

Distribución de las anémonas (Anthozoa: Actiniaria y Corallimorpharia) en el área de Santa Marta, Caribe colombiano

Distribution of anemones (Anthozoa: Actiniaria and Corallimorpharia) in the area of Santa Marta, Colombian Caribbean

L.M. Barrios-Suárez^{1*}
J.O. Reyes¹
G.R. Navas¹
C.B. García²

¹ Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras–INVEMAR
A.A. 1016 Santa Marta, Colombia – Sur América
* E-mail: linab@invemar.org.co

² Universidad Nacional de Colombia/INVEMAR
A.A. 1010 Santa Marta, Colombia – Sur América

Recibido en junio de 2001; aceptado en octubre de 2001

Resumen

Este trabajo caracteriza y compara la comunidad de anémonas presente en dos áreas coralinas del Parque Nacional Natural Tayrona, Caribe colombiano, y relaciona las especies encontradas con algunas características relevantes de la comunidad arrecifal y con factores que pudieran condicionar su estructura. Las pruebas estadísticas realizadas permitieron diferenciar dos tipos de paisaje, el arrecife coralino mixto somero y el profundo. Se encontró un total de 15 especies de anémonas, cuatro pertenecientes al orden Corallimorpharia y 11 al orden Actiniaria, distribuidas entre los paisajes coralinos del área. Las pruebas usadas para determinar la distribución de las anémonas dentro de los corredores medidos mostraron la formación de dos grupos de corredores similares a los obtenidos para el paisaje, que representan dos grupos de anémonas: anémonas de arrecifes someros y anémonas de arrecifes profundos. Las pruebas realizadas para cada especie de anémona con respecto a las características relevantes del ambiente arrecifal sugieren que cada especie presenta sus propias preferencias en cuanto a la selección de hábitat. Sin embargo, se pueden crear dos categorías básicas en cuanto a la relación de las anémonas con el paisaje: anémonas relacionadas con la presencia de ciertas especies de coral y anémonas relacionadas con el paisaje arrecifal general.

Palabras clave: distribución, ecología, anémonas, Caribe, Colombia.

Abstract

This work characterizes and compares the community of anemones at two coralline areas in the Tayrona National Natural Park, in the Colombian Caribbean, and also relates the species that were found with some important characteristics of the reef community as well as with factors that can condition its structure. The statistical tests performed allowed to differentiate two kinds of landscapes: the shallow mixed coral reef and the deep one. A total of 15 species of anemones were found, four belonging to the Order Corallimorpharia and 11 to the order Actiniaria, distributed over the coralline landscapes of the area. The tests used to determine the distribution of anemones inside the corridors measured, showed the formation of two similar groups of corridors to those obtained for the landscape that in its turn, represent two groups of anemones, those of shallow reefs and those of deep reefs. The tests used for each kind of anemone in respect to the characteristics of the reef environment suggest that each species has its own preferences regarding the habitat selection. However, relating the anemones with the landscape, anemones with the presence of certain coral species and anemones with the general reef landscape can create two basic categories.

Key words: distribution, ecology, anemones, Caribbean, Colombia.

Introducción

Las anémonas son parte fundamental en los ciclos de vida de muchos organismos al establecer relaciones simbióticas, en algunos casos, obligadas (Hanlon *et al.*, 1983; Fautin, 1991; Crawford, 1992). Su distribución espacial, al igual que la de

Introduction

Anemones are a fundamental part in the life cycles of many organisms by establishing symbiotic relationships, which in some cases are obligatory (Hanlon *et al.*, 1983; Fautin, 1991; Crawford, 1992). Their spatial distribution, as well as for a lot

muchos organismos sésiles asociados a fondos duros, responde a diversos factores físicos y biológicos, entre los que destacan la profundidad, el régimen hidrodinámico, tipo de sustrato, competencia intra o interespecífica y depredación (Sebens, 1976, 1982; Day, 1994). Como respuesta, las anémonas han adaptado su estructura corporal para acceder a diferentes formas y tipos de sustrato, que faciliten su asentamiento y su uso de los recursos de la columna de agua (Koehl, 1977; Elliott y Cook, 1989; Chintiroglou y Koukouras, 1992). También han condicionado su tipo de reproducción, ya sea sexual o asexual. Habitualmente la reproducción asexual genera poblaciones de distribución agregada (Smith y Potts, 1987), que pueden presentar agresión interclonal (Francis, 1988; Ayre, 1987) y, ocasionalmente, agresión interespecífica. La competencia intraespecífica sucede con mayor frecuencia en especies con patrones de agrupamiento al azar (Sebens, 1976).

Las anémonas pueden competir por espacio con los corales al crecer sobre sus colonias (Chadwick, 1987; Miles, 1991; Ayre, 1987), y con las algas mediante sustancias químicas que inhiben la germinación de esporas (Bak y Borsboom, 1984). Todos estos factores se combinan de diferente manera y a diferentes escalas ofreciendo a cada especie de anémona un hábitat determinado que cumple con todos sus requerimientos.

En muchas ocasiones los investigadores se enfrentan a la necesidad de caracterizar comunidades faunísticas, algunas relativamente complejas por su relación con grupos filogenéticamente cercanos y/o por su coexistencia en un ambiente determinado. En Colombia existen algunos registros y descripciones de especies de anémonas asociadas a ambientes coralinos (Manjarrés, 1977, 1978, 1979), pero la información acerca de la estructura de la comunidad de anémonas es nula.

Como un aporte al conocimiento del grupo, el presente estudio buscó caracterizar y comparar la comunidad de anémonas presentes en dos áreas coralinas del Parque Nacional Natural Tayrona, en el Caribe colombiano. Adicionalmente, se relacionó cada especie con algunas características relevantes de la comunidad arrecifal y con los factores que condicionan posiblemente su co-ocurrencia.

Área de estudio

Los muestreos se realizaron en Santa Marta (Parque Tayrona), en los sitios conocidos como Punta Vigía e Isla Aguja (fig.1). La región presenta dos periodos climáticos bien diferenciados: una época seca de diciembre a abril y otra lluviosa de mayo a noviembre (Ramírez, 1990). Durante la época seca el sector es afectado por los vientos Alisios del noreste, que crean corrientes en la costa con un patrón de circulación dependiente de este sistema. Estas corrientes originan un fenómeno de surgencia, caracterizado por bajas temperaturas (hasta 20°C) y altas salinidades (hasta 37‰) (Ramírez, 1990). En el periodo lluvioso se presenta una débil corriente en dirección oeste-este con características marinas tropicales, originada a la altura del Golfo de Urabá (Atwood, 1977).

of sessile organisms associated with hard substrata, responds to a wide variety of biological and physical factors, from which depth, hydrodynamic regime, kind of substratum, intra and inter specific competition and predation are highlighted (Sebens, 1976, 1982; Day, 1994). As a response, anemones have adapted their body structure to accede to different forms and kinds of substratum that facilitate their settlement and use of resources from the water column (Koehl, 1977; Elliot and Cook, 1989; Chintiroglou and Koukouras, 1992). Its kind of reproduction has been conditioned too, either sexual or asexual. Habitually, asexual reproduction generates populations of aggregate distribution (Smith and Potts, 1987) that can present inter-clonal aggression (Francis, 1988; Ayre, 1987) and, occasionally, inter-specific aggression. Intra-specific competition occurs more frequently in species with random grouping patterns (Sebens, 1976).

Anemones can compete against corals for space by growing over their colonies (Chadwick, 1987; Miles, 1991; Ayre, 1987) and against algae by chemical substances that inhibit the germination of spores (Bak and Borsboom, 1984). All these factors combine in different ways and at different scales, offering to each anemone species a determined habitat that accomplishes all its requirements.

Many times, researchers face the need of characterizing faunal communities. Some times it is relatively complex due to their relationship with other phylogenetically close groups and/or by their co-existence in a certain habitat. There are some records and descriptions of anemones associated with coralline environments in Colombia (Manjarrés, 1977, 1978, 1979), but there is no information about the structure of the communities of anemones.

As a contribution to the knowledge of the group, this study tried to characterize and compare the anemones' community of two coralline areas at the Tayrona National Natural Park, in the Colombian Caribbean. Additionally, each species was related to several important characteristics of the reef community and with the factors that possibly condition their co-occurrence.

Study area

Samplings were done at Santa Marta (Tayrona Park), in the sites known as Punta Vigía and Isla Aguja (fig.1). The region has two well-defined climatic periods: a dry season, from December to April and a rainy season, from May to November (Ramírez, 1990). During the dry season, the area is affected by the Trade winds from the northeast, that originate currents in the coast with a circulation pattern that depends on this system. This currents cause an upwelling phenomenon, characterized by low temperatures (down to 20°C) and high salinities (up to 37‰) (Ramírez, 1990). In the rainy season, a weak west-east-directed current with tropical characteristics, originated in the Gulf of Urabá is present (Atwood, 1977).

The coastal zone of the Tayrona Park is characterized by a sharp slope, abundant faults and a broken topography. It is

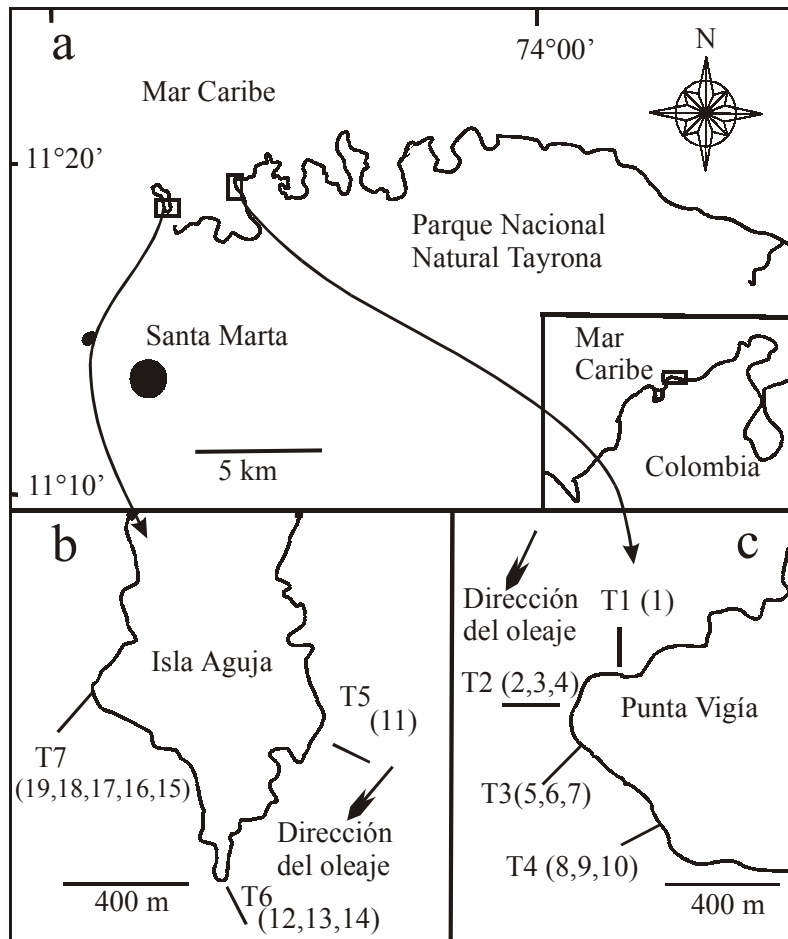


Figura 1. (a) Área de estudio y ubicación de los sitios de muestreo, (b) Isla Aguja y (c) Punta Vigía. T1–T7: Transectos. 1–19: Corredores. Modificado de Garzón-Ferreira y Cano, 1990.

Figure 1. (a) Study area and location of the sampling sites, (b) Isla Aguja and (c) Punta Vigía. T1–T7: Transects. 1–19: Corridors. Modified from Garzón-Ferreira and Cano, 1990.

La zona costera del Parque Tayrona se caracteriza por presentar una fuerte pendiente, abundantes fallas y topografía quebrada. Está compuesta principalmente por rocas metamórficas, sobre las que crecen áreas coralinas poco profundas y desarrolladas, dependientes de la exposición al oleaje y dominadas por especies adaptadas a cambios de temperatura, sedimentación y poca luz, siendo *Montastraea cavernosa* la especie coralina dominante (Werding y Sánchez, 1989).

Materiales y métodos

En cada sitio se evaluaron transectos perpendiculares a la línea de costa, tres en Isla Aguja y cuatro en Punta Vigía (fig.1), desde la parte más somera del arrecife hasta 40 m de profundidad. Estos sirvieron para definir y delimitar las áreas coralinas o tipos de paisaje presentes, empleando los criterios

composed mainly from metamorphic rocks over which shallow coralline areas grow and develop. These areas depend on the wave exposure and are dominated by species adapted to temperature and sediments changes, as well as to little light. *Montastraea cavernosa* is the dominant species in this area (Werding and Sánchez, 1989).

Materials and methods

At each site, transects placed perpendicularly to the coastline were evaluated, three at Isla Aguja and four at Punta Vigía (fig.1), from the shallowest part of the reef to a 40-m-depth. These were used to define and delimit coralline areas or the kinds of landscapes present, using the composition and structure criteria by Duyf (1985) and Díaz *et al.* (2000a). At each landscape, three 10 × 2 m fixed-corridors were delimited

de composición y estructura usados por Duyl (1985) y Díaz *et al.* (2000a). Dentro de cada paisaje se delimitaron 3 corredores fijos de 10×2 m c/u, paralelos a la línea de costa, excepto en los transectos expuestos al oleaje, en donde se colocó solamente uno y en el arrecife profundo, en donde se colocaron 2 (fig.1), para hacer un total de 19 muestras. Se realizó un muestreo piloto para determinar el área mínima de los corredores, el cual arrojó como resultado corredores de 8×2 m para sitios con abundancia alta, media y baja de anémonas.

En cada corredor se tomaron datos de cobertura de los componentes bentónicos (coral vivo por especie, coral muerto, roca, arena, algas, esponjas y octocorales) utilizando dos transectos lineales de cadena (Loya, 1978) y a partir de estos datos se determinó la cobertura relativa al sustrato duro de cada una de las 18 especies de coral encontradas, la cobertura general de coral y la de los demás componentes del arrecife. Adicionalmente, se determinaron el índice de rugosidad (Carpenter *et al.* 1981) y la profundidad. Se contaron el número de especies de anémonas y la cantidad de individuos por especie dentro de cada corredor. La abundancia de las colonias de coral se evaluó empleando el modelo de Marsh *et al.* (1984).

Con la matriz de variables ambientales unificada (profundidad, índice de rugosidad, abundancia de colonias de coral y la cobertura de roca, sustrato blando, algas, esponjas, octocorales, coral muerto, y de los corales *Agaricia agaricites*, *Colpophyllia natans*, *Diploria clivosa*, *D. labyrinthiformis*, *D. strigosa*, *Montastraea annularis*, *M. cavernosa*, *Madracis decactis*, *Meandrina meandrites*, *Millepora* spp., *Mussa* sp., *Porites astreoides*, *Porites porites*, *Scolymia* sp., *Siderastrea siderea*, *Solenastrea bournoni*, *S. hyades* y *Stephanocoenia michellini*) se realizó un análisis de componentes principales (PCA, por sus siglas en inglés), usando el índice de similaridad de Bray-Curtis y un análisis de clasificación (Clarke y Warwick, 1994) con el fin de establecer estadísticamente la zonación coralina definida visualmente y determinar así las “unidades de paisaje submarino”.

En el caso de las anémonas, que necesitan sustratos duros para establecerse en un sitio, los valores de abundancia por corredor fueron expresados en términos de su densidad por cada 10 m^2 de sustrato duro. Posteriormente, dicho valor fue transformado usando la raíz cuarta. Con los datos se construyó una matriz para realizar un análisis de ordenación (NMDS) y uno de clasificación (dendrograma) usando el índice de similaridad de Bray-Curtis (Clarke y Warwick, 1994) con el fin de establecer tendencias en la distribución del grupo dentro de las áreas coralinas. A partir de los datos derivados de la ordenación y clasificación se realizó una tabla de abundancias y porcentajes de cada especie con respecto a las “unidades de paisaje submarino” establecidas con base en el PCA. Finalmente, con el fin de establecer que especies de la comunidad coralina y cuáles de las características del paisaje como profundidad, rugosidad y porcentaje de cobertura de los componentes bentónicos, presentaban una co-ocurrencia significativa con cada una de las especies de anémonas, se realizó un análisis de

parallel to the coastline, excepting transects exposed to waves, where only one was placed, and the deep reef, where 2 transects were placed (fig.1), for a total of 19 samples. A prior sampling was done to determine the minimum area of corridors, from which 8×2 m-corridors were determined suitable for measuring sites with high, medium and low abundance of anemones.

Cover data for the benthic components (live coral by species, dead coral, rock, sand, algae, sponges and octocorals) were taken in each corridor using two linear transects made with chains (Loya, 1978), and from those data, the cover of each of the 18 coral species found relative to hard substrate was determined, as well as the general coral coverage and that of the other reef components. Additionally, the roughness index (Carpenter *et al.*, 1981) and the depth were determined. The number of anemone species was counted along with the quantity of individuals by species in each corridor. The model by Marsh *et al.* (1984) was used to evaluate the abundance of coral colonies.

A Principal Component Analysis (PCA) was done with the unified environmental variables matrix (depth, roughness index, coral colonies abundance and the cover of rocks, soft substrata, algae, sponges, octocorals, dead coral as well as that for the corals *Agaricia agaricites*, *Colpophyllia natans*, *Diploria clivosa*, *D. labyrinthiformis*, *D. strigosa*, *Montastraea annularis*, *M. cavernosa*, *Madracis decactis*, *Meandrina meandrites*, *Millepora* spp., *Mussa* sp., *Porites astreoides*, *Porites porites*, *Scolymia* sp., *Siderastrea siderea*, *Solenastrea bournoni*, *S. hyades* and *Stephanocoenia michellini*), using the Bray-Curtis similarity index, as well as a classification analysis (Clarke and Warwick, 1994) with the aim of establishing in a statistical way, the coralline zonation visually defined to be able to determine the “units of submarine landscape”.

In the case of anemones, which need hard substrata to establish on a site, abundance values by corridor were expressed in terms of their density every 10 m^2 of hard substratum. Afterwards, this value was transformed by obtaining its fourth root. Data were used to do a matrix in order to perform an ordination analysis (NMDS), and another one of classification (dendrogram), using the Bray-Curtis similarity index (Clarke and Warwick, 1994) to establish distribution tendencies for this group in the coralline areas. Data from the ordination and classification were used to do a table of abundances and percentages for each species in respect to the “units of submarine landscape” established by the PCA. Finally, with the purpose of establishing what species from the coralline community and which of the landscape characteristics such as depth, roughness and benthic components cover percentage showed a significant statistical co-occurrence with each one of the anemone species, a multiple regression analysis by steps was performed using the routine from the statistical program SYSTAT 9, with a level $\alpha = 0.15$ since 0.05 levels are so strict

regresión múltiple por pasos empleando la rutina del paquete estadístico SYSTAT 9, con un nivel $\alpha = 0.15$, ya que niveles de 0.05 son demasiado estrictos, excluyendo variables importantes del modelo (Hosmer y Lemeshow, 1989).

Resultados

Se registró un total de 4969 anémonas, distribuidas en 2 órdenes, 8 familias y 15 especies. Las especies más abundantes fueron: *Ricordea florida*, *Lebrunia coralligens* y *Discosoma sanctithomae*. También se encontraron las especies *Bunodeopsis cf. globulifera*, *Alicia* sp., *Isophellidae* gen. sp., *Halcampactis* (?) sp., *Acontiaría* fam. gen. sp., *Bartholomea annulata*, *Telmatactis cf. cricoides*, *Condylactis gigantea*, *Lebrunia danae*, *Phymanthus* sp., *Discosoma neglecta* y *D. carlgreni*.

Se usaron un total de 27 variables ambientales para el PCA: profundidad, índice de rugosidad, abundancia de colonias de coral y la cobertura de roca, sustrato blando, algas, esponjas, octocorales, coral muerto, y de los corales *Agaricia agaricites*, *Colpophyllia natans*, *Diploria clivosa*, *D. labyrinthiformis*, *D. strigosa*, *Montastraea annularis*, *M. cavernosa*, *Madracis decactis*, *Meandrina meandrites*, *Millepora* spp., *Mussa* sp., *Porites astreoides*, *Porites porites*, *Scolymia* sp., *Siderastrea siderea*, *Solenastrea bournoni*, *S. hyades* y *Stephanocoenia michellini*, las cuales permitieron diferenciar dos grupos de paisajes:

- a) Corales mixtos someros: De ambientes típicamente coralinos, con coberturas de coral vivo mayores al 10%, con más de 15 colonias por corredor y profundidades entre 4 y 18 m; la cobertura del tejido coralino vivo estuvo representada por más de 5 especies y la estructura del paisaje varió desde formas semihemisféricas, en sitios protegidos de la exposición al oleaje, a incrustantes en los sitios más expuestos (ver fig. 1); en este tipo de paisaje se encontró a la mayoría de las especies de coral, correspondiendo a los corredores del 1 al 16 (fig. 2).
- b) Corales mixtos profundos: Ambiente de arrecife rocoso con corales en forma de tejado, que presentó una cobertura coralina viva menor al 10% y menos de 7 colonias por corredor; en el parque Tayrona, este tipo de ambiente dominó en los sitios donde puede encontrarse sustrato duro con algún ángulo de inclinación y por debajo de los 24 m de profundidad; en ellos hay poca representación de especies (menos de 5), correspondiendo a los corredores 17 a 19 (fig. 2).

Los resultados del PCA mostraron que la profundidad explicó el 85.2% de la distribución de los corredores y la abundancia de colonias coralinas, el 14.6%, definiendo a éstos como los factores que más influyen en la distribución de los componentes del paisaje.

El análisis de ordenación realizado para determinar la distribución de las anémonas dentro del paisaje coralino (fig. 3)

that exclude important variables of the model (Hosmer and Lemeshow, 1989).

Results

A total of 4969 anemones were registered, distributed in 2 orders, 8 families and 15 species. The most abundant species were: *Ricordea florida*, *Lebrunia coralligens* and *Discosoma sanctithomae*. The species *Bunodeopsis cf. globulifera*, *Alicia* sp., *Isophellidae* gen. sp., *Halcampactis* (?) sp., *Acontiaría* fam. gen. sp., *Bartholomea annulata*, *Telmatactis cf. cricoides*, *Condylactis gigantea*, *Lebrunia danae*, *Phymanthus* sp., *Discosoma neglecta* and *D. carlgreni* were also found.

In total, 27 environmental variables were: depth, roughness index, coral colonies abundance and the cover of rocks, soft substrata, algae, sponges, octocorals, dead coral, as well as that of the corals *Agaricia agaricites*, *Colpophyllia natans*, *Diploria clivosa*, *D. labyrinthiformis*, *D. strigosa*, *Montastraea annularis*, *M. cavernosa*, *Madracis decactis*, *Meandrina meandrites*, *Millepora* spp., *Mussa* sp., *Porites astreoides*, *Porites porites*, *Scolymia* sp., *Siderastrea siderea*, *Solenastrea bournoni*, *S. hyades* and *Stephanocoenia michellini*. These variables allowed to differentiate two groups of landscapes:

- a) Mixed shallow corals: of a typical coralline environment, with alive coral covers higher to 10%, 15 colonies per corridor and depths between 4 and 18 m; the cover of alive coral tissue was represented by more than 5 species and the landscape structure varied from semi-spherical shapes in areas protected from wave action, to incrustations in the most exposed sites (fig.1). Most of the coral species were found in this kind of landscape, corresponding to corridors from 1 to 16 (fig.2)
- b) Mixed deep corals, of a rocky-reef environment with tile-roof shaped corals, with less than 10% of living coral cover and 7 colonies per corridor; in the Tayrona Park, this kind of environment dominated sites where hard substrata can be found with any slope degree and below 24 m depth. This kind of environment has a little representation of species (less than 5), and corresponded to corridors from 17 to 19 (fig.2).

PCA results showed that depth explained 85.2% of the distribution of the corridors and abundance of coralline colonies 14.6%, defining them as the factors that influence the most the distribution of the landscape components.

The ordination analysis performed to determine the distribution of anemones in the coralline landscape (fig. 3) showed the formation of two groups of corridors similar to those obtained by the PCA: a) corridors with a noticeable anemones density that belonged to the shallow reef landscape; and b) corridors with a low anemones density, similar to the deep reef group.

By comparing the anemones abundance in respect to the two landscapes from the PCA (table 1), 11 species were found to be only in the shallow coralline landscape and just 4 were

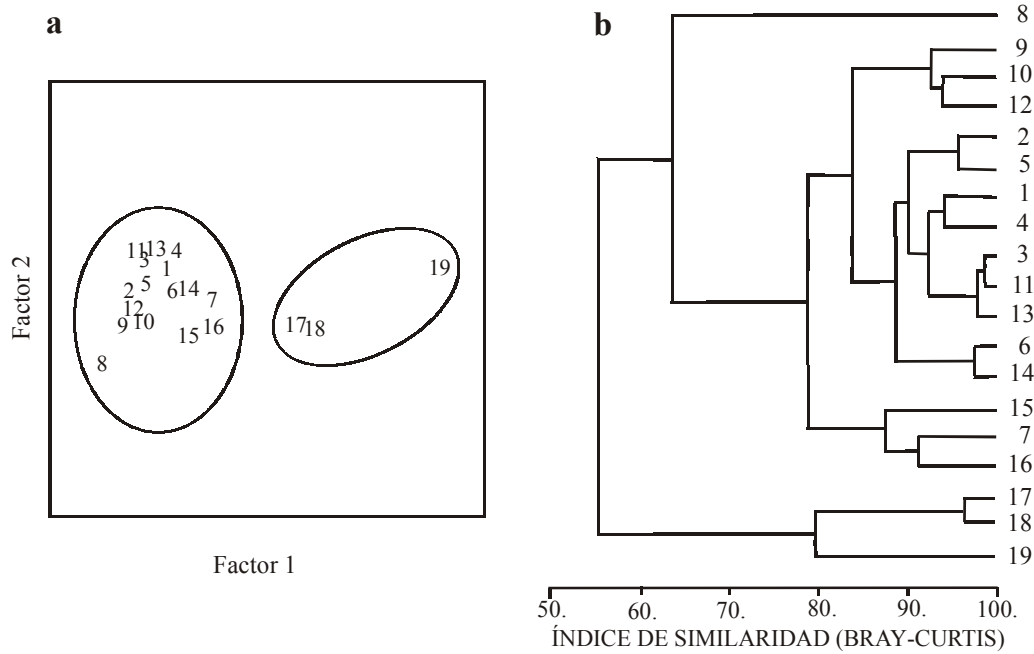


Figura 2. (a) Análisis de componentes principales (PCA) para los 19 corredores y (b) análisis de clasificación, empleando 27 variables ambientales con Bray-Curtis y unión promedio UPGMA.

Figure 2. (a) Principal components analysis (PCA) for the 19 corridors and (b) classification analysis, using 27 environmental variables with Bray-Curtis and average linkage UPGMA.

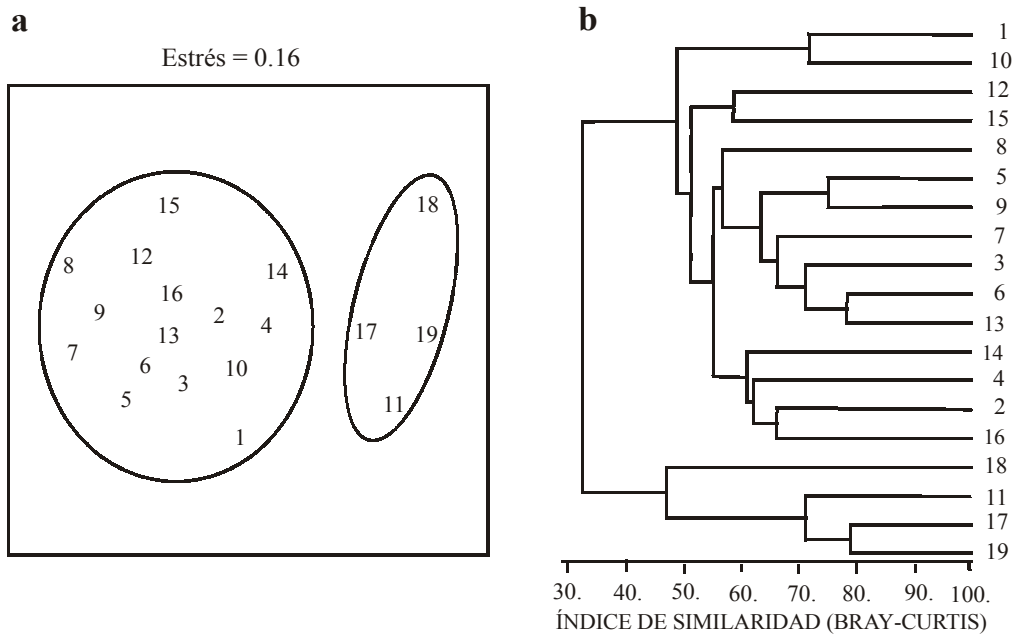


Figura 3. Análisis de ordenación (NMDS) de la densidad de anémonas en 10 m² de sustrato duro. (a) Análisis de ordenación y (b) análisis de clasificación.

Figure 3. Ordination analysis (NMDS) of the density of anemones in 10 m² of hard substrate. (a) Ordination analysis and (b) classification analysis.

Tabla 1. Abundancia de anémonas en el área de estudio. ABT = Abundancia total; AP1 = Abundancia en el paisaje arrecifal somero; AP2 = Abundancia en el paisaje arrecifal profundo; ABR1 = Abundancia relativa en el paisaje arrecifal somero; ABR2 = Abundancia relativa en el paisaje arrecifal profundo.

Table 1. Abundance of anemones in the study area. ABT = Total abundance; AP1 = Abundance in the shallow reef landscape; AP2 = Abundance in the deep reef landscape; ABR1 = Relative abundance in the shallow reef landscape; ABR2 = Relative abundance in the deep reef landscape.

	ABT	AP1	ABR1	AP2	ABR2
<i>Ricordea florida</i>	3105	3102	100	3	0
<i>Discosoma sanctithomae</i>	246	71	29	175	71
<i>Discosoma carlgreni</i>	108	108	100	0	0
<i>Discosoma neglecta</i>	4	4	100	0	0
<i>Bunodeopsis globulifera</i>	193	193	100	0	0
<i>Acontiarina</i> fam. gen. sp.	89	89	100	0	0
<i>Isophellidae</i> gen. sp.	41	41	100	0	0
<i>Alicia</i> sp.	64	64	100	0	0
<i>Halcampactis</i> (?) sp.	32	32	100	0	0
<i>Bartholomea annulata</i>	104	101	97	3	3
<i>Telmactactis cricoides</i>	3	3	100	0	0
<i>Lebrunia danae</i>	47	46	98	1	2
<i>Lebrunia coralligena</i>	931	931	100	0	0
<i>Condylactis gigantea</i>	1	1	100	0	0
<i>Phymanthus</i> sp.	1	1	100	0	0

mostró la formación de dos grupos de corredores, similares a los obtenidos con el PCA: a) corredores con una apreciable densidad de anémonas, que correspondieron al paisaje de arrecife somero y b) corredores con baja densidad de anémonas, similares al grupo de arrecife profundo.

Al comparar la abundancia de las anémonas con respecto a los dos paisajes obtenidos del PCA (tabla 1) se encontró que 11 de las especies estaban únicamente en el paisaje coralino somero y tan sólo 4 fueron observadas en el paisaje coralino profundo. *Discosoma sanctithomae* fue la única especie con abundancias considerables dentro de éste último ambiente.

Discosoma sanctithomae presentó dos morfotipos en el Parque Tayrona los cuales se diferencian en su morfología externa básicamente por la forma de los tentáculos y la coloración. El morfotipo 1, o forma típica, se encontró especialmente en el paisaje somero, mientras que el morfotipo 2, que presentó mayores diámetros, se observó únicamente en el paisaje profundo (tabla 1). Los dos morfotipos de la especie anteriormente constituían especies diferentes, describiéndose al morfotipo 2 como *Orinia torpida*. Sin embargo, los trabajos realizados por Hartog (1980) mostraron que no existían diferencias estadísticas en la composición de nematocistos y algunos caracteres descritos en cortes histológicos, por lo que el autor sugiere que

observed in the deep coralline landscape. *Discosoma sanctithomae* was the only species with considerable abundances in this last environment.

Discosoma sanctithomae had two morphotypes in the Tayrona Park that are differentiated by its external morphology, basically by the color and shape of their tentacles. The morphotype 1 or typical form, was found especially in shallow landscapes, while the morphotype 2, wider in diameter, was observed only in the deep landscape (table 1). Both morphotypes were considered as different species, thus the morphotype 2 was described as *Orinia torpida*. However, studies performed by Hartog (1980), showed that there were not statistical differences in the composition of nematocysts and some characters described from histological observations so he suggested that both species should be considered as one. In spite of the work by Hartog (1980), the identity of this species is subject of discussion since there are noticeable differences in its exterior morphology as well as in their ecological characteristics (habitat selection). In other coralline areas of the Colombian Caribbean, only the typical form has been described (pers. obs.).

Taking account of the particular situation of *D. sanctithomae* with its 2 morphotypes, there were described two

ambos deben ser considerados como una sola especie, denominada *Discosoma sanctithomae*. No obstante el trabajo realizado por Hartog (1980), la identidad de la especie es tema de discusión, pues presenta diferencias apreciables tanto en su morfología externa como en sus características ecológicas (selección del hábitat). En otras áreas coralinas del Caribe colombiano sólo ha sido registrada la forma típica (obs. per.).

Tomando en cuenta la situación particular de la especie *D. sanctithomae*, con sus dos morfotipos, se describieron dos grupos de anémonas que corresponden a los paisajes coralinos definidos: anémonas típicas de arrecifes someros (tabla 1), incluyendo solo el morfotipo 1 de *D. sanctithomae*, y anémonas típicas de arrecifes profundos. Este último grupo estaría formado únicamente por el morfotipo 2 de la especie *D. Sanctithomae* (tabla 1).

Finalmente, los análisis de regresión múltiple realizados para las especies de anémonas permitieron ver que algunas especies estaban más relacionadas con los atributos del paisaje, como son los casos de *Ricordea florida*, *Discosoma sanctithomae*, *Bunodeopsis globulifera*, *Bartholomea annulata*, *Lebrunia danae* y, en especial, *Isophellidae* gen. sp. Otras especies presentaban mayor relación con algunas especies de coral, como *Acontiarina* fam. gen. sp., *Alicia* sp., *Halcampacthis* sp. y *Discosoma carlgreni*. Adicionalmente, algunas anémonas mostraron relaciones tanto con los atributos del paisaje como con algunas especies de coral. La especie *Lebrunia coralligenes* pertenece a este último grupo (tabla 2).

Discusión

Las especies encontradas en este estudio representan el 23.8% del total de las especies registradas hasta la fecha para el Gran Caribe (Carlgren, 1949; Hartog, 1980). Observaciones realizadas por los autores en otras áreas del Caribe colombiano indican que la “alta” diversidad hallada en el Parque Tayrona, no se mantiene en las otras áreas. De igual forma, otros grupos taxonómicos como los crustáceos (Campos, com. pers., INVEMAR) y las algas (Bula, 1985), mantienen el mismo patrón dentro del Parque Tayrona con respecto a las otras áreas del Caribe colombiano.

Los resultados mostraron que las unidades de paisaje en el área coralina del Parque Tayrona dependen básicamente de los corales (cobertura y abundancia) cuya distribución es condicionada, a su vez, principalmente por la profundidad y la exposición al oleaje (Díaz *et al.*, 1996). Los demás atributos del paisaje como esponjas, arena, roca y octocorales, son elementos que en general se encuentran en cualquiera de los paisajes coralinos del Caribe colombiano, de allí que sea poca su contribución a la hora de definir zonas o paisajes en el arrecife cuando se realiza algún tipo de prueba estadística. Algas como *Dyctiota* sp., *Amphiroa* sp. y los céspedes algales, tanto de los paisajes coralinos del parque como de los arrecifes del Caribe colombiano en general, parecen ser especialmente

grupos de anémonas que corresponden a definidos coralline landscapes: typical anemones from shallow reefs (table 1), including just the morphotype 1 of *D. sanctithomae* and typical anemones from the deep reef. This last group would be formed only by the morphotype 2 of *D. sanctithomae* (table 1).

Finally, multiple regression analyses performed for the anemone species, allowed to see that some species were more related to the landscape attributes, such as *Ricordea florida*, *Discosoma sanctithomae*, *Bunodeopsis globulifera*, *Bartholomea annulata*, *Lebrunia danae* and, especially, *Isophellidae* gen. sp.. Other species were more related to some coral species as *Acontiarina* fam. gen. sp., *Alicia* sp., *Halcampacthis* sp. and *Discosoma carlgreni*. In addition, some anemones showed relationships with landscape attributes as well as with several coral species. *Lebrunia coralligenes* belongs to the last group (table 2).

Discussion

The species found in this study represent 23.8% of the total of these species registered to date in the Great Caribbean (Carlgren, 1949; Hartog, 1980). Observations made by the authors in other areas of the Colombian Caribbean indicate that the “high” diversity found at the Tayrona Park is not maintained in other areas. In the same way, other taxonomic groups such as Crustaceans (Campos, pers. comm. INVEMAR) and algae (Bula, 1985), maintain the same pattern inside the Tayrona Park in respect to other areas of the Colombian Caribbean.

Results showed that landscape units in the coralline area of the Tayrona Park depend basically on corals (cover and abundance), whose distribution is conditioned in its turn, mainly to depth and wave exposure (Díaz *et al.*, 1996). The other landscape attributes as sponges, sand, rocks and octocorals are elements that, in general, are found in any of the coralline landscapes of the Colombian Caribbean, thus their contribution is small by the time of zones or landscapes definition on the reef, when any statistical test is done. Algae such as *Dyctiota* sp., *Amphiroa* sp. and sea grasses from the Park’s coralline landscapes as well as from the reefs in the Colombian Caribbean seem to be especially generalists and opportunists. However, if an analysis is done including other kind of more specific algae (Díaz *et al.*, 2000b; Díaz-Pulido and Díaz, 1997), the results obtained can help in determining the landscape of the reef.

The results allowed to establish two groups of anemones, those from the shallow reef and those from the deep one (fig. 3) which correspond to the groups found in the PCA (fig. 2). However, the difference in the abundance of anemones inside the corridors suggests that the species do not only depend on the kind of landscape but as corals, whom they are phylogenetically related (Chen *et al.*, 1995; Fautin and Lowenstein, 1992), every species needs certain environmental conditions for its attachment and permanence. Some of these

Tabla 2. Probabilidad de la co-ocurrencia de las especies más abundantes de anémonas con respecto a la comunidad coralina y algunos atributos del paisaje. Análisis de regresión múltiple por pasos ($\alpha = 0.15$). Resumen de las variables que presentaron relaciones significativas con cada especie de anémona. C+=Coral Muerto; Roc=Roca; Are=Arena; Alg=Algas; Esp=Esponjas; Oct=Octocorales; Pro=Profundidad; Rug=Rugosidad; Abu=Abundancia de colonias; Aag=*Agaricia agaricites*; Cna=*Colpophyllia natans*; Dcl=*Diploria clivosa*; Dla=*Diploria labyrinthiformis*; Mme=*Meandrina meandrites*; Mil=*Millepora* sp.; Pas=*Porites astreoides*; R = coeficiente de regresión para la combinación de variables. Las relaciones significativas (entre 0.05 y 0.01) se señalaron con * y con ** las muy significativas (> 0.01).

Table 2. Probability of the co-occurrence of the most abundant species of anemones in respect to the coralline community and some landscape attributes. Multiple regression analysis by steps ($\alpha = 0.15$). Summary of the variables that showed a significant relation with every anemone species. C+=Dead coral; Roc=Rocks; Are=Sand; Alg=Algae; Esp=Sponges; Oct=Octocorals; Pro=Depth; Rug=Roughness; Abu=Abundance of colonies; Aag=*Agaricia agaricites*; Cna=*Colpophyllia natans*; Dcl=*Diploria clivosa*; Dla=*Diploria labyrinthiformis*; Mme=*Meandrina meandrites*; Mil=*Millepora* sp.; Pas=*Porites astreoides*; R = Regression coefficient for the combination of variables. Significant relationships are marked with * (between 0.05 and 0.01) and with ** those very significant (>0.01).

Atributos del paisaje	R	C+	Roc	Are	Alg	Esp	Oct	Pro	Rug	Abu
Especies de anémonas										
<i>Ricordea florida</i>	0.50			-3.45						
<i>Discosoma sanctithomae</i>	0.58					4.36*				
<i>Bunodeopsis globulifera</i>	0.84	10.49**						-0.03**		-0.04**
<i>Isophellidae gen sp.</i>	0.88		3.46**	5.08**			6.13**		-0.29*	0.06**
<i>Bartholomea annulata</i>	0.79		2.09*						-0.26*	0.04**
<i>Lebrunia danae</i>	0.74					-2.81**	4.25*		-0.26**	
<i>Lebrunia coralligens</i>	0.60							-0.03**		
Especies de coral										
Especies de anémonas	R	Aag	Cna	Dcl	Dla	Mme	Mil	Pas		
<i>Discosoma carlgreni</i>	0.53						4.95*			
<i>Acontiaría fam gen sp.</i>	0.58	-5.99*					4.70*		-7.58*	
<i>Alicia sp.</i>	0.71		-2.73**						9.18**	
<i>Halcampactis sp.</i>	0.82	-4.71**		-2.07*	4.60**					
<i>Lebrunia coralligens</i>	0.71				-4.96*	12.05**				

generalistas y oportunistas. Sin embargo, si se hace un análisis incluyendo otro tipo de algas más específicas (Díaz *et al.*, 2000b; Díaz-Pulido y Díaz, 1997), pueden obtenerse resultados que ayudan a determinar paisajes en el arrecife.

Los resultados permitieron establecer dos grupos de anémonas, las del arrecife somero y las del arrecife profundo (fig. 3), que corresponden con los grupos hallados en el PCA (fig. 2). Sin embargo, las diferencias en abundancia de anémonas al interior de los corredores hacen pensar que las especies no dependen exclusivamente del tipo de paisaje sino que, al igual que los corales con los cuales tienen estrechas relaciones filogenéticas (Chen *et al.*, 1995; Fautin y Lowenstein, 1992), cada especie necesita ciertas condiciones ambientales para su fijación y permanencia. Algunas de estas condiciones son: intensidad lumínica (Sebens, 1976, 1982; Day, 1994), flujo de

condiciones are: light intensity (Sebens, 1976, 1982; Day, 1994), water flux in respect to the shape and consistence of the anemones' body (Koehl, 1977) and shape, size and distribution of crevices in the substrate (Acuña and Zamponi, 1995). This new perspective would lead to infer about the characteristics and favorable environmental conditions, present at different scales that every species prefers. The abundance, size and shape of coral colonies, among others, are the factors that determine the spatial structure of the reef in such a way that high abundances and cover are translated into a higher quantity of spaces or crevices that provide a higher number of shelters. In the reef, anemones will use these spaces according to the structure, scale, size and distribution of each species (Sebens, 1982), which becomes another environmental condition to be considered in the distribution of reef anemones.

agua con respecto a la forma y consistencia del cuerpo de las anémonas (Koehl, 1977), y forma, tamaño y distribución de las grietas en el sustrato (Acuña y Zamponi, 1995). Esta nueva perspectiva permitiría hacer inferencias sobre las características y condiciones ambientales favorables, presentes a varias escalas, que cada especie prefiere. La abundancia, tamaño y forma de las colonias de coral, entre otros, son factores que determinan la estructura espacial del arrecife, de tal suerte que grandes abundancias y coberturas se traducen en mayor cantidad de espacios o grietas que brindan mayor probabilidad de refugios. En el arrecife, estos espacios serán aprovechados por las anémonas de acuerdo a la estructura y escala, en tamaño y distribución, que muestre cada especie (Sebens, 1982), convirtiéndose en otra condición ambiental a tener en cuenta para la distribución de las anémonas de ambientes arrecifales.

No pudo generalizarse un patrón de distribución de las anémonas con respecto a los factores que la determinan, ya que a pesar de que algunas especies mostraron respuestas significativas a algunas variables ambientales, como es el caso de *B. annulata* y *R. florida* al porcentaje de arena por corredor, estas respuestas no se presentan en la misma dirección (tabla 2). La variedad de respuestas encontradas en las relaciones son un indicador de la diversidad de formas de vida que exhiben las anémonas. *B. globulifera*, *B. annulata* e *Isophellidae* gen sp., los cuales por ejemplo, pueden estar estrechamente relacionadas con la estructura del paisaje pues se relacionaron significativamente con algunos de los factores que en el PCA permitieron diferenciar los paisajes arrecifales tales como profundidad, abundancia de colonias y rugosidad (tabla 2).

Las especies *Alicia* sp. y *Halcampactis* sp. se relacionaron con algunas especies de coral (tabla 2), sugiriendo que pueden depender en mayor medida de la comunidad coralina que de la estructura general del paisaje arrecifal. Un caso especial fue *L. coralligens*, que presentó relaciones significativas con atributos del paisaje y con contadas especies de coral, indicando una distribución menos generalizada, dado que es más dependiente de las áreas coralinas en conjunto, que las otras especies.

El análisis de regresión también reflejó el ámbito de distribución de las anémonas observadas. Para algunas especies, su distribución estuvo restringida por un aumento en la profundidad (ver *Bunodeopsis globulifera* y *Lebrunia coralligens*, tabla 2), otras dependieron más de la disponibilidad del tipo de sustrato, ya sea éste duro o de bolsillos de arena entre las colonias de coral como *Ricordea florida* y *Bartholomea annulata*, respectivamente, confirmando los resultados de Sebens (1976) en cuanto a las preferencias de las anémonas.

Por otra parte, los resultados de las relaciones mostraron que existe mayor probabilidad de encontrar a *Bunodeopsis globulifera* en ambientes con baja abundancia de colonias de coral (tabla 2). Sin embargo, las observaciones mostraron que su principal sustrato de fijación fueron los octocorales. Por lo tanto, bajas abundancias de colonias de coral deben significar ambientes de intensa hidrodinámica, donde pueden dominar los octocorales, o ser éstos más conspicuos que las colonias de

It could not be established a general trend in the distribution of anemones regarding the factors that determine their distribution. Despite the fact that some species showed significant responses to several environmental variables as is the case of *B. annulata* and *R. florida* to the percentage of sand by corridor, these responses do not occurred in the same direction (table 2).

The variety of responses found in the relationships is an indicator of the diversity of living forms exhibited by the anemones. As an example, *B. globulifera*, *B. annulata* and *Isophellidae* gen. sp. can be closely related to the landscape structure since they were significantly related to some of the factors that allowed differentiating reef landscapes in the PCA such as depth, colonies abundance and roughness (table 2).

The species *Alicia* sp. and *Halcampactis* sp. were related to some coral species (table 2), suggesting that they can depend mainly on the coralline community rather than on the general structure of the reef landscape. A special case was *L. coralligens*, that showed a significant relationship with landscape attributes and few number of coral species, which indicates a less generalized distribution, as it is more dependent on the coralline areas, as a group, than on the other species.

The regression analysis also showed the distribution of the anemones studied. For some species, their distribution was restricted by an increase in depth (see *Bunodeopsis globulifera* and *Lebrunia coralligens*, table 2), others depended more on the substrate availability, either hard or sandy areas between coral colonies (*Ricordea florida* and *Bartholomea annulata*, respectively, table 2), confirming the results obtained by Sebens (1976) about anemones preferences.

On the other hand, the results of the relationships showed that there is a higher probability of finding *Bunodeopsis globulifera* in environments with low abundance of coral colonies (table 2). However, observations showed that its main attachment substrate were octocorals. Therefore, low abundances of coral colonies should mean environments of high hydrodynamics, where octocorals could dominate or be more frequent than coral colonies (Sánchez *et al.*, 1997). In the case of the Tayrona Park a higher abundance of octocorals was observed in environments of high hydrodynamics, mainly rocky areas, or with a high percentage of dead coral. Nevertheless, there was not a significant relation with high cover of octocorals, suggesting that octocorals work as elevated substrate's surfaces that allow a better access to the resources of the water column. Therefore, environments with low coral covers or less developed, are also favorable for the presence of this species.

Significant regressions were expected between cryptic species such *Lebrunia coralligens*, *L. danae* or *Bartholomea annulata* and the roughness index. However, results did not show such an association for *L. coralligens* since the measure used to determine roughness (chains with 2-cm links) could

coral (Sánchez *et al.*, 1997). En el caso del Parque Tayrona se observó mayor abundancia de octocorales en ambientes de intensa hidrodinámica, sitios predominantemente rocosos o con un alto porcentaje de coral muerto. No obstante, no se presentó una relación significativa con altas coberturas de octocorales, sugiriendo que los octocorales funcionan como superficies elevadas del sustrato que permiten mayor acceso a los recursos de la columna de agua y que, en esa medida, los ambientes con bajas coberturas de coral, o menos desarrollados, son también más favorables para la presencia de esta anémona.

Se esperaban regresiones significativas entre especies crípticas tales como *Lebrunia coralligenis*, *L. danae* o *Bartholomea annulata*, y el índice de rugosidad del fondo. Sin embargo, los resultados no mostraron tal relación para *L. coralligenis*, pues la medida usada para determinar rugosidad (cadenas con eslabones de 2 cm) pudo detectar variaciones en la escala de los decímetros, como en las grietas en las que se encuentran *L. danae* y *B. annulata*. En escalas menores, como fue el caso de las grietas usadas por *L. coralligenis*, estas variaciones no fueron detectadas.

En conjunto, las regresiones obtenidas entre las variables ambientales y las especies de anémonas permitieron deducir los rangos ambientales en los que se esperaría encontrar a cada especie, dentro de las dos unidades de paisaje establecidas para las áreas coralinas del Parque Tayrona.

Agradecimientos

Nuestros sinceros agradecimientos a la doctora Daphne Fautin (*Kansas University*) por la confirmación de los géneros y especies de algunos de los morfotipos obtenidos y a todos aquellos que de una u otra manera participaron en el desarrollo de este trabajo. Asimismo a los revisores anónimos por las correcciones efectuadas al texto. Esta investigación fue posible gracias al apoyo logístico y económico del Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras –INVEMAR–, y del Instituto Colombiano para el Desarrollo de la Ciencia y la Tecnología –COLCIENCIAS– en el marco del proyecto código 210509–10401. Contribución N° 720 del INVEMAR.

Referencias

- Acuña, F. y Zamponi M. (1995). Ecología de anémonas intermareales, densidad y autoecología de *Phymactis clemactis* Dana 1849 (Anthozoa: Actiniaria). *Cien. Mar.* 21(1): 1–12.
- Atwood. (1977). La oceanografía regional con respecto a los problemas actuales y futuros de contaminación y de los recursos vivos. COI. Inf. Reuniones de trabajo. Vol. II. UNESCO.
- Ayre, D.J. (1987). The formation of clonal territories in experimental populations of the sea anemone *Actinia tenebrosa*. *Biol. Bull.* 172: 178–186.
- Bak, R.P.M. y Borsboom J.L.A. (1984). Allelopathic interaction between a reef coelenterate and benthic algae. *Oecologia* (Berlín). 63: 194–198.

detect variations at a decimeters scale, as in the crevices where *L. danae* and *B. annulata* were found but, at lower scales, as was the case of the crevices used for *L. coralligenis*, they were not detected.

All together, the regressions obtained between environmental variables and anemone species allowed deducing the environmental ranges in which each species would be expected to be found, in both landscape units established for the coralline areas of the Tayrona Park.

Acknowledgements

Our sincere gratitude to Dr. Daphne Fautin (*Kansas University*) for the confirmation of the genera and species of some of the morphotypes obtained and to all whom, in any way, participated in the development of this work. Also, to the anonymous reviewers who helped in the correction of the text. This research was possible thanks to the logistic and economic support by the Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras –INVEMAR–, and the Instituto Colombiano para el Desarrollo de la Ciencia y la Tecnología –COLCIENCIAS–, project code: 210509–10401. Contribution No. 720 from INVEMAR.

English translation by Adrián R. López G.

- Bula, M.G. (1985). Un núcleo nuevo de surgencia en el Caribe Colombiano detectado en correlación con las macro algas. *Bol. Ecol.: Ecos. Trop.*(12): 2–26.
- Carlgren, O. (1949). A survey of the Ptychodactaria, Corallimorpharia and Actiniaria with a preface by T. A. Stephenson. *K. Svenska Vet. Akad. Handl.* (1): 1–121.
- Carpenter, K.E., Miclat R.I., Alvalaejo V.D. y Corpus V.T. (1981). The influence of substrate structure on the local abundance and diversity of Philippine reef fishes. *Proc. 4th Int. Coral Reef Symp.* 2: 497–502.
- Chadwick, N.E. (1987). Interspecific aggressive behavior of the Corallimorpharian *Corynactis californica* (Cnidaria: Anthozoa): effects on sympatric corals and sea anemones. *Biol. Bull.* 173: 110–125.
- Chen, C., Odorico D., Ten Lohuis M., Veron J. y Miller D. (1995). Sytematic relationships within the Anthozoa (Cnidaria: Anthozoa) using the 5'-end of the 28s rDNA. *Mol. Phyl. Evol.* 4(2), June: 175–183.
- Chintiroglou, C. y Koukouras A. (1992). The feeding habitats of three Mediterranean Sea anemone species, *Anemonia viridis* (Forsk.), *Actinia equina* (Linnaeus) and *Cereus pedunculatus* (Pennant). *Helgoländer weiss Meeresunters.* 46: 53–68.
- Clarke, K.R. y Warwick R.M. (1994). Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. *Natural Environment research Council, U.K.* 144pp.
- Crawford, J.A. (1992). Acclimation of the shrimp, *Periclimenes anthophilus* to the giant sea anemone, *Condylactis gigantea*. *Bull. Mar. Sci.* 50(2): 331–341.
- Day, R.J. (1994). Algal symbiosis in *Bunodeopsis*: Sea Anemones with "auxiliary" structures. *Biol. Bull.* 186: 182–194.

- Díaz, J.M., Díaz-Pulido G., Garzón-Ferreira J., Geister J., Sánchez J.A. y Zea S. (1996). Atlas de los arrecifes coralinos del Caribe colombiano. I. Complejos arrecifales oceánicos. Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras "Jose Benito Vives de Andreis"—INVEMAR. Serie publicaciones especiales. N° 2. Santa Marta. 83p.
- Díaz, J.M., Barrios, L.M., Cendales, M.H., Garzón-Ferreira, J., Geister, J., López-Victoria, M., Ospina, G.H., Parra-Velandia, F., Pinzón, J., Vargas-Angel, B., Zapata, F.A. y Sea, S. (2000a). Áreas coralinas de Colombia. Publicación especiales No. 5, INVEMAR, Santa Marta, Colombia. 176 pp. En prensa.
- Díaz, J.M., Díaz-Pulido G. and Sánchez J.A. (2000b). Distribution and structure of the southernmost Caribbean coral reefs: Golfo de Urabá, Colombia. *Scientia Marina*. En prensa.
- Díaz-Pulido, G. y Díaz J.M. (1997). Algal assemblages in lagoonal reefs of Caribbean Oceanic Atolls. *Proceedings 8th International Coral Reef Symposium, Panama*, 1: 827–832.
- Duyf, F.C. Van. (1985). Atlas of the living reefs of Curaçao and Bonaire (Netherlands Antilles). Ed. Foundation for Cultural Cooperation. Netherlands. 38 pp.
- Elliott, J. y Cook C.B. (1989). Diel variation in prey capture behavior by the Corallimorpharian *Discosoma sanctithomae*: mechanical and chemical activation of feeding. *Biol. Bull.* 176: 218–228.
- Fautin, D.G. (1991). The anemonefish symbiosis: what is known and what is not. *Symbiosis*. 10: 23–46.
- Fautin, D. y Lowenstein J. (1992). Phylogenetic relationships among scleractinians, actinians and corallimorpharians (Coelenterata: Anthozoa). *Proceedings of the Seventh International Coral Reef Symposium, Guam*. vol 2. 665–670.
- Francis, L. (1988). Cloning and aggression among sea anemones (Coelenterata: Actiniaria) of the rocky shore. *Biol. Bull.* 174: 241–253.
- Garzón-Ferreira, J. y Cano M. (1990). Los ecosistemas marinos litorales y su distribución. 118–136. En: Díaz, J. (Ed.). Estudio ecológico integrado de la zona costera de Santa Marta y Parque Nacional Natural Tayrona. INVEMAR, Santa Marta, 439 pp.
- Hanlon, R.T., Hixon R.F. y Smith D.G. (1983). Behavioral associations of seven West Indian reef fishes with sea anemones at Bonaire, Netherlands Antilles. *Bull. Mar. Sci.* 33(4): 928–934.
- Hartog, J.C. Den. (1980). Caribbean shallow water Corallimorpharia. *Zoologische Verhandelingen*. 176: 83pp.
- Hosmer, D.W. y Lemeshow S. (1989). *Applied Logistic Regression*. John Wiley & Sons, U.S.A., 307 pp.
- Koehl, M.A.R. (1977). Effects of sea anemones on the flow forces they encounter. *J. Exp. Biol.* 69: 87–105.
- Loya, Y. (1978). Plotless and Transect Methods. En: *Coral Reefs: Research Methods*. Paris. UNESCO. P. 197–217.
- Manjarres, A.G. (1977). Contribución al conocimiento de las Actinias en la región de Santa Marta. *An. Inst. Inv. Mar. Punta Betín.* (9): 141–156.
- Manjarres, A.G. (1978). Nuevos encuentros de Actinias (Hexacoralia) en la región de Santa Marta, Colombia. *An. Inst. Inv. Mar. Punta Betín.* (10): 127–132.
- Manjarres, A.G. (1979). Ecological aspects of Corallimorpharia and Actiniaria in the region of Santa Marta. *Proc. Assoc. Isl. Mar. Lab. Caribb.* p. 32.
- Marsh, L.M., Bradbury R.H. y Reichelt R.E. (1984). Determination of the physical parameters of coral distributions using line transect data. *Coral Reefs*. 2: 175–215.
- Miles, J.S. (1991). Inducible agonistic structures in the tropical Corallimorpharian, *Discosoma sanctithomae*. *Biol. Bull.* 180: 406–415.
- Ramirez, G. (1990). Evaluación de los parámetros y su relación con la surgencia de aguas costeras: Díaz, J. M. Ed. Estudio ecológico integrado de la zona costera de Santa Marta y Parque Nacional Natural Tayrona. Inf. Final. Proy. INVEMAR, Santa Marta. pp. 19–76.
- Sánchez, J.A., Díaz J.M. y Zea S. (1997). Gorgonian communities in two contrasting environments on oceanic atolls of the Southwestern Caribbean. *Bull. Mar. Sci.* 61(2): 453–465.
- Sebens, K.P. (1976). The ecology of Caribbean Sea Panama: utilization of space on a coral reef. *Coelenterate ecology and behaviour*. G.O. Mackie ed. p. 67–77.
- Sebens, K.P. (1982). Competition for space: growth rate Reproductive output and escape in size. *Amer. Nat.* 120(2): 189–197.
- Smith, B.L. y Potts D.C. (1987). Clonal and solitary anemones (Anthopleura) of Western North America: population genetics and systematics. *Mar. Biol.* 94(4): 537–546.
- Warding, B. y Sánchez H. (1989). The coral formations and their distributional pattern along a wave exposure gradient in the area of Santa Marta, Colombia. *Medio Ambiente* 10(2): 61–68.