (–3) Siphonoglyphen. Acontien weiß. • **Verwechslungsmöglichkeiten:** Keine. • **Ernährung:** Planktivor. • **Fortpflanzung:** V–VII; getrenntgeschlechtlich und ovipar; ungeschlechtlich (Laceration). • **Lebensraum:** 10–1 000 m; meist unteres Circalitoral und Bathyal; in der Biozönose des Schelfdetritus, des kompakten bathyalen Schlammes und selten der Hochseefelsen. Auf großwüchsigen Hydroiden und Gorgonien (epiök), oft dicht gedrängt in Gruppen. • **Verbreitung:** Vermutlich gesamtes MM¹, NO-AL (Nordsee bis Westsahara). Nicht häufig (möglicherweise abnehmend).

Actinauge richardi (Marion, 1882) 

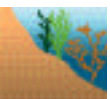
Fußscheibe bis 80 mm ; Säule bis 120 mm hoch. Mauerblatt schmutzigweiß, grün oder rot getönt; in Scapus und Scapulus unterteilt; Scapus mit mehr oder weniger entwickelter Cuticula und 12 Reihen fester Tuberkeln, endend in einem Ring von 12 prominenten Koronaltuberkeln; keine Cincliden; Scapulus mit 24 in Paaren angeordneten Längsrippen. Fußscheibe meist in Form einer runden Höhle eingestülpt, die eine Kugel von Sand oder Schlamm umschließt. Bis zu 96 moderat bis lange Tentakel hexamer in 5 Zyklen angeordnet, die der inneren Zyklen mit weißer mesogloealer Schwellung an der aboralen Basis; Färbung variabel: weiß, braun, rot, etc.; oft längs gestreift. Mundscheibe weiß, braun, rot, etc.; Pharynx braun; 2 Siphonoglyphen. Sphincter sehr stark; 6 vollständige Mesenterienpaare, 2 Paar Direktiven. Acontien. • **Verwechslungsmöglichkeiten:** Keine. • **Lebensraum:** 50–2 000 m; auf schlammigem oder sandigem Boden. Meist frei im Substrat mit dem Schlammball als Anker, selten auf Steinen oder Muscheln. • **Verbreitung:** Vermutlich gesamtes MM, NO-AL (Norwegen bis Westsahara). Im MM eher selten bzw. schwer zu finden.

Familie Isophellidae Stephenson, 1935

Flache Fußscheibe und Acontien. Mauerblatt selten glatt, häufig unterteilbar in Scapus und Scapulus. Scapus oft mit Tenaculi und Cuticula, Scapulus glatt. Bis zu 12 vollständige Mesenterienpaare.

Telmatactis forskalii (Ehrenberg, 1834) – Braune Seerose 

Fußscheibe bis 20 mm ; Säule bis 35 mm hoch (nachts bis max. 800 mm), bis 23 mm ; Tentakel bis 200 mm. Mauerblatt in Scapus und Scapulus unterteilt; Scapus schmutziggelb bis braunrot; von Cuticu-

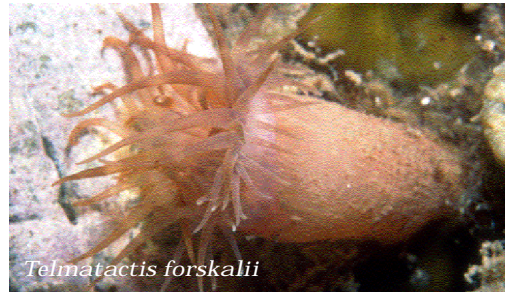




Actinauge richardi



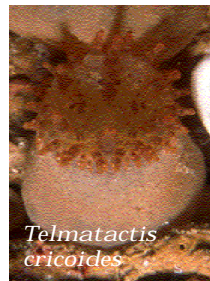
Amphianthus dohrnii



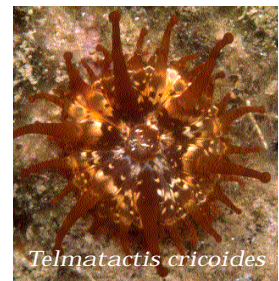
Telmatactis forskalii



Telmatactis solidago



Telmatactis cricoides




Telmatactis cricoides

la bedeckt; mit zahlreichen Tenaculi; Scapulus kurz, glatt und grau bis violett; vom Scapus durch einen charakteristischen feinen karminroten Ring getrennt. Bis zu 96 (adulte Tiere immer 96, hexamer) gelblichbraune bis rostbraune Tentakel, Spitze heller, Basis dunkler, nahe der Mitte auf der Oberseite ein weißer Doppelfleck; konisch. Auf der Mundscheibe Mesenterieninsertionen als weiße Radien erkennbar; Pharynx leuchtend rotorange; 2 Siphonoglyphen. Acontien. Färbung sehr variabel. Nachtaktiv. • **Verwechslungsmöglichkeiten:** *T. solidago*, *T. cricoides* (beide kein roter Ring am Scapus), *Hormathia coronata*. • **Fortpflanzung:** IX–XI; getrenntgeschlechtlich und ovipar. • **Lebensraum:** V. a. im Flachwasser, bis 100 m; im Infralitoral meist in kleinen Gruppen in Felsspalten, Vertiefungen und Höhlen der Biozönose der photophilen Algen, des Précoralligène oder der unteren mediolitoralen Felsen; im Circalitoral solitär meist auf steil abfallenden sekundären Hartböden des Coralligène. • **Verbreitung:** Gesamtes MM, subtropischer NO-AL (nicht England). Nicht selten; an stark belichteten Stellen teilweise sehr häufig.

Telmatactis solidago (Duchassaing und Michelotti, 1864) 

Fuß- und Mundscheibe klein; Säule bis 60 mm hoch (max. 100 mm), bis 6 mm (max. 20–30 mm). Größe und Form der Art sehr variabel. Mauerblatt in Scapus und Scapulus unterteilt. Scapus sandfarben bis rostig-ockerfarben; Scapulus weiß bis cremefarben. Bis zu 48 (meist 24, vielleicht bis zu 96) kurze Tentakel, weißlich bis cremefarben, proximal mit einem auffälligen braunen „W“-Muster. Mundscheibe weiß bis cremefarben und braun. Acontien. • **Verwechslungsmöglichkeiten:** *T. forskalii* (roter Ring am Scapus), *T. cricoides* (knopfartige Tentakelspitzen). • **Lebensraum:** Flachwasser; in schlammigem Sand unter und zwischen Steinen. • **Verbreitung:** östliches MM, (sub)tropischer AL, Karibik. Im MM selten.

Telmatactis cricoides (Duchassaing, 1850) – Keulenanemone 

Säule bis 60 mm hoch, bis 20 mm . Mauerblatt in Scapus und Scapulus unterteilt, Letzterer schmal; orange bis graubraun. Bis zu 70–90 Tentakel irregulär in 5 Zyklen angeordnet; an den Enden charakte-



ristisch knopfartig mit radialen Längsrinnen; rotbraun, vielfarbig, besonders die älteren mit dunkler Basis und charakteristischem „B“-Muster. Mundscheibe bräunlich, vielfarbig. Farbe der Art sehr variabel: rot, orange bis braun mit grau oder weiß. Tentakel und Mundfeld gleich- oder verschiedenfarbig. Acontien. Oft in Symbiose mit etlichen verschiedenen Krebsarten, v. a. Garnelen, die zwischen den Tentakeln oder am Fuß leben. Nachtaktiv. • **Verwechslungsmöglichkeiten:** *T. forskalii* (roter Ring am Scapus), *T. solidago* (keine knopfartigen Tentakelspitzen). • **Lebensraum:** 0–42 m; an der Unterseite großer Steine. • **Verbreitung:** Östliches MM, (sub)tropischer AL, Karibik. Lokal z. T. recht häufig. • **Anmerkung:** Außergewöhnlich große Formen auf Madeira und den Kanarischen Inseln (Mundscheibe bis 200 mm).

Familie Sagartiidae (Gosse, 1858)

Flache Fußscheibe und Acontien. Mauerblatt glatt oder mit verschiedensten hervortretenden Strukturen, oft mit Cincliden. Mindestens 12 vollständige Mesenterienpaare. Anemonen meist zart, oft kräftig gefärbt.

Sagartia elegans (Dalyell, 1848) – Zieranemone, Tangrose

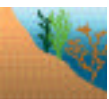
Fußscheibe bis 35 mm ; Säule bis 45 mm hoch, bis 30 mm ; Mundscheibe bis 30 mm . Sehr variabel in Form und Färbung. Mauerblatt zylindrisch; braunrot, weißlich braun bis orange; v. a. distal mit zahlreichen unterschiedlich großen, unregelmäßig angeordneten, grauweißen Verrucae, selten mit anhaftenden Partikeln; proximal mit Längsstreifen. Limbus kaum gekerbt; Margo tentakulat. Bis zu 192 konisch zulaufende Tentakel (meist unregelmäßig angeordnet, selten hexamer) in 6 Zyklen, etwa so lang wie der Mundscheibendurchmesser; Oberseite der Tentakel oft mit wenigen Streifen. Mundscheibe und Tentakel können auch einheitlich weiß, rosa oder zinnoberrot sein. Fangtentakel vorhanden, Pharynx mit 1–2 Siphonoglyphen. Z. T. werden die Farbvarietäten *miniata*, *rosea*, *aurantiaca*, *venusta* und *nivea* unterschieden. Bei Störung werden reichhaltig Acontien durch die Cincliden ausgestoßen. Tier fest am Substrat haftend. • **Verwechslungsmöglichkeiten:** *Sagartia troglodytes* (Säule meist mit Partikeln, Acontien werden schnell ausgestoßen), *Actinothoe sphyrodeta* (keine Verrucae), junge Individuen von *Cereus pedunculatus*. • **Ernährung:** Detrito- und planktivor. • **Fortpflanzung:** Getrenntgeschlechtlich und ovipar, ungeschlechtlich durch Laceration. • **Lebensraum:** Mittlerer Gezeitenbereich bis 100 m; einzeln oder in Gruppen; meist auf Hartsubstrat in Spalten, unter Steinen, in Höhlen, unter Überhängen oder auf dem Rhizoid großer Tange, innerhalb der Biozönose des Küstendetritus als Aufsitzer auf der Seescheide *Microcosmos sulcatus*. • **Verbreitung:** NO–AL (europäische Küste bis zum Kattegatt, Island), vermutlich gesamtes MM¹. Im Mittelmeer nicht häufig. • **Anmerkung:** Empfindlich gegen Kälte: Populationen in den Niederlanden nicht dauerhaft.

Sagartia troglodytes (Price in Johnston, 1847) – Witwenrose

Fußscheibe bis 50 mm ; Säule bis zu 120 mm hoch; Tentakelkronen bis 50 mm . Habitus der Tiere im adulten Zustand sehr konstant. Mauerblatt mit Cincliden und im distalen Bereich unregelmäßig angeordneten unauffälligen Verrucae, an denen meist Partikel anhaften; Färbung sehr variabel: grau-weiß, olivgrün, fleischfarben oder gelblich-grau, untere Hälfte mit blassen Streifen; oft mit lockerer Haut aus Schleim und Detritus um den unteren Teil des Mauerblattes. Margo tentakulat. Bis zu 192 Tentakel in 6 Zyklen, konisch, nicht sehr lang; meist mit B-förmigem Muster an der Basis der Tentakel. Fangtentakel vorhanden. Farbe von Mundscheibe und Tentakeln extrem variabel: fast alle Farben außer rot, mit oder ohne Muster. Pharynx mit 2 tiefen Siphonoglyphen. Acontien werden bei Störung nicht sofort ausgestoßen. • **Verwechslungsmöglichkeiten:** *S. elegans* (Säule meist ohne Partikel, Acontien werden nicht ausgestoßen), *S. ornata*, *Sagartiogeton undatus* sowie *S. entellae*, junge Individuen von *Cereus pedunculatus*. • **Fortpflanzung:** III–VIII; getrenntgeschlechtlich und ovipar, selten hermaphroditisch. Nach Excoffon und Zamponi (1999) Spermaphoren in Männchen (AL). • **Lebensraum:** 0–50 m, in eurythermen und euryhalinen Lagunen auf *Mytilus* oder Sabellen, vergraben in Kies oder Schlamm und an kleinen Objekten unter der Oberfläche befestigt, auf Fels, Kelp-Rhizomen, in Spalten; auch in stark verunreinigten Gewässern und im Brackwasser. • **Verbreitung:** AL, MM (westliches MM, Adria). Im Mittelmeer sehr selten. • **Anmerkung:** Nach Ates und den Hartog (in Vorb.) ist Schmidt's (1972) *S. troglodytes* nicht mit *Sagartia troglodytes* aus dem AL identisch. Hier sind weitere Untersuchungen nötig. Massenstrandungen aus England und den Niederlanden bekannt. Bei der früher als Farbvarietät geführten var. *ornata* handelt es sich nach Shaw et al. (1987) um die atlantische Art *Sagartia ornata* (Gosse, 1860).

Cereus pedunculatus (Pennant, 1777) – Seemannsliebchen, Sonnenrose

Fußscheibe bis 45 mm ; Mundscheibe bis 70 mm (150 mm). Habitus substratabhängig; Säule im Weichsubstrat zylinderförmig. Mauerblatt braungrün bis rötlichgelb (proximal heller); im distalen Drittel mit unscheinbaren Cincliden und auffälligen hellgrauen Verrucae, an denen meist Partikel haften. Margo tentakulat. Bis zu 768 kurze konische Tentakel in 8 Zyklen (adulte Tiere hexamer); mehr oder






weniger stark gefleckt. Fangtentakel vorhanden. Mundscheibe überhängend und weit ausladend; teilweise gelappt; graubraun; Mesenterieninsertionen als zahlreiche hyaline Linien erkennbar. Färbung von Mundscheibe und Tentakeln sehr variabel: weißgrau, rötlichgelb bis bräunlich, oft grob gescheckt bis fein gezeichnet. Pharynx mit 2 Siphonoglyphen. Bei Störung werden zahlreiche Acontien ausgestoßen. Haftet fest am Untergrund; schließt sich bei starker Besonnung. Gehalt an Zooanthellen standortabhängig, wirkt farblich dem Untergrund angepasst (siehe Bd. 1, S. 435, Abb. 7.14a,b). • **Verwechslungsmöglichkeiten:** (Nur junge Individuen) *Sagartia elegans* sowie *S. troglodytes*. • **Ernährung:** Opportunistischer omnivorer Filtrierer und Partikelfresser; v. a. Crustaceen. • **Fortpflanzung:** VII–IX; getrenntgeschlechtlich oder zwittrig, ovipar oder vivipar. Apomiktische Parthenogenese. • **Lebensraum:** Mittlerer Gezeitenbereich bis 80 m; im Infralitoral und Circalitoral innerhalb der Biozönose der photophilen Algen (*Cystoseira*, nicht in *Posidonia*-Wiesen) oder des Präcoralligäne bzw. des schlammigen Sandes geschützter Gewässer und des Küstendetritus. Manchmal auch im Brackwasser. In sedimentgefüllten Spalten, auf Schalen, Felsen oder Steinen, unter Überhängen; Körper meist im Sediment vergraben. Nahe der Oberfläche oft in dichten Ansammlungen in Felsspalten. • **Verbreitung:** Gesamtes MM, NO-AL. Häufig. (Abbildungen siehe auch Bd. I, S. 435)

Sagartiogeton undatus (Müller, 1788) 

Fußscheibe weit ausgebreitet, bis 25 mm (60 mm) ; Säule bis 30 mm (120 mm) hoch, bis 15 mm ; Mundscheibe bis 18 mm . Mauerblatt zylindrisch; glatt; gelblichweiß, rötlichgelb bis grünlichbraun, unregelmäßig rotbraun gesprenkelt; Mesenterieninsertionen fein rötlichbraun umrandet; distale Cinciden braunrötlich umrandet. Bis zu 192 transparente konische Tentakel in 6 Zyklen; länger als der Mundscheibendurchmesser; mit seitlichem braunen Längsstreifen, Oberseite weiß gefleckt. Mundscheibe opakweiß, mit peripherem gelbweißem Fleck, Mesenterieninsertionen und Pharynx ockergelb; 2 Siphonoglyphen. Tiere im kontrahierten Zustand stark abgeflacht. Acontien werden bei Störung erst



spät ausgestoßen. • **Verwechslungsmöglichkeiten:** *Sagartia elegans*, *S. troglodytes*, *Cereus pedunculatus* (alle Verrucae), sowie *Sagartiogeton entellae* (Färbung und Habitus). • **Fortpflanzung:** VII–IX; getrenntgeschlechtlich und ovipar. • **Lebensraum:** 0–100 m; innerhalb der Biozönosen der eurythermen und euryhalinen Lagunen/Flussmündungen sowie stellenweise in Biozönosen der feinen Sande und des schlammigen Sandes geschützter Gewässer; auf Detritusböden, im Coralligene oder auf *Posidonia*-Wiesen. An Fels, befestigt an Objekten unter der Oberfläche und nur mit dem Tentakelkranz aus dem Substrat ragend oder unter Steinen. Meist solitär auf leeren Muschelschalen. • **Verbreitung:** Gesamtes MM, SM, AL (europäische Küste bis Dänemark). Nicht selten, stellenweise sehr zahlreich.

Sagartiogeton entellae Schmidt, 1972 (*S. laceratus*?) 

Fußscheibe bis 25 mm x 13 mm; Säule bis 25 mm hoch, bis 18 mm ; Mundscheibe bis 22 mm . Mauerblatt glatt; hellgelblichrot; unregelmäßige, leicht wellenförmige rote Längsstreifen, proximal und distal gelblichweiße Längsflecken; v. a. distal rotumrandete Cincliden. Margo tentakulat. Bis zu 104 konische Tentakel; knapp so lang wie der Mundscheibendurchmesser; hyalinrötlich-transparent mit oberseits gelblichweißen Flecken. Mundscheibe gelblichrot; Mesenterieninsertionen gelblichweiß; senkrecht zur Richtungssachse 2 keilförmige dunkle Flecken. Pharynx gelbrot. Acontien. • **Verwechslungsmöglichkeiten:** *Sagartia elegans* sowie *S. troglodytes* (beide Verrucae), *Sagartiogeton undatus* (Färbung und Habitus). • **Fortpflanzung:** Getrenntgeschlechtlich, ovipar. • **Lebensraum:** 40–90 m; Biozönose des terrigenen/terrestrischen Schlammes. • **Verbreitung:** MM (westliches MM, Adria) (e). Regelmäßig, aber zerstreut. • **Anmerkung:** Nach Tur (1991) ist *S. laceratus* aus dem Atlantik synonym mit *S. entellae*.

Actinothoe sphyrodeta (Gosse, 1858) 


Fußscheibe bis 20 mm ; Fußscheibe etwas breiter als die Säule; Tentakelkrone bis 30 mm (40 mm) . Mauerblatt kurz; transparent schmutzigweiß oder grünlich, selten blau-grünlich oder bräunlich, mit weißen Längsflecken, die oft Streifen bilden; Cincliden distal als transparente Punkte. Margo tentakulat. Bis zu 120 meist unregelmäßig angeordnete konische Tentakel in 5–6 Zyklen; dick im Verhältnis zum Körper; transparent weiß. Mundscheibe weiß, gelb oder orange, teils gefleckt, mit dunklen Flecken an der Basis der Tentakel. Tiere in kontrahiertem Zustand sehr flach. Bei Störung werden Acontien sofort und zahlreich ausgestoßen. • **Verwechslungsmöglichkeiten:** *Sagartia elegans* (Verrucae). • **Fortpflanzung:** ungeschlechtlich durch Längsteilung, ovipar. • **Lebensraum:** 0–40 m; unter Steinen, auf Algen, in Gezeitentümpeln, an vertikalen oder überhängenden Felsen, in Höhlen. • **Verbreitung:** NO-AL (europäische Küste bis Shetlandsinseln, Kanarische Inseln), westliches MM (S-Spanien). Im Mittelmeer selten.

Kadophellia bathyalis Tur, 1991 (ohne Foto)

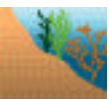
Fußscheibe bis 9 mm (14 mm) ; Säule bis 4 mm , bis 2 mm (4 mm) hoch; Tentakel bis 8 mm lang. Mauerblatt unterteilt in Scapus und Scapulus, ersterer mit leicht ablösbarer brauner Cuticula und deutlichen Tenaculi; keine Cincliden. Limbus glatt. Ca. 50 relativ lange Tentakel in hexameren Zyklen; entakmisch mit abgerundeter Spitze. 2 deutliche Siphonoglyphen. 4 Mesenterienzyklen, die ersten beiden perfekt und fertil. 2 Paar Direktiven. Acontien. Konservierte Exemplare kontrahiert, fest und rau, Scapus gelblich gefärbt, Scapulus kastanienfarben, Fußscheibe transparent, Tentakel kastanienbraun mit dunklerer Basis. • **Verwechslungsmöglichkeiten:** *Sagartiogeton laceratus* (AL). • **Fortpflanzung:** Ovipar und getrenntgeschlechtlich. • **Lebensraum:** 800–1 350 m; in Gruppen auf Harts substrat, auch auf PVC oder anderem anthropogenen Substrat. • **Verbreitung:** Westliches (Taragona) und östliches (Erastothernes Seamount) MM (e). Vermutlich an wenigen Stellen, dort jedoch gehäuft. • **Anmerkung:** Artbeschreibung existiert nur auf Microfiche in katalanischer Universität, keine Typusexemplare ausgewiesen; Gültigkeit umstritten. Eine Beschreibung in einer weiter verbreiteten Sprache und Zeitschrift wäre wünschenswert.

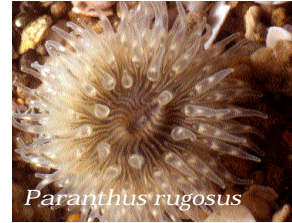
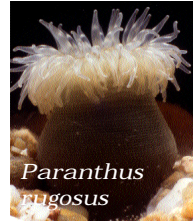
Familie Actinostolidae Carlgren, 1932

Flache Fußscheibe, oft dickes Mauerblatt; keine Acontien. Mauerblatt glatt, selten mit Tuberkeln oder Papillen, keine Verrucae oder Acrorhagi. Tentakel hexamer angeordnet, teilweise aboral verdickt und mit Nesselkapselbatterien. Manchmal Mesenterien jüngerer Paare ungleich entwickelt; meist 12 oder mehr vollständige Mesenterienpaare.

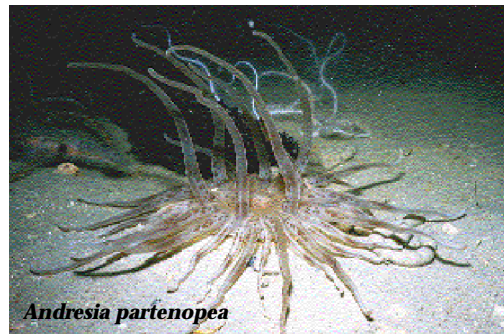
Paranthus rugosus (Andres, 1880) 

Fußscheibe bis 10 mm ; Säule bis 60 mm hoch, bis 8 mm ; Mundscheibe bis 13 mm . Mauerblatt lang und glatt; transparent schmutzigweiß oder grünlich; Mesenterieninsertionen sichtbar. Form des Mauerblattes sehr variabel, im kontrahierten Zustand mit Längsfalten. Bis zu 96 hexamer angeordnete konische Tentakel in 5 Zyklen; kürzer als Mundscheibendurchmesser; hyalintransparent mit medianem dunklem Längsstreifen an der Oberseite, in der Mitte von 2 oder mehr goldgelben pfeilförmigen Flecken





unterbrochen. Tentakel des ersten Zyklus auf der Mitte der Mundscheibe. Mundscheibe graubraun-grünlich, Mesenterieninsertionen goldgelb umrandet. Mund und Pharynx grauweiß. Tier kontrahiert und öffnet sich schnell. • **Verwechslungsmöglichkeiten:** Keine. • **Fortpflanzung:** VI – VIII; getrenntgeschlechtlich und ovipar. • **Lebensraum:** Biozönose des schlammigen Sandes flacher geschützter Gewässer und stark verunreinigter Sedimente. Stets solitär; Säule tief im weichen Sediment vergraben, die Fußscheibe liegt lose im Sediment. • **Verbreitung:** MM (westliches MM, Adria), AL (Frankreich). Regelmäßig aber zerstreut.




Tribus Endomyaria Stephenson, 1921

Charakteristik : Sphincter endodermal, selten fehlend. Fußscheibe flach oder selten blasenartig. Mauerblatt unterschiedlich strukturiert, teilweise in Regionen unterteilbar. Mesenterien gewöhnlich hexamer in Zyklen angeordnet. Tentakel in alternierenden Zyklen oder radial angeordnet. Keine Acontien.

Familie Andresiidae Stephenson, 1922

Physaähnlicher Fuß ohne Basilamuskulatur. Mauerblatt glatt. Sphincter circumscripht oder circumscripht-diffus. Zahlreiche vollständige Mesenterienpaare.

Andresia partenopea (Andres, 1883) – Grabende Anemone (nicht *A. parthenopea*)  Fußscheibe bis 25 mm ; Säule bis 200 mm hoch, bis 50 mm ; Mundscheibe bis 13 mm . Säule bis 25 cm im Sediment vergraben. Mauerblatt in Scapus und Capitulum unterteilt. Scapus glatt; rötlich-braun, Mesenterieninsertionen sichtbar; Capitulum undeutlich; Fossa schwach ausgebildet. Margo gekerbt. Bis zu 48 konische bräunliche Tentakel in 4 Zyklen; länger als Mundscheibendurchmesser; entakmähsch, wenig retraktile; mit hyalinem Ring an der Basis und hellerer Spitze; können bei ungünstigen Bedingungen autotomiert werden. Äußere Tentakel liegen flach auf dem Grund, während die inneren senkrecht nach oben gerichtet sind. Mundscheibe rötlichbraun, Radien des letzten Zyklus heller; Pharynx graubraun mit 2 tiefen Siphonoglyphen. 24 Mesenterienpaare, alle perfekt und fertil. Färbung der Tiere variiert ja nach Standort und Alter. Jungtiere heller, zum Teil mit weißlichen Flecken auf Mundscheibe und Tentakeln; Tentakel oft noch sehr unregelmäßig. • **Verwechslungsmöglichkeiten:**



Gering; *Paranemonia cinerea* (anderes Biotop). • **Fortpflanzung:** VII–IX; getrenntgeschlechtlich und ovipar. • **Lebensraum:** 6–55 m; stets solitär im Weichsubstrat vergraben in der Biozönose des schlammigen Sandes flacher geschützter Gewässer; im Circalitoral im schlammigen Detritus. Meidet Bewuchs. • **Verbreitung:** Vermutlich gesamtes MM, AL (Frankreich). Regelmäßig aber zerstreut.

Familie Edwardsiidae Andres, 1880

Grabende Anemonen. Verlängerte, wurmförmige Säule; oft in 2 oder mehr Regionen unterteilt (Scapus, Scapulus, Capitulum); meist mit Cuticula. Aborales Ende (Physa) rund, gewöhnlich mit adhäsiven Verrucae. Ohne Sphincter, Basilar-muskulatur und Acontien. 4 perfekte Mesenterienpaare (Macronemen), davon 2 Paar Direktiven.

Edwardsia claparedii (Panceri, 1869)

Säule bis 120 mm lang, bis 8 mm . Mauerblatt unterteilt in Physa, Scapus, Scapulus und Capitulum; Scapus lang, mit Cuticula und Ansammlungen von Nesselkapseln (Nemathybomes*) sichtbar als kleinen Tuberkeln in 8 Längsreihen; Cuticula rostrot oder braun; Scapulus durchscheinend, cremefarben oder braun, längsgestreift oder gepunktet. Physa ohne Cuticula. 16 sehr lange Tentakel in 2 Zyklen (8+8); farblos transparent mit kleinen rotbraunen und größeren weißlichen Flecken; innere kürzer. Mundscheibe cremefarben bis gelblich mit kleinen orangefarbenen Punkten, meist mit einem schwachen braunen Sternmuster. • **Verwechslungsmöglichkeiten:** *Scolanthus callimorphus* (in Sand oder Kies; Physa mit Cuticula und Nemathybomes; Cnidom der Nemathybomes). • **Lebensraum:** Niedrigwasserlinie bis 92 m; Säule eingegraben im Schlamm oder schlammigen Sand oft zwischen Seegras (*Zostera*). • **Verbreitung:** NO-AL (europäische Küste bis England), vermutlich gesamtes MM, SM. Im MM selten. • **Anmerkung:** Wurde lange als *Edwardsia callimorpha* bezeichnet.

Scolanthus callimorphus (Gosse, 1853) (*Isoedwardsia mediterranea*, *Alfredus lucifugus*)

Säule bis 140 mm lang (im Sediment eingegraben 180 mm), bis 12 mm ; Tentakelkrone bis 80 mm . Mauerblatt unterteilt in Physa, Scapus und Scapulus; Scapus langgestreckt, gerunzelt; Physa und Scapus mit Ansammlungen von Nesselkapseln (Nemathybomes) und brauner Cuticula; Scapulus violettbraun mit cremefarbenem Muster. 16 sehr lange Tentakel in 2 Zyklen (5+11); Innere deutlich kürzer; untere Hälfte transparent, obere Hälfte braun mit zur Spitze hin größer werdenden cremefarbenen Sprenkeln; innere Tentakel mit schwarzem Ring an der Basis, äußere mit aboralem weißem Fleck an der Basis. Mundscheibe gelbbraun oder cremefarben mit einem definierten braunen Bogen- oder Sternmuster. 1 undeutliche Siphonoglyphe. • **Verwechslungsmöglichkeiten:** *Edwardsia claparedii* (in schlammigem Sand; Physa ohne Cuticula und Nemathybomes). • **Lebensraum:** Niedrigwasserlinie bis ca. 25 m (86 m?) in Küstennähe; Säule in Sand oder Kies eingegraben, oft zwischen Seegras (*Zostera nana*). • **Verbreitung:** Vermutlich gesamtes MM, NO-AL (europäische Küste bis England). Im MM selten. • **Anmerkung:** Gräbt „Kopf voran“. In früherer Literatur häufig mit *Edwardsia callimorpha* verwechselt.

Familie Condylanthidae Stephenson, 1922

Mauerblatt meist in Scapus und Scapulus unterteilt. Manchmal mit Pseudorandsäckchen. Wenige Tentakel; 1 oder 2 Siphonoglyphen. Mesenterien in Micro- und Macronemen unterteilt; wenige Macrone-men. Basilar-muskulatur kann fehlen.

Segonzactis platypus Riemann-Zürneck, 1979 (ohne Foto)

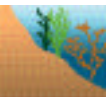
Fußscheibe sehr breit, 18–27 mm ; Säule 5–10 mm . Mauerblatt in Scapus und Scapulus unterteilt; Cuticula des Scapus mit kleinen Fremdkörpern, im konservierten Zustand leicht ablösbar. Pseudorandsäckchen Mesenterieninsertionen an der Fußscheibe durchscheinend. 8 (10) stumpfe und konische Tentakel. Pharynx mit 1 deutlichen ventralen Siphonoglyphen. 8 komplette Mesenterien; Retraktoren der Macronemen und Parietobasilar-muskulatur stark; keine Basilar-muskulatur; Sphincter schwach. • **Fortpflanzung:** Getrenntgeschlechtlich. • **Lebensraum:** 80–1 200 m (MM), 2 400–2 800 m (AL); im AL immer mit der Corallimorpharia *Nectactis singularis*; in der Ägäis im Coralligene und an hydrothermalen Quellen. • **Verbreitung:** AL (Golf von Biskaya), östliches MM (Ägäis³). Im MM vermutlich selten.

Familie Halcampoididae Appellöf, 1896

Anemonen mit mehr oder weniger verlängerter Säule, manchmal in mehrere Regionen unterteilt (Physa, Scapus, Scapulus); ohne Cuticula. Aborales Ende rund (Physa); ohne Basilar-muskulatur. Kein Sphincter; 6 oder 7 perfekte Mesenterienpaare; 2 Siphonoglyphen.

Halcampoides purpurea (Studer, 1878) (*H. elongatus*) Artkomplex

Säule bis 100 mm lang (im Sediment eingegraben viel länger). Säule verlängert; schmutzigweiß oder





Edwardsia claparedii



Scolanthus callimorphus



Scolanthus callimorphus



Halcampoides elongata (?)



Anemonactis mazellii

fleischfarben; nicht in unterschiedliche Regionen unterteilt; Mesenterieninsertionen manchmal kräftig grün; meist mit weißem Streifen im distalen Bereich. Physa mit Cincliden. 12 sehr lange Tentakel (bis 100 mm); im expandierten Zustand spitz zulaufend; oft distal ins Rotbraune übergehend, mit weißem Punkt an der Basis. Tentakel und Mundscheibe durchscheinend graubraun; Mundscheibe klein, mit rötlichen Linien an den Mesenterieninsertionen; Mundöffnung und Pharynx manchmal kräftig grün; 2 Siphonoglyphen. Manchmal ganze Tiere leicht rötlich oder pink. Wahrscheinlich nur nachtaktiv. • **Verwechslungsmöglichkeiten:** *Peachia cylindrica* (Conchula), andere Arten des Artkomplexes. • **Lebensraum:** 3 (in Höhlen) bis mindestens 1000 m; Säule in Schlamm, Sand, Kies eingegraben; immer von der Küste entfernt. • **Verbreitung:** Kalttemperierte und subpolare Regionen beider Hemisphären; westliches MM. Im Mittelmeer selten. • **Anmerkung:** Nach Riemann-Zürneck (1993) und López-González (2001, im Druck) versteckt sich hinter diesem Namen ein ganzer Artenkomplex: u. a. sind var. *mediterranea* (Boero et al., 1991) und *H. elongatus* (Carlgren in Stevens, 1912) möglicherweise eigene Arten.

Familie Haloclavidae Verrill, 1899

Säule meist verlängert, manchmal relativ kurz und kräftig. Gewöhnlich in mehrere Regionen unterteilt; ohne Cuticula. Aborales Ende rund (Physa). Sphincter fehlend oder schwach endodermal; ohne Basillarmuskulatur. Mindestens 6 perfekte Mesenterien; nicht in Macro- und Micronemen unterteilt; eine Siphonoglyphe, die manchmal mehr oder weniger vom Pharynx getrennt und aboral verlängert ist.

Anemonactis mazellii (Jourdan, 1880)


Säule bis 120 mm lang, bis 25 mm ; in kontrahiertem Zustand kurz. Mauerblatt undeutlich in Physa und Scapus unterteilt; winzige blasse Papillae über das gesamte Mauerblatt verteilt; Cincliden auf Physa und unterem Teil des Mauerblattes. Physa kann auf festem Untergrund eine kleine, haftende Fußscheibe ohne Limbus formen. 20 Tentakel in 2 Zyklen (10+10); zylindrisch mit knopfartiger Spitze; expandiert sehr lang. Farbe der Tiere sehr variabel: Mauerblatt weiß, orange, rot oder braun, meist im oberen Bereich mit weißen oder cremefarbenen Flecken oder Streifen. Mundscheibe und Tentakel cremefarben, orange oder farblos; Mesenterieninsertionen meist braun. Tentakel mehr oder weniger braun oder rötlich gesprenkelt. Kein Sphincter. 10 Paar perfekte Mesenterien. • **Verwechslungsmöglichkeiten:** *Mesacmaea mitchellii* (Tentakelhaltung), *Peachia cylindrica* (12 Tentakel, Conchula).



- **Lebensraum:** 3–650 m; Säule eingegraben in Schlamm, Sand oder Kies; immer von der Küste entfernt.
- **Verbreitung:** NO-AL (europäische Küste bis Skandinavien, Makaronesien), N-Pazifik, MM (westliches MM, Adria). Im Mittelmeer selten.

Mesacmaea mitchellii (Gosse, 1853) 

Säule bis 80 mm lang, bis 50 mm ; ziemlich kompakt, im expandierten Zustand wie eine verlängerte Birne, kontrahiert fast kugelförmig. Mauerblatt deutlich in Scapus und Scapulus unterteilt; Scapus meist mit Cuticula oder inkrustiertem Sand. Mauerblatt beige, braun, orange oder rot; aboral blasser mit durchscheinenden Mesenterieninsertionen; Scapulus transparent grau mit leichten weißen Markierungen. Rundes aborales Ende (Physa) kann auf festem Untergrund eine kleine, fest haftende Fußscheibe ohne Limbus formen. Bis zu 36 Tentakel in 3 Zyklen; im expandierten Zustand sehr lang, spitz zulaufend. Erster Zyklus mit 7 meist die Mundscheibe bedeckenden Tentakeln; weitere Zyklen mit Gruppen von 1, 3 bzw. 5 Tentakeln. Tentakel transparent graubraun mit dunkelweißem Muster an der Basis und dunkler Medianlinie im äußeren Bereich. Mundscheibe graubraun, cremefarben oder rötlich, meist mit dunklerem Ring um die Mundöffnung und breiten dunklen Radiärstreifen auf der Tentakelbasis. Pharynx meist mit roter Zeichnung. Schwacher endodermaler Sphincter. Alle Mesenterien perfekt, Anzahl wie Tentakel. • **Verwechslungsmöglichkeiten:** *Anemonactis mazellii* (Tentakelendknöpfe), *Peachia cylindrica* (12 Tentakel, Conchula). • **Lebensraum:** 15–100 m; Säule eingegraben in Sand oder Kies; immer von der Küste entfernt. • **Verbreitung:** NO–AL (europäische Küste bis England), vermutlich gesamtes MM. Im Mittelmeer nicht häufig.

Peachia cylindrica (Reid, 1848) (*Peachia hastata*) 

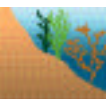
Säule bis 300 mm lang (im Sediment eingegraben), 25 mm . Form der Tiere sehr variabel von fast rund bis ziemlich lang und wurstförmig, oft mit ringförmigen Einschnürungen. Mauerblatt undeutlich in Physa, Scapus und Capitulum unterteilt; transparent fleischfarben oder bräunlich, unregelmäßig braun oder rötlich gesprenkelt. Ring mit weißen Flecken um den unteren Rand des Capitulum; Physa mit Cincliden; keine echte Cuticula, aber oft dünne Schleimschicht mit darin verklebten Sandkörnern vorhanden. 12 Tentakel, sehr lang (ungestört) oder kurz (ausgegraben). Tentakel und Mundscheibe transparent blass grau-braun, meist mit einem Muster verschiedener Schattierungen von braun, cremefarben und weiß. Mundscheibe gelegentlich rein weiß. Muster bei Jungtieren gelegentlich schwach oder fehlend. Eine aboral verlängerte Siphonoglyphe formt manchmal eine teilweise vom Pharynx getrennte Röhre mit gelappter Struktur am Eingang (Conchula*). 6 Paar perfekte und 4 Paar imperfekte Mesenterien; kein Sphincter. Kann sich sehr schnell kontrahieren. • **Verwechslungsmöglichkeiten:** *Anemonactis mazellii* (Tentakelendknöpfe), *Mesacmaea mitchellii* (Tentakelhaltung). • **Fortpflanzung:** Getrenntgeschlechtlich und ovipar; Larve lebt von IV–VIII parasitisch in verschiedenen Hydromedusen. • **Lebensraum:** Bis 50 m; Säule eingegraben in Sand oder Kies, sogar im Sand semi-exponierter Strände; meist von der Küste entfernt; gelegentlich nahe der Niedrigwasserlinie. • **Verbreitung:** AL (u. a. europäische Küste bis Norwegen), vermutlich gesamtes MM¹, SM. Im Mittelmeer selten.

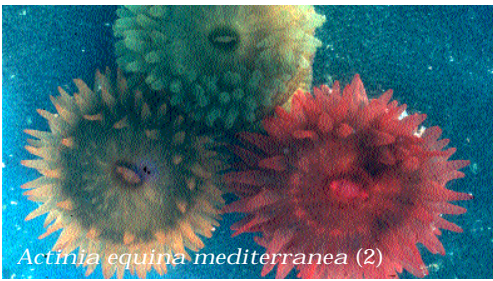
Familie Actiniidae Goldfuss, 1820

Flache Fußscheibe; Basilar-muskulatur vorhanden. Mauerblatt glatt oder mit Verrucae (Warzen), Acrorhagi, Pseudoacrorhagi oder Vesikel (Blasen). Tentakeln in Zyklen angeordnet, pro Endo- und Exocoel nicht mehr als ein Tentakel. In der Regel zahlreiche vollständige Mesenterienpaare.

Actinia equina mediterranea Form 1 Schmidt, 1971 (*A. schmidtii*) – Pferdeaktinie 


Fußscheibe bis 75 mm ; Säule bis 45 mm hoch, bis 50 mm ; Mundscheibe bis 60 mm . Tiere sehr farb- und formkonstant. Mauerblatt glatt und weich; karminrot; oberhalb des meist glatten Limbus blauer Ring. Deutlicher Parapet; Fossa tief mit 12–96 (meist 48) blauen Acrorhagi. Bis zu 192 Tentakel in 6 Zyklen; knapp so lang wie der Mundscheibendurchmesser; heller als Mauerblatt; konisch, leicht entkamärsch; mit terminalen Öffnungen. Mundscheibe und Pharynx karminrot. Nachtaktiv, tagsüber oft kugelig kontrahiert; haftet fest am Untergrund (siehe Bd. 1; S. 314, Abb. 6.21i-k). • **Verwechslungsmöglichkeiten:** *A. e. m.* Form 2 (in Gruppen). • **Ernährung:** Opportunistischer omnivorer Filtrierer und Partikelfresser; v. a. organischer Detritus. • **Fortpflanzung:** VI–VIII; getrenntgeschlechtlich und ovipar; apomiktische Parthenogenese. • **Lebensraum:** Oberes Medioloral; solitär auf Felsen auf Höhe des mittleren Wasserstandes; meidet dichten Bewuchs. Kann trockenfallen; sehr turbulenzresistent. • **Verbreitung:** Gesamtes MM, SM, NO-AL (Portugal). Häufig. • **Anmerkung:** Farbstoff v. a. Actinoerythrin. Es herrscht weitgehende Einigkeit darüber, dass es sich bei *Actinia equina* Linné, 1758 um einen Artkomplex handelt und die 2 Formen von *Actinia equina mediterranea* eigene Arten darstellen. Monteiro et al. (1997) schlugen für Form 1 den Namen *Actinia schmidtii* vor, empfahlen jedoch noch detailliertere Untersuchungen.





Actinia equina mediterranea Form 2 Schmidt, 1971 


Fußscheibe bis 30 mm ; Säule bis 22 mm hoch, bis 25 mm ; Mundscheibe bis 27 mm . Mauerblatt glatt und weich; braunrot mit grünlichem Schimmer, transparent, Mesenterieninsertionen sehr gut sichtbar. Oberhalb des leicht gekerbten Limbus blaugroßer Ring. Deutlicher Parapet; Fossa markant mit 18–48 (meist 22) blaugrauen Acrorhagi. Bis zu 124 karmin- bis rosarote Tentakel in 5 Zyklen; 5. Zyklus unregelmäßig. Tentakel knapp so lang wie der Mundscheibendurchmesser; konisch, leicht entakmässig; mit terminalen Öffnungen. Mundscheibe im Zentrum braunrot, peripher grün; transparent; Pharynx rosarot. Färbung der Tiere weitgehend von Umwelteinflüssen abhängig, variabel, meist braunrot oder grün (möglicherweise eigene Art *A. prasina* Gosse, 1860), selten sonnenblumengelb oder goldbraun; jedoch immer transparent. 2 deutliche Siphonoglyphen; 2 Paar Direktiven. Haftet etwas weniger fest am Untergrund als Form 1 und ist tagsüber auch öfter geöffnet. • **Verwechslungsmöglichkeiten:** *A. e. m.* Form 1 (solitär). • **Ernährung:** Opportunistischer omnivorer Filtrierer und Partikelfresser; v. a. organischer Detritus. • **Fortpflanzung:** VI–VII; getrenntgeschlechtlich und vivipar; ganzjährig Larven im Gastralraum; evtl. ungeschlechtlich durch Längsteilung. Nach Schäfer (pers. Mitteilung, 2001) rein männliche Populationen mit neuem Typ der ungeschlechtlichen Vermehrung: interne Planuloidbildung. • **Lebensraum:** Unteres und teilweise oberes Medioloral, in Gruppen bis zu 40 Individuen pro m²; auch an Stellen mit stärkerem Bewuchs. • **Verbreitung:** Vermutlich gesamtes MM. Zerstreut, aber in großen Gruppen. • **Anmerkung:** Farbstoff v. a. Astaxanthinester. Für diese Art wurde noch kein Name vergeben (siehe *A. e. m.* Form 1). Es sollte endgültig geklärt werden, ob es sich bei *A. prasina* um eine eigene Art handelt. In diesem Fall sollte sie korrekt beschrieben werden.

Actinia cari Delle Chiaje, 1825 – Gürtelrose 


Fußscheibe bis 55 mm ; Säule bis 25 mm hoch, bis 30 mm ; Mundscheibe bis 40 mm . Im östlichen MM deutlich kleiner. Mauerblatt glatt und weich; grünlichbraun; oberhalb des schwach




gekerbten Limbus blauer Ring; auf dem übrigen Mauerblatt verteilt 28 bräunliche Ringe; deutliche Fossa mit 24–48 blaugrauen oder hellbraunen Acrorhagi. Bis zu 192 braungrünliche Tentakel in 6 Zyklen; kürzer als Mundscheibendurchmesser; undeutlicher brauner Längsstreifen auf der Unterseite; konisch, entakmäisch. Mundscheibe braungrünlich transparent; Mesenterieninsertionen sichtbar. Nachtaktiv. • **Verwechslungsmöglichkeiten:** Keine. • **Fortpflanzung:** VII–VIII; getrenntgeschlechtlich und ovipar. • **Lebensraum:** Bis 8 m (20 m); Infralitoral; stets solitär auf glattem Fels innerhalb der Biozönose der photophilen Algen. An hellen Standorten unter Überhängen und unter Steinen. • **Verbreitung:** Vermutlich gesamtes MM (e). Selten.

Actinia striata (Rizzi, 1907) – Gebänderte Seerose 

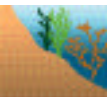
Fußscheibe bis 60 mm ; Säule bis 25 mm hoch, bis 30 mm ; Mundscheibe bis 50 mm . Mauerblatt glatt und weich; rotbraun oder grünlich; oberhalb des schwach gekerbten Limbus blauvioletter Ring; 96 dunkelbraunrote Längsstreifen, dazwischen 96 häufig unterbrochene Längsstreifen. Tiefe Fossa; meist mit 42 hellblaugrünlichen Acrorhagi an der Außenwand. Bis zu 192 rotbraune oder grünliche Tentakel in 6 Zyklen, konisch, leicht entakmäisch, wenig kürzer als Mundscheibendurchmesser. Mundscheibe einheitlich rotbraun, leicht transparent; Pharynx gelbweiß. Farbintensität der Tiere wechselnd. Direktiven immer steril. Wird bei Kontraktion gewöhnlich sehr flach. • **Verwechslungsmöglichkeiten:** *Paractinia striata* (Acontien). • **Fortpflanzung:** Wahrscheinlich VII–VIII; getrenntgeschlechtlich und vivipar. • **Lebensraum:** Bis 30 m; solitär und in kleinen Gruppen im Infralitoral in der Biozönose der photophilen Algen. An hellen Standorten unter Überhängen und unter Steinen. • **Verbreitung:** Vermutlich gesamtes MM (e). Sporadisch. • **Anmerkung:** Bei der auf den kanarischen Inseln vorkommenden atlantischen Form von *A. striata* handelt es sich um die eigene Art *A. virgata* (Ocaña, in Vorbereitung)

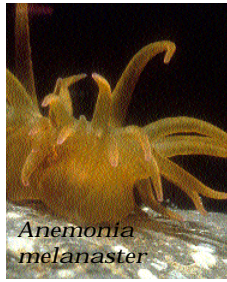
Actinia vouliagmeniensis (Doumenc et. al., 1987) (*Paranemonia vouliagmeniensis*) 

Mauerblatt bis 6 mm , 9 mm hoch. Kurze, glatte, zylinderförmige Säule, orange und hellbraun. Deutlicher Margo, flache Fossa. Mundscheibe blassgrün oder zart rosa, im Zentrum orange bis orangebraun, Mund erhoben. Tentakel blassgrün oder zart rosa, spitz zulaufend, entakmäisch; können völlig zurückgezogen werden. 2 deutliche Siphonoglyphen. Im Winter bis Frühling Migration in tieferes Wasser. • **Verwechslungsmöglichkeiten:** *Paranemonia cinerea* (Verbreitung, Tentakel nicht retraktil, Zooxanthellae). • **Fortpflanzung:** X–V; vivipar, Embryos im Coelenteron und in den Tentakeln. • **Lebensraum:** 0,10–11 m; Brackwasser und schwefelreicher Schlamm, auf Seegras der Gattung *Zostera*, Algen, Kies, Steine sowie Metall und Plastik in dichten Aggregationen. • **Verbreitung:** Östliches MM (nur Vouliagmeni Lake, Ägäis). In diesem See häufig. • **Anmerkung:** Nach Ates (1992) handelt es sich hierbei um eine Art der Gattung *Actinia*. Im Gegensatz zu Mitgliedern der Gattung *Paranemonia* können die Tiere ihre Tentakel zurückziehen, besitzen keine Zooxanthellen und sind vivipar. Die untersuchten Tiere wiesen zwar keine Acrorhagi auf, dies ist bei Jungtieren der Gattung *Actinia* jedoch normal. Ob es sich hierbei um eine neue Art handelt, muss noch überprüft werden.

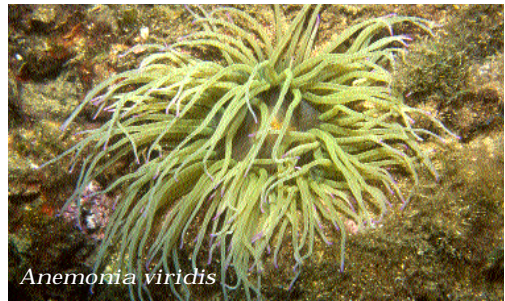
Anemonia viridis (Forskäl, 1775) (*Anemonia sulcata*) – Wachsrose 

Fußscheibe 20–50 mm (Typ 1) oder bis 150 mm (Typ 2); Säule bis 140 mm hoch, bis 120 mm ; Mundscheibe bis 170 mm . Mauerblatt glatt und weich; grau- bis rotbraun; kurzes Capitulum. Limbus nicht gekerbt; Margo mit 24–92 (Typ 1) oder bis zu 382 (Typ 2) hellbräunlichen Acrorhagi; flache Fossa. 70–192 (meist 142–148) Tentakel (Typ 1) oder 192–382 Tentakel in 7 Zyklen (Typ 2); längste Tentakel länger als der Mundscheibendurchmesser; grauweiß über grau- bis leuchtend hellgrün; grauer Längsstreifen in der Mitte der Oberseite, Spitzen meist lila; konisch, entakmäisch; wenig retraktil; nesseln stark und reißen leicht ab. Mundscheibe braun mit einigen helleren Radien; Mesenterieninsertionen sichtbar; Pharynx gelblichweiß. Drei Farbvarianten: var. *rustica* (Gosse, 1860) mit braunen Tentakeln, var. *smaragdina* (Gosse, 1860) mit grünen Tentakeln mit lila Spitzen und var. *vulgaris* (Andres, 1883) mit braunen Tentakeln mit roten Spitzen (var. *albida* (Andres, 1883) und var. *albistrina* (Gosse, 1860) sind Varianten von var. *rustica* und *vulgaris* mit geringem Zooxanthellengehalt). Nach Schmidt (1972) 2 Ökotypen: Typ 1 (alle var. außer *smaragdina*) kleiner, z. T. in großen gleichgeschlechtliche Gruppen in Felsspalten; oft nur 1 Siphonoglyphe; Typ 2 (var. *smaragdina*) größer; solitär; 2 Siphonoglyphen. Symbiosen mit Anemonengrundel *Gobius bucchichii*, Anemonen-Seespinne *Inachus phalangium*, verschiedenen Garnelen (*Periclimenes* sp., *Leptomysis mediterranea*), jungen Mönchsfischen etc. (siehe Bd. 1, S. 8. 10; S. 361, Abb. 6.60a; S. 431, Abb. 7. 10; S. 434, Abb. 7.13a). • **Verwechslungsmöglichkeiten:** *A. melanaster* (Sternmuster), *Paranemonia cinerea* (nur Jungtiere von *A. viridis*). • **Ernährung:** Opportunistischer omnivorer Filtrierer und Partikelfresser; v. a. Crustaceen; auch aktive „Jagd“; DOM. • **Fortpflanzung:** VI–VIII (Typ 1); V–VII (Typ 2); getrenntgeschlechtlich und ovipar; ungeschlechtlich durch Längsteilung (Typ 1). • **Lebensraum:** Bis 25 m; Typ 1 bis 5 m Leitform der Biozönose der photophilen Algen auf gut belichteten Felsen, Typ 2 bis 25 m, zusätzlich im Präcoralligene und



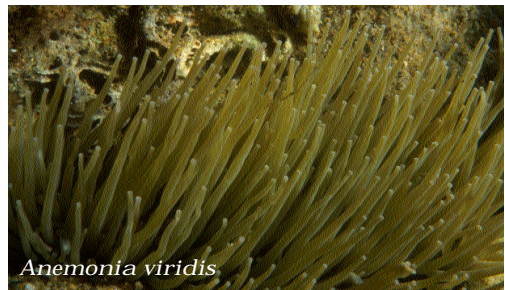
*Actinia striata**Anemonia melanaster**Actinia vouliagmeniensis**Anemonia melanaster**Anemonia viridis*


Coralligène. • **Verbreitung:** Gesamtes MM, NO-AL. Sehr häufig. • **Anmerkung:** Es wird diskutiert, ob einige der Farbvarianten als eigene Arten bezeichnet werden sollten (allen voran *A. rustica*) (siehe Bulnheim und Sauer, 1984 und Wiedemann et al., 2000). Ein letztes Wort wird hier erst gesprochen sein, wenn auch die atlantischen Vertreter untersucht und die abgetrennten Arten dann wiederbeschrieben worden sind. *A. viridis* kann durch kontinuierliche Temperaturerhöhung zum Ablaichen gebracht werden. Diese Art ist der erste Vertreter der Anthozoa, dessen Lebenszyklus unter experimentellen Bedingungen nachvollzogen wurde.

*Anemonia viridis*


Anemonia melanaster (Verrill, 1901) 

(*A. sargassensis*, *A. antillensis*, *A. elegans*, *Pseudactinia melanaster*) – Sternanemone
Fußscheibe 2 bis 40 mm ; Säule kurz und zylindrisch, 4 bis 20 mm hoch. Mauerblatt glatt; matt weiß bis rotbraun; 27–60 (manchmal keine) cremefarbene Acrorhagi auf dem deutlichen Parapet. 30-200 konische, spitz zulaufende Tentakel in 3 bis 6 Zyklen; matt weiß, ockerfarben oder braun, Spitzen oft heller; sehr klebrig; sehr kurze oder wenig verzweigte Tentakel können vorkommen. Mundscheibe mit deutlichem sternförmigen Muster von alternierenden weißen oder gelblichen und dunklen, breiten Streifen. matt weiß oder ockerfarben, 0–3 Siphonoglyphen; keine Direktiven. Im Aquarium mobil. Kontrahieren sich meist auch bei Störung nicht. • **Verwechslungsmöglichkeiten:** *Anemonia viridis* (kein Sternmuster), *Paranemonia cinerea* (keine Acrorhagi und Fossa). • **Ernährung:** V. a. Crustaceen und Polychaeten. • **Fortpflanzung:** X–II; getrenntgeschlechtlich; häufig asexuell durch Längsteilung. • **Lebensraum:** Gezeitenbereich bis ins Infralitoral (ca. 10 m); solitär oder in clonalen Aggregationen an ausgesetzten Küsten, in Gezeitentümpeln, auf und unter Steinen und in Löchern, auf Algen, Seegrass und Muschelstücken. • **Verbreitung:** N-AL (u. a. Makaronesien), Karibik, MM (bisher nur östliches MM). Im MM selten. • **Anmerkung:** Eine kleine Form dieser Art kommt auf schwimmenden Algen der Gattung *Sargassum* vor. Es herrscht Uneinigkeit, ob *A. elegans* mit *A. melanaster* synonym ist. Wenn nicht, ist der Autor: (Verrill, 1907).

*Anemonia viridis*

Paranemonia cinerea (Contarini, 1844) 


Fußscheibe bis 8 mm ; Säule bis 6 mm hoch, bis 8 mm ; Mundscheibe bis 10 mm . Form oft unregelmäßig durch Längsteilung. Mauerblatt glatt; bräunlichgrün mit unregelmäßigen grauweißen Flecken; Mesenterieninsertionen als helle Längsstreifen sichtbar. Limbus schwach gekerbt; Margo tentakulat. Bis zu 54 (Zahl stark schwankend) bräunlichgrüne Tentakel mit unregelmäßigen, gelbweißen Flecken und silbrigweißer Basis; viel länger als der Mundscheibendurchmesser, oft sehr unregelmäßig lang; konisch, entakmäisch. Mundscheibe mit je 24 hellen und dunklen braungrünlichen Radien, auf der inneren Mundscheibe weiß umrandet. Tentakel nicht retraktil. • **Verwechslungsmöglichkeiten:** Jungtiere von *Anemonia viridis* (Fossa), *Bunodeopsis strumosa* (Nesselkapselbatterien), *Andresia partenopea* (anderes Habitat). • **Fortpflanzung:** VII–IX; getrenntgeschlechtlich und ovipar; im Sommer ungeschlechtlich durch Längsteilung. • **Lebensraum:** Leitform der Biozönose der euryhalinen und eurythermen Lagunen. Auf verschiedenen Seegräsern. • **Verbreitung:** MM (westliches MM, Adria; nicht östliches MM), NO-AL (Galizien). Im Herbst stellenweise massenhaft. • **Anmerkung:** Färbung abhängig vom Zooxanthellengehalt, schwankt jahreszeitlich. Führt jahreszeitlich bedingte Vertikalwanderungen durch und überwintert zwischen Pflanzenresten am Boden.

Condylactis aurantiaca (Delle Chiaje, 1825) – Sandgoldrose 

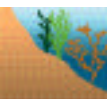
Fußscheibe bis 75 mm ; Säule bis 400 mm hoch, bis 55 mm ; Mundscheibe bis 150 mm . Mauerblatt glatt; orangerot mit 12 teils unterbrochenen gelbweißen Längsstreifen; distales Drittel mit Reihen von ca. 9–12 Verrucae; breite Fossa; kurzes Capitulum. Margo und Limbus gekerbt. 96 Tentakel in 5 Zyklen; etwas kürzer als der Mundscheibendurchmesser; 1. und 2. Zyklus etwa auf der Mitte der Mundscheibe; weißlich bis graugelb, Spitze lila; lang, dick, am Ende abgerundet; schwach entakmäisch. Mundscheibe mit alternierenden weißen und graubraunen Radien. 2 tiefe Siphonoglyphen. Färbung der Tiere variiert ja nach Zooxanthellengehalt. Nachts voll expandiert. Lebt z. T. in Partnerschaft mit kleinen Krebsen der Gattung *Periclimenes* (siehe Bd. 1, S. 387, Abb. 6.83a). • **Verwechslungsmöglichkeiten:** *Anemonia viridis* (nicht auf Weichböden), *Cribrinopsis crassa* (Fußscheibe stets am Hartsubstrat, dickere Tentakel). • **Ernährung:** Kleinkrebse, Fischlarven. • **Fortpflanzung:** IV–VI; getrenntgeschlechtlich und ovipar/vivipar. • **Lebensraum:** 3–12 (80) m; solitär in Biozönosen des schlammigen und feinen Sandes geschützter Gewässer; seltener in Biozönosen des Küstendetritus sowie der infralitoralen Kiese. Fußscheibe liegt frei im Sand. • **Verbreitung:** Gesamtes MM (e). Meist nicht häufig.

Cribrinopsis crassa (Andres, 1880) – Felsenrose 

Fußscheibe bis 55 mm ; Säule bis 65 mm hoch, bis 48 mm ; Mundscheibe bis 75 mm . Mauerblatt goldgelb; mit 48 Reihen von Verrucae sichtbar als leuchtend rote Vertiefungen mit goldgelbem Rand; Fossa tief; kurzes Capitulum. Margo mit 96 abwechselnd großen und kleinen Pseudoacrorhagi; Limbus deutlich gekerbt. 96 Tentakel; dick, terminal abgerundet; mit hellem Ring im unteren Drittel sowie violetter Spitze. Mundscheibe grün- bis blaugrau. 2 breite Siphonoglyphen. Färbung der Tiere variiert leicht mit dem Zooxanthellengehalt. Manchmal in Symbiose mit der Partnergarnele *Periclimenes sagittifer*. • **Verwechslungsmöglichkeiten:** *Condylactis aurantiaca* (Fußscheibe stets im Weichsubstrat), *Bunodactis rubripunctata* (Tentakel nicht so dick, entakmäisch). • **Fortpflanzung:** VI–VIII; getrenntgeschlechtlich und ovipar. • **Lebensraum:** Flachwasser bis 80 m (meist 30–40 m); solitär in Felsspalten des primären oder sekundären Hartsubstrates im Coralligene, selten in der Biozönose des Küstendetritus. Fußscheibe immer am Hartsubstrat oder an Schalen. • **Verbreitung:** MM (westliches MM, Adria) (e). Nicht selten.

Bunodactis rubripunctata (Grube, 1840) (*Anthopleura rubripunctata*) 

Fußscheibe bis 35 mm ; Säule bis 40 mm hoch, bis 30 mm ; Mundscheibe bis 45 mm . Mauerblatt braunrot oder grün mit feinen roten, unregelmäßigen Sprenkelungen; 48 vertikale Reihen rotgepunkteter Verrucae; deutliche Fossa; kurzes Capitulum. Limbus heller als Mauerblatt, deutlich gekerbt; Margo mit 96 abwechselnd kleinen und großen, zusammengesetzten (Pseudo)Acrorhagi. 96 Tentakel; etwas länger als Mundscheibendurchmesser; hyalinbraungrau mit gelblichen Längsstreifen auf der Oberfläche, letzter Zyklus hellgrau; konisch, entakmäisch. Inneres Mundfeld braungrünlich oder -rötlich, periphere Hälfte goldgelb, Rand olivgrün, Mesenterieninsertionen rot. 2 deutliche Siphonoglyphen. Länge der Tentakel und Größe der Verrucae standortbedingt. Färbung v.a. altersbedingt. • **Verwechslungsmöglichkeiten:** *Anthopleura ballii* (Acrorhagi), *Urticina felina* (AL), *Cribrinopsis crassa* (Färbung und Tentakelform), *Bunodactis verrucosa*. • **Fortpflanzung:** VI–VIII; getrenntgeschlechtlich und ovipar. Längsteilung bei Jungtieren. • **Lebensraum:** Infralitoral; solitär auf Hartsubstraten am Rande der Biozönose der photophilen Algen sowie innerhalb der Invertebratenbiozönose stark verunreinigter Gewässer. Fußscheibe nicht im Sand vergraben. • **Verbreitung:** Vermutlich gesamtes MM; NO-AL (europäische Küste bis Frankreich). Regelmäßig aber zerstreut. • **Anmerkung:** Gattungszugehörigkeit revisionsbedürftig; Es ist umstritten, ob echte Acrorhagi vorhanden sind.





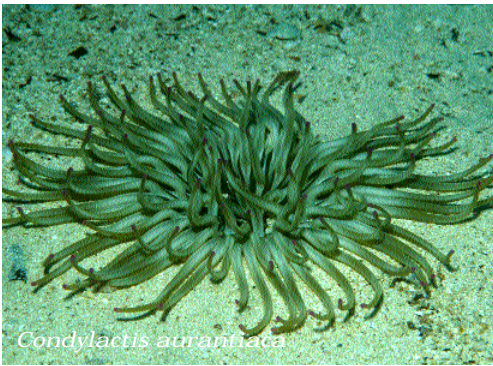
Paranemonia cinerea



Condylactis aurantiaca



Cribrinopsis crassa



Condylactis aurantiaca



Cribrinopsis crassa



Bunodactis rubripunctata



Bunodactis verrucosa

***Bunodactis verrucosa* (Pennant, 1777) (*Aulactinia verrucosa*) – Edelsteinrose** 📷

Fußscheibe bis 35 mm ; Säule bis 70 mm hoch, bis 30 mm ; Mundscheibe bis 40 mm . Färbung der Art sehr variabel. Mauerblatt lilagrau bis gelborange; 48 Reihen von graulila oder weißen, nicht-adhäsiven Verrucae; deutliche Fossa; kurzes Capitulum. Margo mit 48 (96) Pseudoacrorhagi. 48, 84 oder 96 Tentakel; etwas so lang wie der Mundscheibendurchmesser; konisch, entakmäisch; Oberseite grau-violett mit helleren querovalen Flecken, Unterseite hellgrau. Inneres Mundfeld gelbgrün bis braunviolett, Radien weiter peripher mit gelben oder braunen Flecken. Einfarbig rosarote Varietät. Nach Schmidt (1972) 3 Formen; Form 1 häufigste und verbreitetste. • **Verwechslungsmöglichkeiten:** *Cribrinopsis crassa* (dicke Tentakel), *Bunodactis rubripunctata* (Cnidae), *Anthopleura ballii* (Acrorhagi). • **Fortpflanzung:** V-VIII; hermaphroditisch und vivipar (Form 1 und 2) oder getrenntgeschlechtlich und ovipar (Form 3). • **Lebensraum:** 0–6 m; Hart- und Weichsubstrat ruhiger flacher Gewässer sowie auf Seegräsern eurythermer und euryhaliner Lagunen (Form 1), in der Invertebratenbiozönose stark verunreinigter



Gewässer (Form 2), in lichten *Cymodocea*-beständen der Biozönose des schlammigen Sandes flacher geschützter Gewässer und an der Grenze der Biozönosen der photophilen Algen und der infralitoralen Kiese (Form 3) sowie in der Biozönose der unteren mediolitoralen Felsen. Fußscheibe immer an Fels, Rhizomen, Schalen oder Steinen, tief im Sand eingegraben. • **Verbreitung:** Vermutlich gesamtes MM, NO-AL (europ. Küste bis zur südlichen Nordsee, Kanarische Inseln). Häufig. • **Anmerkung:** Der Gattungsname *Aulactinia* wird von manchen als Seniorsynonym von *Bunodactis* gesehen, letzterer ist jedoch weit verbreitet und wird daher von den meisten Autoren beibehalten.

Anthopleura ballii (Cocks, 1850)

Fußscheibe bis 35 mm ; Säule bis 40 mm hoch, bis 30 mm ; Mundscheibe bis 45 mm . Mauerblatt braungelb, proximal fein rot gesprenkelt; Mesenterieninsertionen als helle Linien sichtbar; distal 48 Reihen von Verrucae, nur 24 bis zum gekerbten Limbus reichend; Verrucae in der Mitte rotgepunktet und schwach entwickelt; Fossa und Capitulum wenig markant. Margo mit 48 abwechselnd großen und kleinen Acrorhagi. 48 Tentakel; etwa so lang wie der Mundscheibendurchmesser; hellbraun mit ocker-gelben Flecken; konisch, entakmäisch. Mundscheibe graubraun mit unregelmäßigen gelblichen Flecken; Mesenterieninsertionen braun; Pharynx graugelblich mit 2 breiten Siphonoglyphen. Zahlreiche Zooxanthellen. • **Verwechslungsmöglichkeiten:** *Bunodactis rubripunctata*, *Bunodactis verrucosa* (beide keine Acrorhagi), *Cribrinopsis crassa* (abgerundete Tentakel). • **Fortpflanzung:** Vermutlich VI–VIII; getrenntgeschlechtlich und ovipar. • **Lebensraum:** Infra- und Circalitoral; solitär in der Biozönose des schlammigen Sandes flacher geschützter Gewässer sowie selten des Coralligene. Tief im Substrat vergraben, Fußscheibe an Rhizom (*Cymodocea*) oder auf Hartsubstrat. • **Verbreitung:** NO-AL (Frankreich bis Golf von Guinea), vermutlich gesamtes MM. Im MM sehr selten. • **Anmerkung:** Atlantische Tiere größer mit mehr Tentakeln.

Familie Phymanthidae Andres, 1883

Deutliche Fußscheibe; Basilarmskulatur vorhanden. Mauerblatt distal mit mehr oder weniger deutlichen Verrucae. Sphincter schwach endodermal oder fehlend. Tentakeln glatt oder mit seitlichen papillen- oder warzenförmigen Ausstülpungen. 1. und 2. Zyklus mehr oder weniger weit auf der Mundscheibe eingerückt, übrige Zyklen randständig. Auf der Mundscheibe meist mehr oder weniger stark ausgebildete radial angeordnete papillen- oder warzenförmige Tuberkeln. Zahlreiche vollständige Mesenterien.

Phymanthus pulcher (Andres, 1883) – Warzenanemone, Scheibenaktinie

Fußscheibe bis 30 mm ; Säule bis 45 mm hoch, bis 70 mm ; Mundscheibe bis 75 mm . Färbung der Tiere variiert sehr stark. Mauerblatt braunrot; proximal glatt mit unregelmäßigen gelblichen oder roten Längsflecken, distal graubraun; 96 Reihen von weißen Verrucae; deutliches Capitulum. 96 Tentakel in 5 Zyklen, innere 2 Zyklen eingerückt, restliche Tentakel randständig; kürzer als der Mundscheibendurchmesser; mit 6–8 seitlich symmetrisch angeordneten Protuberanzen; graubraun bis hellgrau; konisch, leicht entakmäisch. Mundscheibe mit warzigen Auswüchsen; grünlichgrau über graubraun bis schokoladenbraun. Individuen stets geöffnet; Sphincter fehlend (siehe Bd. 1, S. 367, Abb. 6.65d). • **Verwechslungsmöglichkeiten:** Keine. • **Fortpflanzung:** VIII–X; getrenntgeschlechtlich und ovipar. • **Lebensraum:** 15–70 m; bevorzugt tiefere Standorte; in der Biozönose des Küstendetritus, oft am Rand des Coralligenes im schalen- und skelettrückerreichen Weichsubstrat. Fußscheibe haftet an Schalenresten oder an sekundären Hartsubstraten; Fuß im Sediment vergraben; Mundscheibe liegt dem Substrat auf. • **Verbreitung:** Vermutlich gesamtes MM (e). Regelmäßig aber zerstreut.

Familie Aurelianidae Andres, 1883

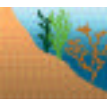
Mauerblatt in Scapus und Scapulus unterteilt; mit Parapet und Fossa. Kurze Tentakel mit einfachen oder zusammengesetzten terminalen Knötchen; mindestens 2 pro Endo- und Exocoel. Sphincter und Retraktoren sehr stark und circumscripirt.

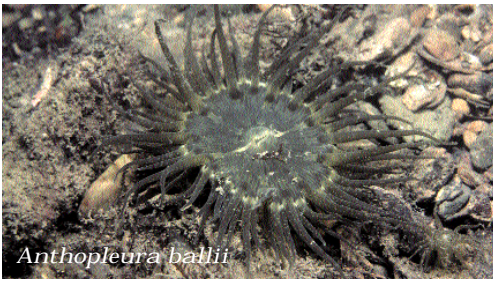
Aureliania heterocera (Thompson, 1853) – Kaiseranemone (nicht *Aureliana*)

Fußscheibe bis 70 mm ; Säule bis 70 mm hoch. Säule glockenförmig; Fußscheibe meist breiter als die Säule; sehr adhäsiv. Mauerblatt in Scapus und kurzes Capitulum unterteilt; rot oder gelb, meist dunkelrot, weiß oder gelb marmoriert; Scapus manchmal mit dünner Cuticula. Fossa flach; Parapet vorhanden. Bis zu 150 randständige Tentakel in 4 gleichen Zyklen, 2 pro Radius; bestehend aus kurzem Stamm und terminalem Knötchen von variabler Form. Mundscheibe flach. Färbung von Mundscheibe und Tentakeln ziemlich variabel: z. B. Mundscheibe rot, Tentakel weiß oder beides dunkelrot mit grau oder

¹ Nur einmalig in einer Artliste für das östliche MM erwähnt (Vafidis et al., 1997).

² Erscheint nur in einer Artliste von Morri et al. (2000) und im Detail beschrieben in Vafidis und Chintiroglou (1999).

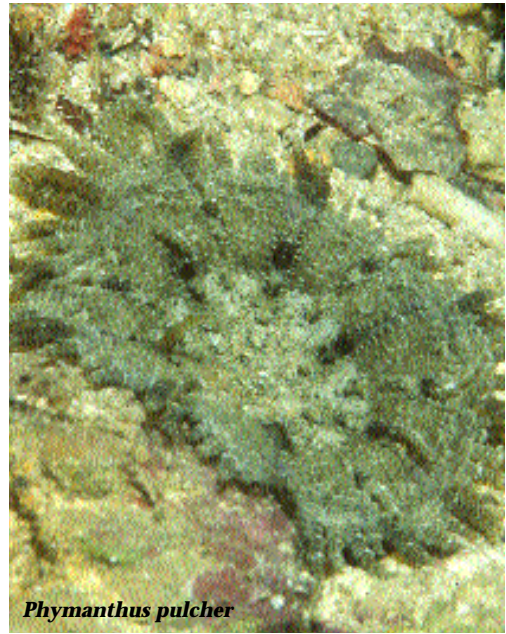




Anthopleura ballii



Aurelia heterocera



Phymanthus pulcher

weißen Sprenkeln, grau-braun marmoriert oder leuchtend orangegelb. • **Verwechslungsmöglichkeiten:** Keine. • **Lebensraum:** Niedrigwasserlinie bis 600 m; auf Felsen und Muschelschalen oder unbefestigt eingegraben im Schlamm, Sand oder Kies. • **Verbreitung:** NO-AL (europäische Küste bis Irland), MM (westliches MM, Adria). Im Mittelmeer sporadisch.

Ordnung Corallimorpharia (Korallenanemonen)

Veni Häussermann

Charakteristik : Solitäre oder durch Coenenchym verbundene, skelettlose Hexacorallia ohne Basilar-muskulatur, aber normalerweise mit flacher, ad-häsiver Fußscheibe. Tentakel radiär angeordnet, einfach oder verzweigt, oft mit Endknöpfchen (Acrosphären). Mauerblatt glatt. Spinkter abwesend oder schwach und diffus. Siphonoglyphen abwesend oder schwach ausgeprägt. Mesenterien-anordnung in Paaren, oft unregelmäßig aufgrund von asexueller Fortpflanzung. Filamente ohne Ciliartrakte. Oft in großen, durch Längsteilungen entstandenen Gruppen.

Umfang und Verbreitung: Mit ca. 40 bis 50 beschriebenen Arten weltweit gehören die sehr farbenreichen Korallenanemonen zu den kleineren Gruppen innerhalb der Hexacorallia. Sie leben in allen Habitaten von der Tiefsee bis hin zu Korallenriffen. Die Corallimorpharia unterteilt man in 2 Großgruppen: die azooxanthellaten Formen der gemäßigten Breiten, die vom Flachwasser bis in die Tiefsee vorkommen und die zooxanthellaten

Formen, die ausschließlich tropisches Flachwasser besiedeln. Die Systematik der Korallenanemonen ist noch nicht endgültig geklärt und das Wissen über diese Gruppe noch äußerst lückenhaft. Die atlantischen Arten sind bisher am Besten untersucht (Den Hartog, 1993). Alle bisher beschriebenen gemäßigten bis subtropischen Arten gehören zu einer eng verwandten Gruppe, dem *Corynactis viridis*-Komplex. Möglicherweise gehören sogar alle Mitglieder dieser Gruppe einer einzigen Art an. Vom Mittelmeer sind 2 Arten bekannt.


Untersuchung und Bestimmung: siehe Actiniaria (S. 476f).

Anmerkung: Ursprünglich wurden die Corallimorpharia zu den Actiniaria gestellt. Später fasste man sie zusammen mit den Scleractinia zu den Madreporaria zusammen. Schmidt's (1974) Ergebnis, dass die Nesselkapseln der Corallimorpharia große Ähnlichkeiten mit denen der Scleractinia aufweisen, bestätigte diese Einteilung. Die systematische Stellung der Korallenanemonen wurde in den letzten Jahren im Rahmen molekularer phylogenetischer Untersuchungen der Anthozoa erneut Gegenstand intensiver Diskussionen (Bertson et al., 1999).

Familie Corallimorphidae R. Herwig, 1882

Einfache, unverzweigte Tentakel mit mehr oder weniger deutlichen Acrosphären. Mehrere (2–8) in einer radiären Reihe angeordnete Tentakel pro Endocoel, ein randständig Tentakel pro Exocoel.

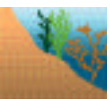
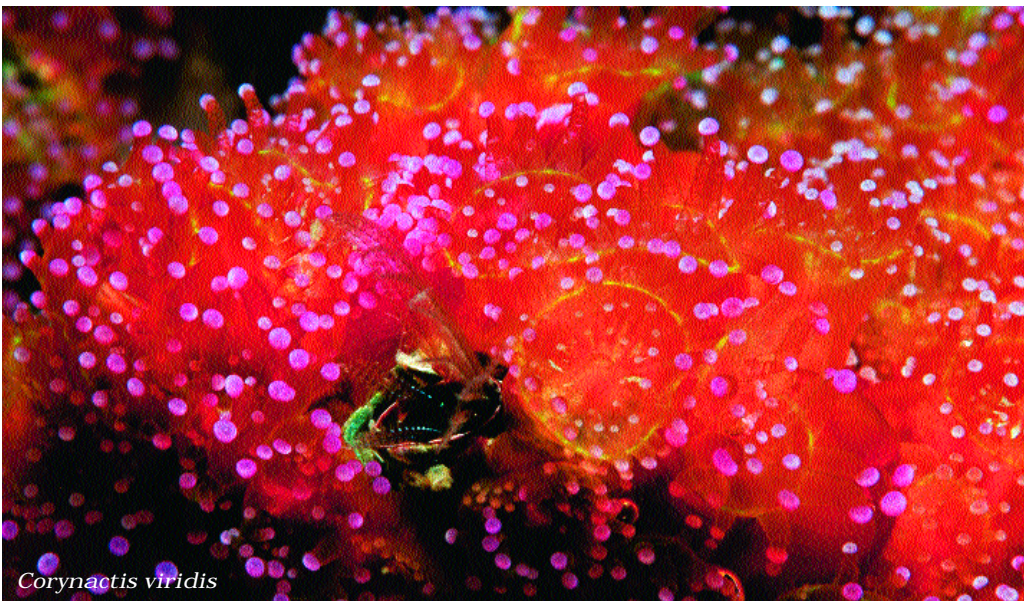
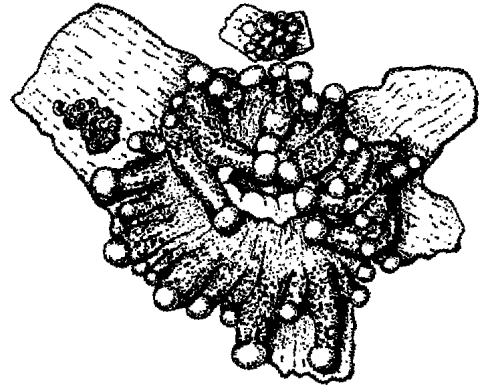


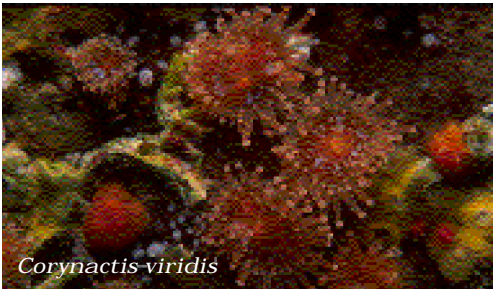
Corynactis viridis Allmann, 1846 – Schmuck- oder Juwelenanemone 

Fuß- und Mundscheibe bis 15 mm . Säule zylindrisch bis trompetenförmig. Fußscheibe oft unregelmäßig, schwach adhäsiv; Polypen oft durch Coenenchym verbunden. Mauerblatt glatt, oft von herabhängenden Tentakeln verdeckt. Bis ca. 120 (200) Tentakel; exocoelische, randständige Tentakel am größten; 25–30 Reihen von 2–4 (8) endocoelischen Tentakeln; entakmäisch. Tentakel kurz bis moderat; Schaft konisch mit kleinen, warzenartigen Nesselkapsel-Batterien; deutliche Acrosphären. Färbung der Tiere sehr variabel, oft brilliant: Weiß, rosa, rot, gelb, orange, braun, grün etc. in verschiedenen Kombinationen kommen vor. Oft mit grünem oder purpurrotem marginalem Ring. Acrosphären oft anders gefärbt als der Tentakelschaft. Mundscheibe meist mit durchscheinenden Mesenterieninsertionen; manchmal mit weißen Sprenkeln. Anzahl und Ort der Direktiven variabel. • **Verwechslungsmöglichkeiten:** *Sideractis glacialis* (wenig retraktil), junge *Actinia equina mediterranea* (keine Endknöpfchen), einige Korallenarten (Kalkskelett). • **Fortpflanzung:** Geschlechtlich; häufig Längsteilung. • **Lebensraum:** 0–80 m; auf mehr oder weniger exponiertem Fels, im Flachwasser an lichtgeschützten Standorten wie Höhlen oder Überhängen; sublitoral oft in dichten Aggregationen an vertikalen Felsen, die oft Klone der selben Farbvariante darstellen. • **Verbreitung:** AL (u. a. europ. Küste bis Frankreich, Makaronesien, nicht Kapverden), vermutlich gesamtes MM. Im Mittelmeer nicht selten, aber nur punktuell häufig. • **Anmerkung:** Möglicherweise kann ein großer Teil der weltweit beschriebenen *Corynactis*-Arten der Art (oder dem Artkomplex) *C. viridis* bzw. wenigen Arten zugeordnet werden (den Hartog et al., 1993).

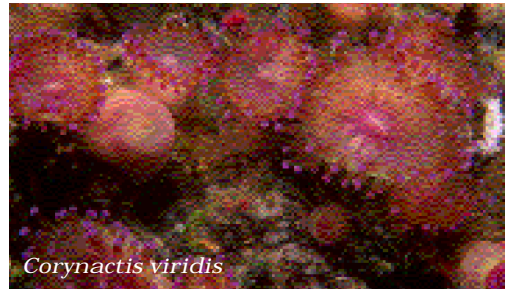
Sideractis glacialis Danielssen, 1890

Fußscheibe unregelmäßig, bis 20 mm . Säule und Mundscheibe meist deutlich schmaler, flach; kaum retraktil. Mauerblatt grünlich, fast transparent. Bis zu 48 dicke Tentakel in 4 Zyklen; mit deutlichen Acrosphären; Schaft gerillt durch Batterien von Nesselkapseln; kaum retraktil; grünlich mit weißem Ring an der Tentakelspitze. Mundscheibe mit einem Anflug von Rot. Keine Siphonoglyphen. Kein Sphincter. • **Verwechslungsmöglichkeiten:** *Corynactis viridis* (retraktil, marginaler grüner oder purpurroter Ring), einige Korallenarten (Kalkskelett). • **Fortpflanzung:** Laceration, Längsteilung (?). • **Lebensraum:** 220–500 m; meist auf *Lophelia pertusa*- oder *Madrepora oculata*-Bänken. • **Verbreitung:** NO-AL (u. a. Norwegen, Faröer), westliches MM. Im MM selten.

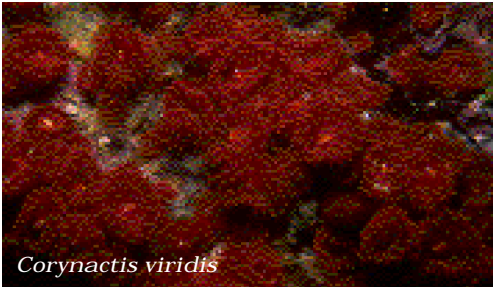




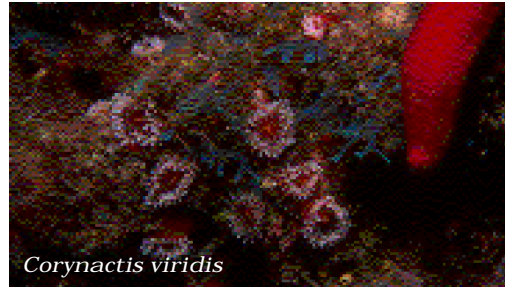
Corynactis viridis



Corynactis viridis



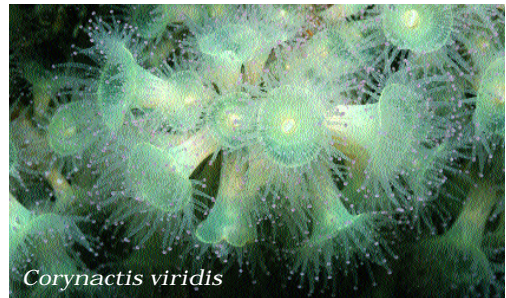
Corynactis viridis



Corynactis viridis



Corynactis viridis



Corynactis viridis

Ordnung Zoantharia (= Zoanthiniaria, Zoanthidae) (Krustenanemonen)
Vreni Häussermann

Charakteristik: Fast ausnahmslos koloniebildende (selten solitäre) Hexacorallia, mit Polypen, die sich aus einer mit feinen Fremdkörpern inkrustierten Coenenchymmasse erheben. Basales Coenenchym* variiert von dünnen, kriechenden Stolonen zu dicker, inkrustierender, fleischiger Masse aus der rasenförmig Polypen sprossen. Coenenchym selten reduziert oder abwesend. Tentakel randständig, in zwei gleichförmigen Zyklen. Paarige Mesenterien; nur eine Siphonoglyphe*.

Umfang und Verbreitung : Die Krustenanemonen sind mit ca. 250 bekannten Arten in allen Weltmeeren verbreitet. Die meisten Arten findet man in tropischen Regionen. Für das Mittelmeer wurden etliche Arten beschrieben, von denen nach Synonymisierungen noch (mindestens) 21 Arten übrigbleiben. Davon haben jedoch etwa 11 einen unsicheren Status. Die Zoantharia sind zumindest im westlichen Mittelmeer weit verbreitet

und stellen dort sogar die Charakterarten von bedeutenden Lebensgemeinschaften (z. B. die *Parazoanthus axinellae*-Fazies, vgl. Band 1, S. 373–380).

Weitere für das Mittelmeer beschriebenen *Epi-zoanthus*-Arten sind (für eine vergleichende Tabelle siehe Gili et al., 1987): *E. vagus* Herberts, 1972; *E. univittatus* (Lorenz, 1860) = *Mammillifera univittata*, *Polythoa univittata*, nach Gili et al., 1987 = *E. tergustinus* Pax 1937; *Sphenopus marsupialis*; *E. vavovai* Pax und Lochter, 1935 (nach Gili et al., 1987 = *E. steueri* Pax, 1937).

Gili et al. (1987) erwähnt zusätzlich die folgenden zweifelhaften Arten: *Zoanthus ellisi* Delle Chiaje, 1828 (= *E. arenaceus*), *Palythoa lesueuri* Ardouin, 1828 (= *Palythoa fuliginosa* Ehrenberg, 1834), *Palythoa fulva* Quoy und Gaimard, 1833, *Palythoa cingulata* Quoy und Gaimard, 1833, *Epi-zoanthus lobatus* Delle Chiaje, 1841, *Palythoa brevis* Duchassaing, 1850 (= *E. cancrisocius* Martens, 1875), *Palythoa cinerea* Duchassaing und Michelotti, 1860, *Epizoanthus fatuus* Schultze, 1860 (= *E. fatuus* Lwowsky, 1913), *Zoanthus dubiae* Andres,



1883 (= *Epizoanthus lobatus* Delle Chiaje, 1841), *Zoanthus incultus* Andres, 1883, *Zoanthus mertensii* Andres, 1883, *Palythoa cavolinii* Andres, 1883 (= *Epizoanthus arenaceus ingeborgae*) und *Palythoa gridellii* Pax und Müller, 1955. Einige dieser Arten wurden nur ein einziges Mal gefunden bzw. erwähnt.

Die Ordnung Zoantharia wird in 6 Familien unterteilt: Epizoanthidae Delage und Hirouard, 1901, Parazoanthidae Delage und Hirouard, 1901, Gerardiidae Pax, 1914, Zoanthidae Gray, 1840, Neozoanthidae Herberts, 1972 und Sphenopidae Hertwig, 1882. Die 3 ersteren, im Mittelmeer vorkommenden Familien zählen zu den Macrocnemina Haddon und Sheckleton, 1891, die 3 anderen Familien zu den Brachycnemina Haddon und Sheckleton, 1891. Die Familie Neozoanthidae wurde seit ihrer Einführung nicht mehr verwendet bzw. akzeptiert.

Die Klassifikation auf Artebene ist ziemlich verwirrend: es existieren viele unvollständige Beschreibungen, die auf sehr oberflächlichen und allgemeinen morphologischen und anatomischen Kriterien beruhen. Außerdem sind viele Typusexemplare nicht mehr vorhanden oder nicht für genaue histologische Untersuchungen zu gebrauchen. Momentan misst man den Nesselzellen (Verteilung, Dichte und Größe) – neben den morphologischen Eigenschaften und anatomischen Details der Kolonie und der Polypen – eine große Bedeutung zu.

Selbst in verhältnismäßig gut untersuchten Gebieten wie dem Mittelmeer ist das Wissen über geografische Verbreitung und Lebensweise vieler Krustenanemonen noch lücken- und fehlerhaft. Es gibt einige Arbeiten über das westliche Mittelmeer und die Adria. Der taxonomische Wert der zahlreichen Arbeiten von F. Pax und seinen Kollegen ist jedoch umstritten. Aus dem östlichen Mittelmeer gibt es nur sehr wenige Arbeiten, die Kenntnis über die afrikanische Küste ist noch äußerst lückenhaft. Revisionen sind seit langem überfällig.

Morphologie und Lebensweise : Krustenanemonen sind oft unauffällig und leben meist sublitoral in kryptischen Habitaten. Sie können fast alle Lebensräume besiedeln und überwachsen krustenartig alle Arten von Sediment: andere Organismen, z. B. Schwämme, Tunicaten oder inkrustierende Algen, die Schalen von Einsiedlerkrebsen oder den Fels. Polypen und Coenenchym sind meist mit Sand oder anderen Fremdkörpern (Schwammspikel, Foraminiferenschalen) inkrustiert, die oft tief in die Mesogloea eingebettet sind. Z. T. ist auch eine Cuticula vorhanden. Die Gattung *Gerardia* kann ein zentrales Achsen skelett aus Horn bilden, Kalkskelette treten jedoch bei keiner Art auf.

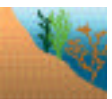
Individuelle Zoanthariapolypen sind bemerkenswert gleichförmig in ihrer Struktur: die

Mundscheibe ist etwas breiter als die Säule und konkav, der Mund befindet sich auf einem runden Hypostom*. Die Säule weist einen langen zylindrischen Scapus* auf, der oben in einen Parapet* mit Fossa* übergeht (siehe Bild Actiniaria). Der obere Teil des Scapus besitzt einige Scapularinnen*, die am Parapet als Bracteen *(Randzähnen) enden. Die wenigen retraktilen Tentakel sind in 2 gleichen Zyklen angeordnet: ein Tentakel pro Exo*- bzw. Endocoele*. Die Mesenterien* sind gepaart und besitzen einen schwachen Retraktor*. 2 Paar Direktiven* sind vorhanden, wovon die ventralen perfekt, die dorsalen dagegen imperfekt sind (siehe Bild Actinaria).

Die Mesenterienpaare (außer den macrocnemischen Paaren) bestehen aus einem perfekten und einem imperfekten Mesenterium; die den ersten 6 Paaren folgenden Zyklen erscheinen nacheinander im ventrolateralen Exocoele. Das 5. Paar ist perfekt (macrocnemisch*) oder imperfekt (brachycnemisch*). An allen perfekten Mesenterien befinden sich Filamente mit Ciliatrakten*. Eine einzelne, deutliche, ventrale Siphonoglyphe ist vorhanden. Der Sphincter* ist immer vorhanden, endodermal oder mesogloeaal, letzterer einfach oder doppelt. Die Mesogloea* des Scapus ist oft dick und enthält Zellinseln* (*cell-islets*). In einigen Gattungen bildet ein System von Kanälen, welches mit dem Gastrocoele* verbunden ist, ein Netzwerk in der Mesogloea. Dieses Kanalsystem kann einen deutlichen Ringsinus im oberen Teil des Scapus bilden. Teile davon können isolierte Lacunae* formen. Die Gonaden befinden sich meist nur an perfekten Mesenterienpaaren.

Einige Arten leben kommensalisch auf Einsiedlerkrebsen und bilden ein so genanntes Carcinocoele* auf der Gastropodenschale, welches das Schneckenhaus auch komplett ersetzen kann. Krustenanemonen ziehen sich bei kleinster Störung zurück. Die Fortpflanzung der auf Weichböden lebenden Arten ist vermutlich kontinuierlich, die der auf Hartböden lebenden Arten wahrscheinlich mit einer einmal im Jahr auftretenden sexuellen Reife verbunden. Tiefseearten pflanzen sich kontinuierlich fort, die Arten gemäßigter und tropischer Gewässer (außerhalb 15 °) geben ihre Gameten 1 bis 2 Mal jährlich im Sommer gemeinsam ab (spawning) (Ryland, 1997).

Die Larven sind oft im Plankton zu finden und als Zoanthina- oder Zoanthellalarven bekannt. Die Larven von Epizoanthus und Parazoanthus sind noch unbekannt. Mitglieder der Unterordnung Macrocnemina sind in der Regel gonochorisch, die der Brachycnemina vermutlich hermaphroditisch. Kolonien, Klone oder Mischungen dieser beiden Formen entstehen durch Knospung. **Untersuchung und Bestimmung** : Krustenanemonen können beim Tauchen oder durch Dredgen und mit Hebegreifern gesammelt werden. Wenn möglich sollten die Tiere samt Substrat ge-



sammelt werden (z.B. mit Hammer und Meißel). Vor der Konservierung sollte man die Tiere betäuben, indem man bei geringem Wasservolumen für eine längere Zeit Mentholkristalle auf der Wasseroberfläche treiben lässt. Für die Untersuchung kleinerer Tiere ist eine Stereolupe notwendig, für die Nesselkapseln ein Lichtmikroskop mit mindestens 500-facher Gesamtvergrößerung (am Besten 1000 x mit Phasen- oder Interferenzkontrast). Dazu wird wenig lebendes Gewebe leicht gequetscht und bei hoher Vergrößerung untersucht.

Wegen ihrer Unauffälligkeit und kryptischen, subliteralen Lebensweise gehören die Krustenanemonen zu den wissenschaftlich stark vernachlässigten Tiergruppen. Die exakte Artzuweisung erfordert in der Regel histologische Untersuchungen (siehe u.a. Stephenson, 1928) und ein Studi-

um der Nesselkapseln (siehe Schmidt, 1972, England, 1991). Die Bestimmung beruht auf verschiedenen Kriterien: Typ und Struktur des Sphincters, Ausprägung des Ringsinus und des Netzes von Lacunae in der Mesogloea und der Säule, Vorhandensein eines zentralen Achsenskelettes, Vorhandensein von inkrustierenden Fremdkörpern und Zellinselchen in der Mesogloea, Cnidom. Die Beschreibung der genauen Vorgehensweise würde jedoch den Rahmen dieses Buches sprengen. Vor allem taxonomische Literatur ist selten, verstreut, meist sehr alt und oft widersprüchlich. Bis auf Gili et al. (1987) und Gilis Dissertation über die Zoantharia von Katalonien and der Universität von Barcelona (1986) gibt es keine aktuellen brauchbaren zusammenfassenden Arbeiten für das Mittelmeer.

Familie [Parazoanthidae](#) Delage und Hirouard, 1901

Entodermaler Sphincter, Fremdkörperskelett oft aus Schwammnadeln aufgebaut.

Gattung [Parazoanthus](#) Haddon und Shackleton, 1891

Gut entwickeltes Kanalsystem in der Mesogloea der Säule bildet einen deutlichen Ringsinus. 1 Art.

Parazoanthus axinellae (O. Schmidt, 1862) (z. T. *P. dixonii*) – Gelbe Krustenanemone

Wuchsform sehr variabel, vom Substrat abhängig. Polypen bis 4 cm lang; 26–36 mittel bis lange Tentakel in 2 Zyklen. Kolonien goldgelb bis orangefarben, selten weißlich; Polypen gewöhnlich dicht stehend und sich berührend. Basales Coenenchym mit breiten, unregelmäßigen Ausläufern oder schmalen Stolonen; Coenenchym und Säule mit Sand, Schwammspikeln oder Foraminiferenschalen inkrustiert. Weiteres Bild siehe Band 1, S. 297, 373–380, 427. • **Verwechslungsmöglichkeiten:** *Leptopsammia pruvoti* (Kalkskelett). • **Fortpflanzung:** Geschlechtlich oder ungeschlechtlich durch Knospung; ovipar: fertile Tiere im VI und VII; Einzelpolyp eingeschlechtlich, Kolonie hermaphroditisch. • **Lebensraum:** 1–238 (meist 5–90) m; beschattete, sedimentfreie, beständig umströmte Habitate (Nahrung); an überhängenden bis senkrechten Wänden und an Eingängen von Höhlen ab 1 m (schattenliebend); meist auf Schwämmen (u. a. *Axinella*), Tunicaten oder auch Gestein; oft Massenbestände. • **Verbreitung:** Westl. MM, Adria, NO-AL (europäische Küste bis Roscoff/Frankreich). Ziemlich häufig, manchmal über viele Quadratmeter ganze Wände bedeckend. • **Anmerkung:** Charakterart der *Parazoanthus axinellae*-Fazies; kann über 10 Jahre alt werden; 4–5 Unterarten: *P. axinellae adriaticus* (Pax, 1937); *P. axinellae liguricus* (Pax, 1937); *P. axinellae mülleri* (Pax, 1957), *P. axinellae brevitentacularis* (Abel, 1959), *P. axinellae axinellae* (Schmidt, 1862) – letzterer kaum von den anderen 4 Unterarten zu unterscheiden. *E. a. brevitentacularis* mit kürzeren Tentakeln und mehr Pigmenten vermutlich an stärkere Strömung und Belichtung angepasst.



Parazoanthus axinellae



Parazoanthus axinellae




Familie Epizoanthidae Delage und Hirouard, 1901

Einfacher mesogloealer Sphincter, Fremdkörperskelett meist aus Foraminiferen und feinem Kies; Kolonien inkrustierend, frei oder carcinoecisch.

Gattung *Epizoanthus* Gray, 1867

Kein Kanalsystem und keine Lacunae in der Mesogloea der Säule; Zellinselchen vorhanden. Etliche Arten und Unterarten.

Epizoanthus arenaceus (Delle Chiaje, 1823) nach Gili et al., 1987, *E. frenzeli* Pax, 1937, *Zoanthus ellisi* Delle Chiaje, 1828, *Palythoa cavolinii* Andres, 1883 – Sandfarbene Krustenanemone  Lockere Kolonien mit 20–25 etwa 10 mm hohen Polypen, verbunden durch flache Stolonen. Tentakel hellbeige, Scapus graubraun, Capitulum und Bracteen hell sandfarben. Bis zu 24 weißliche Tentakel in 2 Zyklen. Ektoderm mit vielen eingeschlossenen Kalkpartikeln oder Sandkörnern. Mesogloea mit vielen Lacunae und ebenfalls mit eingeschlossenen Partikeln. • **Verwechslungsmöglichkeiten:** Andere *Epizoanthus*-Arten. • **Lebensraum:** 15–346 (meist 20–60) m; meist auf *Murex*- oder *Aporrhais*-Gehäusen oder *Microcosmos*, aber auch auf Fels. • **Verbreitung:** Westl. MM, Adria, NO-AL (bis England). Häufig und weit verbreitet. • **Anmerkung:** Unterarten *E. a. arenaceus* (Delle Chiaje, 1823) und *E. a. ingeborgae* Pax, 1952, = *Palythoa cavolinii*. Die Unterarten *E. a. pasconensis* Pax und Müller, 1956 und *E. a. belloci* Pax und Müller, 1956 gehören zu der Form, die im westlichen Mittelmeer als *E. a. arenaceus* beschrieben wurde. Bei *E. a. neapolitanus* Pax, 1957 scheint es sich um ein Juvenilstadium von *E. a. ingeborgae* zu handeln. Unterscheidungsmerkmale der Unterarten wenig präzise.

Epizoanthus paxi Abel, 1955

Kolonien kriechend mit 4–12, selten mehr Polypen; verbunden durch einen dicken halbkugelförmigen Stolonen, der jedoch keine Basalplatte bildet. Polypen mit verlängerter Säule, grauviolett, Tentakel weißlich transparent. Capitulum gebildet aus einer Krone abgeplatteter weißlicher Schuppen. Bei expandierten Polypen bilden die Platten eine Art Palisade, die vom Rest der Säule durch eine oberflächliche Rinne getrennt ist. Ektoderm mit konstanter Dicke. Mesogloea mit vielen gleichförmigen Lacunae und inkrustierten Sandkörnern. Endoderm sehr dünn mit feiner Muskelschicht. Mundöffnung prominent, Hypostom breit. Sphincter einfach. • **Verwechslungsmöglichkeiten:** Andere *Epizoanthus*-Arten. • **Lebensraum:** 5–20 m; auf Fels. Kolonie in Spalten und kleinen Höhlen. • **Verbreitung:** Westl. MM, Adria (e). Weit verbreitet.

Epizoanthus incrustans (Duben und Koren, 1847) (z. T. *Zoanthus couchii* Gosse, 1860,

E. americanus Verrill, 1864, ? *Zoanthus rubricornis* Holdsworth, 1861)

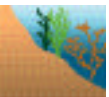
Konservierte Polypen 15–25 mm hoch, 3–6 mm (?), Fußscheibe rund; Polypen einzeln oder in Gruppen bis zu 4 Individuen, oft kreuzförmig einander gegenüber stehend. Kein basales Coenenchym, Polypen entspringen von einem gemeinsamen zentralen Punkt oder knospen von der Säule anderer Polypen. Säule dunkelgrau. 20–24 Tentakel in 2 engstehenden Zyklen. Capitulum von 12–18 Bracteen umgeben. Gesamte Säule mit Fremdkörpern inkrustiert, die der dünnen Ektoderm einen körnigen Aspekt verleihen und teilweise sogar bis in die ebenfalls dünne Mesogloea reichen. Einfacher, langer Sphincter. • **Verwechslungsmöglichkeiten:** Andere *Epizoanthus*-Arten, v. a. *E. couchii* (AL). • **Lebensraum:** 20 (MM: 50)–200 m; auf Sand-, Kies- und Fangoböden, halb im Substrat eingegraben, aber nie an diesem befestigt; Populationen mit Dutzenden Individuen pro m². • **Verbreitung:** Westl. MM (Katalonien), N-AL (bis Arktis). Häufig. • **Anmerkung:** Im Atlantik 2 Formen; freie Kolonie oder Carcinoecium (meist auf Gastropodenschalen, die von Einsiedlerkrebsen bewohnt sind; Carcinoecium ersetzt die Schale komplett; bis zu 20 Polypen). Vermutlich kürzlich aus dem AL eingewandert.

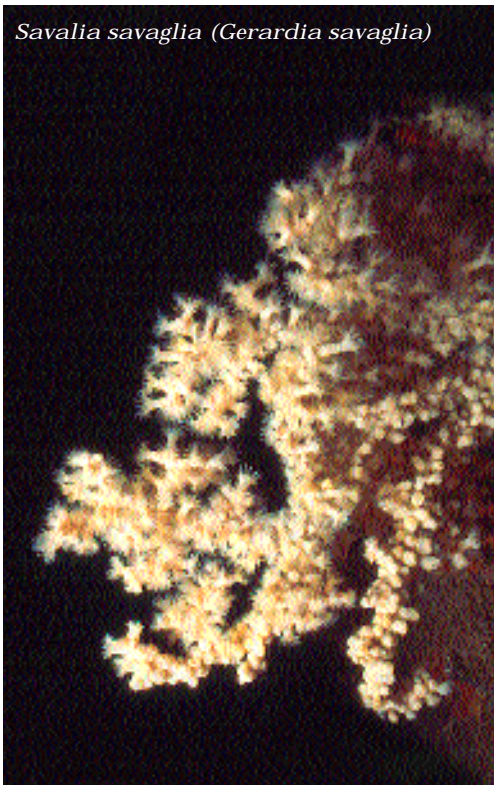
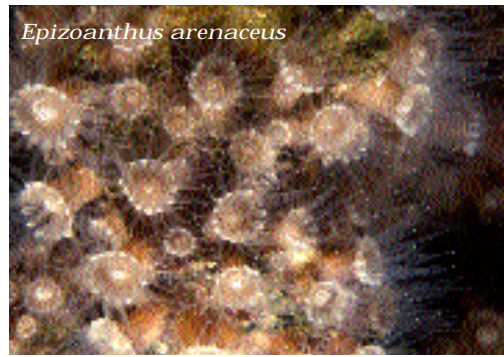
Epizoanthus mediterraneus (Carlgren, 1935)

Immer auf Gastropodenschalen, v. a. auf *Aporrhais pespelecani*. 15–22 zylindrische, sehr dicht stehende Polypen, die mit einem dünnen Coenenchym verbunden sind, welches fast die gesamte Gastropodenschale bedeckt. Polyp dunkelbeige, Tentakel etwas heller. Capitulum verdickt. Ektoderm mit mäßig vielen, gleichmäßig verteilten inkrustierten Partikeln vom selben (?) wie die Ektoderm. Mesogloea mit gleichförmigen Lacunae. Sphincter lang. • **Verwechslungsmöglichkeiten:** Andere carcinoecische *Epizoanthus*-Arten. • **Lebensraum:** 30–60 (300) m; auf Detritus-, Sand- und Fangoböden. Populationen mit 4–5 Kolonien pro m². • **Verbreitung:** Westl. MM, Adria (e). In Katalonien weit verbreitet.

Epizoanthus paguricola (Roule, 1900)

Immer auf Gastropodenschalen, die völlig von Coenenchym bedeckt oder sogar durch dieses ersetzt sind. Kolonien mit 9–12 zylindrischen Polypen, die durch ein laminares Coenenchym verbunden sind.



*Savalia savaglia* (*Gerardia savaglia*)*Epizoanthus arenaceus**Epizoanthus arenaceus*


Ektoderm mit einigen Fremdkörpern und einem feinen Film von Partikeln im äußersten Bereich. Mesoglea mit konstanter Dicke und einem Komplex von gleichförmigen Lacunae. Pharynx lang und breit, Sphincter kurz und breit. • **Verwechslungsmöglichkeiten:** Andere carcinoecische *Epizoanthus*-Arten. • **Lebensraum:** 80–250 m; auf Detritus-, Sand- und Fangböden. • **Verbreitung:** Westl. MM (e). Selten.

Familie Gerardiidae Pax, 1914

Horniges, die Kolonie stützendes Skelett, Sphincter endomesogloal.

Gattung *Gerardia* Lacaze-Duthiers, 1864

Polypen ohne Kanalsystem in der Mesoglea der Säule. 1 Art.

Savalia savaglia (Bertoloni, 1819) (*Gerardia savaglia*, *G. lamarcki*, *Savaglia lamarcki*) – Strauchkoralle  Große, bis 1 m hohe Kolonien; auch flächendeckend bis 1 cm hoch; eigenes glattes Achsenskelett oder auf oft Strünken toter Gorgonien oder Antipatharia aufgewachsen (dann mit dessen Dornen). Kolonie mit auffälliger basaler Scheibe am Substrat befestigt; Verzweigungen progressiv dünner werdend. Säule zylindrisch und opakfarben, rau durch Ansammlung von Sandkörnern und Spikeln im Ektoderm. Coenenchym nicht dick. Polypen goldgelb bis orange; expandiert 2–3 cm und kontrahiert 2 mm hoch. Bis 28 (MM) bzw. 42 (AL) opakfarbene Tentakel in 2 Zyklen, entakmäsch, spitz zulaufend. Mund- und Fußscheibe rund, Siphonoglyphe von außen nicht zu sehen. Weiteres Bild siehe Band 1, S. 374, 427. • **Verwechslungsmöglichkeiten:** *Paramuricea clavata* (basale Teile der Kolonie rötlich, deutlich kleinere Polypen). • **Lebensraum:** Ab 30 m auf sekundären Hartböden im Koralligen; schattenliebende Art des Circalitorals. • **Verbreitung:** westl. MM, östliches MM? (Golf von Korinth?, Marmarameer?), Adria, AL (Macaronesien). Sehr selten. • **Anmerkung:** Kosmopolit und Tethysrelikt; früher der Familie der Parazoanthidae zugeordnet. Vermutlich können Strauchkorallen bis ca. 1 800 Jahre alt werden. Damit wären sie die langlebigsten bekannten Meerestiere und wären ideal geeignet für die Langzeitbeobachtung der Ozeane (Druffel et. al., 1995). Die Abnahme einiger Populationen weist auf einen Rückgang durch extensives Sammeln der Art hin.



Häussermann, V. (*in review*)

Redescription of *Phymactis papillosa* (Lesson, 1830) and *Phymanthea pluvia* (Drayton in Dana, 1846) (Cnidaria: Anthozoa), two actiniid sea anemones from the south east Pacific with a discussion of the genera *Phymactis*, *Bunodosoma* and *Phymanthea*

Zoologische Mededelingen

Redescription of Phymactis papillosa (Lesson, 1830) and Phymanthea pluvia (Drayton in Dana, 1846) (Cnidaria: Anthozoa), two actiniid sea anemones from the south east Pacific with a discussion of the genera Phymactis, Bunodosoma and Phymanthea

Verena Häussermann

Zoologische Staatssammlung München, Münchhausenstr. 21, 81247 München, Germany, and Ludwig-Maximilians-Universität München, Department Biologie II, Karlstr. 23-25; D-80333 München; e-mail: vreni_haeussermann@yahoo.de, website:

<http://www.people.freenet.de/haeussermann/>

present address: Universidad Austral de Chile, Departamento de Biología Marina, Avda. Inés de Haverbeck, casas 9, 11 y 13, Campus Isla Teja; Casilla 567, Valdivia, Chile

Keywords: Actiniaria, Actiniidae, Phymactis papillosa, Phymactis clematis, Phymanthea pluvia, Bunodosoma, vesicles, Chile, Peru, Mexico, benthos

Running head: Redescription of Phymactis papillosa and Phymanthea pluvia

Abstract

Actiniid sea anemones possess few characteristics of taxonomic value, which makes columnar outgrowths one of the most important features for systematic work. There are two species of actiniid sea anemones known from Chile and southern Peru that exhibit a column densely covered with non-adhesive vesicles: Phymactis papillosa (Lesson, 1830) (= Phymactis clematis) and Phymanthea pluvia (Drayton in Dana, 1846). Hereby both are re-described in detail. The re-descriptions are based on observations of about 100 living animals in their habitat and in aquaria and on the examination of 21 specimens of P. papillosa and seven specimens of Pa. pluvia collected in Chile between 1995 and 2003. In Chile, specimens of both species occur in tide-pools, on vertical and overhanging rock-walls in the intertidal zone and in shallow water down to depths of 16 m. Both species are characterized by large size, numerous short tentacles, and acrorhagi. Phymactis papillosa is a widely distributed species: its distribution is confirmed from Playa Tantalean, Peninsula Bayovar, Peru (05°48'15''S, 81°04'99''W), to the Archipelago de los Chonos (44°24'S; 73°34'W), south Chile, for the Gulf of California (24°08'N; 110°15'W) and for the Pacific coast of Mexico (23°26'N; 110°15'W) as well as for some Pacific Islands. Phymactis papillosa occurs solitarily and in clonal aggregations and exhibits four distinct colour varieties: var. rubra, var. viridis, var. cyanea and var. fusca as well as some mixed morphs. The distribution of Phymanthea pluvia from Caleta Yasila, Paita, Peru (05°07'38''S, 81°10'07''W), to the region of Valparaíso, central Chile (33°02'S, 71°38'W) lies within a zoogeographical unit known as the Peruvian Province. Specimens of Pa. pluvia always present a scarcely varying orange colour, the apexes of its vesicles are whitish. Morphologically both species are quite similar; besides the colour they can be distinguished by the histological structure of the vesicles and by the numerous rod-like basitrichs in the acrorhagi of P. papillosa. Structure and histology of the vesicles of both species are described in detail and possible functions and the taxonomic

value of vesicles are discussed. The distinctive characters of the genera Phymactis Milne Edwards 1857, Bunodosoma Verrill, 1899 and Phymanthea Carlgren, 1959 are given. Valid as well as doubtful species of all three genera are listed.

Introduction

The Actiniidae are the largest and most varied sea anemone family (McCommas, 1991). In almost any rocky shallow water habitat, several species of actiniid anemones can be found, but they are often difficult to identify due to the low number of taxonomically informative characters and the scarcity of detailed descriptions and identification keys. Traditionally (Stephenson, 1921; Stephenson, 1935; Carlgren, 1949a) structures of the column like verrucae, vesicles, acrorhagi and pseudoacrorhagi are used to distinguish actiniid genera; histological characters and cnidae separate species. However, columnar outgrowths, such as verrucae and vesicles are controversially defined and often hard to tell apart in preserved specimens (den Hartog, 1987; Riemann-Zürneck & Gallardo, 1990; Daly, 2003). Information on the function of the columnar structures and on the biology of the species is often missing. Furthermore, histology and cnidae are difficult for non-experts to examine or interpret.

It is clearly desirable to introduce more reliable characteristics for identification (McCommas, 1991). Features of the animals in situ and in vivo including characteristics of fired cnidae and morphology of delicate structures can often facilitate taxonomic decisions. First of all it is necessary to provide detailed descriptions of the existing species including as much in vivo information as possible to create a base upon which new characteristics for identification can be introduced.

The actinarian fauna of north and central Chile includes at least nine shallow water anemone species of the family Actiniidae (Häussermann, 1998), two of which have recently been described or re-described respectively. (Häussermann & Försterra, 2001; Häussermann, 2003). In the present paper, two further common and eye-catching species, Phymactis papillosa and Phymanthea pluvia, are re-described. Detailed in vivo descriptions, observations and pictures including fired cnidae are provided. The genera Phymactis and Phymanthea are discussed in comparison with the closely related genus Bunodosoma. Structure and function of the vesicles in these genera are discussed.

Material and methods

Between 1994 and 2003, Günter Försterra and I observed and examined about 100 specimens of Phymactis papillosa and Phymanthea pluvia along the Chilean coast from Arica (18°28'S, 70°19'W) to Cucao, Chiloé Island, (42°30'S, 74°07'W) (Fig. 1). Lists of all study sites up to S44 (Arica to Concepción) can be recalled in the online appendix of Häussermann & Försterra (2001) at <http://www.senckenberg.uni-frankfurt.de/odes/>. Lists of study sites up to S50 (Arica to Valdivia) and S51 to S97 respectively (Puerto Montt to Puerto Chacabuco) and a map of Peruvian study sites can be recalled in Häussermann (2003) and Försterra & Häussermann (2003). This study also utilizes information gathered in 2002 and 2003 by S. Austerhülle who collected and observed several specimens in Peru (Fig. 2). I also examined specimens of Pa. pluvia collected in 1975 by K. P. Sebens & R. T. Paine (Fig. 1) and I include data on specimens of P. papillosa collected and observed in Mexico in November 2002 by M. Daly (Fig. 2).

The studies were carried out in the intertidal zone during low tide and by means of SCUBA-diving. Some specimens were kept in aquaria for several days for detailed examinations.

Nineteen specimens of P. papillosa and six specimens of Pa. pluvia were preserved, five of which were examined histologically.

Specimens were relaxed with menthol crystals for 30–120 min and fixed in 10-15% seawater formalin. Specimens of both Phymactis papillosa and Phymanthea pluvia need up to several hours of exposure to menthol crystals until they are relaxed completely and, even in maximal relaxation, do not expand completely, probably due to the auto-elasticity of the thick mesogloea. Specimens were kept in formalin for at least 4 months before being transferred to 70% alcohol. Pieces of three specimens of P. papillosa and of two specimens of Pa. pluvia were embedded in paraffin, sectioned at 8 μm and 9 μm respectively, and stained with Azocarmin triple staining.

For cnidae examination, squash preparations of small amounts of tissue from three living and four preserved specimens of Phymactis papillosa and two living and three preserved specimen of Phymanthea pluvia were examined with a light microscope (1000x oil immersion), drawn or photographed, and measured. The discharge of fresh cnidae was provoked with distilled water or 4% acetic acid solution. Cnidae did not discharge readily. Permanent slides of discharged cnidae were prepared with the technique of Yanagi (1999): a small amount of tissue is put into a drop of 4% acetic acid or HCl solution on a microscopic slide. After some minutes the liquid is suck off carefully with a tissue. Then a solution of 1:1 sea water:glycerin with few drops of phenol and formalin on 100 ml is added. A cover slide is sealed several times with nail coating. If the coating is repeated regularly, the permanent slides stay in good condition for at least seven years (Yanagi, in litt., 2003).

Nematocyst terminology follows England (1991). According to Acuña et al.(2003), at least for acontiarian anemones data on nematocyst size ranges of different specimens should not

be grouped to determine statistical descriptive parameters. Thus the size ranges of Table 1 and 2 are values taken from a single preserved specimen.

Water temperature in the habitat during sampling ranged from 12.0 - 23.0°C (Phymactis papillosa) to 13.0 - 22.8°C respectively (Phymanthea pluvia) and salinity from 30.5 – 36.0 ‰ (P. papillosa) to 33.5 – 36.0 ‰ respectively (Pa. pluvia).

Results

Amended diagnoses of the genera Phymactis and Phymanthea

Family Actiniidae Rafinesque, 1815

Genus Phymactis Milne Edwards, 1857

Rivetia Pax, 1912

Diagnosis after Carlgren (1949b), amended, with changes in bold: Actiniidae with well-developed pedal disc. Column **densely covered** with **rounded, non-adhesive** vesicles; **vesicles** simple or, **especially towards the margin**, compound. **Acrorhagus containing holotrichs, rod-like basitrichs and some spirocysts; situated on the oral side of an enlarged marginal vesicle.** Margin distinct, with well-developed fosse. Sphincter decidedly diffuse, **more or less strong.** Tentacles short, **at about half diameter of oral disc, conical,** usually hexamerously arranged, their longitudinal muscles ectodermal, **in some animals partly mesogloal.** Radial muscles of oral disc **ectodermal to mesogloal.** **As a rule, two aborally prolonged siphonoglyphs and two pairs of directives; or several siphonoglyphs not connected with directives or directives lacking.** Numerous perfect mesenteries, at least the two oldest cycles **sterile.** **At least in larger mesenteries oral and marginal stoma present. Retractors diffuse, band-like.** Parietobasilar and basilar muscles well-developed. **No zooxanthellae.**

Cnidom: spirocysts (**in tentacles and acrorhagi, sporadic in pedal disc**), basitrichs (**in all tissues except acrorhagi**), microbasic b-mastigophores (**in filaments**), microbasic amastigophores A (**in filaments and pharynx**), holotrichs (**in acrorhagi**), rod-like basitrichs (**in acrorhagi**).

Genus Phymanthea Carlgren, 1959

Diagnosis after Carlgren (1959), amended, changes in bold: Actiniidae with **well-developed** pedal disc. Column **densely** covered with **rounded, non-adhesive vesicles, simple or, especially towards the margin, enlarged and compound**. Vesicles in the proximal part of the column smaller and more numerous, **distally and proximally distinguishable rows**.

Acrorhagus on the oral side of an enlarged marginal vesicle containing numerous holotrichs. Margin distinct, with well-developed fosse. Sphincter distinctly diffuse, strong. Tentacles very numerous, conical, short, **at about half diameter of oral disc, hexamerously arranged**, their longitudinal muscles ectodermal. **Radial muscles of oral disc ectodermal**. Two distinct, **aborally prolonged** siphonoglyphs and two pairs of directives. Numerous perfect mesenteries, **at least the two oldest cycles sterile, medium-sized mesenteries fertile. At least in larger mesenteries oral and marginal stoma present. Retractors small, circumscribed-diffuse. Parietobasilar and basilar muscles well-developed. No zooxanthellae**.

Cnidom: spirocysts (**in tentacles, sporadic in pedal disc**), basitrichs (**in all tissues except acrorhagi**), microbasic b-mastigophores (**in filaments**), microbasic amastigophores A (**in filaments**), holotrichs (**in acrorhagi**).

The diagnostic characters of the genera Phymactis, Bunodosoma and Phymanthea are compared (Tab. 3) and their valid and doubtful species are listed (Tab. 4).

Differential diagnoses of the species Phymactis papillosa and Phymanthea pluvia

Both Phymactis papillosa and Phymanthea pluvia are large-sized species of the intertidal and shallow subtidal with pedal disc diameter up to 100 mm or 160 mm respectively; column densely covered with rounded, non-adhesive, simple or compound vesicles; tentacles relatively short, marginal. Acrorhagi generally present on oral sides of enlarged marginal lobes.

In the field, uniform red, green, blue or brown colour distinguishes Phymactis papillosa from Phymanthea pluvia and from Bunodosoma grandis (Verrill, 1969)¹, the latter only occurs north of Chile. Phymanthea pluvia is orange with white vesicle tips and B. grandis is green to brown, with 12 rows of light vesicles alternating with 3 rows or more of dark vesicles (Verrill, 1869). Central American Bunodosoma californica (Carlgren, 1951) can be distinguished from the above-described species by the low number of tentacles: approx. 80 (Daly, 2003). Cnidae of the acrorhagi (numerous holotrichs and rod-like basitrichs) characterize preserved specimens of P. papillosa; acrorhagi of Pa. pluvia present numerous holotrichs only. In addition, P. papillosa and Pa. pluvia are distinguished from all other described species of Bunodosoma by their diffuse sphincter. Phymanthea pluvia can be found in more light-exposed habitats than P. papillosa.

Material (if not otherwise mentioned all collected by G. Försterra (GF) and V. Häussermann (VH)).— **Chile:** Phymactis papillosa: 1 specimen (var. *rubra-viridis*) from Arica/Playa Corazones (S1), collected 4.xii.1997, intertidal (Ex. 65 = ZSM 20030295); 6 specimens (var. *rubra-fusca*, juv.) from Playa Los Piqueros, national park Pan de Azúcar, Chañaral (S16) collected 21.xii.1997, intertidal (Ex. 92-97 = ZSM 20030296); 3 specimens (var. *cyanea*) from Playa La Pampilla, Coquimbo (S18a), collected 14.xi.02, intertidal (Ex. 1-3 = ZSM

20030297); 1 large specimen (var. rubra) from Aquarium Coquimbo (originally S22), collected 23.iv.2003, with porcellanid crab Allopetrolisthes spinifrons (ZSM 20030298); 1 small specimen (var. viridis) from Aquarium Coquimbo (originally S22), collected 23.iv.2003 (ZSM 20030298); 1 specimens (var. viridis) from Pingueral (S41), collected 31.x.1997 (Ex.7 = ZSM 20030299), 6 m depth; 3 specimens (var. rubra and var. viridis) from Aquarium Dichato, collected 10.xi.1997 (Ex. 26-28 = ZSM 20030300); 2 specimens from Pingueral (S41), collected 1.iv.1995, 7 m depth (MZUC 23164); 1 specimen (var. viridis) from Punta Misión, Valdivia (S46b), collected 14.viii.2003, intertidal (Universidad Austral de Chile, IZUA-CNI-0041); 2 specimens from Mar Brava (S56), collected 27.i.2001, intertidal (Ex. 64, 65 = ZSM 20030301 and 20030302, one preserved in 96% EtOH). Several specimens of P. papillosa can also be found in the collection of Chilean sea anemones of K. P. Sebens and R. T. Paine deposited in the National Museum of Natural History Naturalis, Leiden, Netherlands (RMNH Coel. XX).

Phymanthea (Actinia) pluvia: 2 specimens from Arica/Playa Corazones (S1), collected 4.xii.1997, intertidal (Ex. 63, 64 = ZSM 20030303); 3 specimens from Playa La Pampilla, Coquimbo (S18a), collected 14.xi.02, intertidal (Ex. 4-6 = ZSM 20030304); 1 specimen from Playa La Herradura, Coquimbo (S19), collected 3.i.1998, intertidal (Ex. 138 = ZSM 20030305), 1 specimen from Aquarium Coquimbo (originally S22), collected 23.iv.2003, intertidal (ZSM 20030304); 3 specimens from Pozo Toyo (P2), collected 1.x.1975 by K.P. Sebens and R. T. Paine, intertidal (RMNH Coel. 32163).

Sites, where Phymactis papillosa and Phymanthea pluvia respectively were found in Chile:

P.papillosa: S1, S3-7, S9-19, S22, S24, S26, S28, S31-35, S38-39, S41, S43-48, S50, S57-58, S60, S66.

¹ Data taken from old literature. I have not seen specimens and thus do not know if it is a valid species.

Pa. pluvia: S1-8, S11-17, S19, S22, S25, S27, S30-31, S33, R9-10 (for detailed description of sites see Försterra & Häussermann, 2003; Häussermann, 2003).

Sites where Phymactis papillosa and Phymanthea pluvia were found in Peru by S. Austermuehle in 2002 and 2003 (Fig. 2) (for detailed information on study sites R1-R15 see Häussermann (2003):

P. papillosa: R12 (intertidal, high density); R13 (intertidal, high density, several small animals in tide-pools which never fall dry); R15 (intertidal and subtidal down to 3 m depth); R16 (intertidal)

Pa. pluvia: R9 (subtidal, down to 4 m depth); R10 (subtidal, down to 4 m depth); R12 (intertidal and subtidal down to 3 m depth); R13 (intertidal, high density, several small animals in tide-pools which never fall dry); R15 (subtidal down to 7 m depth); R16 (subtidal)

Holotypes: — Phymactis (Actinia) papillosa (Lesson, 1830), Talcahuano, Chile. No type material (Fautin, 2003); = Phymactis (Actinia) clematis (Drayton in Dana, 1846), Museum of Comparative Zoology, Yale University, Syntype 297 (1), Valparaíso, Chile = Phymactis (Actinia) florida (Drayton in Dana, 1846), Museum of Comparative Zoology, Yale University, Syntype 298 (3), Callao, Peru. For original drawings of Phymactis papillosa (Lesson, 1830), Phymactis clematis (Drayton in Dana, 1846) and Phymactis florida (Drayton in Dana, 1846) see Fautin (2003: Phymactis papillosa, P. clematis)

— Phymactis (Actinia) sanctaehelenae (Lesson, 1830). No type material (Fautin). For original drawings see Fautin (2003: Phymactis sanctaehelenae).

— Phymanthea (Actinia) pluvia (Drayton in Dana, 1846) San Lorenzo, Callao, Peru (approx. 12°05'S, 77°12'W). No type material (Fautin, 2003). For original drawings see Fautin (2003: Phymanthea pluvia).

Description of the species Phymactis papillosa and Phymanthea pluvia

Phymactis papillosa

<u>?Actinia sanctaehelenae</u>	Lesson, 1830, p. 74 (St. Helena Island, Atlantic Ocean)
<u>Actinia papillosa</u> n. sp.	Lesson, 1830, p. 78 (Talcahuano, Chile to Lima, Peru)
<u>Actinia clematis</u> n. sp.	Drayton in Dana, 1846, p. 130 (Valparaíso, Chile)
<u>Actinia florida</u> n.sp.	Drayton in Dana, 1846, p. 131 (Callao, Peru) (<u>sensu</u> Andres, 1884 and Carlgren, 1899)
<u>Cereus papillosus</u> (Lesson)	Milne Edwards, 1857, p. 267
<u>Phymactis papillosa</u> (Lesson)	Stephenson, 1922, p. 285 ; Sebens & Paine, 1979, p. 222 (Iquique to Montemar, Chile)
<u>Phymactis papillosa</u> (Pax)	Carlgren, 1949b, p. 51 (Payta, Peru)
<u>Bunodes papillosa</u> (Lesson)	Verrill, 1869, p. 468; Andres, 1884, p. 215
<u>Bunodactis papillosa</u> (Verrill)	Carlgren, 1949, p. 66 (Peru, Chile)
<u>Rivetia papillosa</u> (Lesson)	Pax, 1912, p. D6 (26 spec., Payta, Peru)
<u>Actinia clematis</u> (Dana)	Gay, 1854, p. 448; Drayton in Dana, 1859, p. 6
<u>Phymactis clematis</u> (Dana)	Verrill, 1869, p. 476; Dana, 1872, p. 22; Andres, 1884, p. 217 (var. cyanea, viridis and rubra); Carlgren, 1899, p. 17 (Peru to Valparaíso, Chile, 59 spec.); McMurrich, 1904, p. 259 (North and Central Chile, J�uan-F�ernandez Islands, 24 spec.); Carlgren, 1920, p. 145 (3 spec., Easter Island); Stephenson, 1922, p. 285; Carlgren, 1924(1925), p. 12; Carlgren, 1939, p. 795 (short note); Carlgren, 1945, p. 9; Carlgren, 1951, p. 419 (2 spec., Gulf of California);

Carlgren, 1949, p. 51 (only list: Lower California, San Salvador, Nicaragua, Panama, Pearl Island, W coast of S America to S Tierra del Fuego, Juán Fernández, Easter Island); Carlgren, 1959, p. 17 (>180 spec., Iquique to Archipel de los Chonos, Chile); Carter, 1965, p. 149 (Montemar, Chile); Stotz, 1977, p. 27 (Valdivia, Chile); Stotz 1979, p. 181 (Valdivia, Chile); Sebens & Paine, 1979, p. 222 (Iquique to Llahue Peninsula); Brace, 1981, p. 85; Baeza & Stotz, 1995, p.255 (Coquimbo, Chile); Häussermann, 1998 (Arica to Chiloé Island, Chile); Baeza, Stotz & Thiel, 2000, p. 3726; Baeza & Stotz, 2001, p. 341; Häussermann & Försterra, 2001, p. 221 (Chile); Rivadeneira & Oliva, 2001; Baeza, Stotz & Thiel, 2002, p. 189; Baeza & Stotz, 2003, p. 25; Häussermann, 2003

Phymactis clematis (Dana)

none: Milne Edwards, 1857, p. 275 (Brazil) (sensu Verrill, 1869) ; ?Stephenson, 1918, p. 23 (South Trinidad Island, Antarctica) (sensu Carlgren, 1939); ?Orlando Muñoz, Atkinson & Idler, 1976; Zamponi, 1977, p. 137 (Argentina); Zamponi, 1981; Pollero, 1983; Patronelli, Zamponi, Bustos & Vega, 1987; Zamponi, 1989; Excoffon & Zamponi, 1991; Zamponi, 1993; Acuña & Zamponi, 1995; Genzano, Acuña, Excoffon & Perez, 1996; Acuña & Zamponi, 1996a and 1996b; Zamponi & Pérez, 1996; Acuña, Zamponi & Pérez, 1996; Excoffon & Zamponi, 1997; Zamponi, Belém,

	Schlenz, & Acuña, 1997 (1998); Gomes, Belém & Schlenz, 1998; Excoffon, Genzano & Zamponi, 1999; Zamponi, Genzano, Acuña & Excoffon, 1998; Zamponi, 2000
<u>Actinia florida</u> (Dana)	Drayton in Dana, 1859, p. 6; Gay, 1854
<u>Phymactis florida</u> (Dana)	Milne Edwards, 1857, p. 274; Verrill, 1869, p. 476; Andres, 1884, p. 218
? <u>Cladactis grandis</u> n. sp.	Verrill, 1969, p. 472 (Paita, Peru, Panama, Pearl Island, Nicaragua); Andres, 1884, p. 443 (<u>sensu</u> McMurrich, 1904, p. 259)
? <u>Eucladactis grandis</u> (Verrill)	Pax, 1912, p. D27 (footnote)
? <u>Phymactis capensis</u> (Lesson)	Pax, 1912, p. D26 (San Salvador, Panama, Peru, Chile) (footnote)
? <u>Phlyctenactis tuberculosa</u> (Q.& G.)	Zamponi, 1992 (1995) (Concepción, Chile)

External Anatomy (Fig. 3-12)

Diagnosis (Fig. 3-12): Middle-sized to large species up to 100 mm pedal disc diameter; column red, green, blue or brown; tentacles and oral disc slightly paler than column. Column densely covered with rounded, non-adhesive, generally compound vesicles (Fig. 5, 9). Acrorhagi present, rarely in several rows. Oral disc in large animals slightly lobed (Fig. 4); mouth opening prominent. Numerous short and conical tentacles situated at margin of oral disc. Contracted animals shaped like cylindrical stump of cone, with crater-like hole at apex (Fig. 6, 8). Young individuals up to 10 mm pedal disc diameter often with dense, white radial lines on the centre of the oral disc, mouth opening dark (Fig. 11); with fewer, relatively larger vesicles. Individuals in the field found alone or in aggregation. Preserved animals bluish, greenish or reddish-brown

initially; colour tends to fade over time. The cnidom of Phymactis papillosa contains just a few characteristic elements which distinguish it from the cnidom of Phymanthea pluvia: the large holotrichs (Fig. 13H) and the rod-like basitrichs in the acrorhagi (Fig. 13I) and the microbasic amastigophores A in the pharynx (Fig. 13G).

Size (in life): Solitary form: pedal disc diameter to 100 mm, typically 70 mm; column diameter to 90 mm, typically 60 mm; column height to 70 mm, typically 50 mm high; oral disc diameter to 90 mm, typically 65 mm; longest tentacles 40 mm, typically 25 mm. Clonal form: pedal disc diameter to 50 mm, typically 40 mm; column diameter to 45 mm, typically 35 mm; column height to 40 mm, typically 30 mm; oral disc diameter to 45 mm, typically 35 mm; longest tentacles to 20 mm, typically 15 mm.

Colouration: Four easily distinguishable colourations: red, green, blue and brown. Each of these constitutes a variety: var. rubra (red), var. viridis (green), var. cyanea (blue), var. fusca (brown). Andres (1884) mentioned var. rubra, var. viridis and var. cyanea; var. fusca is herein described for the first time. Specimens also occur as mixed morphs, with vesicles or oral disc coloured differently from column; these constitute varieties rubra-fusca, rubra-viridis, viridis-fusca, and rubra-cyanea. Varieties are distinguished only by colouration; they do not vary in terms of anatomy or cnidom. If not otherwise mentioned, the varieties were found all along the Chilean coast.

Var. rubra (Fig. 3, 9, 11): Column with vesicles, oral disc and tentacles bright red, pedal disc red or rose-coloured, acrorhagi light red; moderately common.

Var. viridis (Fig. 5, 10): Vesicles bright green to olive green, oral disc light green, tentacles darker green, pedal disc whitish, greenish or yellowish, acrorhagi yellowish; common.

Var. cyanea (Fig. 4, 7, 8): Vesicles, oral disc and tentacles bright blue, pedal disc and acrorhagi white or light blue; generally very rare, but common in some regions (e.g. Coquimbo,

North Chile); present at least between Valdivia, south Chile and Arica, north Chile as well as in Pucusana, Peru.

Var. fusca (Fig. 6): Column with vesicles, oral disc and tentacles reddish brown or bright brown to dark brown, pedal disc whitish to brown, acrorhagi whitish brown; common.

Var. rubra-viridis (Fig. 11): Column (hardly visible) and oral disc red, vesicles green, may look emerald green with reddish margin, tentacles brownish red, pedal disc red or rose-coloured, acrorhagi reddish or greenish; common (this morph was called P. papillosa, see Fautin (2003: Phymactis papillosa).

Var. rubra-fusca (Fig. 10): Column with vesicles, oral disc and tentacles brownish red, pedal disc whitish to brownish red, acrorhagi brownish red; very common.

Var. viridis-fusca (Fig. 10): Column with vesicles and tentacles brownish green, oral disc light greenish, mouth opening brown, pedal disc whitish to brownish green, acrorhagi lighter; common.

Var. rubra-cyanea (see original drawings in Fautin, 2003): Column red, vesicles, oral disc and tentacles blue, pedal disc whitish, acrorhagi white to reddish; very rare. Only observed in northern Chile.

Pedal disc: Diameter slightly greater than or equal to that of column; robust, slightly lobed. Limbus weakly notched. In life opaque, in some animals red or slightly shaded in the ground colour; insertions of mesenteries visible in the outer, more delicate and transparent region. Strong adhesion to the substratum.

Column: Stout, densely covered from margin to limbus with rounded, non-adhesive vesicles (Fig. 5, 9). Vesicles simple or, especially distally, compound; vesicle size increases slightly towards horizontal midline of column. Vertical arrangement of vesicles difficult to discern due to their irregular size: in some animals, vesicles arranged linearly in proximal and

distal region where vesicles are smaller. Size and number of vesicles partially a function of size of animal: large animals bear a greater number of vesicles, but small specimens have relatively larger vesicles (Fig. 11). Most distal, largest “crown vesicles” often bear an acrorhagus on oral side; largest acrorhagi on the largest of the crown vesicles; acrorhagi generally lighter coloured than vesicles (Fig. 7, 12). Number of acrorhagi per specimen variable; distribution irregular in some individuals; rarely some individuals, especially juveniles, may lack acrorhagi. Rarely up to three rows of acrorhagi, which appear spread over the most distal region of the column when being inflated (Fig. 12). Fossa very distinct.

Oral disc and tentacles: Oral disc circular to slightly lobed in large animals, about equal in diameter to column and slightly smaller than pedal disc (Fig. 3, 4). Oral disc paler than column, with radial lines visible at margin indicating insertions of mesenteries. Oral disc with central prominent mouth; mouth the same colour as oral disc but in most animals more intensely coloured (Fig. 3); pharynx opaque white; with deep longitudinal furrows and two siphonoglyphs. Margin of oral disc bears numerous, conical, short, retractile tentacles with broad base and circular terminal opening. First cycles of the tentacles of the large, solitary form hexamerously arranged. Tentacles paler than column, may be slightly transparent, number to 400 in large animals; largest tentacles slightly shorter than half the diameter of the oral disc (Fig. 4); inner tentacles hardly longer than outer ones. In preservation, tentacles furrowed longitudinally.

Internal anatomy (Fig. 14-16)

General: Mesenteries more or less hexamerously arranged in up to seven cycles. Up to approx. 200 pairs of mesenteries counted; a fourth to half of mesenteries perfect. Stotz (1977 (unpublished)) counted up to 243 pairs of mesenteries. Mesenteries hard to count as very numerous with thin mesogloea. Youngest mesenteries connect to pharynx with a small lappet

only. Generally approximately same number of mesenteries proximally and distally. Strongest mesenteries meet at centre of pedal disc. Large oral stoma and smaller marginal stoma; marginal stoma present at least in larger mesenteries, situated more proximally in older ones.

Actinopharynx long, with fine, deep longitudinal furrows, two aborally prolonged siphonoglyphs and two pairs of directives; rarely with more siphonoglyphs not connected to directives or directives missing.

Two of eight specimens examined fertile: the sectioned fertile specimen was male. Sexes separate (see also Carter (1965) and Stotz (1977 (unpublished))). Gonads mainly on medium sized and small imperfect and sometimes on youngest perfect mesenteries, arranged in long strings (Fig. 14). Reproductive tissue may appear on all incomplete mesenteries except very small ones. At least two oldest cycles of mesenteries and directives sterile.

Musculature: Sphincter endodermal, diffuse and well developed, more or less strong (Fig. 15). Circular endodermal musculature of body wall strong, absent in vesicles. Longitudinal muscles of tentacles ectodermal. Circular musculature of oral disc endodermal to meso-endodermal, radial muscles ectodermal to mesogloea (see Stotz, 1977). Mesenterial retractors diffuse, very variable in shape, restricted to inner half or inner fourth of mesentery (Fig. 14). Parietobasilar muscles strong with short free pennon; in distal column, parietobasilar of a larger mesentery may be connected to mesentery over a half of mesentery's span (Fig. 14). Basilar muscles strong.

Epithelia: Vesicles hollow, rounded evaginations of body wall formed by all three tissue layers (Fig. 16). Mesogloea of column and vesicle layer very thick, 2-3 mm and 2-6 mm resp measured. Each vesicle connected with gastrocoel by narrow channel (Fig. 15). All tissue layers

show modifications in vesicle, compared to column: endodermal circular musculature absent in whole vesicle; mesogloea thin, especially at apex of vesicle ectoderm with many globular mucus gland cells (Fig. 16). Ectoderm at apex of vesicle not differentiated from ectoderm at sides of vesicle. Endoderm of tentacles and vesicles with dark pigment granules; these pigments probably are responsible for the colouration (Fig. 16). Siphonoglyphs each with long cilia and strongly developed reticulated pads (Fig. 14).

Cnidom (Fig. 13)

Spirocysts (in tentacles, some in acrorhagi, sporadic in pedal disc), basitrichs (in all tissues), microbasic b-mastigophores (in filaments), microbasic amastigophores A (in pharynx and filaments), microbasic p-mastigophores B (in filaments), holotrichs (in acrorhagi and sporadic in proximal region of column), rod-like basitrichs (in acrorhagi) (Fig. 13). See Table 1 for information on size and distribution.

Cnidae size data for a single, medium-sized specimen of P. papillosa var. rubra-viridis (ZSM 20030295) (Table 1) are comparable to those for specimens of roughly the same size belonging to var. rubra and var. cyanea. Smaller individuals of var. cyanea and var. fusca had somewhat smaller cnidae. A length by width range of holotrichs and rod-like basitrichs from acrorhagi of juvenile specimen varies considerably from those given in Table 1: holotrichs 36-54 µm, basitrichs 47-54 µm.

Distribution and zoogeography of Phymactis papillosa

Phymactis papillosa is a wide-spread species, found in abundance on the Pacific coast of Central and South America in Mexico, Peru and Chile, and in the Sea of Cortez (Fig. 2).

Within Chile, Phymactis papillosa is reported from the Chilean coast between Arica, north Chile (18°28'S, 70°19'W), and the exposed coasts of the Archipelago de los Chonos (44°24'S; 73°34'W) (Fig. 1, 2), south Chile (Carlgren, 1959) as well as on Easter Island (Carlgren, 1920) and the J uan Fern andez Islands (McMurrich, 1904) (Fig. 2). During this study we found Phymactis papillosa between Arica and Cucao on Chilo  Island (42°35'S; 74°07'W), south Chile (Fig. 1). A single specimen was found in the subtidal of Seno Reloncav  close to Lenca (41°35'37,0"S; 72°42'10,9"W). In the fjord region, Phymactis papillosa was neither found in the inner fjords south of Lenca to Puerto Chacabuco (45°27'S; 72°49'W) nor in Puerto Natales (51°38'S; 72°28'W) where the surface water is characterized by a prominent low salinity layer (LSL). It was not found in the exposed regions between Bah a TicToc and Raul Marin Balmaceda (43°35'59,0''S, 72°55, 25,2''W-44°00'26,7''S, 73°05'35,4''W) or around Fuerte Bulnes in the Strait of Magellan (53°30'S; 70°56'W).

In Peru, Lesson (1830) described Phymactis papillosa from Paita (5°05'S, 81°06'W) southward; Stefan Austerm hle (in litt, 2003) reported it from Paracas (14°02'40''-14°03'50''S, 76°15'60''-76°16'70''W) to the Peninsula Bayovar (05°48'15''S, 81°04'99''W), but not further north between Tumbes (03°29'17''S, 80°23'10''W) and Bah a de Sechura (05°48'15''S, 81°05'00''W) (Fig. 2).

In a recent study, specimens of Phymactis papillosa have been collected and identified intertidally from both the Pacific (23°26'N; 110°15'W) and the Gulf of California coast (24°08'N; 110°18'W) of southern Baja California, Mexico (Marymegan Daly, in litt. 2003). Sensu M. Daly (in litt., 2003), P. papillosa was, together with Anthopleura dowii Verrill, 1869, the most abundant sea anemone in this region.

Natural history of Phymactis papillosa

Phymactis papillosa is one of the most common Chilean sea anemones of the upper littoral and may be the most common species of the intertidal. Specimens of this species occur intertidally and subtidally to depths of 16 m, generally attached to bare rock, which is free from macroalgae (Fig. 6, 7).

Apart from species which only occur in tide or splash pools, P. papillosa is the species settling in the highest areas of the intertidal zone. The highest densities of P. papillosa occur between the lowest low tide level and the mean tide level in exposed positions below overhangs and on vertical and overhanging rock walls (Fig. 6, 7, 8), where specimens of this species frequently form large, more or less dense aggregations of up to 100 or more individuals. In habitats which are protected from direct sunlight and in tide pools, specimens can even reach the mean high tide level. Young specimens were found in small protected tide pools of the high intertidal, often between mytilids (Fig. 11, 17). They can withstand direct sunlight for several hours during low tide (Fig. 6). Phymactis papillosa lives in habitats with strong surge surf and can tolerate direct wave exposure. In very exposed habitats, specimens of this species live in cracks, holes and under rocks and large stones (Fig. 10). Although the solitary form is most common in the subtidal, it can also be found in tide pools, in crevices, and on rock walls of the exposed intertidal (Fig. 10). In south Chile, medium-sized specimens form a narrow band below the mytilid zone and are often found between and under the green alga Ulva lactuca Linnaeus, 1753 (Stotz, 1977). In tide pools, Phymactis papillosa can be found associated with the sea anemones Anemonia alicemartinae Häussermann & Försterra, 2001 (Häussermann & Försterra, 2001) and Oulactis concinnata (Drayton in Dana, 1846) (Häussermann, 2003). Phymactis papillosa and A. alicemartinae both live in exposed positions; P. papillosa even can stand moderate wave exposure; Oulactis concinnata can be found in sand-filled crevices. Juvenile and adult specimens of the porcellanid crab Allopetrolisthes spinifrons were observed sitting on the

column of P. papillosa (Fig. 5, 9). Sensu Stotz (1977) this symbiosis is more abundant in shaded positions protected from waves; the crab rapidly changes place between tentacles, oral disc and column without any reaction of the anemone. Tides at Antofagasta, north Chile, are 0.8 m on average and 1.6 m at spring tide, and show little variation in the study region (Guiler, 1959).

In the sublittoral, the population density decreases rapidly, below 7 m P. papillosa can be found only occasionally. Larger solitary individuals in the sublittoral generally live on the lower portion of large rocks and can occasionally be found on the ascidia Pyura chilensis Molina, 1782 and on the polychaet Phragmatopoma virgini Kinberg, 1867 (Stotz, 1977). A general decrease in size can be seen from the upper to the lower intertidal and subtidal (see also Stotz, 1977). Sensu Stotz (1977) a vertical migration of individuals of different age and a fluctuation of the population throughout the year can be observed; populations strongly decrease in winter.

Phymactis papillosa var. cyanea, and to a lesser extent var. viridis appear to avoid sun exposure; specimens belonging to these varieties were typically found in well-shaded positions like overhangs (Fig. 8), caves or under stones. In the aquarium, they expand in the darkness. In contrast, specimens belonging to var. rubra are often found in well illuminated positions.

In Baja California Sur, Mexico, specimens of Phymactis papillosa occur in more exposed habitats and further down in the intertidal, compared to Anthopleura dowii, another very common Mexican intertidal sea anemone; P. papillosa is found in the mid to low intertidal and subtidally (Marymegan Daly, in litt., 2003). Sensu Daly (in litt., 2003), var. rubra is by far the most common on the Pacific coast, and is the only colour morph found within the Gulf of California. Some olive green specimens were found at Los Cerritos, on the Pacific coast; a single patch of mustardy yellow animals was found within one aggregation of green specimens at this locality. On both the Pacific and Gulf coasts, individuals occur in loose aggregations; animals within an aggregation typically do not touch one another, and vary in size from at about 10 to 50

mm diameter (M. Daly, in litt., 2003). Solitary specimens do not exceed these sizes, but are typically higher up than aggregations in semi-permanent pools that are free of algae and where water may get very warm during low tide (M. Daly, in litt., 2003).

Large solitary Phymactis papillosa show agonistic behaviour towards neighbouring individuals (Sebens & Paine, 1979); individuals within aggregations show agonistic behaviour against members of other aggregations (M. Daly, in litt., 2003). Sensu Sebens & Paine (1979), the anemones extend the body and swing it in a circle while inflating their acrorhagi and using them to sting any close neighbours. Brace (1981) reports intraspecific aggression between colour morphs taken from aggregations in Montemar, central Chile. No agonistic behaviour against members of the same species was observed during this study.

Specimens of Phymactis papillosa are quite mobile, and move through the aquarium by somersaults. When somersaulting specimens encountered specimens of Antholoba achates (Drayton in Dana, 1846), they did not avoid contact, resulting in injuries for both themselves and their opponents (Fig. 3). A specimen of P. papillosa var. viridis as well as several specimens of Anthopleura aff. hermaphroditica, which had been kept in large distance in the same, very large aquarium, were found burned badly by a specimen of P. papillosa var. rubra during two subsequent mornings. The numerous red patches on the burned specimens contained nematocysts from the aggressor. The injured specimens stayed in contracted condition for two days, when the foreign tissue started being secreted with mucus.

One specimen carrying a porcellanid crab Allopetrolisthes spinifrons (Milne Edwards, 1837) presented three rows of acrorhagi (Fig. 12), which it could inflate and deflate within minutes. These acrorhagi were not visible most of the time (Fig. 9). Stotz (1977 (unpublished)) has already reported several rows of acrorhagi from some specimens.

The adhesion of the pedal disc to the substratum is very strong in Phymactis papillosa. Specimens are very difficult to remove from the rough rock without damaging the pedal disc, but generally reattach within a few hours in the aquarium.

No signs of asexual reproduction were observed in large, solitary Phymactis papillosa. The aggregated (clonal) form of P. papillosa may exhibit scars from longitudinal fission, but was rarely observed in state of fission.

Phymanthea pluvia

p. p. <u>Actinia pluvia</u> n. sp.	Drayton in Dana, 1846, p. 144 (San Lorenzo, Callao, Peru)
<u>Actinia pluvia</u> (Drayton)	Drayton in Dana, 1859, p. 9
<u>Bunodes pluvia</u> (Drayton)	Gosse, 1860; Verrill, 1869, p. 468; Andres, 1884, p. 226
<u>Bunodactis pluvia</u> (Verrill)	Carlgren, 1949, p. 66 (Peru)
<u>Cereus pluvia</u> (Drayton)	Milne Edwards, 1857, p. 267
p.p. ? <u>Phymactis clematis</u> (Drayton)	McMurrich, 1904, p. 258 (Chile)
<u>Phymanthea pluvia</u> (Drayton)	Carlgren, 1959, p. 17 (14 spec., Iquique, Chile); Carter, 1965, p. 148 (Montemar, Chile); Sebens & Paine, 1979, p. 222 (Iquique to Pto. El Lacho, Chile), Baeza & Stotz, 1995, p. 255 (Coquimbo, Chile); Häussermann, 1998 (Arica to Papudo, Chile); Häussermann & Försterra, 2001, p. 221 (Chile); Baeza, Stotz & Thiel, 2002, p. 190; Baeza & Stotz, 2003, p. 25; Häussermann, 2003

External anatomy (Fig. 17-21)

Diagnosis: Large species of scarcely variable bright orange colour. Column densely covered with rounded, non-adhesive vesicles with whitish tips. Acrorhagi present. Numerous short, conical tentacles situated only on outer half of oral disc; mouth opening prominent. Contracted animals shaped like the stump of a cone with a crater-like hole in the middle; few specimens contract completely. Solitary. Preserved animals beige. The cnidom of Phymanthea pluvia contains just a few characteristic elements which distinguish it from Phymactis papillosa: the smaller holotrichs (Fig. 22G) and the lack of rod-like basitrichs in the acrorhagi, the lack of microbasic p-mastigophores B in the filaments and the extreme scarcity of microbasic amastigophores A in the pharynx.

Size (in life): Pedal disc diameter to 160 mm (typically 100 mm); column diameter to 160 mm (typically 100 mm), column height to 140 mm high (maximum 80 mm); oral disc diameter to 180 mm (typically 180 mm); longest tentacles 50 mm (typically 35 mm).

Colouration: Column and vesicles transparent orange, vesicles with whitish orange tips (Fig. 19); oral disc pale transparent orange (Fig. 18); tentacles orange, acrorhagi whitish orange (Fig. 17); pedal disc white to slightly orange-coloured. Colouration within Chile very uniform, most observed specimens were bright orange, some slightly brownish orange.

Pedal disc: Circular and robust, strongly attached to substratum; white, rarely with a slight orange colouration; mesenterial insertions visible. Limbus weakly notched.

Column: Broader than high, covered from margin to limbus with rounded, non-adhesive vesicles (Fig. 17). Vesicles simple or, especially in distal region, strongly compound (Fig. 19); vertical rows of vesicles more or less vague, distinguishable proximally and distally (Fig. 17); more rows of smaller vesicles proximally. Distal-most, large, crown vesicle (71 and 85 counted in a medium-sized and a small specimen) with branches on aboral side and generally a whitish orange acrorhagus on oral side (Fig. 17). Crown vesicles of older cycles largest, alternate with

smaller ones (Fig. 18-20). Number of acrorhagi variable; distribution irregular in some individuals; largest acrorhagi on largest crown vesicles; not every marginal vesicle with acrorhagi; acrorhagi rarely absent (Carlgren, 1959). Fossa deep.

Oral disc and tentacles: Oral disc circular to slightly lobed, especially in large animals, transparent orange. Insertions of mesenteries visible as orange lines on oral disc (Fig. 18); mouth prominent and bright orange; two well developed siphonoglyphs. Medium-sized specimens 300 or more tentacles; tentacles, conical, with broad base and circular terminal opening, length about half diameter of oral disc; situated at margin of oral disc. Inner tentacles slightly longer than outer ones. In preservation, tentacles longitudinally furrowed.

Internal anatomy (Fig. 23-25)

General: Mesenteries more or less hexamerously arranged in up to seven cycles, a fourth to half of which perfect. Mesenteries hard to count as very numerous and thin. Youngest ones connected to pharynx with a small lappet only. Approx. same number of mesenteries proximal and distal. Strongest mesenteries meet at centre of pedal disc. At least in older mesenteries large oral stoma and small marginal stoma present, the latter situated more proximal in older mesenteries.

Actinopharynx long, with fine, deep longitudinal furrows and two aborally prolonged siphonoglyphs. Two pairs of directives.

One of six specimens examined fertile: the fertile specimen was male. Reproductive tissue on middle-sized and small mesenteries; it may appear on all incomplete mesenteries except very small ones and on youngest ones of perfect cycles; reproductive tissue irregularly distributed within specimen. Oldest mesenteries and directives sterile.

Musculature: Sphincter endodermal, diffuse and well developed (Fig. 23). Circular endodermal musculature of body wall strong, absent in vesicles (Fig. 23). Longitudinal muscles of tentacles ectodermal. Radial musculature of oral disc ectodermal, circular musculature endodermal. Mesenterial retractors small, diffuse restricted to circumscribed, situated at inner side of mesentery (Fig. 24). Parietobasilar muscles distinct, strong; connected with mesentery over a long distance, with a short free pennon (Fig. 24). Basilar muscles strong.

Epithelia: Vesicles, hollow, rounded evaginations of body wall formed by all three tissue layers (Fig. 25). Mesogloea of column very thick; vesicle layer very broad. Vesicles connected with gastrocoel by narrow channels (Fig. 23). All tissue layers show modifications in vesicle, compared to column: endodermal circular musculature absent in whole vesicle, mesogloea thin; ectoderm with many globular mucus gland cells; ectoderm at apexes of vesicles differentiated from ectoderm at sides of vesicles: mucus gland cells are missing at apexes of vesicles (Fig. 25). Endoderm of tentacles and on sides of vesicles with dark pigment granules (Fig. 23); these pigments probably are responsible for the colouration. Siphonoglyphs each with long cilia and strongly developed reticulated pads (Fig. 24).

Cnidom

Spirocysts (in tentacles, sporadic in pedal disc), basitrichs (in all tissues), microbasic b-mastigophores (in filaments), microbasic amastigophores A (in filaments, extremely scarce in pharynx), holotrichs (in acrorhagi) (Fig. 22).

Table 2 provides data on cnidae size of specimen ZSM 20030303 (Ex. 63). Cnidae of other examined middle-sized specimens (ZSM 20030304) approximately matched the size ranges of Table 2. Smaller individuals had somewhat smaller cnidae.

Distribution and zoogeography

Phymanthea pluvia is distributed between Paita, Peru (05°07'38''S, 81°10'07''W), and Montemar, central Chile (32°57'24''S; 71°33'25''W) (Fig. 1, 2). Drayton in Dana (Dana, 1846) described Pa. pluvia from San Lorenzo, Peru (5°05'S, 81°06'W); Stefan Austermühle (in litt., 2003) reported it from Paracas (14°02'40''-14°03'50''S, 76°15'60''-76°16'70''W) to Paita, Peru (05°07'38''S, 81°10'07''W), but not further north between Talara (05°07'37''S, 81°10'07''W) and Tumbes (03°29'17''S, 80°23'10''W) (Fig. 2). We found Pa. pluvia in the intertidal zone and down to depths of 16 m between Arica (18°28'S, 70°19'W), north Chile, and Papudo, central Chile (32°29' S, 71°27' W) (Fig. 1). Between Arica and Coquimbo (29°53' S, 71°22' W), Pa. pluvia was common but never abundant, south of Coquimbo this species became less abundant. The distribution of Pa. pluvia (Fig. 2) lies within the zoogeographical unit known as the Peruvian Province (Olsson, 1961) or the warm-temperate Southeast Pacific Province (Sullivan Sealey & Bustamante, 1999).

Natural history of Phymanthea pluvia

Because of its large size and distinctive colour, Phymanthea pluvia is one of the most eye-catching sea anemones of northern Chile. Specimens of this species occur in the lower rocky intertidal zone close to the mean low tide level, in tide pools up to the mean tide level (Fig. 17) and subtidally to 16 m, generally attached to bare vertical rocks that are free from macroalgae. Phymanthea pluvia lives in more protected places than Phymactis papillosa, such as tide pools with regular water movement but without direct surf surge. Intertidal specimens can sometimes be found exposed at low tide and tolerate direct sunlight. When exposed, Phymanthea pluvia is

able to completely cover the tentacles with the column. In tide pools, Phymanthea pluvia can be found associated with the sea anemones Phymactis papillosa, Anemonia alicemartinae (Häussermann & Försterra, 2001) and Oulactis concinnata (see Häussermann, 2003).

In the sublittoral, Pa. pluvia can grow very large. Specimens generally inhabit vertical or slightly overhanging portions of bare rock on the leeward side of the current (Fig. 21), but I also found them on the rhizome of the brown algae Lessonia trabeculata (Villouta & Santelices, 1986) and on the ascidia Pyura praeputialis (Heller, 1878). Phymanthea pluvia can often be found together with the sea anemones Anthothoe chilensis (Lesson, 1830) and Anemonia alicemartinae (Fig. 21). Phymanthea pluvia and A. alicemartinae occupy more exposed positions than A. chilensis. Typically, specimens of Pa. pluvia are found expanded or with the column covering half the length of the tentacles (Fig. 21).

Juvenile and adult specimens of the porcellanid crab Allopetrolisthes spinifrons were observed sitting on the column of Pa. pluvia (Fig. 5, 9). Specimens of Phymanthea pluvia show agonistic behaviour towards neighbouring individuals (Sebens & Paine, 1979). No agonistic behaviour could be observed during this study.

The adhesion of the pedal disc to the substratum is very strong in Phymanthea pluvia. However, the pedal disc is robust and, if the substratum is not too rough, specimens are quite easy to remove from the rock and generally reattach within one hour in the sampling jar or in the aquarium. The tentacles strongly stick to human skin. If placed at an unsuitable spot in the aquarium, Pa. pluvia may be quite mobile.

No signs of asexual reproduction were observed.

On a vertical rocky wall at Pan de Azúcar (S15), north Chile (26°9' S, 70°39' W), a specimen of Phymanthea pluvia was observed with a complete sea urchin in its gastrocoel. The

diameter of the sea urchin was larger than the column diameter of the sea anemone and the expanded body wall of Pa. pluvia showed every single spine.

Discussion

a) Distribution of Phymactis papillosa

The records of Phymactis papillosa from Argentina refer to a different species. The described species (Zamponi, 1977) does not fit the description of P. papillosa, but exhibits some characters of the closely related genus Bunodosoma (see Tab. 3): the colouration of the Argentinean species is different, the specimens only have 24 tentacles, the sphincter is circumscribed, the mesogloea narrow. Only the first cycle is perfect and sterile, the others are imperfect and fertile. The Argentinean species will be described soon as a new species of Bunodosoma (Paula Braga Gomes, in preparation).

In his species list, Carlgren (1949b) reports that Phymactis papillosa is distributed along the whole Chilean coast to South Tierra del Fuego. Sebens & Paine (1979) confirm this distribution although during their study they found P. papillosa just as far south as Llahue Peninsula (42°41'S; 72°52'W). I did not find any proof for a distribution south of this region in the literature, such as mention of collected or observed specimens. This southern distribution limit could be an additional hint for the existence of a zoogeographical barrier around the Golfo de Penas (46-47°S) (Lancellotti & Vásquez, 1999).

In Carlgren's species list (1949b) Phymactis papillosa is mentioned for lower California, San Salvador, Nicaragua, Panama and Pearl Island. However, I did not find any records of sea anemones in the literature for the northern part of South America or for Central America that can be attributed to P. papillosa except Carlgren's (1951) report of two small sterile specimens of uncertain status from Puerto Escondido, Gulf of California. Specimens identified as P. papillosa

have recently been found in the Gulf of California and on Baja Peninsula (see above). Although McMurrich (1904) examined specimens of P. papillosa from Ecuador, from the collection of the Museum of Turin, it is uncertain to which species the specimens belong, because he does not distinguish between P. papillosa, Pa. pluvia and Eucladactis grandis. It is very interesting that Phymactis papillosa was not found at any of the Peruvian study sites north of Peninsula Bayovar. A study of the fauna between northern Peru and Mexico is necessary to reveal if the distribution of P. papillosa is continuous or patchy. If not, molecular studies could help to reveal if Mexican populations are on their way to speciation.

To determine the limits of distribution of P. papillosa, the region north of the Gulf of California and Baja Peninsula, where this species is still abundant, and the exposed regions south of the Archipelago de los Chonos in south Chile must be sampled.

b) Senior synonym of South American Phymactis species

Lesson's (1830) description of Phymactis papillosa is not very detailed and no type material is available (Fautin, 2003). However, the drawing accompanying Lesson's (1830) description of P. papillosa clearly shows a specimen belonging to the variety rubra-viridis of P. clematis (see Fautin, 2003: P. papillosa), which therefore is synonymized with P. papillosa. In addition, I extensively sampled the region where Lesson collected his material and found only one species of the genus Phymactis, which I identified as P. papillosa.

Phymactis papillosa was only mentioned under this name in five further publications, three of which are pure species lists. Pax (1912) based his identification on Lesson's drawing mentioning the poor description; Sebens and Paine (1979) probably identified the species the same way. Although the name Phymactis clematis is commonly used in Chile and Peru, P. papillosa has priority following the code of nomenclature.

The genus Phymactis currently contains two species, one of which, P. sanctaehelena (Lesson, 1830), is very poorly known. Unfortunately there is no type material available. All described morphological characters of the P. sanctaehelena including cnidae agree very well with P. papillosa (Carlgren, 1941) (Fautin, 2003). According to the descriptions, there is no difference that would justify keeping the two species apart. Nevertheless, the large geographic separation – one in the south east Pacific, the other one in the centre of the southern Atlantic Ocean - makes me hesitate to synonymize the two species. Phymactis sanctaehelena must be collected and examined to solve this problem. Its description appears in the same publication some pages before the description of Phymactis papillosa (Lesson, 1830), thus in case of a synonymization P. sanctaehelena would be the senior synonym.

c) Aggregational and solitary growth form of Phymactis papillosa

In Chile, Phymactis papillosa occurs both as a medium-sized aggregated form and as a large-sized solitary form (Stotz, 1977; Sebens & Paine, 1979; Häussermann, 1998) (Fig. 3, 4, 6, 7). Aggregations of medium-sized individuals are supposed to be clonal groups of organisms resulting from longitudinal fission (Stotz Uslar, 1977 (unpublished); Sebens & Paine, 1979). These aggregations can exclusively be found in the intertidal (Fig. 6, 8). The larger solitary form is always more or less hexamerously arranged and lives in the lower intertidal and in the subtidal.

Francis (1988) and Shick (1991) conclude that sea anemones are an ancient group that adopted the strategy of large individual size and unitary lifestyle in the subtidal early in their evolutionary history in response to predation. Many species of anemones have been chased into intertidal refuges, where they produced extensive clonal aggregations through asexual longitudinal fission (Francis, 1988). Clonal growth seems to increase the ability to compete for food, nutrients, space and/or light relative to solitary growth (Jackson, 1977; Geller & Walton,

2001). When large size is important for prey capture, fission is no longer advantageous (Sebens, 1977).

A similar pattern is known from some species of the genus Anthopleura. As far as it is known, all Anthopleura species reproduce sexually through planula larvae, which settle down and grow into polyps (Geller & Walton, 2001). In some species, all polyps remain solitary, whereas in other species polyps divide, usually by longitudinal fission, and form clonal aggregations (Geller & Walton, 2001). However, the solitary form of A. elegantissima Brandt, 1835 has been described as a separate species, A. sola Pearse & Francis, 2000, based upon allozyme differentiation and differences in life history and growth mode (Pearse & Francis, 2000).

Both growth forms of Phymactis papillosa look identical in the field, and by examining several specimens of each form, I did not find a morphological difference between these two forms. However, this is also the case for A. elegantissima and A. sola (Pearse & Francis, 2000). At least in Mexico, aggregations of Phymactis papillosa are less dense and more heterogeneous in terms of size compared to aggregations of A. elegantissima and the difference in size between clonal and solitary specimens are less obvious (M. Daly, in litt., 2003). Relatively large distances between specimens and relatively large variation in sizes might indicate that some individuals of the aggregations have been produced sexually. Nevertheless, at least some of the specimens in the aggregations are produced asexually by longitudinal fission. Because P. papillosa live in very exposed habitats, fission has to take place very fast and thus it can be expected to be difficult to observe. Monitoring a population would test the hypothesis that some aggregations are produced exclusively asexually. Groups of large individuals of different colours not touching each other (Fig. 10) can be the result of a casual aggregation in a suitable habitat.

d) Colour morphs of Phymactis papillosa

Phymactis papillosa shows high colour variability (see description): red, green, blue and brown varieties as well as mixed forms (Fig. 3-12). Interestingly, there seem to be no mixed forms between the blue and the green morph or the blue and the brown morph, but very sporadically red-blue morphs can be observed (Sebens, 1979; pers. obs.). At least some of these varieties differ in habitat preference: var. cyanea (Sebens and Paine, 1979) and to a lower extend also var. viridis were found in shaded places like overhangs and on the lower portion of boulders at wave-exposed sites (Fig. 8). Stotz (1977) hypothesizes that var. rubra can tolerate direct sunlight better than the other varieties, because it reflects light of longer wave length and thus heats up less and loses less water through evaporation than the other varieties; var. cyanea can be found at the other end of this scale. During their study, Sebens and Paine (Sebens & Paine, 1979) observed a predominance of the red-green morph in exposed areas and similar frequencies of all varieties in protected regions. They suggested the possibility of a polymorphism maintained by heterosis. Although Sebens and Paine (1979) suppose that var. cyanea is in the process of undergoing speciation through reproductive isolation, the occurrence, albeit sporadic, of a mixed red-blue morph suggests that interbreeding does take place. Neither Stotz (1977) nor I were able to detect any morphological differences among the colour morphs.

e) **Cnidae of Phymactis papillosa**

Phymactis papillosa presents a rather simple cnidom with few cnidae types, dominated by basitrichs, which is typical for actiniid sea anemones. Size ranges become very broad when many specimens of different sizes are included. Thus characteristic cnidae, such as holotrichs and rod-like basitrichs are helpful to distinguish this species from similar species.

Stotz (1977) presents data on the size and distribution of cnidae from twenty specimens of Phymactis papillosa. These size ranges are much broader than the ranges I found in the

specimens I examined. The lower limit generally lies slightly below, the upper limit lies up to 15 μm above this of specimen ZSM 20030295 (Tab. 1). The only exception to this rule are the b-mastigophores of the filaments of Stotz's specimens, which are up to 10 μm smaller, but not larger than these of specimen ZSM 20030295. These differences may be due to differences in the size of the specimens examined, or may be the result of pooling values from twenty specimens.

I found great variation in the sizes of acrorhagial cnidae in animals of different sizes. The ranges of the basitrichs and holotrichs of the acrorhagi (Stotz, 1977) were much broader than the ranges I measured. Carlgren (1920) presented two different categories of acrorhagial holotrichs for the specimens of P. papillosa he examined; in later publications (Carlgren, 1945; Carlgren, 1951) he gave a single range that differed from the combination of the two size classes. Because of this variability among specimens, the sizes of basitrichs and holotrichs in the acrorhagi should not be used as distinctive taxonomic feature.

f) Descriptions of Phymanthea pluvia

Although Drayton's description of Phymanthea pluvia from San Lorenzo, Peru, in Dana (1846) is short and not very detailed, in combination with his drawing (Fautin, 2003) it is sufficient to differentiate the species from other South American actiniids. Drayton's specimens did not exhibit acrorhagi (Dana, 1846). Although McMurrich (1904) suspected that Drayton overlooked these structures because of their inconspicuous colouration (see Fig. 17), Drayton may have examined a specimen that had lost or maybe never developed its acrorhagi. Acrorhagi are known to be facultative in other actiniid species (Riemann-Zürneck & Gallardo, 1990; Häussermann, 2003), and one of Carlgren's (1959) specimens neither possessed these structures.

Drayton (1846) described Phymanthea pluvia as very variable in colour: a bright orange morph, a morph with dull red or pale red tentacles, and a brownish green morph with white-

tipped, bright orange vesicles. I only observed pure orange specimens, few of which had a very light brownish element. The material from Chile Carlgren (1959) examined and described as Pa. pluvia was orange. Similarly, Carter (1965) found only orange specimens in Montemar, central Chile. Most probably, the red colour variations described by Drayton (1846) were individuals belonging to P. papillosa.

g) Status and comparison of the genera Phymactis, Bunodosoma and Phymanthea (see Tab. 1)

The genera Phymactis and Phymanthea

Carlgren (1959) introduced the new genus Phymanthea with hesitation, claiming that it might well be a subgenus of Phymactis. According to Carlgren (1959), the only difference between Phymanthea and Phymactis are the rod-like basitrichs and spirocysts in the acrorhagi of Phymactis, which are lacking in Phymanthea (see Fig. 13 and Fig. 22). However, in my experience, spirocysts occur sporadically in the acrorhagi of members of Phymactis papillosa, making this a less useful character for separating Phymactis and Phymanthea. Although rod-like basitrichs are found in abundance in the acrorhagi of members of Phymactis and are lacking in members of Phymanthea, in other genera belonging to Actiniidae (Häussermann, 1998 (unpublished); Häussermann, 2003) the occurrence of this kind of nematocyst is considered a species-level character.

Although cnidae do not distinguish Phymactis from Phymanthea, the two genera differ in the structure of the vesicles of the column. The vesicles of Phymanthea lack mucus gland cells in their apex (Fig. 25). Vesicles of Bunodosoma californica e.g. resemble those of P. papillosa (Fig. 16) (Daly, 2003). As the evaginations of the column are generally considered a generic character

within Actiniidae (Stephenson, 1922; Carlgren, 1949a), I propose that Phymanthea and Phymactis be recognized as distinct genera.

The genera Phymactis and Bunodosoma and other related genera

Living specimens belonging to the genera Phymactis and Bunodosoma are hard to distinguish. Both species are intertidal and shallow water species, have short tentacles, and have a nearly cylindrical column densely covered with non-adhesive vesicles. The primary difference is the morphology of the marginal sphincter: it is diffuse in Phymactis and “more or less circumscribed” in Bunodosoma (Carlgren, 1949a). Stephenson (1922) synonymized Phymactis and Bunodosoma, arguing that sphincter-detail alone is insufficient to separate genera. Carlgren (1925) concurred that sphincter alone might not separate Phymactis and Bunodosoma. Sphincter morphology is a species level character in Anthopleura; in this genus, the sphincter shape may vary even within a single species (England, 1987).

However, sphincter morphology is not the only difference between these two genera. In species belonging to Phymactis, at least the two oldest cycles of mesenteries are sterile, whereas in species belonging to Bunodosoma the mesenteries of the first cycle are fertile. In my opinion, this difference, in conjunction with sphincter morphology, justifies maintaining Phymactis and Bunodosoma as separate genera.

As Carlgren (1925) pointed out, there is a great agreement in the whole organisation of Phymactis, Bunodosoma, Phymanthea, Phlyctenactis, Phlyctenanthus, and Cladactella. The latter three are very similar to one another, and share many characters with Phymactis and/or Bunodosoma, including the vesicles on the column; the primary difference is the lack of acrorhagi in Phlyctenactis, Phlyctenanthus, and Cladactella (Carlgren, 1949b). As this character varies among species and specimens of other genera such as Oulactis (Häussermann, 2003) and

rarely acrorhagi may also lack in Phymactis and Phymanthea, a revision of these genera and a detailed examination of the structure of their vesicles is necessary.

h) Distinction and function of columnar outgrowths: vesicles and verrucae

Definition and distinction

Daly (2003) defined a verruca as “an adhesive, hollow evagination of all three layers of the column wall, with thick, glandular ectoderm that lacks nematocysts, relatively thin mesogloea (especially at the centre, where it may form a cinclis), and relatively thin, un-muscular endoderm” (see Fig. 27). The term vesicle is applied to a more heterogeneous group of structures, including the columnar outgrowths of members of the family Aliciidae, which bear nematocyst batteries, as well as the columnar evaginations of genera like Phymactis, which are typically non-adhesive. According to Daly (2003), vesicles may or may not have nematocysts. In preserved animals these structures are difficult to distinguish because verrucae tend to drop their attached shells and vesicles become deflated and appear flat, like verrucae (Daly, 2003). In contrast to the preserved state, in living animals vesicles are easily distinguishable from verrucae by their shape, function and adhesiveness: verrucae are adhesive and generally cup-like with a lighter spot in the centre whereas vesicles are rounded (Fig. 5, 19, 27).

The vesicles of living members of Phymactis papillosa and of Phymanthea pluvia look quite similar at first sight, but differ in anatomical detail. In Pa. pluvia, the apex of a vesicle differs from its side: the large mucus gland cells are missing (Fig. 16, 25, 27). In life, the apex of the vesicles of Pa. pluvia is characterized by a whitish colour (Fig. 19), while the vesicles of P. papillosa are uniformly coloured (Fig. 5, 7, 9). With the knowledge of the structure of vesicles of other species, different types might be distinguished.

Function of vesicles

When removed from the water, specimens of Phymactis papillosa are covered with mucus secreted by the large circular mucus gland cells of the epithelium (Fig. 6, 8). Sensu Stotz (1979) the vesicles collapse slightly when exposed to air and adhere to each other, forming a continuous layer without increasing the exposed surface. The large lumina of the vesicles are connected to the coelenteron with narrow ducts equipped with muscle fibres and thus, by controlling the quantity of water inside the vesicles, might form a well controllable evaporation and cooling system (Stotz, 1979) (Fig. 15). The same narrow ducts between the vesicles and the coelenteron and the circular mucus gland cells, at least at the sides of the vesicles, can be found in Phymanthea pluvia (Fig. 23). Although less commonly observed in immersed state than P. papillosa, dry specimens of Pa. pluvia are also covered with mucus; thus vesicles of Pa. pluvia probably have a similar function.

Acknowledgements

I am particularly grateful to Günter Försterra for his company and great help with diving, sampling and live observations during the field trips. It is a pleasure to thank Marymegan Daly for the very constructive comments and suggestions on previous versions of the manuscript, for fruitful discussions about the topic and sea anemone taxonomy in general and for information on Mexican populations of P. papillosa. Many thanks to Oscar Ocaña, to Fabián Acuña and Adriana Excoffon and to Paula Braga Gomes for putting information and photos of living and preserved specimens of the genus Bunodosoma at my disposal, as well as for helpful and interesting discussions on the subject. Many thanks to Karin Riemann for lending a microscope for the sampling trips. Thanks to Gerhard Haszprunar for providing material, space and continuous support. I am very grateful to Stefan Austermühle for providing information on Peruvian

specimens of *P. papillosa* and *Pa. pluvia* and to Carlos Gallardo, Alejandro Bravo and Elena Clasing for their friendly support. Many thanks to Victor Gallardo Chile, and to the Huinay Foundation for providing working space in the marine biology stations in Dichato and Huinay. I also want to thank Wolfgang Stotz for help with regulations and paperwork in Chile. Many thanks to Rose and Fritz Häussermann for their manifold and continued help. I also thank the many Chilean fishermen who brought me to sampling sites. This publication is drawn from the doctoral thesis of the author, supported by two one-year governmental scholarships “Förderung des wissenschaftlichen und künstlerischen Nachwuchses” and “Förderung der Promotion von Wissenschaftlerinnen” from the Ludwig-Maximilians-University Munich and by a one-year HSP III scholarship from the DAAD (Deutscher Akademischer Austauschdienst).

References

- Acuña, F. H., Excoffon, A. C., Zamponi, M. O. & Ricci, L., 2003. Importance of Nematocysts in Taxonomy of Acontiarian Sea Anemones (Cnidaria, Actiniaria): A Statistical Comparative Study.- *Zoologischer Anzeiger* 242: 75-81.
- Andres, A., 1884. *Le Attinie* (Monografia).- Roma.
- Brace, R. C., 1981. Intraspecific Aggression in the Colour Morphs of the Anemone *Phymactis clematis* from Chile.- *Mar. Biol.* 64: 85-93.
- Carlgren, O., 1920. Actiniaria und Zoantharia von Juan Fernandez und der Osterinsel: 145-160 pp. In: Skottsberg: *The Natural History of Juan Fernandez and Easter Islands III*.
- Carlgren, O., 1925. On *Bolocerooides*, *Bunodeopsis* and their supposed allied genera.- *Arkiv für Zoologi* 17 A: 1-20.

- Carlgren, O., 1945. Further contributions to the knowledge of the cnidom in the Anthozoa especially in the Actiniaria.- Kungliga Fysiografiska Sällskapets Handlingar 56: 1-24.
- Carlgren, O., 1949a. Corallimorpharia, Actiniaria and Zoantharia from New South Wales and South Queensland.- Arkiv För Zoologi 1: 131-146.
- Carlgren, O., 1949b. A survey of the Ptychodactiaria, Corallimorpharia and Actiniaria.- Kungl. Svens. Vetens. Akad. Handl., Fjärde Ser. 1: 1-121.
- Carlgren, O., 1951. The actinian fauna of the Gulf of California.- Proc. US Nat. Mus. 101: 415-449.
- Carlgren, O., 1959. Reports of the Lund University Chile Expedition 1948-49 38.
Corallimorpharia and Actiniaria with description of a new genus and species from Peru.- Lunds Universitets Årsskrift N. F. Avd. 2 56: 1-39.
- Carter, D. V., 1965. Actinias de Montemar, Valparaiso.- Rev. Biol. Mar (Valparaíso) 12: 129-160.
- Correa, D. D., 1964. Corallimorpharia et Actiniaria do Atlantico Oeste Tropical. Thesis, Universidade de São Paulo.
- Daly, M., 2003. A redescription of three species of sea anemones (Cnidaria: Anthozoa: Actiniidae) from the Gulf of California, including *Isoaulactinia hespervolita* n. sp.- Pac. Sci. *Accepted*.
- Dana, J. D., 1846. Zoophytes: 740 pp. In: United States Exploring Expedition. During the years 1838, 1839, 1840, 1841, 1842. Under the command of Charles Wilkes, U.S.N.- Lea and Blanchard, Philadelphia.
- den Hartog, J. C., 1987. A redescription of the sea anemone *Bunodosoma biscayensis* (Fischer, 1874) (Actiniaria, Actiniidae).- Zool. Meded. 61: 533-559.

- den Hartog, J. C. & Vennam, J., 1993. Some Actiniaria (Cnidaria: Anthozoa) from the west coast of India.- Zool. Meded. 67: 601-637.
- England, K. W., 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. W., 1991. Nematocysts of sea anemones (Actiniaria, Ceriantharia and Corallimorpharia: Cnidaria): nomenclature: 691-697 pp. In: Williams, R. B., Cornelius, P. F. S., Hughes, R. G. & Robson, E. A.: Coelenterate Biology: Recent Research on Cnidaria and Ctenophora.- Kluwer Academic Publishers, Belgium.
- Fautin, D. G., 2003. Hexacorallians of the World: Sea anemones, Corals and their allies. <http://hercules.kgs.ku.edu/hexacoral/anemone2/index.cfm> (last check: 14.9. 2003).
- Försterra, G. & Häussermann, V., 2003. First report on large scleractinian (Cnidaria: Anthozoa) accumulations in cold-temperate shallow water of south Chilean fjords.- Zool. Verh. (Leiden) 345: 117-128.
- Francis, L., 1988. Cloning and Aggression among Sea Anemones (Coelenterata: Actiniaria) of the Rocky Shore.- Biological Bulletin 174: 241-253.
- Geller, J. B. & Walton, E. D., 2001. Breaking up and getting together: Evolution of symbiosis and cloning by fission in sea anemones (genus *Anthopleura*) inferred from a molecular phylogeny.- Evolution 55: 1781-1794.
- Guiler, E. R., 1959. Intertidal belt-forming species on the rocky coasts of northern Chile.- Pap. Roy. Soc. Tasm. 93: 33-58.
- Häussermann, V., 1998 (unpublished). Beiträge zur Aktinienfauna Chiles (Cnidaria, Anthozoa); Teil 2: 181 pp.- Diploma thesis, Ludwig-Maximilians-Universität, München.
- Häussermann, V., 2003. Redescription of *Oulactis concinnata* (Drayton in Dana, 1846) (Cnidaria: Anthozoa), an actiniid sea anemone from Chile and Perú with special fighting

- tentacles; with a preliminary revision of the genera with a "frond-like" marginal ruff.-
Zool. Verh. (Leiden) 345: 173-207.
- Häussermann, V. & Försterra, G., 2001. A new species of sea anemone from Chile, *Anemonia alicemartinae* n. sp. (Cnidaria: Anthozoa). An invader or an indicator for environmental change in shallow water?- Org. Divers. Evol. 1: 211-224.
- Jackson, J. B. C., 1977. Competition on marine hard substrata: The adaptive significance of solitary and colonial strategies.- Amer. Nat. 111: 743-767.
- Lancellotti, D. A. & Vásquez, J. A., 1999. Biogeographical patterns of benthic macroinvertebrates in the Southeastern Pacific littoral.- J. Biogeogr. 26: 1001-1006.
- Lesson, M., 1830. Chapitre XVI. Description des animaux de la famille des Actiniées: 67-83 pp.
In: 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.
- McCommas, S. A. & Lester, L. J., 1980. Electrophoretic evaluation of the taxonomic status of two species of sea anemone.- Biochemical Systematics and Ecology 8: 289-292.
- McCommas, S. A., 1991. Relationships within the family Actiniidae (Cnidaria, Actiniaria) based on molecular characters.- Hydrobiol. 216/217: 509-512.
- McMurrich, J. P., 1904. The Actiniae of the Plate Collection.- Zool. Jahrb. 6 Suppl.: 215-306.
- Olsson, A. A., 1961. Mollusks of the tropical eastern Pacific, particularly from the southern half of the panamic-pacific faunal Province (Panama to Peru). Panamic-Pacific Pelecypoda, Ithaca, N.Y. Paleontological Research Institution.
- Pax, F., 1912. Les actinies de la côte du Pérou: 1-28 pp. In: Mission du service géographique de l'armée pour la mesure d'un arc de méridien équatorial en Amérique du sud sous le

- contrôle scientifique de l'académie des sciences.- Gauthier-Villars, Imprimeur-Libraire, Paris.
- Pearse, V. & Francis, L., 2000. *Anthopleura sola*, a new species, solitary sibling species to the aggregating sea anemone, *A. elegantissima* (Cnidaria: Anthozoa: Actiniaria: Actiniidae).- Proc. Biol. Soc. Wash. 113: 596-608.
- Riemann-Zürneck, K. & Gallardo, V. A., 1990. A new species of sea anemone (*Saccactis coliumensis* n. sp.) living under hypoxic conditions on the central Chilean shelf.- Helgol. wiss. Meeres. 44: 445-457.
- Sebens, K. P., 1977. Habitat suitability, reproductive ecology and the plasticity of body size in two sea anemone populations: 257 pp.- Ph.D. thesis, University of Washington, Seattle.
- Sebens, K. P. & Paine, R. T., 1979. Biogeography of anthozoans along the west coast of South America: habitat, disturbance, and prey availability: 219-238. N.Z. DSIR Inf. Ser. 137.- Proceedings of the International Symposium on Marine Biogeography and Evolution in the Southern Hemisphere, Auckland, New Zealand.
- Shick, M. J., 1991. A Functional Biology of Sea Anemones: 395 pp.- London.
- Stephenson, T. A., 1921. On the classification of Actiniaria. Part II. - Consideration of the whole group and its relationships, with special reference to forms not treated in Part I.- Quart. J. Microsc. Sci. 65: 493-576.
- Stephenson, T. A., 1922. On the classification of Actiniaria. Part III. - Definitions connected with the forms dealt with in Part II.- Quart. J. Microsc. Sci. 66: 247-319.
- Stephenson, T. A., 1935. The British Sea Anemones.- London.
- Stotz Uslar, W., 1977 (unpublished). Observaciones sobre tres especies de actinias (*Phymactis clematis*, *Antholoba achates*, *Anthothoe chilensis*) (Anthozoa, Actiniaria) del littoral rocoso de la Bahía de Maiquillahue (Valdivia, Chile): Análisis metodológico, Taxonomía

- y Biología: 134 pp.- Trabajo curricular de seminario para Licenciatura en Ciencias con Mención en Zoología, Universidad Austral de Chile, Valdivia.
- Stotz, W. B., 1979. Functional morphology and zonation of three species of sea anemones from rocky shores in southern Chile.- *Mar. Biol.* 50: 181-188.
- Sullivan Sealey, K. & Bustamante, G., 1999. Setting Geographic Priorities for Marine Conservation in Latin America and the Caribbean.- Arlington, Virginia.
- Verrill, A. E., 1869. No. 6. - Review of the corals and polyps of the west coast of America.- *Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences* 1: 377-567.
- Yanagi, K., 1999. Taxonomy and developmental biology of Japanese Anthopleura (Anthozoa: Actiniaria): 287 pp.- doctoral thesis, Tokyo University of Fisheries, Tokyo.
- Zamponi, M. O., 1977. La anemonofauna de Mar del Plata y localidades vecinas I. Las anemonas Boloceroidaria y Endomyaria (Coelenterata: Actiniaria).- *Neotropica* 23: 137-153.

Table 1: Size and distribution of cnidae of *Phymactis papillosa* (letters A-M refer to Fig. 13), in each tissue in order of abundance: ^s: sporadic, ^f: few, ^c: common and ^v: very common. “m_l” and “m_w” are the means, “d_l” and “d_w” are the standard deviations (all in μm), “t” are the number of turns on the proximal part of the tube, “#” is the number of capsules measured, “p” is the proportion of animals examined with respective type of cnidae present. Exceptional sizes in parentheses.

Tissue/Cnidae type, abundance	Capsule length (μm)	m _l	d _l	Capsule width (μm)	m _w	d _w	t	p	#
TENTACLES									
spirocysts ^v (C)	13.5 – 26.1	21.5	3.31	1.8 – 3.1	2.6	0.37		5/5	41
basitrichs ^c (D)	17.1 – 21.6	20.1	1.39	1.8 – 2.7	2.3	0.40	3–5	5/5	54
ACRORHAGI¹									
holotrichs ^v (H)	(45) 70.2 – 88.2	77.2	9.41	4.5 – 9.0	6.8	1.01		5/5	44
rod-like basitrichs ^v (I)	77.4 – 115.2	98.2	9.61	2.3 – 3.6	2.6	0.32	²	5/5	40
COLUMN									
basitrichs ^f (A)	13.5 – 18.9	15.8	1.18	1.8 – 2.7	2.5	0.32	4–5	5/5	41
ACTINOPHARYNX									
small basitrichs ^c (E)	15.3 – 18.9	17.3	0.97	1.8 – 2.7	2.2	0.38		5/5	42
large basitrichs ^{f-c} (F)	24.3 – 32.4	28.1	2.48	2.3 – 3.2	2.7	0.16	6-8	5/5	17
microbasic amastigophores A ^f (G)	23.4 – 26.1	25.1	1.26	4.5 – 5.4	4.9	0.42	~10 –13	5/5	12
MESENTERIAL FILAMENTS									
b-mastigophores ^c (J)	27.0 – 42.3	36.5	3.22	3.6 – 6.3	5.0	0.60	²	5/5	44
microbasic amastigophores A ^c (K)	21.6 – 25.2	23.6	0.97	4.5 – 5.4	5.0	0.45		5/5	41
basitrichs ^s (L)	13.5 – 17.1	14.6	1.33	1.8 – 2.7	2.2	0.41	4-5	5/5	10
microbasic p-mastigophores B ^s (M)	11.7 – 13.5	12.5	0.81	1.4 – 2.3	1.8	0.23	2/5	~4–5	12
PEDAL DISC									
basitrichs ^f (B)	16.2 – 21.6	19.0	1.51	1.8 – 2.7	2.6	0.33	4-5	4/4	21

¹ Also contain some spirocysts

² countless

Table 2: Size and distribution of cnidae of *Phymanthea pluvia* (letters A-J refer to Fig. 22), in each tissue in order of abundance: ^s: sporadic, ^f: few, ^c: common and ^v: very common. “m_l” and “m_w” are the means, “d_l” and “d_w” are the standard deviations (all in μm), “t” are the number of turns on the proximal part of the tube, “#” is the number of capsules measured, “p” is the proportion of animals examined with respective type of cnidae present. Exceptional sizes in parentheses.

Tissue/Cnidae type, abundance	Capsule length (μm)	m _l	d _l	Capsule width (μm)	m _w	d _w	t	p	#
TENTACLES									
spirocysts ^v (A)	16.2 – 31.5	24.3	5.47	1.8 – 3.2	2.4	0.44		4/4	40
basitrichs ^c (B)	19.8 – 29.7	24.1	2.29	2.3 – 2.7	2.6	0.22	4-5	4/4	40
ACRORHAGI									
holotrichs ^v (G)	38.7 – 58.5	49.7	4.44	4.5 – 7.7	6.4	0.54		4/4	42
COLUMN									
basitrichs ^c (C)	15.3 – 19.8	17.3	1.24	2.3 – 3.2	2.6	0.24	~4	4/4	40
ACTINOPHARYNX									
basitrichs ^c (D)	17.1 – 32.4	25.6	3.61	1.8 – 3.6	2.7	0.28	5-7	4/4	46
microbasic amastigophores A ^s (E)	24 – 27						8-9	2/4	5
MESENTERIAL FILAMENTS									
microbasic amastigophores A ^c (H) ¹	18.9 – 22.5	21.0	0.78	3.6 – 5.4	4.4	0.33	7-9	4/4	42
b-mastigophores ^{f-c} (I)	27.0 – 38.7	33.4	2.61	4.1 – 5.4	4.7	0.49	²	4/4	42
basitrichs ^{f-c} (J)	15.3 – 23.4	20.1	1.83	1.8 – 3.2	2.5	0.34	4-7	4/4	40
PEDAL DISC									
basitrichs ^f (F)	16.2 – 22.5 (25, 27.1)	18.7	2.26	1.8 – 2.7	2.6	0.24	3-4	3/3	40

¹ In some preparations short thread visible in the unfired cell

² countless

Table 3: Diagnostic characters of the genera Phymactis Milne Edwards, 1857, Bunodosoma Verrill, 1899 and Phymanthea Carlgren, 1959.

characters	<u>Phymactis</u> Milne Edwards, 1857	<u>Bunodosoma</u> Verrill, 1899	<u>Phymanthea</u> Carlgren, 1959
column	densely covered with rounded non-adhesive vesicles of uniform colour, simple or compound, often of irregular shape; in vivo vesicle rows generally undistinguishable; column rarely visible between vesicles	the whole or almost the whole column covered with rounded non-adhesive (or only weakly adhesive) vesicles; in vivo vesicle rows generally visible and column generally visible between vesicles; vesicles may or may not have nematocysts	densely covered with rounded non-adhesive vesicles, simple or compound, especially marginal vesicles strongly compound and enlarged; in vivo vesicle rows more or less discernable in proximal and distal region; distal column generally visible between vesicles when expanded
structure of vesicles	ectoderm with mucus gland cells, mesogloea thin, endoderm without muscles	ectoderm with mucus gland cells, mesogloea thickened at apex, endoderm without muscles	ectoderm with mucus gland cells missing at apex of vesicle, mesogloea thinner at apex than at sides of vesicles, endoderm without muscles
nematocyst batteries on vesicles	absent	present in some species?	absent
endodermal sphincter	diffuse	circumscribed	diffuse
retractor muscle	diffuse, band-like	diffuse, band-like	small, circumscribed-diffuse
acrorhagi	single acrorhagus on oral side of marginal vesicles; not every marginal vesicle with acrorhagus; rarely absent especially in juv. animals	each marginal projection typically bears a single acrorhagus; rarely absent	single acrorhagus on oral side of enlarged and compound marginal vesicles; not every marginal vesicle with acrorhagus
cnidae of acrorhagi	numerous large holotrichs; numerous large rod-like basitrichs; some spirocysts	numerous holotrichs	numerous holotrichs

characters	<u>Phymactis</u> Milne Edwards, 1857	<u>Bunodosoma</u> Verrill, 1899	<u>Phymanthea</u> Carlgren, 1959
reproductive tissue on:	all incomplete mesenteries except the last cycle, sometimes also on youngest perfect cycle, never on first and second cycle	all perfect mesenteries, sometimes except directives	all incomplete mesenteries except the last cycle, sometimes also on younger perfect cycles
tentacles	short, at about as long as half diameter of oral disc, very numerous	shorter than diameter of oral disc	short, at about as long as half diameter of oral disc, very numerous
siphonoglyphs and directives	in hexamerous animals 2 siphonoglyphs connected to 2 directives, in asexually reproduced animals several siphonoglyphs not connected with directives or directives missing	in hexamerous animals 2 siphonoglyphs connected to 2 directives, rarely several siphonoglyphs not connected with directives	2 siphonoglyphs connected to 2 directives
distribution	west coast of Central and South America, some Pacific Islands, St. Helena (Atlantic)	mainly tropic and subtropic distribution: Caribbean Sea, subtropical west Atlantic, east Atlantic and east Pacific, India	southern Perú and northern Chile

Table 4: List of valid and doubtful species of the genera Phymactis Milne Edwards, 1857, Bunodosoma Verrill, 1899 and Phymanthea Carlgren, 1959

Genus Phymactis Milne Edwards, 1857

Urticina p. p. Duchassaing, 1850; Phymactis p. p. Milne Edwards, 1857; p.p. Andres, 1883; Bunodes p.p. Verrill, 1864, McMurrich, 1889; Bunodactis p.p. Pax, 1922, 1926; Cladactis Verrill, 1869; Eucladactis Verrill, 1899

Genotype: P. (Actinia) papillosa^d (Lesson, 1830) = P. (Actinia) clematis (Drayton in Dana, 1846) = P. (Actinia) florida (Drayton in Dana, 1846): Archipelago de los Chonos, south Chile to Peninsula Bayovar, Perú, Juan Fernández Islands, Easter Islands, Gulf of California: intertidal and upper littoral down to 16 m, on stones and rocks, in tide pools

- P. (Actinia) sanctaehelenae (Lesson, 1830): St. Helena, Atlantic Ocean; upper littoral

Species with unknown status:

- - ?P. (Actinia) pustulata (Couthouy in Dana, 1846) = P. clematis Stephenson, 1918 = B. cavernata Verrill, 1864 = ?P. braziliensis Carlgren, 1939: Cape Hatteras along Central American east coast down to Mar del Plata, Argentina; intertidal - at least Gulf of Mexican populations with adhesive verrucae (den Hartog, 1987) thus species might belong to another genus (species formerly put into the genus Bunodosoma by den Hartog, 1987); this species was nor found by Correa (1964) neither during other recent studies of the Brazilian anemone fauna (Paula Braga Gomes, in litt., 2003)

Genus Bunodosoma Verrill, 1899

Rivetia Pax, 1912

Genotype: B. (Actinia) granulifera^d (Le Sueur, 1817) = Bunodes taenitus McMurrich, 1889 = Urticina lessonii Duchassaing, 1850: Carribean Sea (West India, Jamaica, Puerto Rico, Panama, Bahamas, Barbados, Curaçao, Guadeloupe, Martinique, St. Thomas, Brazil)

- Bunodosoma caissarum^d Corrêa in Belém, 1987: Brazil

- Bunodosoma cangicum^d Corrêa in Belém & Preslercravo, 1973: Brazil (name not valid sensu Fautin, 2003)
- Bunodosoma spherulata Duerden, 1902: Porto Rico
- Bunodosoma kükenthali Pax, 1910: Barbados, Curaçao, Loango
- B. (Actinia) cavernata (Bosc, 1802): South Carolina to cape Hatteras; Carribean Sea (Cuba, Puerto Rico, Florida); intertidal and low-water - Gulf of Mexican populations with adhesive verrucae (McCommas, 1980); sensu Daly (in litt., 2003), the vesicles of B. cavernata can attach foreign material presumably due to their cnidae, but never really adhere it in the way verrucous species do.
- Bunodosoma californica^d Carlgren, 1951: Pacific coast of Baja California and Gulf of California, Mexico to El Salvador; intertidal
- B. (Cladactis) grandis (Verrill, 1869): Peru to Nicaragua, Pearls Islands
- B. (Actinia) diadema (Drayton in Dana, 1846): Cape Verde Islands, Porto Praya, ?Morocco
- Bunodosoma goanensis^d den Hartog & Vennam, 1993: west India; intertidally attached to smooth rock

Species which might belong to another genus and need to be reexamined:

- ?B*. (Bunodes) biscayensis^d (Fischer, 1874): French and Spanish Atlantic coast; low water; with adhesive verrucae (den Hartog, 1987); probably belongs to the genus Anthopleura (M. Daly, in litt., 2003)
- ?B. (Actinia) capensis (Lesson, 1830): South Africa from Lüderitz Bay to Durban (following England (den Hartog, 1987) probably belongs to another genus)

Species with unknown status:

- ?B. polydactyla Hutton, 1878: New Zealand; most probably this species does not exist and specimens belong to another species (O. Ocaña, in litt., 2003)
- ?P. crucifer Verrill, 1907: Bermuda; status unknown (never cited since first description)

- ?B. (Bunodactis) fallax (Pax, 1922): New Amsterdam Island (sensu den Hartog & Vennam (1993) the generic identity of this species cannot be determined by the material and thus needs confirmation)

Genus Phymanthea Carlgren, 1959

Genotype: P. pluvia Carlgren, 1959: Paita, Perú to Valparaiso, Chile; intertidal and subtidal to 16 m, on stones and rocks, in tide pools

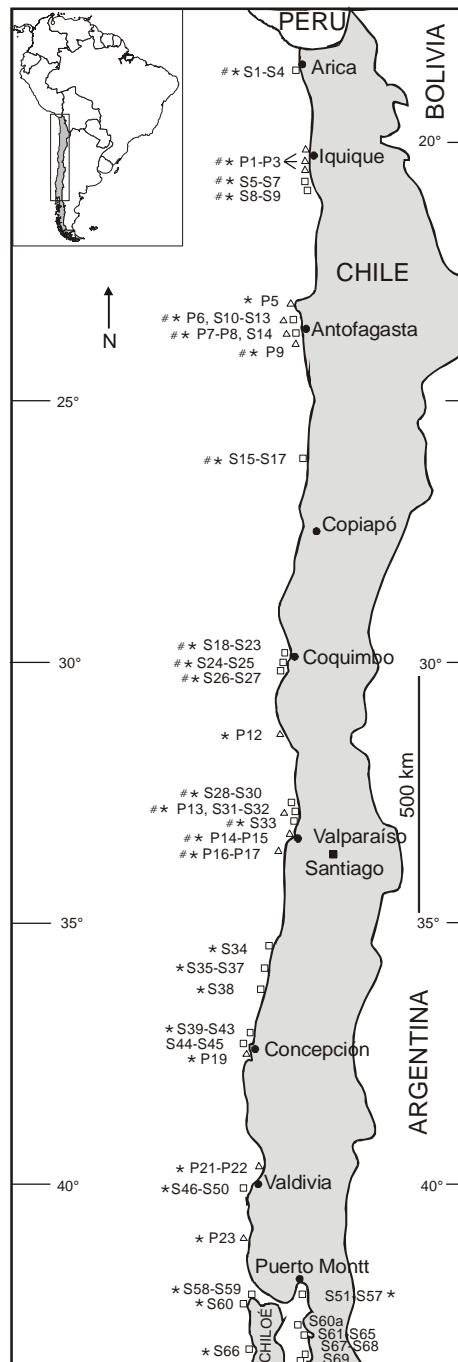


Fig. 1: Sites studied by VH and GF (S1-S69) and K.P. Sebens and R.T. Paine (P1-P23) in Chile.

= at this site or at one of these sites Phymanthea pluvia was found

* = at this site or at one of these sites Phymactis papillosa was found

For precise localities and short description of sites see Försterra & Häussermann (2003) and Häussermann (2003).

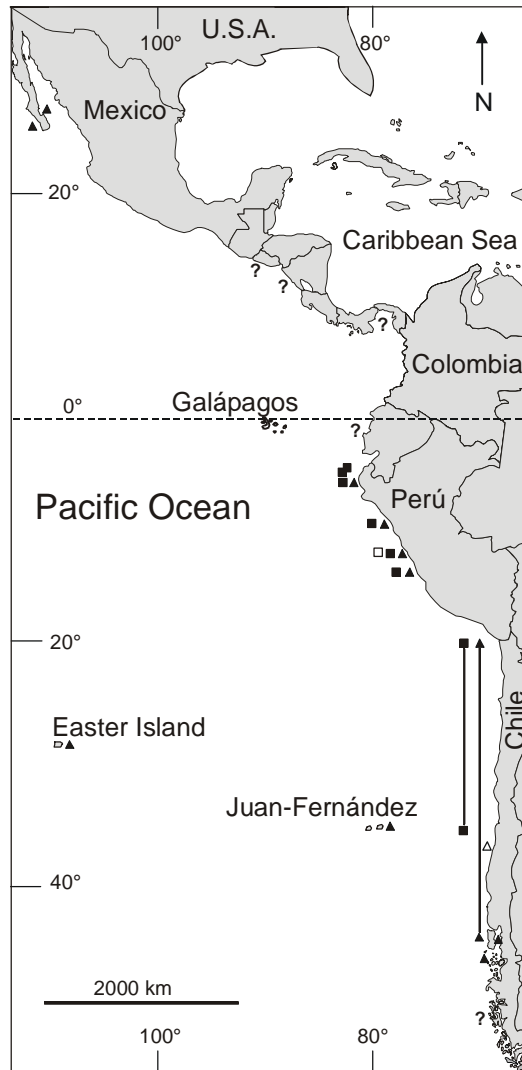


Fig. 2: Distribution of Phymactis papillosa und Phymanthea pluvia along the west coast of South and Central America and on some Pacific Islands.

Complete lines: distribution found during this study;
 single triangles and squares are study sites of other scientists

- ▲ Phymactis papillosa ■ Phymanthea pluvia
- △ □ type localities
- ? doubtful registries



Fig. 3-4: Phymactis papillosa.

Fig. 3. Oral disc and tentacles of a specimen var. rubra (S41); note prominent, deeply coloured mouth opening and numerous tentacles at the margin of the oral disc.

Fig. 4. Lateral view of a specimen var. cyanea (S12); note column densely covered with vesicles and lobed oral disc.

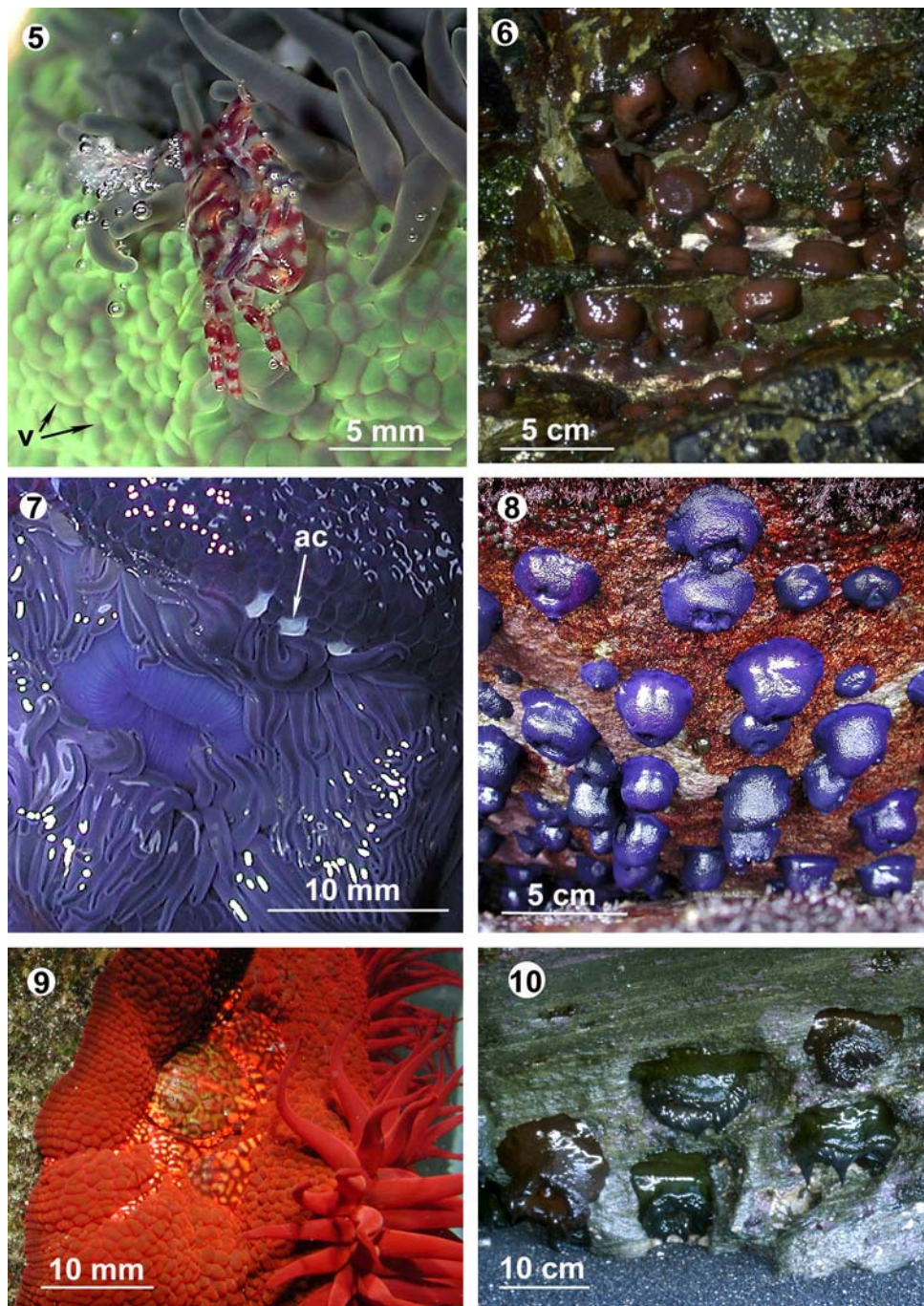


Fig. 5-10: *Phymactis papillosa*.

- Fig. 5.** Specimen var. *viridis* with a juvenile of the porcellanid crab *Allopetrolisthes spinifrons* clinging to the column (S18a); note rounded, irregularly-shaped vesicles (v).
- Fig. 6.** Intertidal aggregation (at least partly clonal) of middle-sized specimens var. *fusca* (S46); note some specimens touching neighbouring animals.
- Fig. 7.** Mouth opening and acrorhagi (ac) of an emersed specimen var. *cyanea* (18a).
- Fig. 8.** Intertidal aggregation of middle-sized specimens var. *cyanea* (S18a); note different sizes.
- Fig. 9.** Specimen var. *rubra* (ZSM 20030298) with the porcellanid crab *Allopetrolisthes spinifrons* clinging to the column.
- Fig. 10.** Intertidal aggregation of solitary specimens of different colours on the underside of a very exposed overhang (S38).

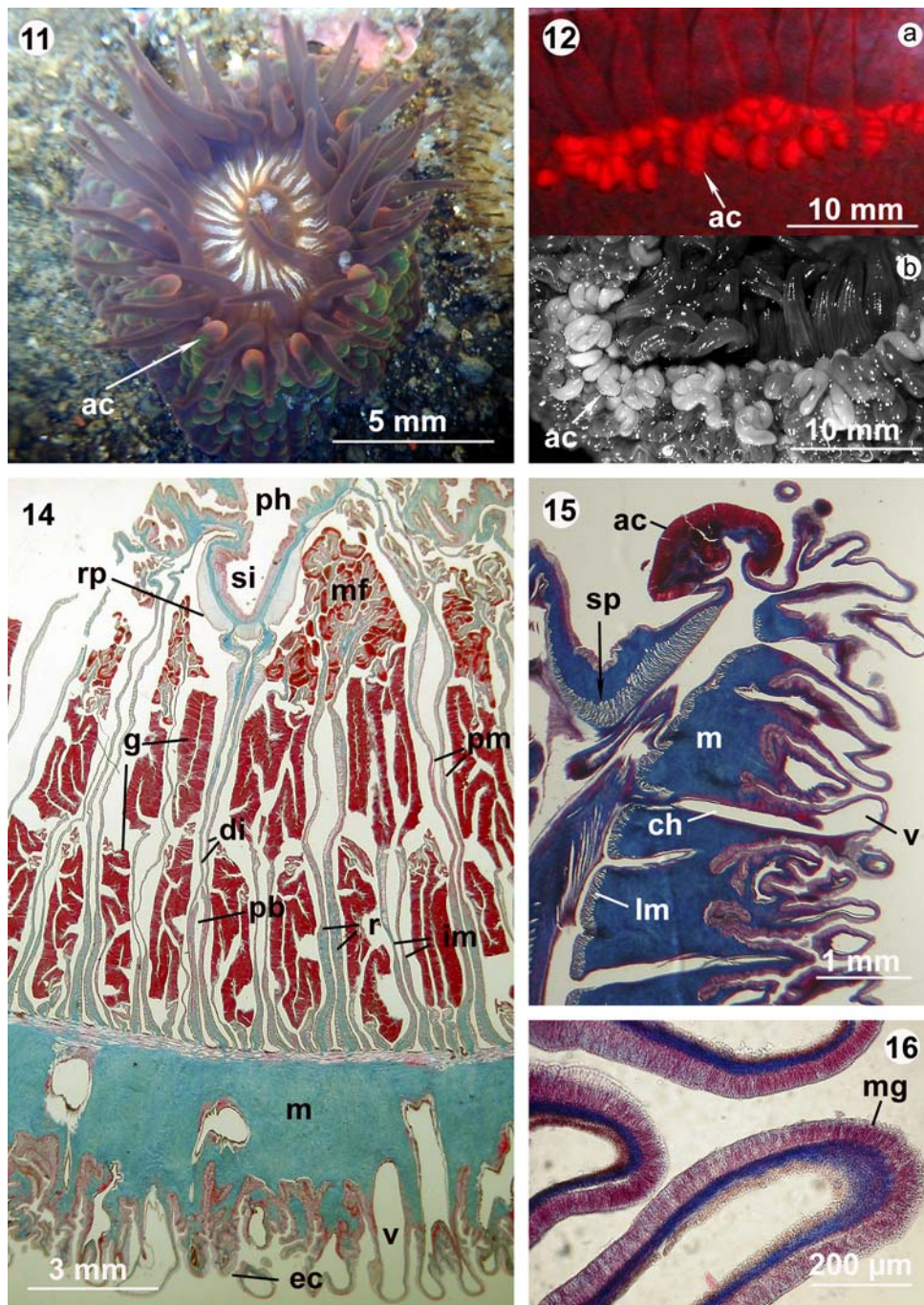


Fig. 11-12; 14-16: *Phymactis papillosa*.

Fig. 11. Juvenile specimen in a tide pool; note white radial lines on oral disc, relatively large vesicles and acrorhagi (ac) (S58).

Fig. 12. Elongated acrorhagi (ac) arranged in up to 2 rows; ZSM 20030298 a) alive; b) preserved.

Fig. 14. Transverse section (azocarmin triple staining) mesogloea blue, ectoderm and endoderm red.

Fig. 15. Histological section of upper column; note compound distal vesicles.

Fig. 16. Detail of a vesicle; note that apex and side of vesicle is identical in structure.

Legend: Acrorhagi (ac), narrow channel of vesicle (ch), directives (di), ectoderm (ec), pair of imperfect mesenteries (im), endodermal longitudinal muscles (lm), mesogloea (m), mesenterial filament (mf), mucus gland cells (mg), parietobasilar muscle (pb), lumen of actinopharynx (ph), pair of perfect mesenteries (pm), retractor muscle (r), reticulated pad (rp), siphonoglyph (si), endodermal diffuse sphincter (sp), vesicles (v).

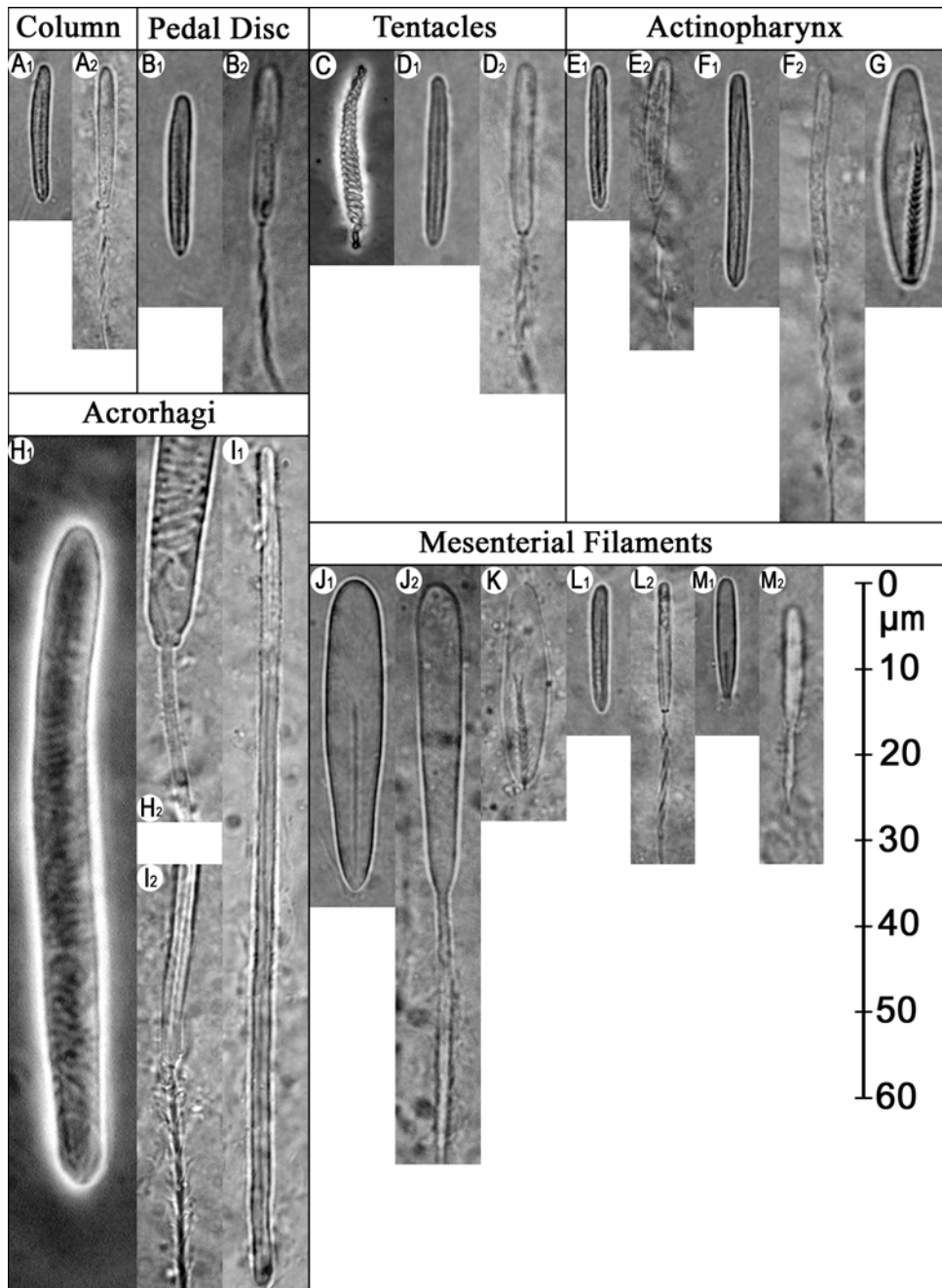


Fig. 13: Cnidae of *Phymactis papillosa*. Letters A–M correspond to cnidae types listed in Table 1.



Fig. 17-18: *Phymanthea pluvia*; real size.

Fig. 17. Specimen in a tide pool; note acrorhagi (ac) on most distal vesicles and longitudinal rows of vesicles on proximal region of column. Juvenile specimen of *P. papillosa* on lower left side.

Fig. 18. Oral disc and tentacles; note deeply coloured, prominent mouth opening and enlarged marginal vesicles corresponding with smaller marginal vesicles.

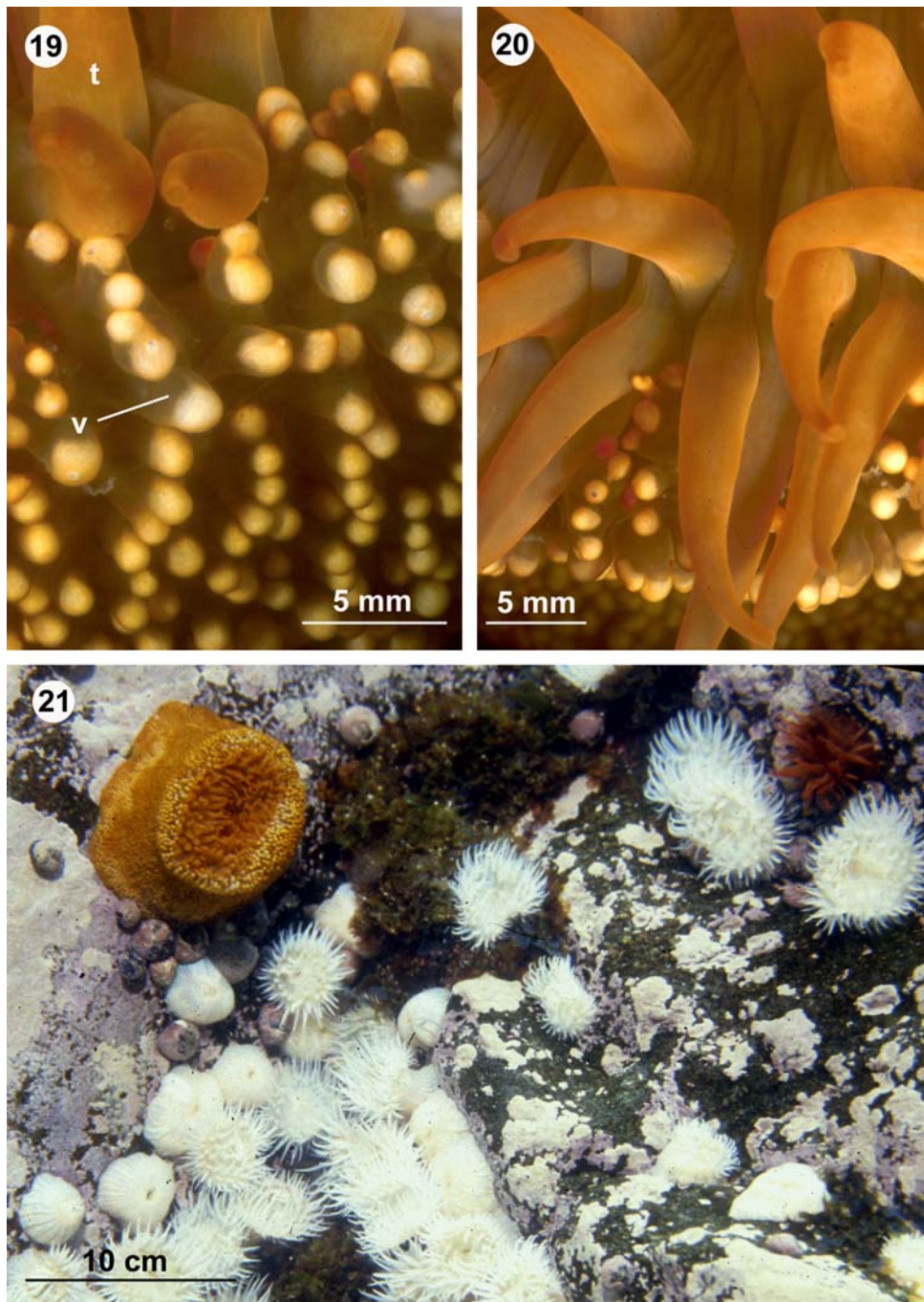


Fig. 19-21: Phymanthea pluvia.

Fig. 19. Compound, most distal vesicles (v); tentacles (t); note white apices.

Fig. 20. Outer region of oral disc with tentacles; note mesenterial insertions.

Fig. 21. Typical position and appearance of Pa. pluvia in subtidal habitat, associated with Anthothoe chilensis (white) and Anemonia alicemartinae (red); North Chile (S11; 5 m).

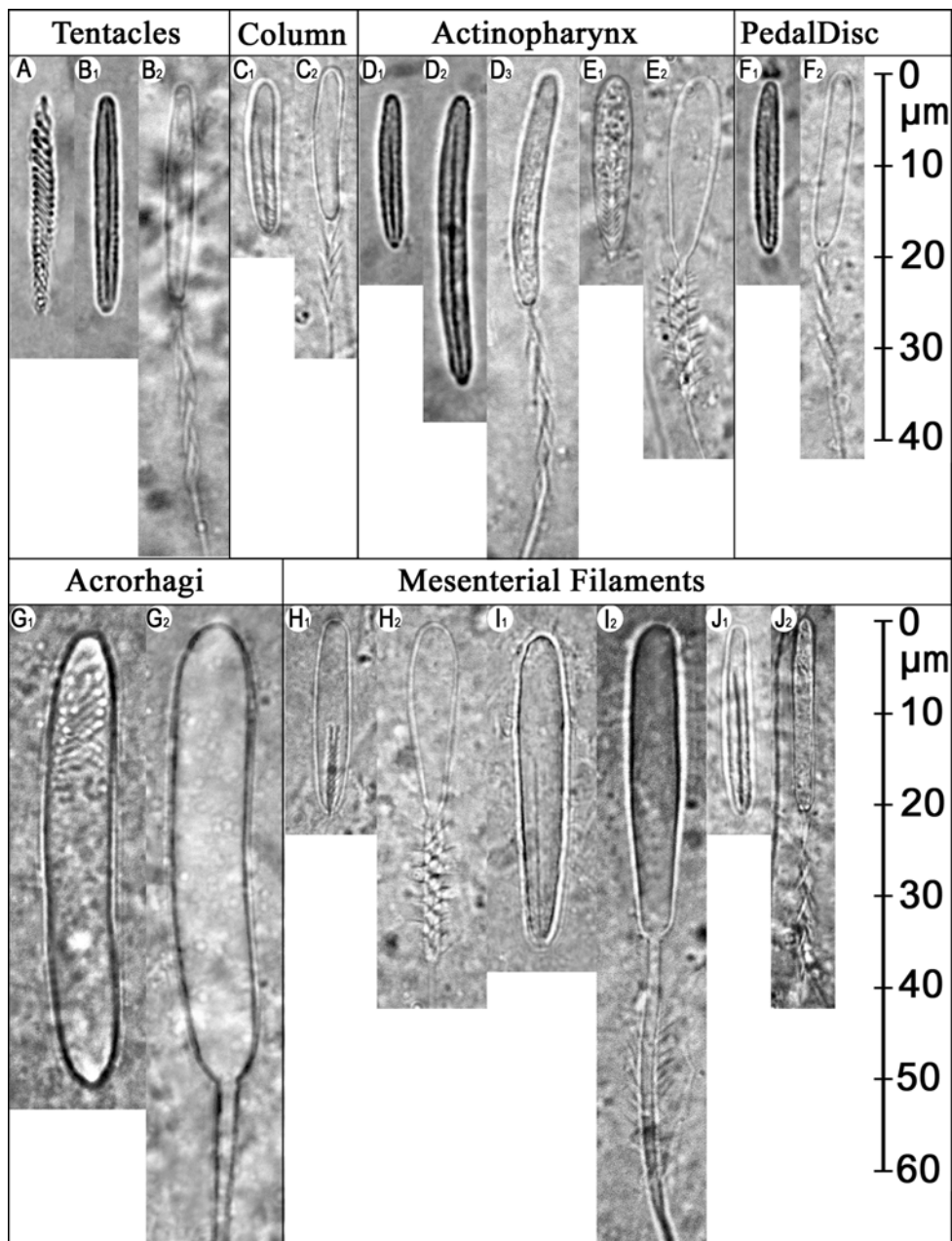


Fig. 22: Cnidae of *Phymanthea pluvia*. Letters A–J correspond to cnidae types listed in Table 2.

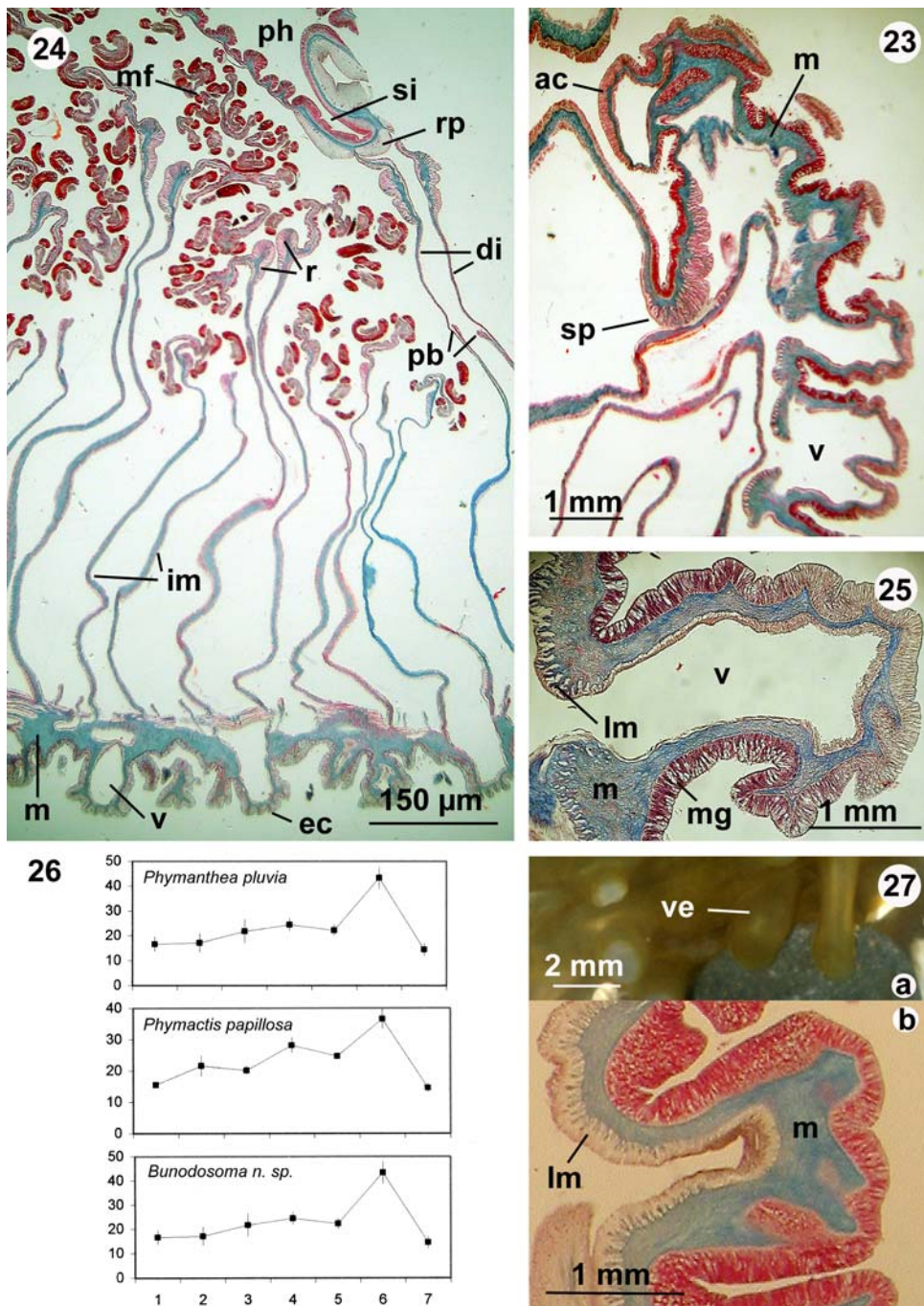


Fig. 23-25: *Phymanthea pluvia*:

Fig. 23. Histological section of upper column (azocarmin triple staining); mesogloea blue, ectoderm and endoderm red.

Fig. 24. Transverse section of a small individual.

Fig. 25. Detail of vesicle; note mucus gland cells (mg) at vesicle side and lacking endodermal muscles.

Fig. 26. Cnidocyst diagrams of *Phymactis papillosa*, *Phymanthea pluvia* and *Bunodosoma n. sp.* modified after Schmidt (1972).

Fig. 27. Verruca of *Oulactis concinnata*, *in vivo* (a) and histological section (b); note lacking endodermal muscles and dark endodermal pigments at apex of verruca.

Legend: Acrorhagi (ac), directives (di), ectoderm (ec), pair of imperfect mesenteries (im), endodermal longitudinal muscles (lm), mesogloea (m), mesenterial filament (mf), mucus gland cells (mg), parieto-basilar muscle (pb), lumen of actinopharynx (ph), pair of perfect mesenteries (pm), retractor muscle (r), reticulated pad (rp), siphonoglyph (si), endodermal diffuse sphincter (sp), vesicles (v); verrucae (ve); 1: basitrichs (column), 2: spirocysts (tentacles), 3: basitrichs (tentacles), 4: basitrichs (pharynx), 5: microbasic amastigophores A (filaments), 6: large b-mastigophores (filaments), 7: small basitrichs (filaments); x-axis: tissue, y-axis: mean value of cnidocysts in μm , vertical line standard deviation.

Häussermann, V. (*in review*)

The sea anemone genus *Actinostola* Verrill, 1883: variability and utility of traditional taxonomic features; and a re-description of *Actinostola chilensis* McMurrich, 1904

Polar Biology

The sea anemone genus Actinostola Verrill, 1883: variability and utility of traditional taxonomic features; and a re-description of Actinostola chilensis McMurrich, 1904

Verena Häussermann

Ludwig-Maximilians-Universität München, Department Biologie II, Karlstr. 23-25, D- 80333 München, and Zoologische Staatssammlung München, Münchhausenstr. 21, 81247 München, Germany; E-mail: vreni_haeussermann@yahoo.de, website:

<http://www.people.freenet.de/haeussermann/>

present address: Universidad Austral de Chile, Departamento de Biología Marina, Avda. Inés de Haverbeck, casas 9, 11 y 13, Campus Isla Teja; Casilla 567, Valdivia, Chile

Keywords: Actiniaria, Actinostolidae, Actinostola chilensis, A. intermedia, A. crassicornis, specific characteristics, variability, Chile, Argentina, Antarctica, fjords, benthos

Running head: South American and Antarctic Actinostola species

Abstract

Species of the genus Actinostola are known to vary strongly in many features of the preserved specimens. Anatomical and histological features and the cnidom of type specimens of five originally described members of South American and Antarctic Actinostola and one Stomphia species and of specimens of Actinostola chilensis that were collected during this study were compared. It could be shown that none of these traditionally used features clearly distinguish the examined Actinostola species. Therefore characteristics of five described Actinostola species are compared in a table and some new distinctive taxonomic features including in vivo and in situ data are proposed. Based on in vivo characteristics and on zoogeographic information, the synonymy of A. excelsa, A. pergamentacea and A. intermedia with A. crassicornis is preliminarily accepted. The synonymy of A. chilensis with A. crassicornis and A. intermedia is rejected. An emended diagnosis of the genus Actinostola is given and a revised list of Actinostola species is compiled. Actinostola chilensis is re-described in detail including in situ information: Several tens of specimens were observed in south Chilean fjords between Puerto Montt (41°35'35''S, 72°53'W) and Puyuhuapi (44°31'36''S; 72°32'6''W). Solitary specimens or small groups of A. chilensis inhabit exposed positions of rocky substrate from 22 m depth down; the most conspicuous features are its relatively large size, bright orange colour, smooth, tough column and numerous and clearly entacmaeic tentacles.

Introduction

The family Actinostolidae with its approximately 20 genera constitutes one of the two richest families of deep-sea anemones (Fautin DG, Barber BR 1999). Due to the general depth range of the genus Actinostola, most of its members are primarily known from fixed material collected by dredges and bottom grabs (Fautin DG, Hessler RR 1989). Sampled specimens are often damaged and poorly preserved. Publications on Actinostolidae in general are scarce and widely scattered in mostly old literature (e.g. Hertwig R 1882; Carlgren O 1893; McMurrich JP 1893; 1904; 1927; 1928); more recently, species have been described from deep-sea hydrothermal and cold vents (Fautin DG, Hessler RR 1989; Fautin DG, Barber BR 1999). Although some species of this family are known to extend to relatively shallow waters, e.g. along the Patagonian coast of Chile and Argentina, the north west coast of North America and in the Antarctic (McMurrich JP 1904; Carlgren O 1959; Riemann-Zürneck K 1978; Fautin DG 1984), only two studies describing these sea anemones alive or in their habitat have been published (Ross DM, Sutton L 1967; Ross DM, Zamponi MO 1995).

The type genus Actinostola is especially rich in species, with most of its members known from polar and subpolar regions. Species belonging to Actinostola are extremely variable in many of the features that are traditionally used as specific characteristics (Carlgren O 1893; 1921; Riemann-Zürneck K 1971; 1978). Riemann-Zürneck (1971) concluded that identifications based exclusively on these features and therefore the status of most species have to be treated as highly uncertain; she discerned the urgent need for new distinctive characteristics. However, the features she suggested such as shape of preserved specimens and cnidae of unilobulate filaments have not been adopted in subsequent studies nor have alternative suggestions been presented (Doumenc D 1984; Fautin DG 1984).

In the present paper, South American and Antarctic Actinostola species are compared and an up-to-date list of members of the genus Actinostola is provided (App. 1). An emended generic diagnosis is given. The usefulness of traditionally used morphological features is discussed and new distinctive characteristics are proposed. Actinostola chilensis from south Chilean fjords is re-described in detail. For the first time, in vivo and in situ information of an identified Actinostola species is published in the scientific literature and habitat photos are provided.

Material and methods

Between 1994 and 2003, Günter Försterra and I observed and examined several 10's of specimens of Actinostola chilensis along the Chilean coast from Lenca (41°35'37,0"S; 72°42'10,9"W) to Puerto Chacabuco (45°27'S; 72°48'W) (Fig. 1; App. 2) and preserved 15. Study sites are listed in App. 3. In situ studies and sampling were carried out by means of SCUBA-diving. Some specimens were kept in aquaria several days for detailed examinations. Pictures were taken both in situ and in aquaria. For preservation, specimens were relaxed with menthol crystals for 45–180 min and fixed in 10-15% seawater formalin. Specimens were kept in formalin for at least 4 months before being transferred to 70% alcohol. Parts of some specimens were preserved in 96% ethanol for future molecular studies. For the histological examinations parts of seven specimens were embedded in paraffin, sectioned at 8 µm and 9 µm, and stained with Azocarmin triple staining.

Cnidae from three living and three preserved specimens were examined with a light microscope (1000x oil immersion), drawn or photographed, and measured. To test the value of cnidae as distinctive characters used by Fautin (1984) and especially the value of cnidae of the unilobulate filaments suggested by Riemann-Zürneck (1978), I examined and, quantitatively as well as qualitatively, compared the cnidae of the type material of A. crassicornis, A. excelsa, A.

pergamentacea, A. chilensis and A. intermedia with the cnidae of a specimen of Actinostola chilensis collected in the Chilean fjords (called A. sp. In App. 4); using type material of Stomphia selaginella as out-group. Nematocyst terminology follows that of England (1991). Size ranges of cnidae are values taken from single specimens (App. 4). The discharge of fresh cnidae was provoked with distilled water or 4% acetic acid solution. Semi-permanent slides of discharged cnidae were prepared with the technique of Yanagi (1999): a small amount of tissue is put into a drop of 4% acetic acid or HCl solution on a microscopic slide. After two or three minutes the liquid is drawn off carefully with a tissue. The tissue is then suspended in a solution of 1:1 sea water:glycerin that contains a few drops of phenol and formalin per 100 ml. The coverslip applied and sealed several times with nail coating.

Specimens examined

Chile: Actinostola chilensis (all collected by G. Försterra (GF) and V. Häussermann (VH)); Punta Chaica, Seno Reloncaví (S53), 24.1.2000, 25 m (Ex. 284 = ZSM 20030420); 22/24.1.2001, 22-30 m (Ex. 1, 2, 4, 5 = ZSM 20030421); Punta Llonco, fjord Comao (S60a), 11.4.2003, 28 m (ZSM 20030422); Caleta Gonzalo, Reñihue fjord (S61), 16.2.1998, 27 m (Ex. 253, 254 = ZSM 20030423); 20.1.2000, 33 m (Ex. 267 = ZSM 20030424); 24.3.2001, 25-33 m (Ex. 281 = ZSM 20030425); 7.2.2001, 35 m (Ex. 230, 231 = ZSM 20030426); Caleta Gonzalo (S63), 19.1.2000, 25-30 m (Ex. 259 = ZSM 20030427); S of Puyuhuapi (S90) 10.1.2000, 22-30 m (Ex. 233, 234 = ZSM 20030428). Histological slides of transverse and longitudinal sections were deposited at the Zoologische Staatssammlung Munich, at the Museum für Naturkunde Berlin as well as at the Naturhistoriska Riksmuseet Stockholm.

Examined type material (for localities see App. 5): Actinostola chilensis McMurrich, 1904, hermaphroditic (histological sections prepared); Calbuco, Chile, 41°45'S, 65°13'W (coordinates from Microsoft Encarta, 2002) 29-37 m, (Museum für Naturkunde of the Humboldt-

Universität zu Berlin, holotype ZMB Cni 4204); Actinostola intermedia Carlgren, 1899, male (histological sections prepared), Cabo San Vicente, Tierra del Fuego, Argentina, SW Atlantic, 274 m, 54°37'S; 65°13'W (coordinates from Microsoft Encarta, 2002) (Naturhistoriska Riksmuseet, holotype SMNH-1184); Actinostola crassicornis (Hertwig, 1882), SW Atlantic, 52°20'S, 68°0'W, 101 m (Station 313), and 53°38'S, 70°56'W, 18-27 m (Station 312) (paratypes SMNH-1183 and British Museum of Natural History 1889.11.25.3-4, 9 and 10); Actinostola excelsa McMurrich, 1893, SW Atlantic, 48°37'S, 65°46'W and 51°34'S, 68°0'W, 92-106 m (National Museum of Natural History, syntypes US NMNH-17780); Actinostola pergamentacea McMurrich, 1893, SW Atlantic, 45°22'S, 64°20'W, 94 m (Station 2769) (syntypes US NMNH-17779); Actinostola georgiana Carlgren, 1927, Antarctic, 54°29.3'S, 3°43.9'W, 567 m (syntype SMNH-4015); Actinostola clubbi Carlgren, 1927, Oates Land, Antarctic, 67°21'46''S, 155°21'10''W, 464 m (holotype SMNH-4009); Stomphia (Cymbactis) selaginella (Stephenson, 1918), histological sections available, Ross Sea, Antarctic (British Museum of Natural History, London, syntype 1918.5.12.15). For original drawings see Fautin (2003).

Sampling sites where I found Actinostola chilensis (see Fig. 1; App. 2; for a detailed description of sites see App. 3): S53: 41°38'15,5''S; 72°40,8,3''W; S57: 41°40.353'S, 72°39.399'W; S60c: 42°09'36''S; 72°26'06''W; S60d: 42°19'40''S; 72°27'04''W; S60a: 42°20'28''S; 72°26'54''W; S60f: 42°23'15''S; 72°27'38''W; S61: 42°32'46,6"S; 72°37'0,2"W; S 62: 42°33'S, 72°36'W; S63: 42°33'12,7"S; 72°35'22,3''W; S65: 42°33,494'S; 72°36,271'W; S83: 43°47'09,1''S, 72°55'34,2''W; S85: 43°58'18,4''S, 73°07'00,6''W; S90: 44°31,608'S; 72°32,107'W; ?S96: 45°26'47,9"S; 72°49'25,8''W.

Results

Family Actinostolidae Carlgren, 1932

Genus Actinostola Verrill, 1883

Diagnosis after Carlgren (1949), with changes in bold: Actinostolidae with body sometimes short, sometimes cup-like, sometimes long, cylindrical. Column usually thick, firm, slightly rugose **to smooth**, or with flat tubercles produced by mesogloal thickenings. Sphincter mesogloal; **upper part of column can completely cover tentacles**. Tentacles short **to medium-sized**, inner considerably longer than outer; sometimes with mesogloal thickenings on aboral sides at the base; outside at tips **may be** provided with microbasic b-mastigophores. Longitudinal muscles of tentacles mesogloal; radial muscles of oral disc **endodermal to** mesogloal. Two well developed siphonoglyphs **connected to two pairs of directives**. Mesenteries hexamerously arranged. The two mesenteries in one and the same pair, from third or fourth cycle, irregularly arranged, but as a rule orientated so that the mesentery which turns its longitudinal muscle towards the nearest mesentery of the preceding cycle is more developed than its partner. Retractors of mesenteries diffuse, parietobasilar and basilar muscles strong. Mesenteries of two first cycles sterile.

Cnidom: spirocysts (**in tentacles, may be found in pedal disc**), basitrichs (**in all tissues**), microbasic b-mastigophores (**may be found in tentacles or rarely in filaments**), **microbasic amastigophores A (in tentacles, pharynx and filaments)**.

Type species: Actinostola (Urticina) callosa Verrill, 1882

Re-description of Actinostola chilensis McMurrich, 1904

(study sites in brackets if new material was collected)

Actinostola chilensis n. sp. McMurrich, 1904: 247 (Calbuco, Chile); Stephenson, 1920: 557; Carlgren, 1949: 78; none: Clubb, 1908 (Antarctica); none Pax, 1926 (Ross sea, Antarctica); none Fautin, 1984: 14 (Antarctica)

- ?Actinostola intermedia n. sp. Carlgren, 1899: 31 (Tierra del Fuego, Argentina, Atlantic); Carlgren, 1927: 58; Carlgren, 1949: 78; Riemann-Zürneck, 1971: 161; Riemann-Zürneck, 1978: 66; none: Fautin, 1984: 14 (Antarctica)
- Actinostola intermedia ?Doumenc, 1984: 150 (Los Vilos to Coquimbo, Chile); Carlgren, 1959: 29 (Seno Reloncavi and Golfo de Ancud, Chile); Sebens & Paine, 1979: 230
- ?Catadiomene intermedia Stephenson, 1920: 558
- None Actinostola clubbi n. sp. Carlgren, 1908: 4 (Antarctica)
- ?Actinostola callosa McMurrich, 1893: 167 (between Ecuador and Galapagos Islands)

External anatomy:

Differential diagnosis (Fig. 2): Bright orange, medium to large-sized with pedal disc diameter up to 80 mm, contracted animals shaped like cylindrical stump of cone, with crater-like hole at apex. Column smooth, without distinct fosse; numerous tentacles, outer considerably longer than inner, mouth opening prominent. Cnidae and inner anatomy coincides well with other Actinostola species. Preserved specimens white to slightly beige (Fig. 3). Argentinean/Antarctic Actinostola crassicornis as well as Antarctic Actinostola georgiana can be distinguished from A. chilensis by the common presence of embryos in the gastrocoel in the former.

General description:

Pedal disc: well-developed, round, relatively thin. Limbus smooth, light orange.

Insertions of mesenteries visible.

Column (Fig 2A, D): as broad as high or higher than broad; proximally slightly and distally strongly trumpet-like expanded. Generally smooth, thick and firm; slightly tuberculate in

large animals. Bright orange, rarely reddish orange, in some large animals with white patches due to missing ectodermal tissue. Limbus slightly darker than rest of column; insertions of mesenteries visible as fine longitudinal lines. Margin tentaculate, no distinct fosse.

Oral disc and tentacles (Fig. 2B, C): oral disc round, orange, insertions of mesenteries visible. Mouth opening central, distinctly prominent, round to triangular, lips thick, bright orange. Pharynx bright orange, deeply furrowed with two distinct siphonoglyphs ending in distinct grooves, slightly darker directly around pharynx. Numerous orange tentacles on outer half of oral disc, hexamerously arranged in up to seven cycles, last cycle may be incomplete. Tentacles medium-sized to long, longer than half oral disc diameter, conical, with slightly round ending and distal openings, strongly entacmaeic, outer tentacles very short. Tentacles in preserved state short to medium-sized (Fig. 3); no mesogloal thickening observed at tentacle bases.

Size: (in life) pedal disc diameter to 80 mm; column diameter to 50 mm; column height to 100 mm; oral disc diameter to 85 mm; longest tentacles 40 mm; (preserved) pedal disc diameter to 65 mm; column diameter to 60 mm; column height to 45 mm; oral disc diameter to 65 mm; longest tentacles 37 mm. Most observed specimens presented pedal disc diameters between 40 and 60 mm in preserved state, much smaller individuals were very rare.

Variability: colour and appearance in situ of specimens collected in the Chilean fjord region very uniform (Fig. 2), bright orange; some specimens with white spots on column due to scraped off ectodermal tissue (Fig. 2D). Carlgren (1959) described his specimens as pink, salmon-coloured to bright orange.

Internal anatomy (Fig. 4)

General: Mesenteries hexamerously arranged in up to seven cycles, first two (in one small individual) or three cycles perfect. Mesenteries numerous and thin, up to more than 200 counted.

Mesenteries from 4th cycle onward arranged according to the Actinostola rule (Fig. 4D). Oral stoma generally present in perfect mesenteries, marginal stomata may be present in larger mesenteries. Actinopharynx approximately half length of column, especially proximally with deep longitudinal furrows. Pharynx with two very broad, proximally strongly prolonged siphonoglyphs, nearly reaching the pedal disc, rolled up at the end. Two pairs of short directives, connected to the siphonoglyphs (Fig. 4D). Holotype of Actinostola chilensis hermaphroditic (App. 6D); holotype of Actinostola intermedia male. Four of fifteen specimens fertile, two male and two female; thus sexes generally seem to be separate. Diameter of eggs 225-480 µm (in type of *A. chilensis* and ZSM 20030421) (Fig. 4D, App. 6D) respectively 50-110 µm (ZSM 20030420). Reproductive tissue on 4th to 6th cycle, rarely on third cycle, missing on youngest cycles; on younger cycles often only stronger mesentery of a pair fertile. Two oldest cycles of mesenteries and directives sterile. No evidence for asexual reproduction.

Musculature: Sphincter (Fig. 4A, B) mesogloal, long, reticulated or in layers, in marginal region approximately $\frac{1}{3}$ - $\frac{2}{3}$ (in some specimens up to 100%) breadth of mesogloea, either of constant breadth along the column (Fig. 4A1) or proximally strongly diminishing in breadth (Fig. 4A2). Circular musculature of body wall hardly visible, endodermal to mesogloal (layers). Longitudinal muscles of tentacles strong, mesogloal (Fig. 4C). Circular muscles of the oral disc endodermal to endo-mesogloal. Mesenterial retractors diffuse, thin, of equal breadth all along the mesentery (Fig. 4D). Basilar muscles and parietobasilar muscles strong, the latter forming a distinct fold in the most proximal region of the mesenteries (Fig. 4D)

Epithelia: Mesogloea very thick, up to 65 mm measured (column); ectoderm very thin compared to mesogloea (Fig. 4D). Batteries of spirocysts visible in tentacle ectoderm; acidophil inclusions in ectoderm of column and filaments. Siphonoglyphs with strongly developed reticulated pads (Fig. 4B).

Cnidae

Spirocysts (in tentacles), basitrichs (in all tissues), microbasic b-mastigophores (in filaments, may also be found in tentacles), microbasic amastigophores A (in pharynx, filaments, tentacles) (Fig. 5A-K). See App. 2 for information on size and distribution of cnidae.

Some additional rare, exceptional cnidae were found: eight large basitrichs 49.5 – 63.9 x 3.6 – 4.5 μm in the upper column, three b-mastigophores 24.3-25.2 x 4.1-6.3 μm in the filaments of A. chilensis. Four b-mastigophores 40.5–51.3 x 5.4–6.3 μm in the column and three b-mastigophores 80 x 11 μm in the filaments of A. sp. Three b-mastigophores 49.5-50.4 x 5.4-6.3 μm in the filaments of S. selaginella.

The basitrichs of the unilobate filaments varied in shape from an elongated capsule of equal breadth (Fig. 5J₁) to a capsule that narrows towards both ends (Fig. 5J₃); the shaft varied from half (Fig. 5J₂) to full length (Fig. 5J₁) of the capsule. In the filaments of a preserved specimen of A. sp. a fired cnida which looked like a p-mastigophore B with a short “Faltstück” was found.

The fired microbasic amastigophores A of pharynx (Fig. 5G₂) and filaments (Fig. 5K₂) presented a thread at least as long as the shaft.

Cnidae comparison within South American Actinostola species (App. 2)

The cnidom of Stomphia selaginella is clearly distinct from that of the examined species of Actinostola in that it lacks tentacular amastigophores A, and has two types of basitrichs in the pharynx and two types of microbasic p-mastigophores in the filaments. Taking into account the standard deviation and the differences in sizes of the compared specimens, the sizes of the following cnidae do not differ significantly in the examined specimens belonging to several originally described Actinostola species: spirocysts and basitrichs of tentacles and all cnidae of

column, pharynx and filaments. Spirocysts were found sporadically in the pedal disc of specimens of A. chilensis, A. intermedia and A. sp from Chile. The cnidae of the Chilean specimens show minor but not significant nor reliable differences from those of the Argentinean ones: presenting the same average sizes, microbasic amastigophores A occur only sporadically in the tentacles; b-mastigophores were found sporadically in the filaments. Although the basitrichs of the unilobate filaments of all Argentinean species show a very broad size range, there was no evidence for defining two distinct size groups as proposed in Riemann-Zürneck (1978); the mean value is very similar in all examined Actinostola species (App. 2).

Distribution and Zoogeography of Actinostola chilensis

Actinostola chilensis can be found in more or less protected bays and fjords of the northern part of the Chilean fjord region from Seno de Reloncaví (41°35'35''S, 72°53'W) to Puyuhuapi fjord (44°31,608'S; 72°32,107'W) (Fig. 1, App. 2, 3). I commonly found this species in the Golf of Reloncaví (S53, S57) as well as in the fjords Comao (S60) and Reñihue (S61-65), somewhat less common in the fjord Puyuhuapi (S90) and around Raul Marin Balmaceda (S83, S85); but not along the exposed coasts around Bahia Tic Toc (S77-S82). While diving, I observed one single specimen in Chacabuco fjord (S96), which most probably belonged to the same species. Most probably A. chilensis can be found further south than Puyuhuapi fjord, at least until Peninsula Taitao (46°45'S). I found this species as shallow as 22 m, but more abundant between 32 and 45 m; Carlgren (1959) describes it down to 278 m.

Natural history of Actinostola chilensis

Actinostola chilensis is a very eye-catching species that can be found in exposed positions on rocky substrate attached to bare rock (Fig. 2C; App. 6A), generally on the edge of terraces or

on top of elevations, but never under overhangs (Fig. 2) or head over. One specimen was found attached to the axis of a gorgonian of the genus Primnoella Gray, 1858 (App. 6B). Specimens live either solitary or, at favourable spots, in passive aggregations of up to fifteen individuals, in some groups they touch each other (Fig. 2A, C). During the survey, temperatures in the habitat ranged from approximately 6°C in winter to approx. 11°C in summer; salinity was approximately 31‰. In the fjords, superficial water down to depth of 8 m is often brackish with minimum salinities lower than 10‰, tidal amplitudes are up to 7 m (data measured in 2003 in Comao fjord at Huinay scientific station).

Most observed specimens were fully expanded in a typical position with the inner tentacles directed upward and the outer tentacles sideward (Fig. 2, App. 6A-C), in current the oral disc heads downstream. Some specimens were slightly or completely contracted covering the tentacles with the column (Fig. 2D). In Chilean fjords, I regularly found A. chilensis associated with the gorgonian Primnoella sp. (Fig. 2C; App. 6B), with the giant brachyopod Magellania venosa (Dixon, 1789) (App. 6C) and in vicinity to the azooxanthellate coral Desmophyllum dianthus (Esper, 1794) (Försterra G, Häussermann V 2003).

Specimens of Actinostola chilensis are easy to collect by SCUBA diving because they come off the substratum readily and without injury. When disturbed, animals completely contract. Tentacles appear sticky when touched. In the aquarium, specimens need one to several days to reattach and it requires well defined conditions with considerable current before they resume their in situ appearance. In unsuitable conditions, they protrude the pharynx, eject food and change position, e.g. by somersaults over the oral disc. They can quickly and strongly change their shape; e.g. from long trumpet shaped over vase-or cup-shaped to an almost perfect sphere. Actinostola chilensis reacts well to relaxation with menthol, but extended exposition to this anaesthetic results in macerated tissue and reduced sensitivity of cnidae to fire.

Discussion

Generic description of Actinostola

The emended diagnosis I propose (see above) corrects errors in the definition of the genus Actinostola. One of the main errors is the statement that the animals cannot fully cover the tentacles with the column; this characteristic was erroneously used to distinguish Actinostola from Stomphia. However, I found that living specimens of A. chilensis are capable of fully covering the tentacles with the column, a behaviour which can regularly be observed (Fig. 2D). In addition, I propose to delete the phrase “tentacles never more numerous than the mesenteries at the base”; of 13 specimens examined this was the case in only two. Furthermore, mesenteries are very numerous and thin and thus hard to count. I could not confirm the presence of numerous perfect mesenteries; in the examined specimens, generally 24 pairs of mesenteries of approx. 100 were perfect, in other species up to 48 perfect pairs are described. None of the proposed emendations does conflict with the description of the type species A. callosa (Tab. 1). Although the holotype of Actinostola chilensis is hermaphroditic, this condition does not seem to be common as four fertile specimens with separate sexes were observed.

Carlgren (1928) erected the new genus Paractinostola with only minor differences to Actinostola: a higher number of tentacles than mesenteries of the pedal disc and a more or less lobed oral disc. I agree with Riemann-Zürneck (1978) that both features can be present in large members of some Actinostola species and thus accept her synonymization of these genera. Therefore Stomphia is the anatomically most similar genus (App. 7A). Stomphia is distinguished from Actinostola in having a central rise on the pedal disc, 16 perfect, fertile mesenteries, and its cnidae (see App. 4), and in lacking thickenings on the outer base of the tentacles.

Taxonomic characteristics to distinguish Actinostola species

Riemann-Zürneck (1971; 1978) showed the following characteristics, formerly used to denominate species of Actinostola, to be very variable within A. callosa: marginal stomata, tentacular b-mastigophores, tentacular thickenings at the outer base, thickenings of the oral disc, and thickness of tentacular mesogloea. Although the size and structure of the sphincter varies across the genus, this variation seems to be more dependent on the size of the specimens (Fig. 4A,B), varying only slightly between species (Riemann-Zürneck K 1971, 1978). Riemann-Zürneck (1978) suggested the cnidae of the unilobate filaments might distinguish species: she found a second, smaller type of basitrich in A. crassicornis, but not in A. intermedia. I have examined type material of these species and did not find differences in the cnidae of the filaments (App. 4). Based on Riemann-Zürneck's (1978) photographs, the two types of basitrichs could be different sizes of the same type of cnidae. Lack of information on mean and standard deviation of cnidae sizes for her specimens from the Hamburg Museum makes it impossible to properly compare her size ranges with my data. Although the basitrichs of the filaments of the specimens I collected vary somewhat in shape and shaft length (see Fig. 5J), all intermediate stages could be observed and with the light microscope no distinct cnidae types could be distinguished. From my data, I conclude that neither cnidae types nor cnidae sizes are useful distinctive characteristics for the examined species. However, since fired cnidae reveal more distinctive features than unfired ones, I have provided pictures of fired cnidae from A. chilensis (Fig. 5), which in the future could serve for comparative purposes.

Riemann-Zürneck (1978) proposed size and shape of the preserved specimens to be an additional feature if a large number of well-preserved specimens are available. The specimens I have examined showed an extreme variability in shape, and a single specimen may take the shape of all described forms within minutes in the aquarium. Due to the fact that the form of the

preserved specimens strongly depends on the state of relaxation, I reject this feature as a species-level characteristic.

Since preserved specimens of different Actinostola species are extremely similar in anatomical and cnidae data (Riemann-Zürneck K 1978), the search for new distinguishing features has to include in situ and in vivo characteristics such as brooded embryos in the gastrocoel, appearance (e.g. length of tentacles or posture), texture of the column, variability of colour, ecological niche, position in the habitat, mobility in the aquarium and behaviour (e.g. reaction to disturbance). In addition, the variability of some morphological features might differ between species (e.g. maximum pedal disc diameter, maximum thickness of the columnar mesogloea, presence or absence of tentacular thickenings or marginal stomata in all specimens from different depths). The total effect of the appearance of a specimen depends on the simultaneous presence of a number of small details and cannot always be exactly expressed in words (Stephenson TA 1928). Photographs help to correctly interpret the descriptions. Because many of the differences are of degree rather than of kind, a tabular identification key is more useful than a dichotomous one (Tab. 1). Consequently, species identifications are based on correspondence to the maximum number of characteristics.

In the past, in vivo and in situ features have been seen as useful tools for sea anemone identification. Living specimens with their wealth of characteristics (Riemann-Zürneck K 1997) lose important information during the preservation process. Stephenson (1928) was even doubtful whether accurate specific identification from preserved material was always possible, but through time in vivo features were more and more regarded as useless because they get lost during preservation. Recent trends rediscover live features and species descriptions tend to increasingly include in vivo characteristics as important additional features for species identification (Ocaña Vicente O 1994; Häussermann V *in review*), under the condition that variability is known.

Synonymization of South American and Antarctic Actinostola species

Eight species of Actinostola have originally been described from southern South America and Antarctica (Fig. 1; App. 5, 8). Several of these were later synonymized: Carlgren (1927) synonymized A. chilensis with A. intermedia, Riemann-Zürneck (1978) synonymized A. excelsa and A. pergamentacea with A. crassicornis, Fautin (1984) additionally included A. intermedia and A. clubbi in the synonymy list of A. crassicornis, making this species the most abundant and wide-spread species of Actinostola in the southern hemisphere (Fig. 1; App. 8). Riemann-Zürneck (1978) and Fautin (1984) provide discussions of the rationale for these synonymies, but because they were based exclusively on anatomical and cnidae data of preserved specimens with questionable distinctive value, they should be reconsidered.

Approximately half of the specimens of A. crassicornis, had embryos in the gastrocoel (Riemann-Zürneck, 1978), whereas none were found in any of the type specimens of its putative synonyms A. excelsa (3 spec.), A. pergamentacea (5 spec.), A. intermedia (1 spec.), A. chilensis (1 spec.) or A. clubbi (1 spec.). Fautin (1984) regularly found brooded young in the many USARP specimens from Antarctic and sub-Antarctic waters that she examined (App. 8). But since she assigned all specimens from all locations to A. crassicornis based on characteristics that are of minor distinctive value, her description might refer to a species complex.

The anatomy and cnidae of preserved specimens of A. intermedia, A. excelsa and A. pergamentacea do not differ from those of A. crassicornis (App. 4). Due to the lack of confirmed differences and because of their overlapping distribution I accept the synonymy of A. excelsa, A. pergamentacea and A. crassicornis. The fact that no embryos were found in the few type specimens of A. excelsa and A. pergamentacea is no proof that these species are not able to breed young in the gastrocoel. The possible co-occurrence of breeding and non-breeding species of

Actinostola along the Argentinean shelf and the extension of A. crassicornis into the Antarctic Ocean requires further investigation.

I reject the synonymy between the Chilean species A. chilensis and the Argentinean species A. crassicornis. Neither Carlgren (1959) nor McMurrich (1904) nor I found brooded young in any of the specimens of A. chilensis collected in different regions, years and seasons in south Chilean fjords. This absence in combination with the zoogeographical barriers in this region lead me to recognize A. chilensis as a distinct species. There is also a slight difference in the cnidom of the Chilean and the Argentinean species (App. 4), but I do not consider this as significant (see above). A. chilensis appears to be distinct from several species of Actinostola found in the Antarctic Ocean and in Argentina; it differs significantly in in vivo appearance, colour and texture of the column (E. Rodriguez, in litt., 2003; Ana Roux, in litt., 2003).

I accept the synonymy of A. intermedia and A. crassicornis, but I reject the synonymy between A. intermedia and A. chilensis for zoogeographical reasons: The type locality of A. intermedia was erroneously described as “Cabo San Vicente, Strait of Magellan” (Carlgren, 1899) and was therefore claimed to be in Chile. However, the only “Cabo San Vicente” in this region is situated on the Atlantic coast of Argentina, in Tierra del Fuego (Fig. 1), a locality that lies within the known distribution of A. crassicornis. This separates the localities where specimens of the Argentinean and Chilean species were found by more than 1000 kilometres and by zoogeographical barriers.

For a well-founded distinction of the species of Actinostola found in sub-Antarctic and Antarctic waters, it is necessary to examine anatomy and cnidae but also in vivo and in situ features of all species. The re-description of A. chilensis should be used as a comparative base for future work. For a photograph of a living specimen of another Actinostola species, Actinostola sp. from Monterey Canyon, with a distinct in vivo appearance, see App. 7B.

Further records of Actinostola species along the west coast of South America

Two other species identified as Actinostola have been reported from the west coast of South America. Doumenc (1984) identified specimens collected from 350 to 450 m depth off central Chile, 30°- 32°31'S, as Actinostola intermedia. McMurrich (1893) identified specimens from 717-1484 m depth between Ecuador and Galapagos Islands, 0°24' - 0°37'S as A. callosa. McMurrich (1893) considered the latter species to be widely distributed and synonymous with A. crassicornis; Carlgren (1927) rejected this synonymization, assigning the specimens from Ecuador to A. crassicornis rather than to A. callosa, all other specimens of which are known from the North Atlantic. Important zoogeographical barriers are supposed to exist between the sites where I found A. chilensis and the two other records further north along the west coast of South America (Brattström & Johansen, 1983; Lancellotti & Vásquez, 1999; Sullivan Sealey & Bustamante, 1999). However for some species, generally of deep waters, these barriers do not apply. Nevertheless, the above-mentioned species descriptions do not offer enough information for a well-founded identification and an examination of the specimens is necessary for a final decision. Therefore these records have to be treated as uncertain.

Acknowledgements

I am particularly grateful to Günter Försterra for his company and great help with diving and sampling during the field trips and to Meg Daly for very constructive comments to previous versions of the manuscript. Many thanks to Björn Sohlenius, Carsten Lüter and Stephen Cairns for the loan of type material, to Karin Riemann for lending a field microscope and to Estefanía Rodríguez for helpful discussions. Thanks to Gerhard Haszprunar for providing material, space and continuous support; to Carlos Gallardo, Alejandro Bravo, Elena Clasing and Wolfgang Stotz,

for their friendly support and to Heide Felske for making available a wonderful map. Many thanks to the Huinay Foundation for a scholarship for lodging, food and working space in the marine biology station in Comao fjord and to Rose and Fritz Häussermann for their manifold and continued help. This publication is drawn from the doctoral thesis of the author, supported by two one-year governmental scholarships “Förderung des wissenschaftlichen und künstlerischen Nachwuchses” and “Förderung der Promotion von Wissenschaftlerinnen” from the LMU Munich and by a one-year HSP III scholarship from the DAAD.

References

- Brattström, H, Johanssen, A (1983) Ecological and regional zoogeography of the marine benthic fauna of Chile. Report No. 49 of the Lund University Chile Expedition 1948-49. *Sarsia* 68: 289-339
- Carlgren, O (1893) Studien über Nordische Actinien. *Kungl Svens Vetens Akad Handl* 25: 1-148
- Carlgren, O (1921) Actiniaria I. Danish Ingolf-Expedition 5: 1-241
- Carlgren, O (1927) Actiniaria and Zoantharia. In: Odhner, T (ed Further Zoological Results of the Swedish Antarctic Expedition 1901-1903. P.A. Norstedt & Söner, Stockholm pp 1-102
- Carlgren, O (1928) Actiniaria der Deutschen Tiefsee-Expedition. *Wiss Ergebn d Deutsch Exped* 22: 125-266
- Carlgren, O (1949) A survey of the Ptychodactiaria, Corallimorpharia and Actiniaria. *Kungl Svens Vetens Akad Handl, Fjärde Ser* 1: 1-121
- Carlgren, O (1959) Reports of the Lund University Chile Expedition 1948-49 38. Corallimorpharia and Actiniaria with description of a new genus and species from Peru. *Lunds Universitets Årsskrift N F Avd 2* 56: 1-39

- Doumenc, D (1984) Les actinies bathyales du Chili: un exemple d'utilisation de fichiers informatiques. *Annales de l'Institute Oceanographique* 60: 143-162
- Doumenc, D, Van-Praët, M (1988) Actinies abyssales d'un site hydrothermal du Pacifique oriental. 61-68. *Oceanologica Acta.- Hydrothermalism, Biology and Ecology Symposium*, Paris.
- England, KW (1991) Nematocysts of sea anemones (Actiniaria, Ceriantharia and Corallimorpharia: Cnidaria): nomenclature. In: Williams, RB, Cornelius, PFS, Hughes, RG & Robson, EA eds) *Coelenterate Biology: Recent Research on Cnidaria and Ctenophora*. Kluwer Academic Publishers, Belgium pp 691-697
- Fautin, DG (1984) More Antarctic and Subantarctic sea anemones (Coelenterata: Corallimorpharia and Actiniaria). *Biology of the Antarctic Seas XIV Antarctic Research Series* 41: 1-42
- Fautin, DG (1993) 3. Class Anthozoa; Orders Actiniaria, Ceriantharia, and Zoanthinaria. In: Blake, PVSaJA (ed *Taxonomic atlas of the benthic fauna of the Santa Maria Basin and Western Santa Barbara Channel*. Santa Barbara Museum of Natural History, Santa Barbara, California pp 113-139
- Fautin, DG (2003) *Hexacorallians of the World: Sea anemones, Corals and their allies*. <http://hercules.kgs.ku.edu/hexacoral/anemone2/index.cfm> (last check: 14.9. 2003).
- Fautin, DG, Barber, BR (1999) *Maractis rimicarivora*, a new genus and species of sea anemone (Cnidaria: Anthozoa: Actiniaria: Actinostolidae) from an Atlantic hydrothermal vent. *Proc Biol Soc Wash* 122: 624-631
- Fautin, DG, Hessler, RR (1989) *Marianactis bythios*, a new genus and species of actinostolid sea anemone (Coelenterata: Actiniaria) from the Mariana vents. *Proc Biol Soc Wash* 102: 815-825

- Försterra, G, Häussermann, V (2003) First report on large scleractinian (Cnidaria: Anthozoa) accumulations in cold-temperate shallow water of south Chilean fjords. *Zool Meded in press*
- Häussermann, V (*in review*) Redescription of *Phymactis papillosa* (Lesson, 1830) and *Phymanthea pluvia* (Drayton in Dana, 1846) (Cnidaria: Anthozoa), two actiniid sea anemones from the south east Pacific with a discussion of the genera *Phymactis*, *Bunodosoma* and *Phymanthea*. *Zool Meded*
- Hertwig, R (1882) Die Actinien der Challengerexpedition. Gustav Fischer, Jena
- Lancellotti, DA, Vásquez, JA (1999) Biogeographical patterns of benthic macroinvertebrates in the Southeastern Pacific littoral. *J Biogeogr* 26: 1001-1006
- McMurrich, JP (1893) Scientific results of explorations by the U. S. Fish Commission Steamer Albatross. No. XXIII. - Report on the Actiniae collected by the United States Fish Commission Steamer Albatross during the winter of 1887-1888. *Proc US Nat Mus* 16: 119-216
- McMurrich, JP (1904) The Actiniae of the Plate Collection. *Zool Jahrb* 6 Suppl.: 215-306
- Ocaña Vicente, O (1994) Anémonas (Actiniaria y Corallimorpharia) de la Macaronesia Central: Canarias y Madeira. Estudio Sistemático, Faunístico, Anatómico comparado y Biogeográfico Tesis Doctoral, Universidad de La Laguna
- Riemann-Zürneck, K (1971) Die Variabilität taxonomisch wichtiger Merkmale bei *Actinostola callosa* (Anthozoa: Actiniaria). *Veröff Inst Meeresf* 13: 153-162
- Riemann-Zürneck, K (1978) Actiniaria des Südwestatlantik IV. *Actinostola crassicornis* (Hertwig, 1882) mit einer Diskussion verwandter Arten. *Veröff Inst Meeresf* 17: 65-85

- Riemann-Zürneck, K (1997) The deep-sea anemones *BathypHELLIA margaritacea* and *Daontesia porcupina* sp. nov. with comments on the family BathypHELLIIDAE. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom (Cambridge) 77: 361-374
- Ross, DM, Sutton, L (1967) Swimming sea anemones of Puget Sound: Swimming of *Actinostola* new species in response to *Stomphia coccinea*. Science 155: 1419-1421
- Ross, DM, Zamponi, MO (1995) A description of *Stomphia pacifica* sp. nov. (Anthozoa: Actiniaria) and its behavioural interactions with some asteroids. Physis (Buenos Aires), Secc A 50 (118-119): 7-12
- Sanamyan, N (2000) Actiniaria from coastal waters of Kamchatka and Commander Islands. Saving the biodiversity in Kamchatka and adjacent seas, kamchatka.
- Stephenson, TA (1928) The British Sea Anemones. Dulau & Co., Ltd., London
- Sullivan Sealey, K, Bustamante, G (1999) Setting Geographic Priorities for Marine Conservation in Latin America and the Caribbean. The Nature Conservancy, Arlington, Virginia
- Yanagi, K (1999) Taxonomy and developmental biology of Japanese *Anthopleura* (Anthozoa: Actiniaria) doctoral thesis, Tokyo University of Fisheries, Tokyo

Table 1

Character / Species	<u>Actinostola intermedia</u> Carlgren, 1899 (holotype)	<u>Actinostola chilensis</u> McMurrich, 1904	<u>Actinostola crassicornis</u> (Hertwig, 1882)	<u>Actinostola georgiana</u> Carlgren, 1927	<u>Actinostola callosa</u> (Verrill, 1882)
Brooded young in gastrocoel	no	no	Yes (10-20 mm Ø, in 50 % of animals)	yes	no
Retractor muscle	weak	weak	weak	?	strong
Sphincter (portion of column at margin)	2/3, reticulated	(to full breadth) 2/3-1/5, reticulated to layers, band-like or strongly diminishing from distal to proximal	½, band-like in large animals, marginally broadened in small ones	<1/3, short, reticular	1/3 – 1/2 , layers visible
Column texture	Irregularly wrinkled	Smooth, in large spec. slightly tuberculated in prox. region	smooth	Body irregularly wrinkled	Tuberculated, especially in the prox. region
Number and shape of tentacles	Approx. 200, short	~100-300, relatively long	~200-300, short; spec. of greater depths with more mesent. and tent.	-192, inner comp. large	~ 300, somewhat longer
Aboral tentacular thickenings	Present, moderately strong	Not found resp. not mentioned	May have weak ones on inner tentacles	Not mentioned	May be present
Marginal stomata	present	Present in many larger	Often present	Not mentioned	Present in spec. from greater

		animals			depths
Number of mesenteries (perfect pairs)	~300, more mesenteries at base than tentacles (48)	Up to 200 (24, rarely 12)	Up to 192 (12; rarely 24 or 48)	Slightly more mesenteries at base than tentacles (24)	Up to 192 (24-49)
Preserved size (max. pedal disc Ø); max. thickness of mesogloea	Medium-sized to large (7.5 cm); 2-3 mm	Medium-sized to large (4-6,5 cm); up to 6.5 mm	Medium-sized (7 cm); 3-6 mm	Medium-sized (6 cm); ?	Large (8.5 cm); ?
Parasite found	Yes (Crustacea)	Yes (only in type)	no	no	no
Colour (in life; preserved)	?; beige	Orange to salmon coloured; white to slightly beige	?; yellowish-white or with brownish-red spots or stripes	White; white to beige	Salmon-coloured to orange or orange-brown, esp. in furrows, pharynx reddish-brown, reddish brown
Depth, habitat, temperature, position	274 m, ?, ?, ?	22-278 m, 6-11°C, stones and bare rock, rarely on gorgonians, never under overhangs or oral disc downward	34-1220 m, ?, broken shells and stones, ?	253-310 m, 1-1.5°C, ?, ?	40-2051 m, ?, ?, ?
Distribution	Cabo San Vicente, Tierra del Fuego, SW Atlantic	Chilean fjord region, North Chile?	Whole Argentinean shelf, Falkland Islands, Strait of Magellan, Antarctica?	Antarctica, South Georgia	N Atlantic, N Pacific?

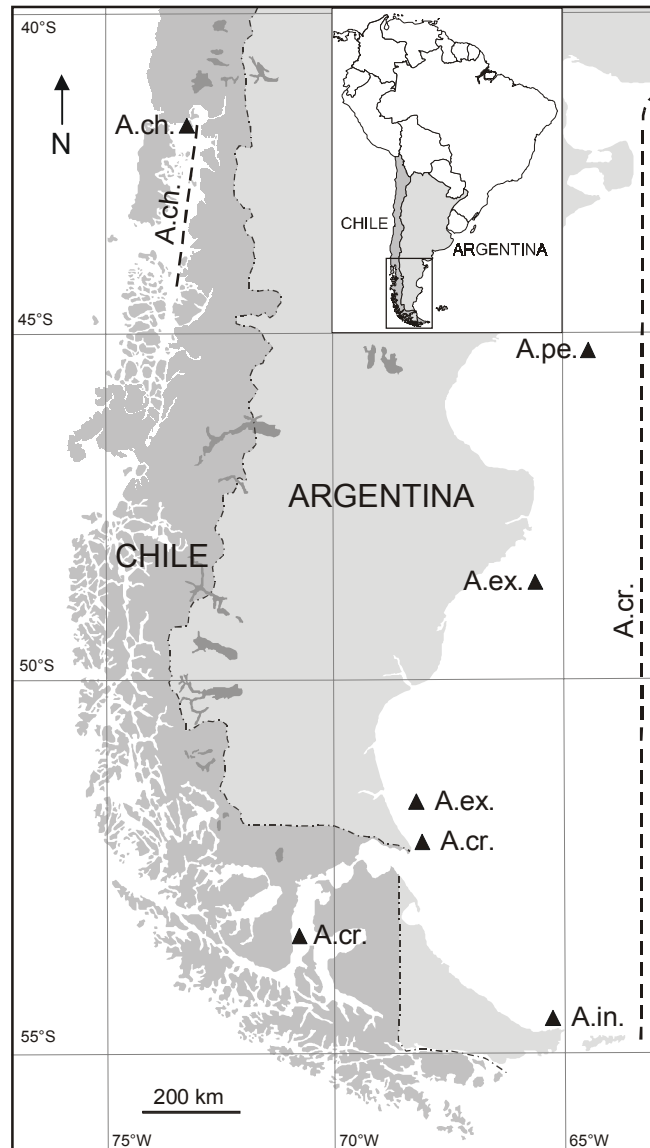


Fig. 1: Type localities and distribution of Actinostola species around southern South America.

- ▲ = type localities
- A.ch. = Actinostola chilensis
- A.pe. = Actinostola pergamentacea
- A.ex. = Actinostola excelsa
- A.cr. = Actinostola crassicornis
- A.in. = Actinostola intermedia
- — — = distribution of Actinostola chilensis (this paper) and
- — — = distribution of Actinostola crassicornis (Riemann-Zürneck, 1978)

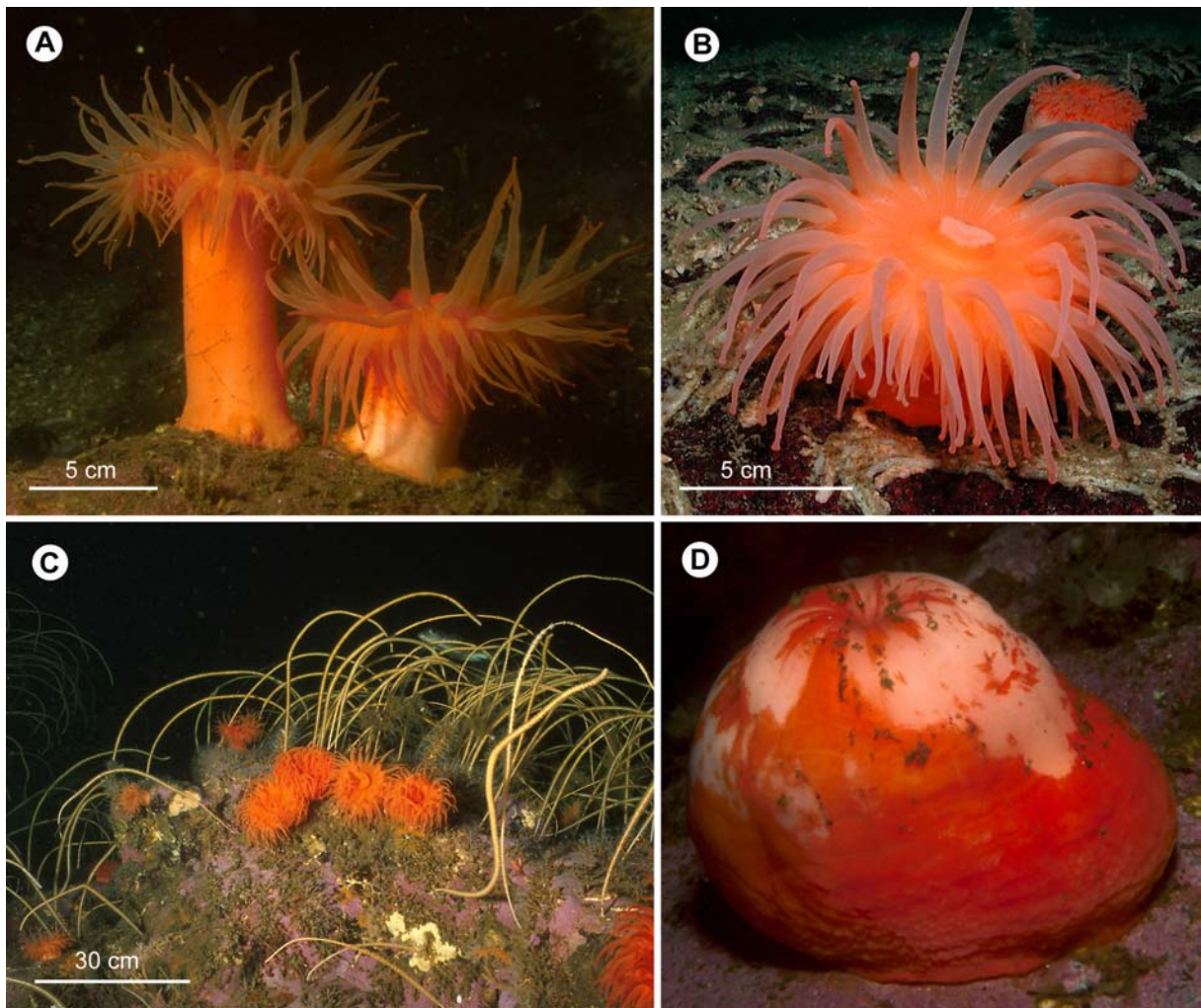


Fig. 2: Specimens of *Actinostola chilensis* in situ.

- (A) Column of two specimens; note posture of tentacles; Reñihue fjord, 32 m.
- (B) Oral disc and tentacles; note insertions of mesenteries; Comao fjord, 25 m.
- (C) Group of specimens in a meadow of *Primnoella* sp.; Seno Reloncaví, 28 m.
- (D) Completely contracted specimen; note spots with missing ectodermal tissue; Seno Reloncaví, 28 m.

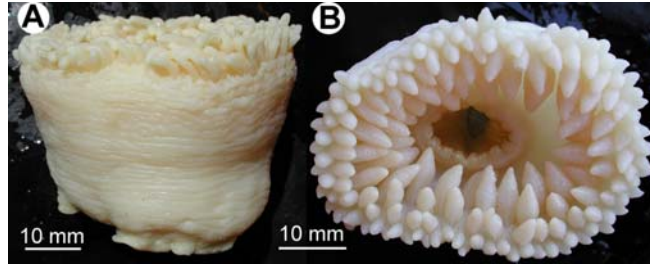


Fig. 3: Preserved specimens of Actinostola chilensis (A) Lateral view (B) Oral view.

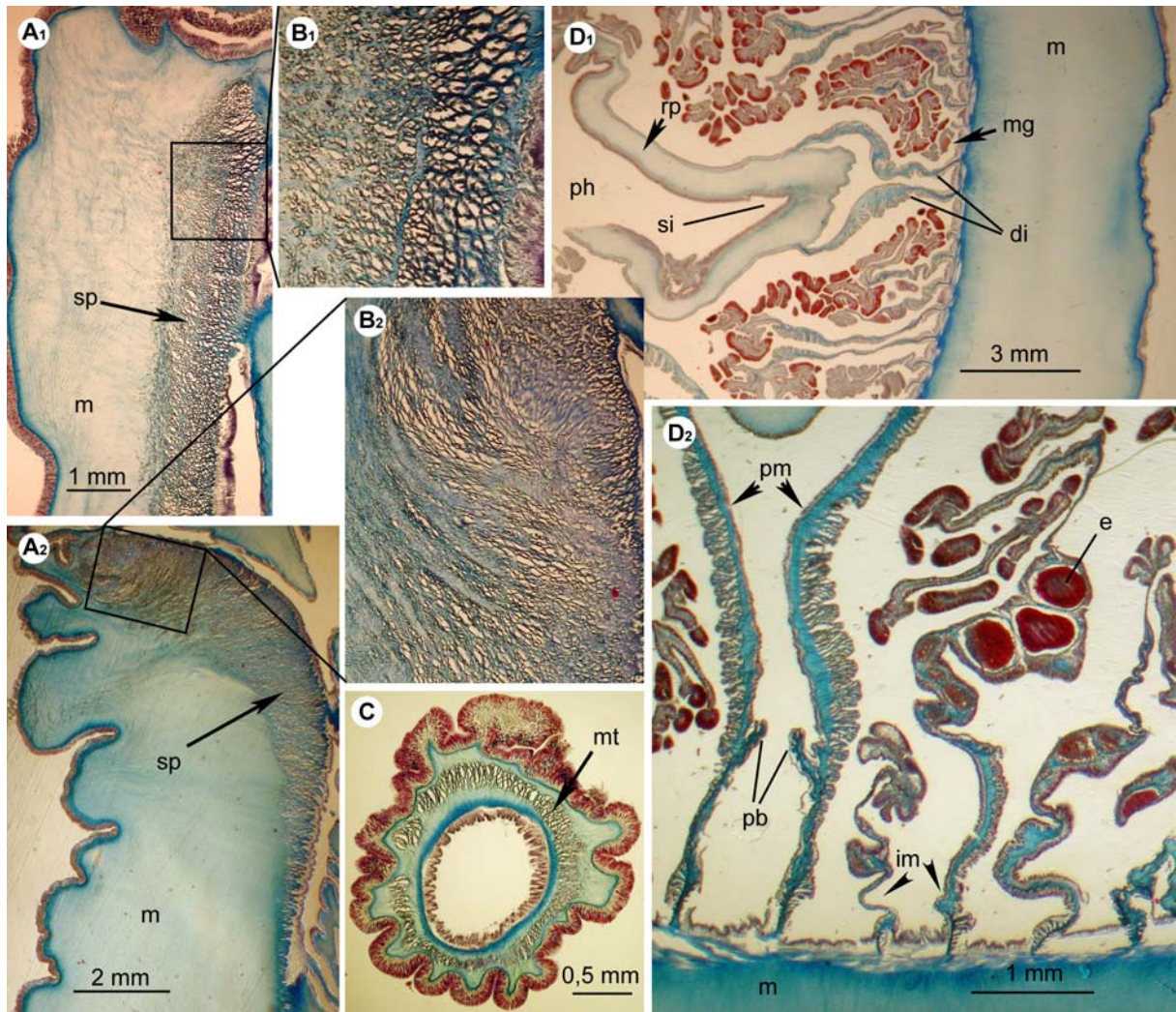


Fig. 4: *Actinostola chilensis*.

- (A) Longitudinal sections through marginal region.
- (B) Details of sections through mesogloal marginal sphincter.
- (C) Cross section through tentacle.
- (D) Cross section through mesenteries at stomadaeum level.

Legend: directives (di), ectoderm (ec), eggs (e), pair of imperfect mesenteries (im), mesogloea (m), mesenterial filaments (mf), male gonads (mg), mesogloal longitudinal muscle of tentacle (mt), parietobasilar muscle (pb), lumen of actinopharynx (ph), pair of perfect mesenteries (pm), retractor muscle (r), reticulated pad (rp), siphonoglyph (si), mesogloal sphincter (sp).

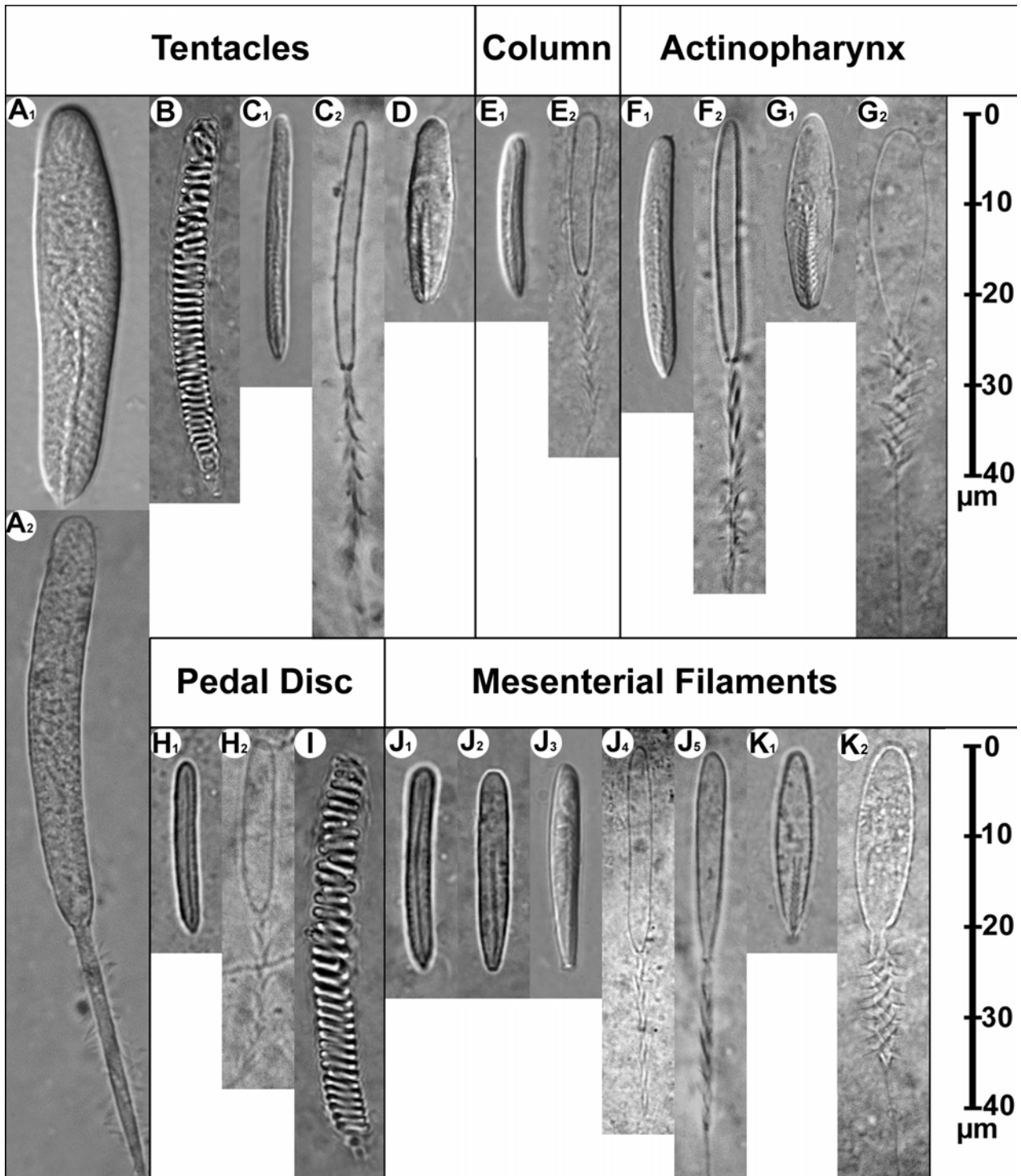


Fig. 5: Cnidae of *Actinostola chilensis*.

Letters A-K correspond to cnidae listed in App. 4.

Tentacles: A = large b-mastigophore, B = spirocyst, C = basitrich, D = microbasic amastigophore A;

Column: E = basitrich;

Pharynx: F = basitrich, G = microbasic amastigophore A;

Pedal disc: H = basitrich, I = spirocyst;

Filaments: J = basitrich, K = microbasic amastigophore A.

App. 1: List of species of the genus Actinostola Verrill, 1883

Actinostola Verrill, 1883

Paractinostola Carlgren, 1928; ?Cymbactis McMurrich, 1893; Dysactis p. p. Hertwig, 1882;

Urticina Verrill, 1882; Kyathactis Danielssen, 1890; Catadiomene Stephenson 1920

Genotype: A. (Urticina) callosa Verrill, 1882 = Catadiomene atrostoma Stephenson, 1918 =

Bunodes abyssorum Danielssen, 1890; non A. callosa (Rees, 1913) (= Antholoba achates

Drayton in Dana, 1846); distribution: Skagerak, Norway, north Atlantic, West Greenland to

Cape Fear; 34-2051 m

- A. carlgreni Wasilieff, 1908 (sensu Riemann-Zürneck, 1971, prob. = A. callosa): Japan, Sagami Bay, 730 m; ?California, 654 m (Fautin, 1993)
- A. (Dysactis) crassicornis (Hertwig, 1882) = A. excelsa McMurrich, 1893 = A. pergamentacea McMurrich, 1893 = A. intermedia Carlgren, 1899: continental shelf off Uruguay, Argentina and Patagonia (SW Atlantic), Falkland Islands (Malvinas), Strait of Magellan; 18-274 m
- A. chilensis McMurrich, 1904: Chilean fjord region between Puerto Montt and Puyuhuapi fjord: 22-278 m
- A. georgiana Carlgren, 1927: South Georgia, Clarence Isl., South Shetland, E off Bouvet Isl.; 120-830 m (sensu Carlgren (1927) differs from A. crassicornis only by relationship of tentacles and mesenteries; further study should test if it should be synonymized with this species (Fautin, 1984))
- A. (Paractinostola) bulbosa Carlgren, 1928 : off Somali Land, 628-823 m (insufficiently known sensu Riemann-Zürneck, 1978)
- A. (Cymbactis) faeculenta McMurrich, 1893: 33°N, 118°W (north west Pacific), 747 m.
- A. n. sp. Parry, 1951: New Zealand

Doubtful species:

- ?A. clubbi Carlgren, 1927 = A. chilensis Clubb, 1908: off Oates Land, east Antarctica, 465 m (uncertain species sensu Riemann-Zürneck, 1978: clearly different cnidae make placement in genus dubious)
- ?A. kerguelensis Carlgren, 1928: E of Kerguelen; 88 m (uncertain species sensu Riemann-Zürneck, 1978: clearly different cnidae make placement in genus dubious)
- ?A. groenlandica Carlgren, 1899: West Greenland 18-424 m (differs by its hermaphroditism, sphincter structure and cnidae which make its position within the genus dubious (Riemann-Zürneck (1978))
- ?A. (Paractinostola) capensis Carlgren, 1928 : South Africa, off Cape Point, 178-500 m (status unknown sensu Fautin, 2003)

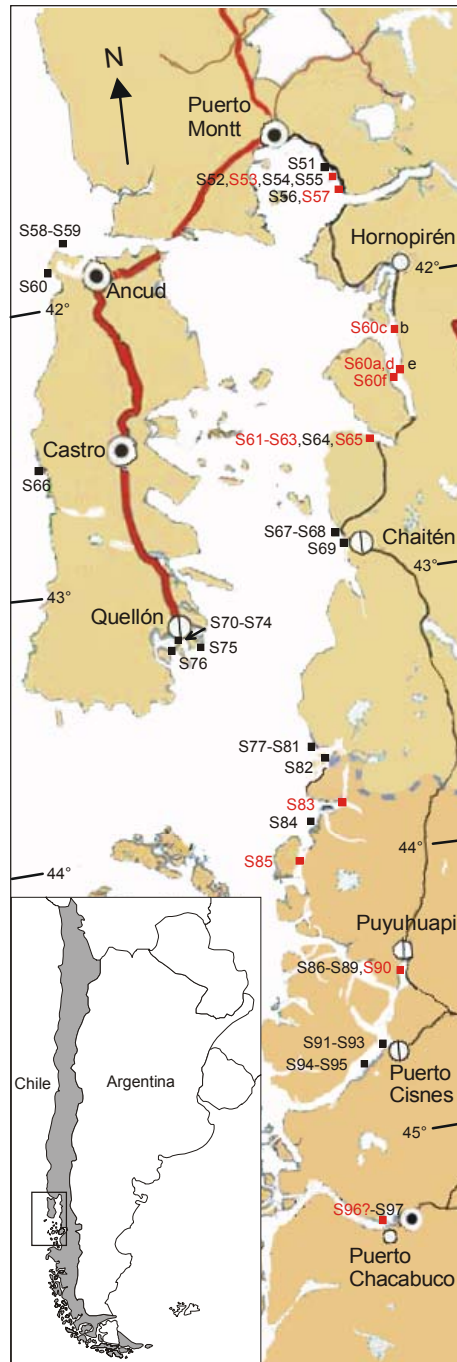
Further mentioned species:

- A. sp. mentioned by Doumenc, 1988: hydrothermal vent, eastern Pacific
- A. ssp. (3 species) mentioned by Sanamyan, 2000: Kamtchatka
- A. sp. called “brooding anemone”, presented during the summer 2003 exhibition of the Monterey Bay Canyon by Monterey Bay Aquarium Research Institute; California (see App. 6)
- A. sp. pictured on a website of the RIMI (Research Institute of Marine Invertebrates): Japan

Species described within the genus Actinostola and assigned to another genus later:

- A. rufostriata Pax, 1922 = A. violaceum Pax, 1922: assigned to Hormosoma scotti Stephenson, 1918
- A. spetsbergensis Carlgren, 1893 = A. walteri Knietniewski, 1898 = A. sibirica Carlgren, 1901; probably also Kyathactis hyalina Danielssen, 1890 : assigned to the genus Glandulactis Riemann-Zürneck, 1978

- A. n. sp. Ross & Sutton, 1967; later described as Stomphia pacifica (Ross & Zamponi, 1995); north east Pacific (Washington and British Columbia): 20-50 m



App. 2: Study sites of V. Häussermann and G. Försterra in the Chilean fjords (S51-S97); for precise localities and short description of sites see App. 3.

App. 3: Detailed descriptions of study sites in the South Chilean fjords. Actinostola chilensis found (*); latitude/longitude (Microsoft Encarta 2002 and GPS respectively when minutes are given; or geographical map of Comao fjord 994 and 938, 1:50000); date visited; depth; abundance.

S 51. 41°35'37,0"S; 72°42'10,9"W+9m, approx. 2 km N Lenca, Seno de Relóncavi.

Intertidal. Sandy beach with several large rocks 10-15 m diameter. 21.1.2001.

S 52. 41°38,303"S, 72°40,116"W, Punta Chaica, approx. 4 km S Lenca, Seno de Relóncavi.

Intertidal. Beach with boulders up to 0.5 m diameter. 24.1.2000. 22.1.2001. 24.3.2001.

S 53*. 41°38,303"S, 72°40,116"W, Punta Chaica, approx. 4 km S Lenca, Seno de Relóncavi.

0-38 m. Rocky ground sloping more or less steeply, regions with sand. 24.1.2000.

22./23./24.1.2001. 24.3.2001. Frequent.

S 54. 41°39'S, 72°40'W, approx. 5 km S Lenca, Seno de Relóncavi. Intertidal. Gently sloping shore with boulders. 13.12.98.

S 55. 41°39'S, 72°40'W, approx. 5 km S Lenca, Seno de Relóncavi. 0–28 m. Gently sloping beach with boulders, steeply sloping sandy ground with few large boulders up to 1 m diameter below 6 m depth. 13.12.98.

S 56. 41°40.353'S, 72°39.399'W, aprox. 3 km N La Arena, Seno de Relóncavi. Intertidal.

Gently sloping beach with boulders close to a small fishermen's village, brackish water through terrestrial sweet water input. 14.2.1998. 24.1.2000.

S 57*. 41°40.353'S, 72°39.399'W, aprox. 3 km N La Arena, Seno de Relóncavi. 0–18 m.

Bottom with boulders, sand and broken shells between two small rocky islands sloping gently, superficial water brackish through terrestrial sweet water input. 14.2.1998. 24.1.2000.

Sporadic.

S 58. 41°47'02,0"S; 73°52'58,8"W+/- 4m, W Faro Corona, NW tip of Chiloé Island, Canal de Chacao. Intertidal. Extended rocky plateau with many tide pools and surge channels; exposed. 30.1.1998, 17.12.1999, 27.1.2001.

S 59. 41°47'02,0"S; 73°52'58,8"W+/- 4m, W Faro Corona, NW tip of Chiloé Island, Canal de Chacao. 0–5 m. Very gently sloping ground out of soft, porous sandstone, covered with many algae (*Ulva* sp.); exposed. 29.1.1998, 17.12.1999, 27.1.2001.

S 60. 41°52'01,8"S; 74°00'55,1"W+/-5m, Mar Brava, W of Ancud. Intertidal. Gently sloping beach with boulders up to several m diameter with small tide pools and surge channels; covered with the alga *Ulva* sp. and partly with *Lessonia nigrescens*; very exposed.

28./29.1.1998. 19.12.1999. 27.1.2001.

S60a*. 42°20'28''S; 72°26'54''W, Punta Llonco, eastern shore of the Comao Fjord. 0–45 m. Steeply sloping rock, extended overhanging rock walls densely covered with corals; superficial water very brackish. 3.12.2002. Feb.- Aug. 2003. Frequent.

S60b. 42°09'35''S; 72°25'35''W, N shore of Quintupeu fjord, large boulders. 0–30 m. Jan.- Aug. 2003.

Further study sites in the fjord (S60c–S60h), visited regularly Jan.-Nov. 2003:

S60c*. 42°09'36''S; 72°26'06''W, entrance of Quintupeu fjord, N shore, steep rock wall. 0–40 m. Rare.

S60d*. 42°19'40''S; 72°27'04''W, vertical to slightly overhanging rock wall densely covered with corals. 0–45 m. Rare.

S60e. 42°22'28''S; 72°25'42''W, rocky ledge N Huinay. 0–30 m.

S60f*. 42°23'15''S; 72°27'38''W, steep rock wall on western shore of fjord, opposite Huinay. 0–40 m. Rare.

S60g. 42°23'29''S; 72°27'27''W, steep rock wall on western shore of fjord, opposite Huinay. 0–40 m.

S60h. 42°23'42''S; 72°25'12''W, rocky slope, boulders. 0–30 m.

S60i. 42°24'07''S; 72°24'45''W, close to waterfall of Rio Tambor, rocky slope. 0–30 m.

S 61*. 42°2'46,6''S; 72°37'0,2''W+-4m, large rocky ledge NW Caleta Gonzalo, fjord Reñihue. 0–35 m. Steeply sloping rock with several small terraces with broken shells and corals, extended vertical to slightly overhanging rock walls; superficial water very brackish. 17/18.2.1998. 20.1.2000. 7./8.1.2001. 23.2.2001. Frequent.

S 62*. 42°33'S, 72°36'W, small rocky ledge NW of Caleta Gonzalo, fjord Reñihue. 0–35 m. Steeply sloping rock with terraces. 17.1.2000. Frequent.

S 63*. 42°33'12,7''S; 72°35'22,3''W+-28m, rocky ledge E Caleta Gonzalo, fjord Reñihue. 0–32 m. Steeply sloping rock. Superficial water very brackish. 8.1.2001. 23.2.2001. Rare.

S 64. 42°33,494'S; 72°36,271'W, Caleta Gonzalo, ford Reñihue. Intertidal. Steeply sloping rock with small crevices; protected; superficial water brackish through terrestrial fresh water input. 19.2.1998.

S 65*. 42°33,494'S; 72°36,271'W, Caleta Gonzalo, fjord Reñihue. 0–27 m. Steeply sloping rock with small crevices, superficial water brackish through terrestrial fresh water input. 17.1.2000. Rare.

S 66. 42°33'S; 74°09'W, approx. 10 km N Cucao, Chiloé National Park. Intertidal. Exposed sandy beach, small rocky islands offshore with many tide pools and surge channels, covered with algae. 9.2.1998

- S 67. 42°51,361'S; 72°47,967'W, beach of Santa Barbara, approx. 12 km N Chaitén. Intertidal. Gently sloping sandy beach, large rocks offshore with small tide pools and surge channels, covered with algae. 20.2.1998. 15.1.2000.
- S 68. 42°51,361'S; 72°47,967'W, beach of Santa Barbara. 0–6 m. Gently sloping sandy beach, some boulders partly covered with *Macrocystis* sp. 15.1.2000.
- S 69. 42°55'S, 72°43'W, beach of Chaitén. Intertidal. Gently sloping silty beach with few large boulders. 21.2.1998.
- S 70. 43°07'34,6"S; 73°38'20,8"W +-5m, beach of Quellón, Chiloé Island. Intertidal. Gently sloping silty beach with few boulders up to 2 m diameter. 3.2.1998. 22.12.1999. 30.1.2001.
- S 71. 43°09'S; 73°35'W, NW of Cailín Island, Chiloé Island. 20–24 m. Flat sandy to muddy ground, some boulders up to 0.3 m diameter, strong surge. 7.2.1998.
- S 72. 43°09'02,1"S; 73°35'30,9"W +-9m, NW tip of Cailín Island, Chiloé Island. 5–13 m. Very gently sloping sandy beach, boulders of sandstone, sparse coverage with *Macrocystis* sp. 4.2.1998. 22.12.1999. 26.12.1999. 28.12.1999. 31.1.2001.
- S 73. 43°10'S; 73°35'W, W of Cailín Island, Chiloé Island. 6–13 m. Steeply sloping muddy ground. 7.2.1998.
- S 74. 43°09'02,1"S; 73°35'30,9"W +-9m, Punta Yencura, S of Quellón, Chiloé Island. 0–9 m. Sandy ground with some boulders up to 2 m diameter, densely covered with *Ulva* sp. and partly with *Macrocystis* sp. 22.12.1999.
- S 75. 43°09'S, 73°29'W, Punta Chaiguao, E of Quellón, Golfo Corcovado, Chiloé Island. Intertidal. Gently sloping beach with boulders. 6.2.1998.
- S 76. 43°10'58,6'S, 73°38'27,2'W, Piedra Lile, Isla Laitec. 0–30 m. Rocky ground between two islands. 3./4.2.2001.
- S 77. 43°35'59,0'S, 72°55, 25,2'W +- 6m, Bahía Bonito, Bahía TicToc. 0–17 m. Protected bay, rocky beach, ground with boulders 0.3 –2 m diameter, silt and sand from 14 m depth downward. 19.2.2001.
- S 78. 43°36'13,6'S, 72°59'02,9'W+-5m, between islands, Bahía TicToc. 0–14 m. Rocky wall sloping steeply, flat sand bottom at 14 m depth. 18.2.2001.
- S 79. 43°37'01,8'S, 72°52'50,5'W, Puerto Escondido/Cerro Montura, Bahía Tic Toc. 0–25 m. Vertical rock wall, superficial water brackish through terrestrial fresh water input, high sedimentation, silty ground from 25 m downward. 18.2.2001.
- S 80. 43°38'21,0'S, 72°59'40,5'W +-7m, tip of small island, Bahía TicToc. 0–31 m. Steeply sloping rock wall alternating with more or less flat regions, large boulders. 18.2.2001.

- S 81. 43°39'39,4''S, 72°59'52,9''W +5m, protected side of the island, Bahía TicToc. 0–30 m. Terraced rocky ground, boulders sparsely with *Macrocystis* sp. and *Lessonia trabeculata*. 19.2.2001.
- S 82. 43°41'46,9''S, 72°59'35,0''W, colony of sea lions in a cave, Bahía TicToc. 0–11 m. Rocks sloping steeply, flat ground at 10 m depth covered with sand and coarse. 17.2.2001.
- S 83*. 43°47'09,1''S, 72°55'34,2''W +6m, fjord Pittipalena. 0–31 m. Nearly vertical rock wall. 20.2.2001. Rare.
- S 84. 43°50'50,4''S, 73°03'36,5''W +9m, islands off-shore of Añihue. 0–26 m. Nearly vertical rock wall, sandy ground at 25 m depth. 20.2.2001.
- S 85*. 43°58'18,4''S, 73°07'00,6''W +6m, Bahía Santa Domingo, off-shore of Isla Refugio. 0–34 m. Nearly vertical rock wall with small terraces. 20.2.2001. Rare.
- S 86. 44°22'S, 72°35'W, narrow spot of Seno Ventisquero, 10 km S of Puhuhuapi. Intertidal. Gently sloping beach with boulders, very brackish water. 26.2.1998.
- S 87. 44°23'34,5''S; 72°34'54,9''W+6m, approx. 1 km S of narrow spot of Seno Ventisquero. Intertidal. Beach with boulders, adjacent to steep rocky wall. 23.3.1998.
- S 88. 44°23'34,5''S; 72°34'54,9''W+6m, approx. 1 km S of narrow spot of Seno Ventisquero. 0–31 m. Gently sloping ground with boulders up to 1 m diameter, some terraces, adjacent to steep rocky wall, sandy ground at 30 m depth; sunken boat. 27.2.1998. 10.1.2000. 13.2.2001.
- S 89. 44°31,608'S; 72°32,107'W, approx. 3 km S of narrow spot of Seno Ventisquero. Intertidal. Steeply sloping beach with boulders up to 0.5 m diameter, water very brackish through terrestrial fresh water input. 23.2.1998.
- S 90*. 44°31,608'S; 72°32,107'W, approx. 3 km S of narrow spot of Seno Ventisquero. 0–32 m. Steeply sloping ground with boulders up to 1 m diameter, water very brackish through terrestrial fresh water input, sparse coverage with *Macrocystis* sp., 2 layers at 3 m and 20 m, sandy ground from 30 m downward. 23.2.1998. 9./10.1.2000. Rare.
- S 91. 44°43'29,1''S; 72°41'24,2''W+6m, mole of Puerto Cisnes. Intertidal. Steep rocks, water very brackish through terrestrial fresh water input. 1.3.1998.
- S 92. 44°43'29,1''S; 72°41'24,2''W+6m, mole of Puerto Cisnes. 0–26 m. Steeply sloping rocky wall, sandy ground at 25 m depth, superficial water very fresh through terrestrial fresh water input. 1.3.1998. 4.1.2000.
- S 93. 44°44'S, 72°42'W, beach of Puerto Cisnes. Intertidal. Gently sloping silty beach, some boulders, very brackish. 2.3.1998.

S 94. 44°49', 72°52'W, Canal Puhuhuapi. 0–35 m. Vertical rocky wall with terraces.
5.1.2000.

S 95. 44°50', 72°52'W, Canal Puhuhuapi. 0–36 m. Gently sloping beach with sand and coarse; off shore of natural thermal springs. 5.1.2000.

S 96*. 45°26'47,9"S; 72°49'25,8"W+-7m, approx. 1 km NO of Puerto Chacabuco. 0-30m.
Steeply sloping rocky wall with terraces, high sedimentation because of salmon farming, silty ground from 26 m depth downward, superficial water very brackish through terrestrial fresh water input. 4.3.1998. 31.12.1999. 19.3.2001. One (?) specimen seen.

S 97. 45°27'S; 72°48'W, approx. 0.5 km E of Puerto Chacabuco. Intertidal. Gently sloping silty beach with few boulders, superficial water very brackish through terrestrial fresh water input. 4.3.1998.

App. 4 (Table): Size and distribution of cnidae of the type material of *Actinostola crassicornis*, *A. excelsa*, *A. pergamentacea*, *A. intermedia*, *A. chilensis* and *Stomphia selaginella* compared with *A. chilensis* collected in Chile (called *A. sp.* here),

s: sporadic, f: few, c: common and v: very common. “ml” and “mw” are the means, “dl” and “dw” are the standard deviations (all in μm), “t” are the number of turns on the proximal part of the tube, “p” is the proportion of animals examined with respective type of cnidae present. “#” is the number of capsules measured. Exceptional sizes in parentheses.

a) Tentacles

Tissue/Cnidae type, abundance	Capsule length (μm)	m _l	d _l	Capsule width (μm)	m _w	d _w	t	p	#
spirocysts:									
<i>A. crassicornis</i> ^v	18.9 – 52.2	35.6	9.13	1.8 – 5.4	3.7	0.77			40
<i>A. excelsa</i> ^v	27.0 – 54.0	38.8	6.46	2.7 – 5.4	3.9	0.78			41
<i>A. pergamentacea</i> ^f	18.0 – 46.8	33.2	7.29	2.7 – 5.4	3.9	0.84			45
<i>A. intermedia</i> ^v	(13.5) 22.3 – 67.5	42.8	12.8	1.8 – 5.4	3.9	0.86			39
<i>A. chilensis</i> ^c	18.9 – 52.2	37.2	9.19	2.7 – 5.4	3.8	0.82			42
<i>A. sp.</i> ^v (B)	23.4 – 62.1	42.5	9.44	2.7 – 5.4	4.1	0.86		6/6	43
<i>S. selaginella</i> ^v	24.3 – 51.3	40.0	6.90	2.7 – 4.5 (7.2)	3.9	0.84			41
basitrichs:									
<i>A. crassicornis</i> ^c	23.4 – 32.4	28.8	1.84	2.7 – 4.5	2.8	0.38			40
<i>A. excelsa</i> ^c	23.4 – 33.3	28.0	1.92	1.8 – 3.7	2.5	0.44			41
<i>A. pergamentacea</i> ^{c-v}	18.9 – 32.4	23.3	3.09	1.8 – 3.6	2.7	0.24			53
<i>A. intermedia</i> ^c	(10.8) 24.3 – 34.2	29.1	3.91	(1.35) 1.8 – 2.7	2.3	0.43			72
<i>A. chilensis</i> ^{f-c}	24.3 – 32.4	28.3	2.07	1.8 – 3.6	2.8	0.33			69
<i>A. sp.</i> ^c (C)	19.8 – 33.3 (36.9)	27.6	3.01	1.8 – 3.6	2.7	0.38	~7	6/6	66
<i>S. selaginella</i> ^v	25.2 – 31.5	28.4	1.35	1.8 – 2.7	2.3	0.37			40
microbas. amast. A:									
<i>A. crassicornis</i> ^f	18.0 – 24.3	21.8	1.42	3.6 – 5.4	4.2	0.56			25
<i>A. excelsa</i> ^c	20.7 – 27.0	23.6	1.72	3.2 – 4.5	3.8	0.42			40
<i>A. pergamentacea</i> ^f	18.9 – 24.3	21.9	1.28	3.6 – 5.4	4.5	0.39			29
<i>A. intermedia</i> ^f	16.2 – 24.3	21.0	2.22	3.6 – 5.4	4.2	0.55			14
<i>A. chilensis</i> ^s	20.7 – 21.6			4.5					3
<i>A. sp.</i> ^s (D)	19.8 – 22.5	21.0	0.86	3.6 – 4.5	4.4	0.34	?	5/6	7
<i>S. selaginella</i>	-			-					0
large b-mastigophores:									
<i>A. crassicornis</i> ^f	40.5 – 56.7	47.0	3.46	4.5 – 6.8	5.9	0.55			25
<i>A. excelsa</i> ^{f-c}	36.0 – 52.2	45.3	3.25	5.4 – 8.1	6.5	0.60			41
<i>A. pergamentacea</i> [*]	-			-					0
<i>A. intermedia</i> ^s	49.5 – 51.3			6.3 – 7.2					3
<i>A. chilensis</i> ^s	46.8 – 49.5			6.3 – 7.2				4/6	3

A.sp. ^s (A)	43.0 – 47.0			4.0 – 7.0					6
S.selaginella ^s	49.5 – 54.9			4.5 – 5.9					5

*: A. pergamentacea: tentacles very badly preserved and decomposed

b) Column:

Tissue/Cnidae type, abundance	Capsule length (µm)	m _l	d _l	Capsule width (µm)	m _w	d _w	t	p	#
basitrichs:									
A.crassicornis ^v	18.9 – 23.4 (33.3)	21.4	2.86	1.8 – 2.7	2.5	0.40			23
A.excelsa ^f	18.0 – 22.5 (28.8)	20.0	1.66	1.8 – 2.7	2.5	0.28			43
A.pergamentacea ^f	17.1 – 21.6	19.6	1.17	2.3 – 2.7	2.6	0.21			45
A.intermedia ^c	19.8 – 27.9	23.3	1.81	1.8 – 2.7	2.4	0.39			40
A.chilensis ^f	18.0 – 22.5 (27.9)	20.4	1.90	2.7 – 3.6	2.7	0.15			35
A.sp. ^{c-v} (E)	14.4 – 21.6	18.3	1.54	2.3 – 3.6	2.9	0.42	5-6	6/6	45
S.selaginella ^f	18.0 – 22.5 (29.7)	20.9	2.26	1.8 – 3.6	2.6	0.29			44

c) Pharynx

Tissue/Cnidae type, abundance	Capsule length (µm)	m _l	d _l	Capsule width (µm)	m _w	d _w	t	p	#
basitrichs:									
A.crassicornis ^f	(19.8) 22.5 – 30.6	26.1	2.68	1.8 – 3.6	2.7	0.32			43
A.excelsa ^v	18.9 – 27.9	23.8	2.29	1.8 – 2.7	2.6	0.26			52
A.pergamentacea ^c	(18.0) 22.5 – 28.8	24.5	2.28	1.8 – 2.7	2.5	0.29			46
A.intermedia ^c	(18.9) 24.3 – 31.5	28.7	2.36	1.8 – 2.7	2.5	0.37			43
A.chilensis ^f	18.0 – 27.0 (28.8)	25.3	2.60	2.3 – 3.6	2.9	0.38			48
A.sp. ^c (F)	(16.2) 22.5 – 28.8	26.9	2.49	2.3 – 3.6	2.8	0.26	5-7	6/6	42
S.selaginella ^f	17.1 – 24.3	20.3	1.91	1.8 – 2.7	2.3	0.34			41
second basitrich ^c	28.8 – 36.0	31.7	1.86	1.8 – 2.7	2.6	0.21			42
microbas. amast. A:									
A.crassicornis ^s	18.9 – 23.4	21.7	1.83	4.5 – 5.4	4.8	0.33			8
A.celsa ^c	19.8 – 25.2 (27.0)	22.4	1.59	3.6 – 5.4	4.6	0.54			40
A.pergamentacea ^f	20.7 – 24.3	22.4	0.95	3.6 – 5.4	4.2	0.51			25
A.intermedia ^c	19.8 – 25.2	22.7	1.57	4.5 – 5.4	5.0	0.46			33
A.chilensis ^f	18.0 – 24.3	21.2	1.98	4.5 – 6.3	5.5	0.59			22
A.sp. ^c (G)	17.1 – 24.3	21.7	1.46	4.1 – 5.4	4.8	0.39	~7	6/6	38
S.selaginella ^s	22.5 – 25.2	24.5	0.93	3.6 – 4.5	4.2	0.40			8

s: sporadic, f: few, c: common and v: very common. “m_l” and “m_w” are the means, “d_l” and “d_w” are the standard deviations (all in µm), “t” are the number of turns on the proximal part of the tube, “p” is the proportion of animals examined with respective type of cnidae present. “#” is the number of capsules measured. Exceptional sizes in parentheses.

d) Mesenterial filaments

Tissue/Cnidae type, abundance	Capsule length (µm)	m _l	d _l	Capsule width (µm)	m _w	d _w	t	p	#
basitrichs:									
<i>A. crassicornis</i> ^c	18.9 – 33.3	24.7	3.93	2.3 – 3.2	2.6	0.25			61
<i>A. excelsa</i> ^s	18.0 – 33.3	26.3	4.04	1.8 – 3.2	2.4	0.43			59
<i>A. pergamentacea</i> ^c	18.9 – 34.2	26.1	3.74	1.8 – 2.7	2.3	0.37			68
<i>A. intermedia</i> ^f	18.9 – 36.0	23.2	4.26	1.8 – 3.6	2.6	0.59			51
<i>A. chilensis</i> ^f	17.1 – 26.1	21.3	2.70	1.8 – 3.6	2.7	0.48			16
<i>A. sp.</i> ^f (J)	18.0 – 27.0 (35.0)	22.8	2.25	2.3 – 3.6	3.0	0.38	4-6	6/6	41
<i>S. selaginella</i> ^f	16.2 – 21.6	18.3	1.42	1.4 – 2.7	1.8	0.31			39
microbas. amast. A:									
<i>A. crassicornis</i> ^f	19.8 – 24.3	22.6	1.33	3.6 – 6.3	5.0	0.60			38
<i>A. excelsa</i> ^c	20.7 – 28.8	25.2	1.61	3.6 – 5.4	4.4	0.44			40
<i>A. pergamentacea</i> ^v	20.7 – 26.1	23.6	1.22	3.6 – 5.4	4.5	0.36			41
<i>A. intermedia</i> ^c	18.9 – 25.2	23.0	1.38	4.5 – 6.3	5.1	0.59			40
<i>A. chilensis</i> ^v	18.0 – 24.3	20.9	1.71	4.5 – 6.3	5.0	0.49			43
<i>A. sp.</i> ^c (K)	18.9 – 22.5	20.7	1.09	4.1 – 5.4	4.7	0.33	~7	6/6	41
<i>S. selaginella</i> ^c	18.9 – 24.3	21.8	1.31	3.2 – 5.4	4.0	0.54			41
p-mastigophores									
<i>S. selaginella</i> – type1 ^c	(36.9) 48.6 – 61.2	52.5	3.65	3.6 – 5.0	4.2	0.44			41
- type2 ^c	78.3 – 88.2	82.4	3.16	5.9 – 8.1	6.5	0.46			33

e) Pedal disc

Tissue/Cnidae type, abundance	Capsule length (µm)	m _l	d _l	Capsule width (µm)	m _w	d _w	t	p	#
basitrichs:									
<i>A. crassicornis</i> ^f	18.0 – 23.4 (27.0)	20.8	1.57	1.8 – 2.7	2.5	0.30			43
<i>A. intermedia</i> ^c	17.1 – 24.3 (30.6)	23.1	2.46	1.8 – 3.2	2.2	0.42			51
<i>A. chilensis</i> ^c	17.1 – 20.7	18.9	0.90	1.8 – 2.7	2.4	0.33			41
<i>A. sp.</i> ^c (H)	17.1 – 20.7	19.4	1.08	1.8 – 2.7	2.5	0.31	5-7	3/3	42
spirocysts:									
<i>A. crassicornis</i>	-	-	-	-	-	-			0
<i>A. intermedia</i> ^s	26.1 – 54.0	38.0	8.43	2.7 – 4.5	3.8	0.75			12
<i>A. chilensis</i> ^f	25.2 – 45.0	35.2	5.69	2.7 – 5.4	4.1	0.99			20
<i>A. sp.</i> ^f (I)	29.7 – 54.0	45.2	8.75	2.7 – 6.3	4.8	1.14			11

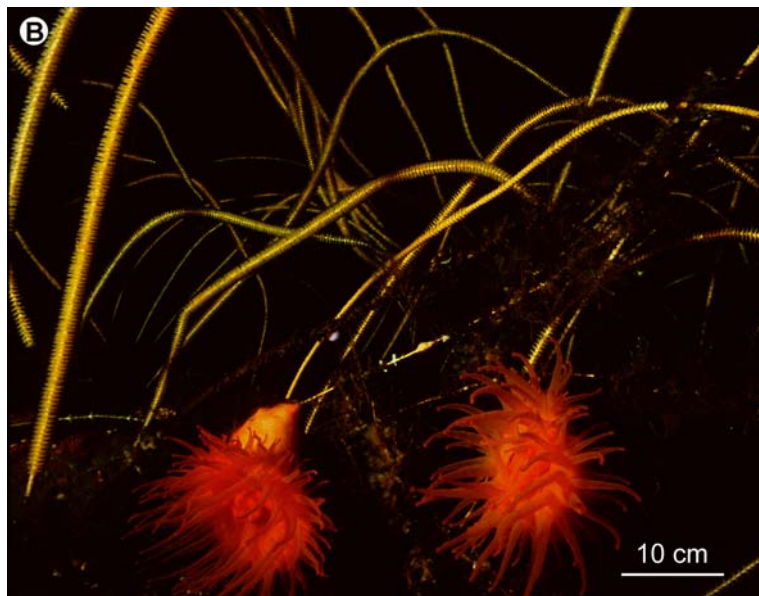
s: sporadic, f: few, c: common and v: very common. “m_l” and “m_w” are the means, “d_l” and “d_w” are the standard deviations (all in µm), “t” are the number of turns on the proximal part of the tube, “p” is the proportion of animals examined with respective type of cnidae present. “#” is the number of capsules measured. Exceptional sizes in parentheses.



Legend:

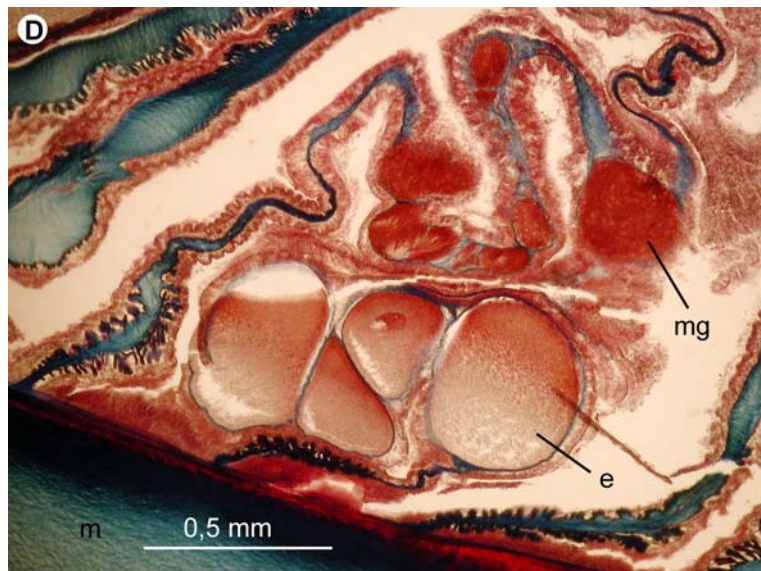
- = *A. (Urticina) callosa* (*A.ca.*)
- = *A. carlgreni* (*A.cg.*)
- = *A. (Catadiomene) atrostoma* (*A.at.*)
- = *A. (Bunodes) abyssorum* (*A.ab.*)
- = *A. groenlandica* (*A.gr.*)
- = *A. (Dysactis) crassicornis* (*A.cr.*)
- = *A. excelsa* (*A.ex.*)
- = *A. pergamentacea* (*A.pe.*)
- = *A. chilensis* (*A.ch.*)
- = *A. intermedia* (*A.in.*)
- = *A. georgiana* (*A.ge.*)
- = *A. clubbi* (*A.cl.*)
- = *A. n. sp. Parry, 1951* (*A.n.sp.*)
- = *A. kerguelensis* (*A.ke.*)
- = *A. (Paractinostola) bulbosa* (*A.bu.*)
- = *A. (Paractinostola) capensis* (*A.ca.*)
- = *A. (Cymbactis) faeculenta* (*A.fa.*)
- = ?*A. carlgreni* (*sensu* Fautin, 1993) (*A.cg.*)
- = ?*A. sp.* (*sensu* Doumenc, 1988) (*A.sp.*)
- = ?*A. chilensis* (*A. intermedia sensu* Doumenc, 1984) (?*A.ch.*)
- = ?*A. callosa* (*sensu* McMurrich, 1893) (?*A.ca.*)
- \triangle = type locality
- \square = further localities

App. 5: Type localities and further citations of all species of the genus *Actinostola* worldwide.



App. 6: Actinostola chilensis.

- A) Assemblage of several specimens at an exposed site in Comao fjord.
- B) fixed with its pedal disc to a gorgonian Prinnoella sp.



App. 6 (cont.): Actinostola chilensis.

- C) surrounded by the giant brachiopod Magellania venosa.
- D) Type material of Actinostola chilensis McMurrich, 1904:
cross section through mesenteries at stomadaeum level;
eggs (e), male gonads (mg), mesogloea (m).

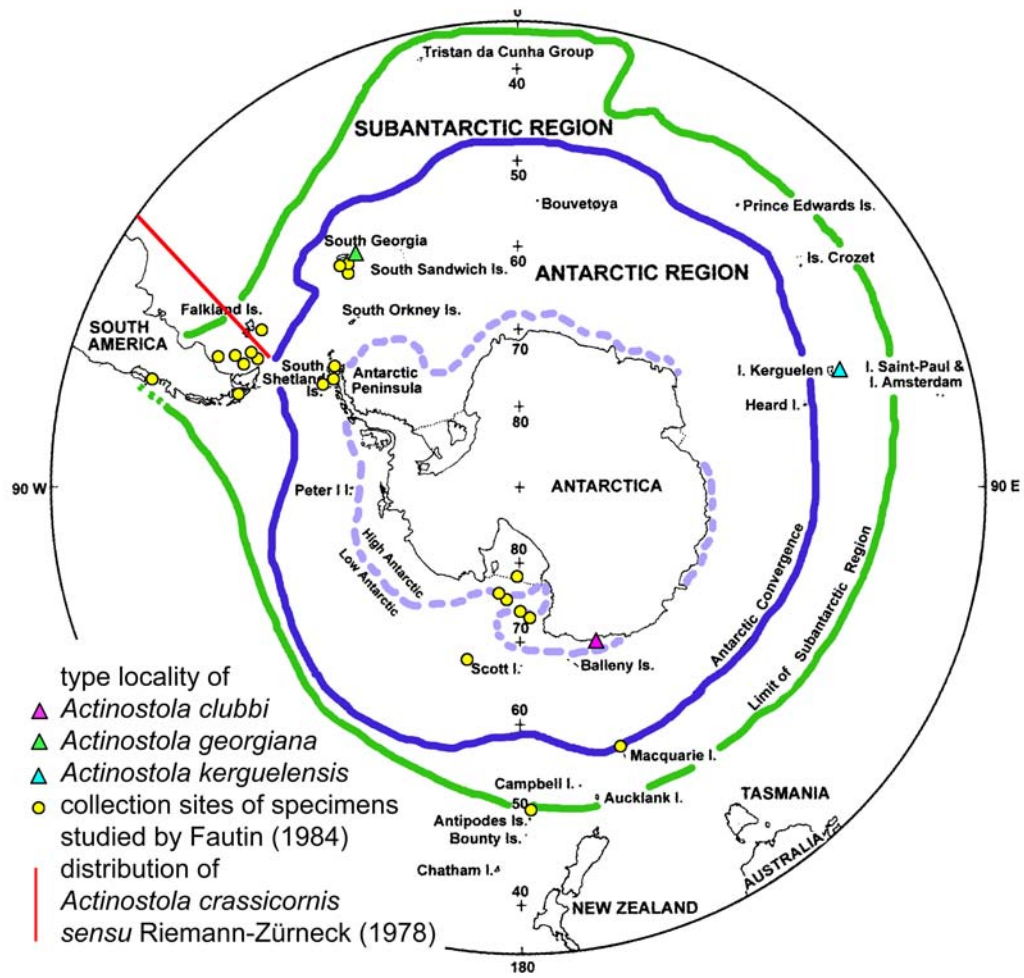


App. 7: Photographs of other actinostolids.

A) Stomphia sp.

B) Actinostola sp.;

both from Monterey Canyon; photographed during the exposition in Monterey Bay Aquarium in July 2003.



App. 8: Type localities of Antarctic *Actinostola* species and distribution of *Actinostola crassicornis* sensu Riemann-Zürneck (1978) respectively Fautin (1984).

Häussermann, V. (*in review*)

Identifications and taxonomy of soft-bodied hexacorals: problems, their consequences and solutions exemplified by Chilean species; with a protocol for sampling, preservation and examination of sea anemones

Journal of the Marine Biological Association of the UK

Running head: Identification and taxonomy of sea anemones

Title: Identifications and taxonomy of soft-bodied hexacorals: problems, their consequences and solutions exemplified by Chilean species; with a protocol for sampling, preservation and examination of sea anemones

Verena Häussermann

Universidad Austral de Chile, Departamento de Biología Marina, Avda. Inés de Haverbeck, casas 9, 11 y 13, Campus Isla Teja; Casilla 567, Valdivia, Chile; Fundación Huinay, Chile and Ludwig-Maximilians-Universität München, Department Biologie II, Karlstr. 23-25, D-80333 München, Germany; e-mail: vreni_haeussermann@yahoo.de, website: <http://www.people.freenet.de/haeussermann/>

Keywords: Actiniaria, Corallimorpharia, soft-bodied hexacorals, identification, taxonomy, sampling protocol, Chile

ABSTRACT

The identification of most soft-bodied hexacorals requires arduous morphological and histological examinations of the preserved specimens and experience for correct interpretation of the observed features. Poorly preserved or damaged material resulting from improper sampling complicates the situation. In many cases the characteristics of the preserved specimens alone do not lead to satisfying results. Living specimens, however, exhibit numerous characteristics which would often allow identification, even in the field. Unfortunately most of these characteristics get lost during preservation and are generally not part of the original species descriptions. Modern techniques and advances in sampling methods allow acquiring and preserving a lot of information on the living animals and their habitats. In this paper, exemplified by some Chilean sea anemone species, it is demonstrated how the work with specimens *in situ* and *in vivo* can help with identification and can reveal important morphological-taxonomical, biological and ecological information. Whenever achievable, this information should be part of species descriptions and help to create detailed, reliable, tabular identification keys for the laboratory and for fieldwork. Based on the examples, the urgent need for modern, comparable re-descriptions is illustrated. Information on proper sampling, preservation, and examination of sea anemones is compiled in a protocol and references to relevant literature are given. In most parts the protocol also applies to other soft-bodied hexacorals.

INTRODUCTION

In the intertidal and shallow subtidal of the cold and temperate waters along the Chilean coast, anthozoans constitute a conspicuous and ecologically unique group (Sebens, K.P. & Paine, R.T., 1979). Soft-bodied hexacorals form an important part of the anthozoans; and especially sea anemones are very abundant (Guiler, E.R., 1959; Carter, D.V., 1965). Presumably they are an important factor in local cycles of nutritional matter and in the interaction webs of marine communities. Consequently, they have to be considered in any ecological survey dealing with these benthic communities. However, in the south-east Pacific, soft-bodied hexacorals are one of the most neglected groups in relation to their abundance both in ecological publications and in biodiversity assessments (Moyano, H., 1995). Ecological studies and *in situ* data, which are necessary for a broader understanding of these animals and of the whole ecosystem, are very scarce.

Reasons for the under-representation of soft-bodied hexacorals in scientific publications may be the enormous taxonomic difficulties. Soft bodied hexacorals lack invariable, solid structures such as a skeleton, spines or spicules. Living specimens with their wealth of characteristics (Riemann-Zürneck, K., 1997) lose important information during the preservation process. Stephenson (1928) was even doubtful whether accurate specific identification from preserved material was always possible. Once an animal is preserved, it is almost impossible to reconstruct its living appearance. The preservable features of these simply organized animals are difficult and time-consuming to access. Arduous histological and morphological work is necessary to obtain information for identification. Many characteristics, such as the number of tentacles and mesenteries, the shape of muscles or the size of cnidae are often highly variable and require experience for correct interpretation. Thus a reliable identification in many cases is only possible for experts (Stephenson, T.A., 1928). Poorly preserved or damaged material makes the identification process even more difficult.

The discussion on the importance of molecular work for the taxonomy of soft-bodied hexacorals intensified during the last years. Molecular techniques have already been used for some taxonomically relatively well-studied groups of sea anemones (Sole-Cava, A.M. et al., 1994; McFadden, C.S. et al., 1997; Daly, M., 2002) and can certainly make important contributions to taxonomy in the future. But problems with species identification and systematics still complicate the application of molecular techniques, and the techniques themselves may be problematic for hexacorals (Pinto, S.M. et al., 2000; Shearer, T.L. et al., 2002).

In this manuscript, I present a detailed up-to-date protocol describing how to record relevant *in vivo* data and how to carry out optimal sampling and preservation of sea anemones. In addition, instructions for the examination of preserved material are given. Most of the suggested novel techniques are easy to apply and require much less time and experience than traditional histological work. The application of this protocol might help to uniform data recording, improve future species descriptions and re-descriptions and gather additional information on morphology, biology and ecology. With this information, regional, detailed, table-based identification keys can be produced not only for preserved specimens but also for animals in the field. These keys should assist benthic ecologists so that these animals receive the attention merited by their ecological importance.

PROTOCOL FOR SAMPLING AND EXAMINATION OF SEA ANEMONES

The following procedures should be laid down as a common standard for the collection of shallow-water sea anemones (Actiniaria, Corallimorpharia). Many of the methods also apply to other soft-bodied hexacorals (Ceriantharia, Zoanthidae). Also in ecological studies, a few identified specimens of every included species should be deposited at an indicated museum to make the identification verifiable for further studies. For a sound identification of species from a

region where hexacorals are poorly known, it is necessary to deliver the collected specimens with pictures of the same individuals to an expert. Pictures alone are not enough!

1) *In situ pictures*

At any rate, one should take several pictures of the animals in the habitat (Fig. 1A). Well focused, sharp and correctly exposed photos are crucial. The column as well as the oral disc should be clearly visible on different pictures of the expanded animal; another picture should show the disturbed/retracted animal.

2) *Collecting* (see also Stephenson, 1928 and Manuel, 1981)

Specimens should be collected ideally with their substratum using hammer and chisel if this does not violate sampling agreements or destroy sensitive habitats. This prevents damage of the pedal disc (damaged specimens might be of little value) and reduces the recovering time for animals transferred into an aquarium for further examinations. It also reduces atypical behaviour in response to strong disturbance. Intertidal species can be collected at low tide, subtidal shallow-water species should preferably be collected by SCUBA diving. In some cases it is useful to inject anaesthetic *in situ* so that the animal is relaxed during collection/manipulation. If specimens have to be separated from the substratum, the base should be carefully and gradually separated from its hold, using a finger nail, a blunt knife or a mussel shell. Buried species are often attached to stones or shells in the substrate; small unattached specimens are best collected using a shovel or trowel and a sieve. These animals have to be collected carefully as they rapidly move downward when disturbed. While collecting the specimens, biotic and abiotic factors as well as any interesting reactions or observations should be noted, such as: reactions to sun or artificial light, vibration, disturbance (e.g. ability and means of contraction); strength of adhesion of the pedal disc to the substratum, adhesiveness of columnar structures, stickiness of tentacles, autotomy of tentacles etc.

3) *Observations in the aquarium*

The collected specimens should be transferred into an aquarium with well ventilated and/or regularly changed water. For photography, the ideal aquarium is long, narrow and low, thus allowing easy manipulation and pictures to be taken from different perspectives (Fig. 1B) with a minimum of water between the animals and the camera lens. Well-focused photos of characteristic details should be taken, including marginal and columnar structures (Fig. 1C). One or better two strobe lights facilitate even illumination, keep exposure times short and enable small apertures of the diaphragm. Pay attention to colour patterns and their variations on all body parts. Tentacles can often be counted more easily on living than on preserved specimens. Keeping specimens in an aquarium also allows for behavioural observations, such as time of re-attachment to substratum, mobility, sensitiveness to lack of current or oxygen, inflation of catch tentacles or acrorhagi or activity rhythms. Aquaria are also an important tool for detailed studies of intra- and interspecific behaviour and environmental control e.g. of reproduction and growth.

4) *Cnidae data*

Cnidae types and sizes should be examined and at least 40 capsules of each type should be measured per tissue including basic statistics such as mean and standard deviation (Williams, R.B., 1996; 1998; 2000). Values should not be pooled and pedal disc diameters of the specimens have to be noted, but a complete size range of cnidae of several different-sized individuals is desirable. In each specimen, cnidae should be taken from the same region of the examined tissue. For each cnidae type, the percentage of animals should be indicated where it was observed. For a comparison of nematocyst terminology see England (1991). If fired cnidae cannot be examined, drawn or photographed in the field, permanent slides should be prepared following Yanagi's method (Yanagi, K., 1999): a small amount of ectodermal tissue is scratched from the specimen with the tip of a forceps or a knife and put into a drop of 4% acetic acid or HCl solution on a microscopic slide. After one to two minutes the liquid is drawn off carefully with a tissue. A solution of 1:1 sea water:glycerin with a few drops each of phenol and formalin for a final amount of 100 ml is added. The tissue is carefully squashed with a cover slide and sealed several

times with nail polish. If the coating is repeated regularly (once after a month and then yearly), the permanent slides stay in good condition at least for seven years (Yanagi, in litt., 2003).

Cnidae can then be examined with a light microscope (1000x oil immersion, phase contrast or better interference contrast) or a scanning electron microscope (very effective for fine structures), drawn and/or photographed, and measured.

5) *Relaxation*

Before fixation in formalin, the specimens should be relaxed to prevent contraction and secretion of mucus during fixation. Relaxation protocols are numerous (Stephenson, T.A., 1928; Pantin, C.F.A., 1946; Manuel, R.L., 1981 (revised edition 1988); England, K.W., 1987; Moore, S.J., 1989; Sebens, K., 1998), but difficulties, too (Moore, 1989). In a dark place, specimens are put into a jar containing a small amount of fresh, cool, well ventilated water, ideally with current. Menthol crystals are scattered on the water surface. Depending on the species, specimens need less than one or up to several hours or even over night exposure until they are completely relaxed and cease to respond to tactile stimuli. This relaxation is reversible by replacing the menthol-enriched water with fresh one. Other methods of relaxation include the addition of a 3.5-7.5 % $MgCl_2$ or $MgSO_4$ solution; but e.g. acontiarian sea anemones tend to macerate after being exposed for more than 30-60 min - as does the tissue after prolonged exposure to menthol.

6) *Fixation and preservation* (see also Stephenson, 1928)

The relaxed animals should be carefully transferred into a solution of 7 to 15% seawater:formalin (concentration depending on the size of the specimens). Larger specimens can be prevented from further contraction by injecting formalin into the gastrocoel. This also avoids decomposition of internal structures due to low concentrations of formalin. The tissue of animals directly fixed in alcohol tends either to dissolve or to harden. The material should already be labelled in the field and the samples carefully and separately packed for transport. Transfer to 70% ethanol (for health reasons) should not be carried out before the material has been stored 2

to 6 months in formalin, but specimens can be transferred to 5% formalin after a few days of fixation.

7) *Tissue for molecular work*

Tissue is ideally used fresh or frozen. If this is not possible, tissue should be preserved either in a solution of dimethylsulfoxid and sodium chloride (DMSO-NaCl) (Dawson, M.N. et al., 1998) or in 95% to 100% ethanol. To reduce contamination with symbiont-DNA in zooxanthellate species, tissue from the pedal disc should be used for this purpose. For isoenzyme analysis, frozen tissue is required.

8) *Morphological examinations*

Several preserved specimens of each species should be carefully examined for morphology of column and marginal structures, numbers of perfect mesenteries, presence and number of siphonoglyphs, presence of stomata, number and length of tentacles and number of mesenteries at the base, etc. (Carlgren, O., 1912; Stephenson, T.A., 1928; Carlgren, O., 1949b; Ryland, J.S., 1993).

9) *Histological examinations*

Histological studies including longitudinal and transverse serial sections are necessary to observe details on muscle and tissue anatomy and distribution of reproductive tissue. Large hard particles can be removed carefully with a forceps before embedding. Decalcification is necessary to remove solid calcium carbonate particles. Specimens are e.g. left in a solution of 25% formic acid and 5% formalin (250ml formic acid+50ml formalin+700ml H₂O dest.) for 24 to 48 h. Complete animals (parts tend to bend) with silicate particles can be put into 40% HF for 6 to 24 h (use plastic containers) (López-González, P.J., 1993). Exposure time should be shortened to a minimum and specimens washed thoroughly and left in water for up to a day. Standard paraffin wax embedding techniques and microtome sectioning work well (Pantin, C.F.A., 1946; Humason, G.L., 1967). Cleaned slides covered with a thin layer of egg-white are covered with distilled water or 1:1 ether:70% ethanol on a heating sheet (50°C); the section is left on the plate

until the liquid is evaporated. Finally the slides are stained during a multiple-step process; a good general stain is Azocarmine triple staining, or, easier but less differentiating, Eosin/Haematoxylin (Pantin, C.F.A., 1946; Humason, G.L., 1967).

10) *Identification*

For basic information on morphology and available identification keys for Actiniaria and Corallimorpharia see Stephenson (1922; 1928) (the latter with detailed information on practical methods, morphology and histology), Carlgren (1949b) including a key for genera, den Hartog (1980) and den Hartog et al. (1993). For Zoanthidae see Ryland (1993) including a key for genera; and for Ceriantharia see Carlgren (1912) and Tiffon (1987). For an identification key and practical methods for British Anthozoa, see Manuel (1981 (revised edition 1988); 1995), for soft-bodied hexacorals of the eastern United States, see Sebens (1998). For pictures and *in vivo* descriptions of Mediterranean soft-hexacorals see Häussermann (2003a). However, one should consider before collecting how many specimens are really required and justifiable or if identification can be carried out on the spot.

DISCUSSION AND CONCLUSIONS

Examples of the benefits of in situ and in vivo examinations

1. All 22 Chilean shallow water sea anemone species I have identified so far can be distinguished at first glance in the habitat or with very few and easy morphological examinations of the living animal.

A) *Colour and appearance*: Most of these anemones can already be distinguished by their characteristic shape, size and colour. The two very common intertidal species, *Phymactis papillosa* (Lesson, 1830) and *Phymanthea pluvia* (Drayton in Dana, 1846) exhibit a similar external morphology, but *in vivo* they are easily distinguishable: *P. papillosa* presents a red, green, blue and brown colour variety and *P. pluvia* always differs distinctly by its almost invariable bright orange colour and the whitish tips of its vesicles (Häussermann, V., *in review*).

In preserved state both species are very similar for the un-experienced observer: the main differences being the histology of the vesicles and one additional type of cnidae in the acrorhagi of *P. papillosa*. These species are a good example how *in vivo* features can facilitate field identification to non-experts if both species are well studied and variability is known.

B) *Behaviour and reactions*: Living specimens of *Boloceropsis platei* McMurrich, 1904 and *Bolocera* aff. *occidua* McMurrich, 1893 are similar in appearance, size and colour. Both species are unable to retract their tentacles, and pedal discs of both species can be detached easily from the substrata without injury. Nevertheless specimens can clearly be distinguished *in situ* because one of them, *B. aff. occidua*, possesses a tentacular sphincter and autotomizes tentacles when collected.

2. Besides facilitating identification, *in vivo* features also reveal important additional information on biology and morphology:

A) Two Chilean species, *Oulactis concinnata* (Drayton in Dana, 1846) and *Oulactis coliumensis* (Riemann-Zürneck, K. & Gallardo, V.A., 1990) exhibit a characteristic marginal ruff of frond-like structures (Riemann-Zürneck, K. & Gallardo, V.A., 1990; Häussermann, V., 2003b). There has been a lot of confusion and speculation about morphology and function of these peculiar structures in the literature (Carlgren, O., 1925; Carlgren, O., 1949a; Carlgren, O., 1951).

Observations on members of these species *in vivo* revealed that the ruff consists of very delicate tissue and is not adhesive as thought earlier (Fig. 1C). Nevertheless, it may have been derived from adhesive verrucae (Häussermann, V., 2003b). The clear transition series between adhesive verrucae and the frond-like structures is difficult to observe when examining only preserved material. These new data led to a preliminary revision of the sea anemones with a marginal ruff (Häussermann, V., 2003b).

B) In the genus *Actinostola* Verrill, 1883 important morphological characters, such as cnidae and sphincter size and the presence of stomata and basal tentacular thickenings could be shown to

vary within one and the same species in a way they normally vary between species of different genera (Riemann-Zürneck, K., 1971; 1978). Therefore, in the genus *Actinostola*, species distinctions cannot exclusively be based on these traditionally used characteristics of preserved specimens; there is an urgent need for additional characteristics for this genus (Häussermann, V., *submitted*). The Chilean *Actinostola* species has been synonymized with the Argentinean and the Antarctic species based on cnidae and anatomical data of preserved specimens (Fautin, D.G., 1984). However, the Chilean species differs significantly from several distinct Antarctic (Estefanía Rodríguez, *in litt.*, 2003) as well as from the Argentinean species (Ana Roux, *in litt.*, 2003) in appearance, size, texture and colour (Fig. 1A). In addition, the Chilean species never brood young in the gastrocoel (personal observation) as described for Argentinean and Antarctic species.

3. Biological conclusions through *in situ* observations:

The Chilean species *Cereus herpetodes* (McMurrich, 1904) forms extended but dense colonies (Häussermann, V. & Försterra, G., 2003). Large colonies exhibit up to 200 or more mouth openings (Fig. 1B). Although the species was described 100 years ago, its colonial nature was unreported. This may be because the flat colonies are strongly attached to the solid rock, and without SCUBA-diving it is almost impossible to collect a larger colony without damaging it. Therefore small specimens with a few additional mouth openings have been interpreted as being in state of fission (McMurrich, J.P., 1904; Carlgren, O., 1959).

Taxonomy and identification

It is important to see the difference between the systematics of a group of animals, which is the work of experts, and the identification process, which should be possible for all scientists. As far as descriptions are concerned, data received from the observation of living animals have to be seen as important additional features, but never can or should replace morphological and

histological examinations. Many features that can be observed on living specimens, e.g. autotomy of tentacles have a morphological base (in this case a tentacular sphincter) and therefore can also be documented on preserved material; but this is very time-consuming, requires a lot of experience and is often not absolutely necessary for identification. Knowing the fauna of a certain region well, an expert can create a scientifically sound and detailed identification key including characteristic *in vivo* and *in situ* features that are lost during preservation, such as characteristic shape, size, colour, behaviour, habitat, associated species, etc. During identification of sea anemones, one single feature generally is not enough for a decision; more often a combination of characteristics is used collectively. Because of differences between groups, it remains to the expert to evaluate the variability and thus decide about the usefulness of every feature for each genus. A key should offer the possibility to identify both living and preserved specimens, and therefore should combine characteristics of the living animal with morphological descriptions and cnidae data. Due to the importance of combinations of characteristics, a key should not be dichotomous but table-based. For a positive example see e.g. Sebens (1998).

Cnidae data

Cnidae size ranges without statistics are of minor usefulness. However, cnidae analyses which include statistics are still rare. Few examinations address the problems involved in the use of cnidae sizes as taxonomic features (Williams, R.B., 1996; Acuña, F.H. et al., 2003). Both authors conclude that, even when including statistical methods, differences in cnidae sizes should not be used alone as a diagnostic character to distinguish sea anemone species. Acuña (2003) stated that for acontiarian sea anemones other characteristics have to be used to define species precisely, including morphological analysis of the cnidae. Fired cnidae exhibit many structures that might be characteristic for the species; e.g. the relative length of the shaft and the

number of windings on the shaft and thus should be pictured in species descriptions and re-descriptions (Fig. 2).

Application of the protocol

Sampling by Scuba-diving delivers samples in optimal condition and is possible on substrates and at sites where land-based or vessel-based sampling methods cannot be applied; e.g. in the Chilean fjords. It should no longer be regarded as a mere hobby for marine biologists, but as a very useful technique to study subtidal shallow water species.

The total effect of the appearance of a specimen depends on the simultaneous presence of a number of small details and cannot always be exactly expressed in words (Stephenson, T.A., 1928). Photos of the living organisms record and distribute a lot of easily comprehensible information and help to illustrate difficult verbal descriptions with a minimum of subjective interpretation. Therefore photos of the specimen and its characteristic details are desirable. Nowadays, most journals even offer free online appendices for colour pictures. Although features based on behaviour, associated species etc. are more difficult to standardize, they should not be omitted. To avoid different interpretation of reactions, only comparable data should be used: disturbance might be defined by detaching the pedal disc, response to darkness means behaviour in the night, response to water movement can be judged by behaviour in an aquarium without water movement. However, these features are only thought as additional hints, but not used in a decisive way unless they are very distinct and constant. Of course, it is not always possible to apply all suggested steps, e.g. when deep-sea species are sampled and no ROV is available. Nevertheless, one should strive for carefully including as many steps of the protocol as possible. For shallow water species the necessary equipment is minimal; careful work is crucial and worth the effort.

Tasks for taxonomists

It is not only an ethical obviousness that life-scientists should aim at being able to identify their task organisms not only in preserved state but also alive. There is also a very concrete demand from field biologists for help in identification. Therefore one of the tasks of taxonomists working with soft-bodied hexacorals is to re-describe all poorly described species and to make the correlation between the description of the preserved material and the living animals in the field. If the taxonomists fail to satisfy the urgent need for modern re-descriptions, the bad actual situation that can be observed in many geographical regions will not improve. Identification keys for preserved and living material will motivate other scientists to include soft-bodied hexacorals into their studies.

Another aim is to overcome the remaining problems related with molecular work with this group. The solution has to lie in a closer cooperation between taxonomists and molecular biologists. Studies that incorporate both morphological and molecular data will provide much better descriptions and interpretations of the biological diversity and relationship among the groups.

ACKNOWLEDGEMENTS

I am particularly grateful to Günter Försterra for his company and great help with diving, sampling, *in situ* and *in vivo* observations during the field trips as well as for helpful discussions on the subject and comments to previous versions of the manuscript. It is a pleasure to thank Marymegan Daly and Oscar Ocaña for their valuable comments on previous versions of the manuscript and Estefanía Rodríguez, Kensuke Yanagi, Adorian Ardelean, Tina Molodtsova and Luciana Gusmão for the very interesting discussions on the subject. Many thanks to the reviewers for the very constructive comments. This publication is drawn from the doctoral thesis of the author.

REFERENCES

- Acuña, F.H., Excoffon, A.C., Zamponi, M.O. & Ricci, L., 2003. Importance of nematocysts in taxonomy of acontiarian sea anemones (Cnidaria, Actiniaria): a statistical comparative study. *Zoologischer Anzeiger*, **242**, 75-81.
- Carlgren, O., 1912. Ceriantharia. *Danish Ingolf-Expedition*, **5**, 1-76.
- Carlgren, O., 1925. On *Bolocerooides*, *Bunodeopsis* and their supposed allied genera. *Arkiv für Zoologi*, **17 A**, 1-20.
- Carlgren, O., 1949a. Corallimorpharia, Actiniaria and Zoantharia from New South Wales and South Queensland. *Arkiv För Zoologi*, **1**, 131-146.
- Carlgren, O., 1949b. A survey of the Ptychodactiaria, Corallimorpharia and Actiniaria. *Kungliga Svenska Vetenskaps Akademiens Handlingar, Fjärde Serien*, **1**, 1-121.
- Carlgren, O., 1951. The actinian fauna of the Gulf of California. *Proceedings of the United States National Museum*, **101**, 415-449.
- Carlgren, O., 1959. Reports of the Lund University Chile Expedition 1948-49 38.
Corallimorpharia and Actiniaria with description of a new genus and species from Peru. *Lunds Universitets Årsskrift N. F. Avd. 2*, **56**, 1-39.
- Carter, D.V., 1965. Actinias de Montemar, Valparaiso. *Revista de Biología Marina (Valparaíso)*, **12**, 129-160.
- Daly, M., 2002. A systematic revision of the Edwardsiidae. *Invertebrate Biology*, **121**, 212-225.
- Dawson, M.N., Raskoff, K.A. & Jacobs, D.K., 1998. Field preservation of marine invertebrate tissue for DNA analyses. *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, **7**, 145-152.
- den Hartog, J.C., 1980. Caribbean shallow water Corallimorpharia. *Zoologische Verhandelingen (Leiden)*, 3-83.
- den Hartog, J.C., Ocaña, O. & Brito, A., 1993. Corallimorpharia collected during the CANCAP expeditions (1976-1986) in the south-eastern part of the North Atlantic. *Zoologische Verhandelingen (Leiden)*, 1-76.

- England, K.W., 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.W., 1991. Nematocysts of sea anemones (Actiniaria, Ceriantharia and Corallimorpharia: Cnidaria): nomenclature. In *Coelenterate Biology: Recent Research on Cnidaria and Ctenophora* (ed. Williams, R.B., Cornelius, P.F.S., Hughes, R.G. & Robson, E.A.), pp. 691-697. Belgium: Kluwer Academic Publishers.
- Fautin, D.G., 1984. More Antarctic and Subantarctic sea anemones (Coelenterata: Corallimorpharia and Actiniaria). *Biology of the Antarctic Seas XIV Antarctic Research Series*, **41**, 1-42.
- Guiler, E.R., 1959. Intertidal belt-forming species on the rocky coasts of northern Chile. *Papers and Proceedings of the Royal Society of Tasmania*, **93**, 33-58.
- Häussermann, V., 2003a. Klasse Anthozoa (Blumentiere): Ordnung Ceriantharia, Ordnung Actiniaria, Ordnung Corallimorpharia, Ordnung Zoantharia. In *Das Mittelmeer* (ed. Hofrichter, R.), pp. 410-411, 444-453, 476-505. Heidelberg, Berlin: Spektrum Akademischer Verlag.
- Häussermann, V., 2003b. Redescription of *Oulactis concinnata* (Drayton in Dana, 1846) (Cnidaria: Anthozoa), an actiniid sea anemone from Chile and Perú with special fighting tentacles; with a preliminary revision of the genera with a "frond-like" marginal ruff. *Zoologische Verhandelingen Leiden* **345**, 173-208
- Häussermann, V., *in review*. Redescription of *Phymactis papillosa* (Lesson, 1830) and *Phymanthea pluvia* (Drayton in Dana, 1846) (Cnidaria: Anthozoa), two actiniid sea anemones from the south east Pacific with a discussion of the genera *Phymactis*, *Bunodosoma* and *Phymanthea*. *Zoologische Verhandelingen*.
- Häussermann, V., *submitted*. The sea anemone genus *Actinostola* Verrill, 1883: variability and utility of traditional taxonomic features; and a re-description of *Actinostola chilensis* McMurrich, 1904. *Polar Biology*.

- Häussermann, V. & Försterra, G., 2003. First evidence for coloniality in sea anemones. *Marine Ecology Progress Series*, **257**, 291-294.
- Humason, G.L., 1967. *Animal Tissue Techniques*. San Francisco: W. H. Freeman and Company.
- López-González, P.J., 1993. *Taxonomia y Zoogeografía de los Anthozoos de Gibraltar y areas proximas*. PhD Tesis, Universidad de Sevilla.
- Manuel, R.L., 1981 (revised edition 1988). *British Anthozoa. Keys and Notes for the Identification of the Species*. London, New York, Toronto, Sydney, San Francisco: Academic Press.
- Manuel, R.L., 1995. Anthozoa. In *Handbook of the marine fauna of North-West Europe* (ed. Hyward, P.J. & Ryland, J.S.), pp. 113-135. Oxford, New York: Oxford University Press.
- McFadden, C.S., Grosberg, R.K., Cameron, B.B., Karlton, D.P. & Secord, D., 1997. Genetic relationships within and between clonal and solitary forms of the sea anemone *Anthopleura elegantissima* revisited: evidence for the existence of two species. *Marine Biology*, **128**, 127-139.
- McMurrich, J.P., 1904. The Actiniae of the Plate Collection. *Zoologische Jahrbücher*, **6 Suppl.**, 215-306.
- Moore, S.J., 1989. Narcotising sea anemones. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **69**, 803-811.
- Moyano, H., 1995. Cnidaria. In *Diversidad biológica de Chile* (ed. Simonetti, J.A., Arroyo, M.T.K., Spotorno, A.E. & Lozada, E.), pp. 100-116. Santiago de Chile: Comisión Nacional de Investigación Científica y Tecnológica.
- Pantin, C.F.A., 1946. *Notes on microscopical techniques for zoologists*. Cambridge: University Press.
- Pinto, S.M., Fernandes-Matioli, F.M.C. & Schlenz, E., 2000. DNA extraction from sea anemone (Cnidaria: Anthozoa) tissues for molecular analysis. *Genetics and Molecular Biology*, **23**, 601-604.

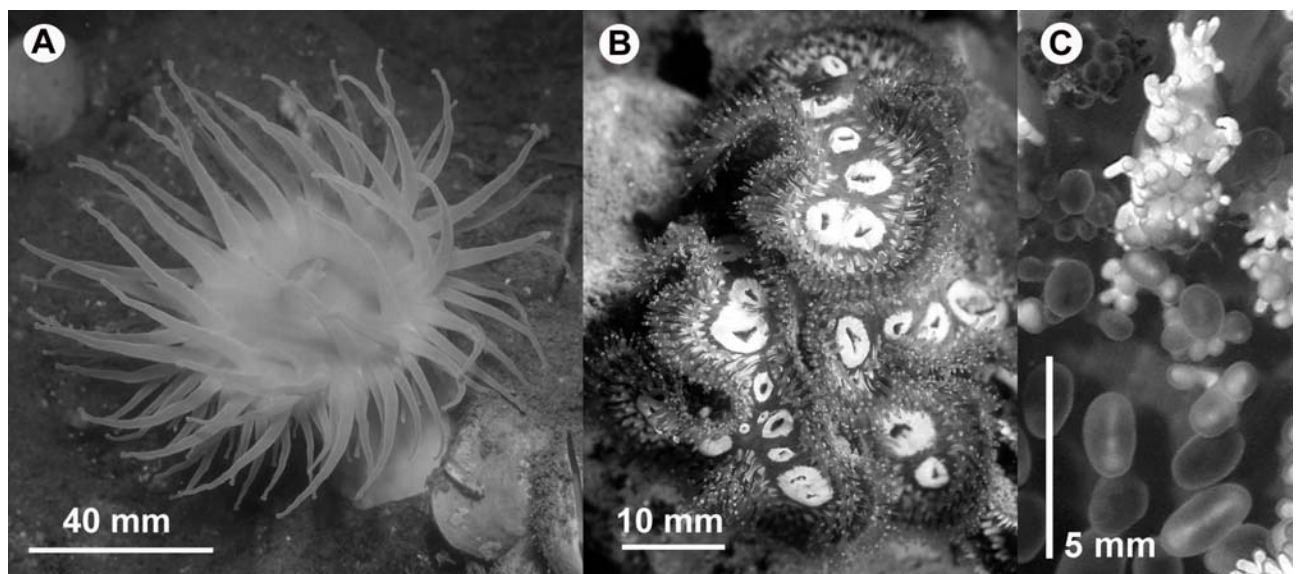
- Riemann-Zürneck, K., 1971. Die Variabilität taxonomisch wichtiger Merkmale bei *Actinostola callosa* (Anthozoa: Actiniaria). *Veröffentlichungen des Institutes für Meeresforschung Bremerhaven*, **13**, 153-162.
- Riemann-Zürneck, K., 1978. Actiniaria des Südwestatlantik IV. *Actinostola crassicornis* (Hertwig, 1882) mit einer Diskussion verwandter Arten. *Veröffentlichungen des Institutes für Meeresforschung Bremerhaven*, **17**, 65-85.
- Riemann-Zürneck, K., 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 (Cambridge)*, **77**, 361-374.
- Riemann-Zürneck, K. & Gallardo, V.A., 1990. A new species of sea anemone (*Saccactis coliumensis* n. sp.) living under hypoxic conditions on the central Chilean shelf. *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, **44**, 445-457.
- Ryland, J.S., 1993. Zoanthidae. In *A coral reef handbook: a guide to the geology, flora and fauna of the Great Barrier Reef* (ed. Mather, P. & Bennett, I.), pp. 52-58. Chipping Norton, NSW: Surrey Beatty & Sons.
- Sebens, K., 1998. Marine flora and fauna of the Eastern United States Anthozoa: Actiniaria, Corallimorpharia, Ceriantharia, and Zoanthidae. In Ed. Carriker, M.R.: *NOAA Technical Reports NMFS*.
- Sebens, K.P. & Paine, R.T., 1979. Biogeography of anthozoans along the west coast of South America: habitat, disturbance, and prey availability. In: *Proceedings of the international Symposium on Marine Biogeography and Evolution in the Southern Hemisphere, Auckland, New Zealand, 1979*. N.Z. DSIR Inf. Ser. 137, pp. 219-238. Auckland, New Zealand.
- Shearer, T.L., van Oppen, M.J.H., Romano, S.L. & Wörheide, G., 2002. Slow mitochondrial DNA sequence evolution in the anthozoa (Cnidaria). *Molecular Ecology*, **11**, 2475-2487.

- Sole-Cava, A.M., Russo, C.A.M., Araujo, M.E. & Thorpe, J.P., 1994. Cladistic and phenetic analysis of allozyme data for nine species of sea anemones of the family Actiniidae (Cnidaria: Anthozoa). *Biological Journal of the Linnean Society*, **52**, 225-239.
- Stephenson, T.A., 1922. On the classification of Actiniaria. Part III. - Definitions connected with the forms dealt with in Part II. *Quarterly Journal of Microscopical Science*, **66**, 247-319.
- Stephenson, T.A., 1928. *The British Sea Anemones*. London: Dulau & Co., Ltd.
- Tiffon, Y., 1987. Ordre des Cerianthaires. In *Traite de Zoologie, Tome III, Fascicle 3* (ed. Doumenc, D.), pp. 211-256. Paris: Masson.
- Williams, R.B., 1996. Measurements of cnidae from sea anemones (Cnidaria: Actiniaria): statistical parameters and taxonomic relevance. *Scientia Marina*, **60**, 339-351.
- Williams, R.B., 1998. Measurements of cnidae from sea anemones (Cnidaria: Actiniaria), II: further studies of differences amongst sample means and their taxonomic relevance. *Scientia Marina*, **62**, 361-372.
- Williams, R.B., 2000. Measurements of cnidae from sea anemones (Cnidaria: Actiniaria), III: ranges and other measures of statistical dispersion, their interrelations and taxonomic relevance. *Scientia Marina*, **64**, 49-68.
- Yanagi, K., 1999. *Taxonomy and developmental biology of Japanese Anthopleura (Anthozoa: Actiniaria)*. Doctoral thesis, Tokyo University of Fisheries, Tokyo.

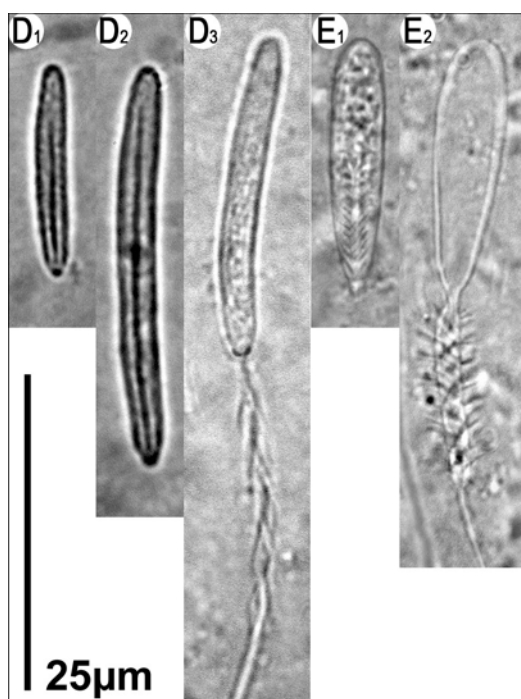
FIGURE CAPTIONS

Fig. 1. Helpful *in vivo* and *in situ* information: A) Typical appearance of *Actinostola chilensis* *in situ* between several specimens of the brachyopod *Magellania venosa*; Fiordo Reñihue, South Chile, 25 m. B) Colonial *Cereus herpetodes* in an aquarium (figure from Häussermann & Försterra, 2003); Central Chile. C) Details of the upper column and marginal ruff of *Oulactis concinnata*; photograph taken in an aquarium (figure from Häussermann, 2003b); Central Chile.

Fig. 2. Cnidae from the pharynx of *Phymanthea pluvia*; unfired and fired (figure from Häussermann, *in review*).



(Fig. 1)



(Fig. 2)

A

Danksagung

Lebenslauf

Veröffentlichungen und Kongresse

Geladene Vorträge



Danksagung

Besonders dankbar bin ich Günter Försterra für die Hilfe bei der Durchführung der Sammelreisen, für die Begleitung bei den Tauchgängen, für die konstruktive Kritik an früheren Versionen dieser Diskussion sowie für die Unterstützung während schwieriger Zeiten. Herzlichen Dank an meinen Betreuer Gerhard Haszprunar, einmal dafür, dass er sich bereit erklärt hat, dieses exotische Thema zu betreuen, und auch für seine Unterstützung und positiv konstruktive Kritik. Auch bin ich Karin Riemann für die nette fachliche sowie persönliche Unterstützung, besonders während des schwierigen Jahres in Kansas, sowie für die unkomplizierte Bereitstellung eines Mikroskops für die Freilandarbeit sehr verbunden. Sehr dankbar bin ich Meg Daly, die mir unermüdlich meine Manuskripte korrekturgelesen hat. Sie hat mit ihrer herzlich produktiven Kritik mich nicht nur fachlich weiter gebracht, sondern hat mir auch bei schwierigen Themen Mut gemacht und nicht zuletzt auch mein Englisch verbessert. Danken möchte ich auch den „Young Anthozoologists“ aus aller Welt, v.a. Oscar Ocaña, Kensuke Yanagi, Estefanía Rodríguez, Adorian Ardelean und Ha-Rim Cha für die interessanten und hilfreichen Denkanstöße und Diskussionen sowie die Bereitstellung von Literatur und für das Teilen von „Küchentricks“ . In Chile möchte ich ganz besonders Wolfgang Stotz, Elena Clasing, Alejandro Bravo und Carlos Gallardo für ihre vielfältige Unterstützung danken. Ebenso den zahlreichen Fischern, die mich bei Wind und Wetter zu Tauchplätzen gefahren haben. Dankbar bin ich auch der Huinay-Stiftung, die mir Infrastruktur für Forschung in dem fast unberührten Fjord Comau zur Verfügung gestellt hat. Und natürlich ganz herzlichen Dank an meine Eltern Rose und Fritz Häussermann für die permanente und vielfältige Unterstützung.



Lebenslauf

Verena Susanne Häussermann

Adresse und persönliche Angaben

Ludwig-Maximilians-Universität München und
Zoologische Staatssammlung München
Münchhausenstr. 21
D - 81247 München
e-Mail: vreni_haeussermann@yahoo.de
Fax: 0056 - 63 – 221 455
Webpage: <http://www.people.freenet.de/haeussermann/>
Geburtsdatum: 01.08.1970

Ausbildung

- 1989 Abitur (Note: 1,4)
- 1989 – 1990 Pharmazie-Studium an der Ludwig-Maximilians-Universität (LMU) München
- 1990 – 1998 Biologiestudium an der LMU München
- 1992 Vordiplom (Note: 1,2) in den Fächern Biologie, Chemie und Physik
- 1994 – 1995 „Integriertes Auslandsstudium“ an der Universidad de Concepción, Chile
- 1997 – 1998 Diplomarbeit: „Beiträge zur Aktinienfauna Chiles (Cnidaria, Anthozoa) – Teil 2“
- 1999 Diplom in Biologie (Note 1,0 – mit Auszeichnung)
Hauptfach Ökologie, Nebenfächer Systematische Zoologie, Systematische Botanik, Bodenkunde
- 1999 – 2004 Dissertation an der LMU München
- 1999 – 2000 Gastwissenschaftlerin im Labor von Prof. Dr. Daphne Fautin an der University of Kansas; Lawrence, USA
- 2000 – 2002 Arbeit an der Zoologischen Staatssammlung München
- 2002 – 2004 Gastwissenschaftlerin an der Universidad Austral de Chile, Valdivia
- seit Okt. 03 Direktorin der wissenschaftlichen Station Huinay in Südchile

Auszeichnungen und Stipendien

- Aug. 94 – Juli 95: Jahresstipendium für „Integriertes Auslandsstudium“ (IAS) an der Universidad de Concepción, Chile; gefördert vom Deutschen Akademischen Austauschdienst (DAAD)
- 1995: Reisestipendium der Universidad de Concepción zum XV. Kongress Jornadas del Mar in Coquimbo, Chile
- Sept. 99 – Aug. 00: HSP III Jahres- Doktorandenstipendium für Studien als Gastwissenschaftlerin an der University of Kansas, USA; gefördert vom DAAD
- Dez. 2000: Anreisestipendium des Alfred-Wegener-Institutes für einen geladenen Vortrag
- Sept. 00 – Aug. 01: Förderung durch ein Promotions-Stipendium der LMU München „zur Förderung des wissenschaftlichen und künstlerischen Nachwuchses“
- Sept. 01: Posterpreis auf dem 4. Kongress der Gesellschaft für biologische Systematik (GfBS) in Oldenburg
- Jan. bis Dez. 02: Förderung durch ein Promotions-Stipendium des Frauenreferates der LMU München



- Mai 02: Reisestipendium des Deutschen Akademikerinnenbundes zur 95. DZG-Tagung in Halle
- Sept. 02: Posterpreis auf dem 5. Kongress der Gesellschaft für biologische Systematik (GfBS) in München
- Juli 03: Reisestipendium der LMU München für den VII. Internationalen Coelenteratenkongress an der University of Kansas, Lawrence, USA
- Jan. – Sept. 03: Stipendium als Gastwissenschaftler auf der Station Huinay
- Nov. 03: Publikationsstipendium der Universidad Austral de Chile

Wissenschaftliche Zusatzqualifikationen

1992-2001	Hilfswissenschaftliche Tätigkeiten an verschiedenen Lehrstühlen der Ludwig-Maximilians-Universität München (Ökologie, Limnologie, Vegetationskunde, Bodenkunde, Entomologie)
Seit 1994	Anlegen und Verwalten einer Anthozoen-Sammlung
1996-2001	Mitbetreuung des meeresbiologischen Praktikums „Ökologie der Korallenriffe“ (je 2 Wochen, inklusive Tauchgruppenführung); Sinai, Ägypten
1997-2001	selbstständige Organisation und Durchführung von wissenschaftlichen Sammelreisen nach Chile
2001	Wissenschaftliche Evaluation und Unterwasser-Fotodokumentation für die Schaffung eines Meeresschutzgebietes in Südkile
2001	Mitbetreuer der Exkursion „Biology and Ecology of Norwegian Fjords“, Hopavagen (2 Wochen)
Seit 2003	Gutachter für wissenschaftliche Publikationen über Anthozoen bei internationalen Fachzeitschriften
Seit 2003	Gründung und Leitung der Nachwuchswissenschaftlergruppe „Young Anthozoologists“
2003	Berater für die Auswahl geeigneter Regionen für Meeresschutzgebiete in Chile

Mitgliedschaften

Verein deutscher Biologen (VdBiol, seit 1999), Gesellschaft für biologische Systematik (GfBS, seit 2001), Young Anthozoologists (seit 2003), Networking Manager von PERLAS (Partnership for Ecosystem Research in Latin American Seas, seit 2002), Census of Marine Life (COML, seit 2002), Deutscher Akademikerinnenbund (DAB, seit 2002), WWF (seit 1989), ProREGENWALD (seit 1997), Greenpeace (1993-1997)

München, den 14. Januar 2004



Liste der Veröffentlichungen

- Häussermann, V. & Försterra, G. (2001): A new species of sea anemone from Chile, *Anemonia alicemartinae* n. sp. (Cnidaria: Anthozoa). An invader or an indicator for environmental change in shallow water? *Organisms Diversity & Evolution* 1: 211-224
- Häussermann, V. & Försterra, G. (2003): First evidence for coloniality in sea anemones. *Marine Ecology Progress Series* 257: 291-294
- Häussermann, V. (2003): Ordnung Ceriantharia (Zylinderrosen). In: Hofrichter, R. (Hrsg.), *Das Mittelmeer, Fauna, Flora, Ökologie, Band II/1, Bestimmungsführer*, Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin: 450-453
- Häussermann, V. (2003): Ordnung Actiniaria (Seeanemonen, Aktinien). In: Hofrichter, R. (Hrsg.), *Das Mittelmeer, Fauna, Flora, Ökologie, Band II/1, Bestimmungsführer*, Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin 2003: 476-499
- Häussermann, V. (2003): Ordnung Corallimorpharia (Korallenanemonen). In: Hofrichter, R. (Hrsg.), *Das Mittelmeer, Fauna, Flora, Ökologie, Band II/1, Bestimmungsführer*, Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin 2003: 499-501
- Häussermann, V. (2003): Ordnung Zoantharia (= Zoanthiniaria, Zoanthidae) (Krustenanemonen). In: Hofrichter, R. (Hrsg.), *Das Mittelmeer, Fauna, Flora, Ökologie, Band II/1, Bestimmungsführer*, Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin 2003: 501-505
- Häussermann, V. (2003): Redescription of *Oulactis concinnata* (Drayton in Dana, 1846) (Cnidaria: Anthozoa), an actiniid sea anemone from Chile and Perú with special fighting tentacles; with a preliminary revision of the genera with a „frond-like“ marginal ruff. *Zoologische Verhandelingen Leiden* 345: 173-208
- Försterra, G. & Häussermann, V. (2003): First report on large scleractinian (Cnidaria: Anthozoa) accumulations in cold-temperate shallow water of south Chilean fjords. *Zoologische Verhandelingen Leiden* 345: 117-128
- Häussermann, V. (*in review*): Redescription of *Phymactis papillosa* (Lesson, 1830) and *Phymanthea pluvia* (Drayton in Dana, 1846) (Cnidaria: Anthozoa), two actiniid sea anemones from the south east Pacific with a discussion of the genera *Phymactis*, *Bunodosoma* and *Phymanthea*. *Zoologische Mededelingen Leiden*
- Häussermann, V. (*in review*): Identifications and taxonomy of soft-bodied hexacorals: problems, their consequences and solutions exemplified by Chilean species; with a protocol for sampling, preservation and examination of sea anemones. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*
- Häussermann, V. (*in review*): The sea anemone genus *Actinostola* Verrill, 1883: variability and utility of traditional taxonomic features; and a re-description of *Actinostola chilensis* McMurrich, 1904. *Polar Biology*



In Vorbereitung

- Häussermann, V.: Zoogeographical aspects of *Isotealia* from South America and the Antarctic; with a re-description of *Isotealia antarctica*
- Försterra, G., Häussermann, V. & Freiwald, A.: Azooxanthellate corals in the euphotic zone of Chilean fjords (wird eingereicht für ein Buch über Tiefwasserkorallen)
- Försterra, G., Häussermann, V. & Cairns, S.: Two new species of Scleractinia from shallow water of south Chilean fjords (wird eingereicht bei Zootaxa)
- Schrödl, M., Häussermann, V. & Försterra, G.: A new Aeolid nudibranch species from Chile (wird eingereicht bei The Veliger)

Kongressvorträge

- Häussermann, V. (2002): Do sea anemones inhibit the resettlement of economically interesting species? International workshop on restoration of marine benthic invertebrate populations, 8.-12.11.02, Universidad Católica del Norte, Coquimbo, Chile: 35
- Häussermann, V. (2003): Diversity of shallow water anthozoans in South Chilean fjords – an overview, 5.-8.5.2003, XXIII Jornada de Ciencias de Mar, Universidad de Magallanes, Punta Arenas, Chile: 43
- Häussermann, V. (2003): Sea anemone taxonomy: problems, their consequences and solutions exemplified by Chilean species, VII International Congress on Coelenterate Biology, 6.-13.7.2003, University of Kansas, Lawrence, Kansas, USA: 114
- Häussermann, V. (2003): Distribution patterns of South American and Antarctic sea anemones (Cnidaria: Anthozoa), IBMANT and ANDEEP Symposium, 19.-24.10.2003, Ushuaia, Argentina: 64

Kongressposter:

- Häussermann, V. & Försterra, G. (1995): Actiniaria y Corallimorpharia en la area costera de Concepción; Resúmenes de la XV Jornada de Ciencias de Mar, Universidad Católica del Norte, Coquimbo, Chile: 120.
- Häussermann, V. (2001): A novel approach to sampling and description of non-scleractinian hexacorals exemplified by Chilean sea anemones; Terra Nostra 01/6: 164; 4. Jahrestagung der Gesellschaft für Biologische Systematik, GfBS, Oldenburg
- Försterra, G. & Häussermann, V. (2001): Large assemblages of azooxanthellate Scleractinia (Cnidaria: Anthozoa) in shallow water of south Chilean fiords; Terra Nostra 01(6): 155; 4. Jahrestagung der Gesellschaft für Biologische Systematik, GfBS, Oldenburg
- Häussermann, V. (2002): Reproductive patterns in Chilean sea anemones; Zoology 105, Suppl. V: 97; 95th Jahrestagung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft, DZG, Halle
- Häussermann, V. (2002): Coloniality in Anthozoa; 5. Jahrestagung der Gesellschaft für Biologische Systematik, GfBS, München



Bildmaterialbeiträge

- Beitrag zum “Underwater Field Guide to Ross Island and McMurdo Sound, Antarctica – Cnidaria”, 2001; <http://scilib.ucsd.edu/sio/nsf/fguide/>
- Fotoautor des Buches „Bahía TicToc“, Editor: Pumalin Stiftung, 2002
- Beiträge zum Bildmaterial für das Kapitel „Cnidaria“ im Buch „Das Mittelmeer - Fauna, Flora, Ökologie, Band II/1, Bestimmungsführer“, Hrsg.: Robert Hofrichter, Spektrum Akademischer Verlag, 2003

Geladene Vorträge

- „Landbased diving expeditions along the Chilean coast - experiences and results”. Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung, Bremerhaven, 12/2000.
- „A novel approach to sampling and description of non-scleractinian hexacorals exemplified by Chilean sea anemones”. Natural History Museum Naturalis, Leiden/Niederlande, 3/2001.
- „Meeresbiologische Expeditionen entlang der chilenischen Küste; Erfahrungen - Eindrücke - Ergebnisse”; Zoologische Staatssammlung München, 4/2001.
- „Im Land der Blumentiere - Seeanemonen an Chiles Küste”. Deutscher Akademikerinnen Bund, München, 4/2002.
- „Chile: von der Atacamawüste bis Patagonien - über und unter Wasser”. Ludwig-Maximilians-Universität München, 7/2002.
- „Scientific expeditions along the Chilean coast: benthos research with emphasis on Anthozoa”. Monterey Bay Aquarium, USA, 8/2002.
- „Belleza escondida – la vida marina en los fiordos chilenos”. Universidad Católica del Norte, Coquimbo 4/2003; Estación Huinay, 4/2003 und 12/2003.
- „Biodiversidad Marine en los fiordos chilenos”. Master of Business Programm, Universidad Austral de Chile, 8/2003.
- „Belleza escondida – la vida marina en los fiordos chilenos”. Centro de Investigaciones Australes CADIC, Ushuaia, Argentina (Fotopräsentation im Abendprogramm des IBMANT/ANDEEP-Symposiums), 10/2003.
- „The undiscovered beauty – meeresbiologische Forschung in den chilenischen Fjorden”. Universität Erlangen, Universität Hannover, Institut für Meereskunde Kiel, Ludwig-Maximilians-Universität München; alle 11/2003.