

**CENTRO DE INVESTIGACION CIENTIFICA Y DE
EDUCACION SUPERIOR DE ENSENADA**

**EFFECTO SELECTIVO DEL DISTURBIO EN PO-
BLACIONES DE ANEMONAS DE LA BAHIA DE
TODOS SANTOS, B. C.**

**T E S I S
MAESTRIA EN CIENCIAS**

J. Gabriel Pineda Aguilar

RESUMEN de la tesis de Jesús Gabriel Pineda Aguilar, presentada como requisito parcial para la obtención del grado de MAESTRO EN CIENCIAS EN OCEANOLOGIA con opción en ECOLOGIA MARINA.

Ensenada, Baja California, México. Noviembre de 1986.

EFECTO SELECTIVO DEL DISTURBIO EN
POBLACIONES DE ANEMONAS DE LA BAHIA
DE TODOS SANTOS, BAJA CALIFORNIA,
MEXICO.

Resumen aprobado por: _____

MC. ANAMARIA ESCOFET

Director de Tesis

Se realizó un estudio experimental sobre el efecto de la desecación y enterramiento por arena en la susceptibilidad y comportamiento de anémonas de la Bahía de Todos Santos, B.C. Se compararon: 1) actinias que forman clones (Anthopleura elegantissima) y actinias solitarias, un probable par de especies gemelas (Francis, 1979); 2) forma agregada y forma

errante de la especie que forma clones y 3) individuos grandes e individuos chicos de la especie solitaria.

Se sometió a prueba una hipótesis que señala que la movilidad y el tamaño son atributos importantes para evadir ciertos tipos de disturbios. La hipótesis explica y predice, parcialmente, la presencia y distribución de formas (errantes y agregados clonales), tamaños (solitarias chicas y grandes) y especies en hábitats con diferentes regímenes de disturbio.

Las actinias errantes fueron más susceptibles que los agregados clonales ante la desecación, y reaccionaron ante este rigor con mayor movilidad que los clones. Ante el enterramiento prolongado en arena, las errantes y clones presentaron susceptibilidades similares. Las tasas de evasión ante el disturbio por enterramiento en arena fueron similares en los clones y las errantes. Las actinias solitarias chicas fueron más susceptibles a la desecación que las actinias solitarias grandes. Las primeras reaccionaron a este rigor con mayor movilidad, pero las actinias solitarias grandes no incrementaron su movilidad. Ante el enterramiento prolongado en arena, las solitarias chicas fueron más susceptibles que las grandes, y las primeras reaccionaron con mayor movilidad. Las actinias solitarias grandes evadieron el enterramiento por alargamiento de su columna. Las actinias que forman clones resisten el disturbio por desecación cuando su configuración es

agregada. La alta movilidad en anémonas solitarias chicas, y el mayor tamaño en las actinias solitarias grandes, fueron fundamentales para una mayor evasión al disturbio por arena.

Los resultados experimentales apoyan lo sugerido por Francis (1979), que actinias que forman clones y actinias solitarias son especies distintas.

CENTRO DE INVESTIGACION CIENTIFICA Y EDUCACION SUPERIOR
DE ENSENADA, B.C.

DIVISION DE OCEANOLOGIA

EFECTO SELECTIVO DEL DISTURBIO EN
POBLACIONES DE ANEMONAS DE LA BAHIA
DE TODOS SANTOS, BAJA CALIFORNIA,
MEXICO.

T E S I S
que como requisito parcial para
obtener el grado de Maestro en Ciencias
en Ecología Marina

PRESENTA

JESUS GABRIEL PINEDA AGUILAR.

ENSENADA, B.C. Noviembre de 1986

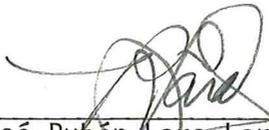
TESIS APROBADA PARA SU DEFENSA POR:



M.C. Anamaría Escofet Giansone, Director del Comité



Dr. Alberto Carvacho Bravo, Miembro del Comité



Dr. José Rubén Lara Lara, Miembro del Comité



M.C. Arturo Velázquez Ventura, Miembro del Comité



M.C. Gregory Hammann, Jefe del Departamento de Ecología Marina



Dr. José Rubén Lara Lara, Director Interino de la División de Oceanología



M.C. Cuauhtémoc Nava Button, Director Académico Interino

Tesis presentada en Noviembre 28, 1986

A mi padre; el me enseñó a buscar y tejer redes.

A Erika, lo más íntimo a mi ser.

A mi madre y mis hermanos: Cocó, Mariana, Agustín,
Guadalupe y Juan Manuel, porque tenemos un
"compromiso intrínseco de agregación".

AGRADECIMIENTOS

A Erika, quién me ayudó en todos los experimentos y mucho más; su gran espíritu, sentido común y pasión por la excelencia fueron una sólida base donde pude desarrollar mi trabajo práctico e intelectual.

A los profesores de Ciencias Marinas Y CICESE que dieron lo mejor de sí mismos al dar un curso. Por su apoyo, honradez y excelencia, al Dr. Alejandro Chagoya. Aunque he tenido excelentes maestros, él fué el mejor.

Al Dr. Alberto Carvacho porque en su laboratorio me instruí en el oficio de investigador, fomentó mi interés por el bentos y de él oí por primera vez la palabra "especiación".

A Anamaría Escofet por su gran apoyo y confianza durante 3 años. Ella me enseñó las bases de la Ecología. Mona siempre estuvo dispuesta a ayudar y discutir a costa de su propio tiempo.

A la Dra. Joan Stewart quién me acompañó a nuestras zonas inundadas por arena y me llevó a ver actinias a Point Loma, E.U.; al Dr. Stuart Hurlbert quién identificó un "clásico ejemplo de pseudoreplicación" en mis primeros diseños

experimentales y sugirió alternativas. Sin embargo, el circuito de nuestra comunicación podría haber sido deformado al empeñarnos en hablar él en español y yo en inglés.

El Dr. Paul Dayton corrigió mi anteproyecto de tesis de tal manera que sus sugerencias amplificaron y modificaron sustancialmente la perspectiva de mi investigación; sus sugerencias fueron importantísimas en este trabajo. Su afición por las anémonas y sus estimulantes cartas fueron factores decisivos que me dieron confianza en mi investigación.

A Jorge Casián por soportar a las anémonas y a mí durante tanto tiempo; el facilitó el trabajo práctico con muy buena voluntad.

A Cuauhtémoc León, Roberto Inclán, Roberto Márquez, y especialmente a Lalo Aguirre por acompañarme y ayudarme. A Tito y Don Félix y especialmente a Gabino, por su buen humor y sentido común, tan necesario entre los que se dedican a la ciencia; Lulú Vázquez me ayudó con unas mediciones de oxígeno.

A las anémonas, ¿qué les podría agradecer?; ellas están mas allá de nuestras divagaciones.

Trataré con empeño no cometer los mismos errores que tanto critiqué. Auén.

Contenido

	Página
I INTRODUCCION	1
I.1 Hipótesis	10
I.2 Desglose y algunas deducciones de la hipótesis	12
II MATERIALES Y METODOS	15
II.1 Trabajo de Campo	15
II.1.1 Distribución de las anémonas solitarias	15
II.2 Trabajo de Laboratorio	18
II.2.1 Recolección y distinción de las actinias utilizadas en los experimentos de laboratorio	18
II.2.2 Experimentos y Análisis de Datos	21
II.2.2.1 Experimentos de Desección	23
II.2.2.1.1 Susceptibilidad a la Desección	24
II.2.2.1.2 Comportamiento ante la Desección	25

II.2.2.2 Análisis de datos de los experimentos de desecación	29
II.2.2.3 Experimentos con Arena	30
II.2.2.3.1 Comportamiento con Arena	30
II.2.2.3.2 Prolongación de los experimentos de comportamiento con arena: experimentos de susceptibilidad	33
II.2.2.4 Análisis de Datos de los experimentos de arena	34
III RESULTADOS	35
III.1 Trabajo de Campo	35
III.1.1 Distribución de las Anémonas Solitarias	35
III.2 Experimentos de Laboratorio	37
III.2.1 Experimentos de Desecación	37
III.2.1.1 Susceptibilidad a la Desecación	37
III.3.2.1.2 Comportamiento ante la Desecación	38
III.2.2 Experimentos con Arena	44
III.2.2.1 Comportamiento con Arena	44
III.2.2.2 Enterramiento prolongado	52

	Página
IV DISCUSIONES	53
IV.1 Experimentos de Desección	53
IV.1.1 Anémonas agregadas en clon y errantes	55
IV.1.2 Anémonas solitarias chicas y grandes	58
IV.2 Experimentos con arena	60
IV.2.1 Anémonas agregadas en clon y errantes	61
IV.2.2 Anémonas solitarias chicas y grandes	63
IV.3 Anémonas que forman clones y anémonas solitarias	65
V CONCLUSIONES	75
VI LITERATURA CITADA	78

LISTA DE FIGURAS.

Figura	Página
1.- Localización del área de estudio. (Tomado de García y Chee, 1976).	17
2.- Proporciones de anémonas pequeñas por microhábitat, para diferentes localidades susceptibles de ser inundadas por arena. (N = número total de anémonas por microhábitat).	36
3.- Movimiento de los diferentes tipos de anémonas en las dos condiciones de desecación. (Promedios y 2 desviaciones estándar; N = 3 en todos los casos salvo en solitarias grandes, donde N = 4).	39
4.- Movimiento de los diferentes tipos de anémonas en las dos condiciones de desecación. (Promedios y 2 desviaciones estándar; datos transformados como $\log(x+1)$; N = 3 en todos los casos, salvo en solitarias grandes donde	

Cont. LISTA DE FIGURAS

Figura	Página
N = 4).	40
5.- Proporciones de actinias que evadieron y que no evadieron el disturbio por arena (Promedio y + 1 desviación estándar). Líneas verticales () = enterramiento; líneas diagonales (///) = desprendimiento; en blanco () = evasión exitosa.	44
6.- Proporción de actinias (clones; errantes; solitarias chicas) que evadió el disturbio por arena ("adición de arena") montando por el sustrato, y proporción de actinias que en la respectiva condición "sin adición de arena" montó la mínima distancia correspondiente como para evadir el disturbio por arena. (Promedios y 2 desviaciones estándar).	47

LISTA DE TABLAS

Tabla	Página
I.- Tratamientos experimentales realizados en este estudio. Cada "condición" con cada "tipo de actinias" generó un tratamiento.	23
II.- Supervivencia de los distintos tipos de actinias en los experimentos de susceptibilidad a la desecación.	37
III.- Experimentos de comportamiento a la desecación. Resultados del análisis de varianza de 2 vías para las anémonas pequeñas (clones, errantes, solitarias chicas) y de una vía para las solitarias grandes. (ns = $p > 0.05$; * = $p < 0.05$; ** = $p < 0.01$; *** = $p < 0.001$. En las pruebas LSD a priori, el nivel de confianza utilizado fué del 95%).	42
IV.- Prueba no paramétrica de comparaciones entre grupos Kruskal-Wallis (H) y pruebas no	

Tabla	Página
<p>paramétricas de comparaciones <i>a posteriori</i> STP (Us). Comparación entre las proporciones de anémonas pequeñas (clones, errantes y solitarias chicas) que evadieron el disturbio. Las pruebas STP fueron realizadas al 95% de confianza.</p>	45
<p>V.- Comportamiento de cada actinia en los clones (9 clones, 7 actinias por clon) ante el disturbio por arena. (M = actinias que montaron por la pared, incluyendo aquellas que se desprendieron poco antes de acabar el experimento [movimiento vertical mínimo = 78 mm]; D = actinias que se desprendieron al inicio del experimento; E = actinias que quedaron enterradas, incluso aquellas que se movieron un poco [movimiento vertical máximo = 11 m]). Se incluyen anémonas que se alejaron horizontalmente del sustrato vertical. Unidades experimentales ordenadas por conveniencia.</p>	49
<p>VI.- Proporción de anémonas vivas después de 29 días de enterramiento en arena. (N = número de unidades experimentales).</p>	50

I INTRODUCCION

Los disturbios son eventos de origen biótico o abiótico que destruyen biomasa (Dethier, 1984). Recientemente han sido considerados importantes factores estructuradores de comunidades marinas, como arrecifes coralinos (Connell, 1978), áreas templadas submareales (Ayling, 1981; Dayton y Tegner, 1984) y zonas intermareales rocosas y arenosas, incluyendo pozas de mareas (Taylor y Littler, 1982; Littler *et al.*, 1983; Woodin, 1981; Dethier, 1984).

Sutherland (1981) considera que los disturbios pueden añadir o sustraer especies o modificar densidades, y que no necesariamente deben de ser agentes de mortalidad; los clasifica de acuerdo a su intensidad: el disturbio de Tipo I no afecta la estructura del conjunto adulto residente; el de Tipo II causa un cambio a la estructura de la comunidad, pero después de un tiempo dado retorna a su estado original, y el de Tipo III afecta permanentemente el conjunto residente, de tal manera que se establece un nuevo conjunto residente.

En la zona intermareal, se han identificado varios agentes de disturbio: el efecto de los troncos lanzados sobre bancos de mejillón (Dayton, 1971), el efecto destructor de las marejadas (Paine y Levin, 1981), la depositación de arena (Taylor y Littler, 1982; Littler *et al.*, 1983; Stewart,

1983), altas temperaturas y hordas de lapas (Dethier, 1984) y liebres marinas (obs. pers.). Para una revisión del efecto del disturbio en las comunidades intermareales, ver Sousa (1985).

En la zona intermareal rocosa, arrecifes coralinos y otras comunidades en donde el sustrato es el recurso limitante para especies sésiles, y además existe una jerarquía competitiva, el disturbio permite la coexistencia en el espacio y en el tiempo de muchas especies que sin disturbio serían excluidas por el dominante competitivo. Los disturbios pueden operar removiendo a los competidores de mayor jerarquía, permitiendo la presencia de otras especies, hasta la nueva monopolización por el dominante. El patrón de disturbio y recuperación es característico de especies taxonómicamente tan diferentes como mejillones y tunicados (Paine y Suchanek, 1983). Este fenómeno es frecuente en las pozas de mareas de Washington, en donde los disturbios son eventos comunes (en promedio uno por cada 18-20 meses por poza) y esto se refleja en un alto porcentaje de pozas en las cuales no existe dominante (Dethier, 1984).

Hay evidencia de que las dos componentes del disturbio (frecuencia e intensidad) pueden determinar el destino de una población. Paine (1979) encontró que la palma marina *Postelsia palmaeformis* requiere de disturbios moderados, predecibles, que le proporcionan sustrato al limpiar de mejillones un área, pudiendo así mantener poblaciones a largo plazo, mientras que es incapaz de invadir y persistir en áreas devastadas

ocasionalmente por catástrofes. Por otro lado, el disturbio podría haber influido en las estrategias de vida de los mejillones *Mytilus californianus* y *M. edulis* (Suchanek, 1981).

En una comunidad, diferentes especies tienen diferentes susceptibilidades al disturbio. Mientras que las especies sésiles se encuentran a merced del disturbio, las especies móviles podrían sustraerse de sus efectos. La movilidad, como estrategia para evadir los disturbios, ha recibido poca atención, y sólo se le ha mencionado incidentalmente; por ejemplo, Littler *et al.* (1983), mencionan que el gastrópodo *Tegula funebris* escapa consistentemente de inundaciones de arena moviéndose a sitios libres de este disturbio. Hasta ahora, los estudios de disturbio han enfocado principalmente a conjuntos de especies sésiles (Sousa, 1985); por ejemplo, Connell (1978) menciona que su argumento de que la alta diversidad de plantas y corales en el trópico se mantiene debido a un estado de desequilibrio era aplicable sólo a especies sésiles, desconsiderando a especies móviles como insectos, aves, peces y cangrejos que utilizan esas estructuras como alimento o refugio. A menudo, las especies móviles no son consideradas en los trabajos de revisión sobre el disturbio (Connell y Keough, 1985; Sousa, 1985) lo que podría deberse a que en especies sésiles hay mayor información y son más fáciles de estudiar (Sousa, 1984).

También se ha visto que la susceptibilidad al disturbio varía de acuerdo al tamaño de los organismos: en localidades intermareales expuestas, los invertebrados más grandes podrían ser más susceptibles al oleaje que los pequeños (Denny *et al.*, 1985). Contrariamente, y en especial para las actinias, los organismos más pequeños serían más susceptibles que los grandes a la desecación (Ottaway, 1973; 1979) y a la depredación (Anett y Pierotti, 1984). Asimismo, hay diferencias de susceptibilidad relacionadas con el estado de agregación: los organismos coloniales son más susceptibles que los solitarios al rigor de la desecación, al enterramiento por sedimentos y a la movilidad del sustrato (Jackson, 1977). Sin embargo, las agregaciones de *Anthopleura elegantissima* son menos susceptibles a la desecación que los individuos (módulos) aislados (Hart y Crowe, 1977).

Para enfrentar la variabilidad ambiental, las actinias, en general, no tienen un sistema nervioso suficientemente elaborado (p. ej., percepción visual) para generar un modelo abstracto del entorno, y en consecuencia, la ocurrencia de estímulos "clave" serían muy importantes (Pantin, 1965). Algunas de las respuestas a estos estímulos "clave" podrían ser de comportamiento; los diversos comportamientos registrados en estas anémonas incluyen: 1) desprendimiento espontáneo del sustrato, asociado a la presencia de depredadores (Waters, 1973) y condiciones rigurosas (Francis, 1976); 2) comportamiento agonístico entre diferentes genotipos (Francis,

1973b); 3) movimiento (desplazamiento), que sería una respuesta a la depredación (Waters, 1973) y principalmente un mecanismo de selección de hábitat (Sebens, 1982) a veces asociado a la fototaxis (Pearse, 1974a), a concentraciones de oxígeno (Fredericks, 1976) o a un efecto de la agresión entre genotipos (Francis, 1973b); 4) contracción y expansión, asociado al fotoperíodo (Pearse, 1974b).

Anthopleura elegantissima (Brandt, 1835) (Anthozoa; Actinaria) es una anémona abundante en el intermareal rocoso de las costas del Pacífico Norte americano, con un rango de distribución de Alaska a Baja California (Hand, 1955; Francis, 1979).

Anthopleura elegantissima ocurre de dos formas: agregada (clones, individuos genéticamente idénticos), y solitaria. La forma clonal presenta reproducción asexual y sexual, es de tamaño más pequeño que las solitarias y habita más alto en el intermareal (Francis, 1979); además, resiste la desecación por el efecto de su gregarismo, que las hace perder menos agua, y por una capa de conchilla adherida a sus papilas verrucosas (Hart y Crowe, 1977). La forma solitaria sólo se reproduce sexualmente, habita áreas más protegidas, con cierto contenido de arena (Hand, 1955). Las solitarias grandes también habitan áreas expuestas, junto a su congénere *Anthopleura xanthogrammisa* (obs. pers.). Ambas formas tienen distribuciones geográficas diferentes: la forma clonal, con un

rango de Alaska a Baja California, pero la solitaria sólo desde Bodega Head, California, a Baja California. Además, presentan fenotipos diferentes para las mismas localidades, por lo que Francis (1979) ha sugerido que se tratan de especies gemelas; Sebens (1984) señala que la forma solitaria podría ser un módulo (individuo) clonal que habría cesado de dividirse.

No se conoce la relación exacta entre la forma solitaria grande y la forma clonal (Carefoot, 1977; Francis, 1979; Sebens, 1983). Se han considerado algunas respuestas: Sebens (1979) creó un modelo que predice que el grado de agregación y tamaño de los individuos está relacionado con la frecuencia y tamaño de las presas, y sugiere (Sebens, 1980) que si los clones y las solitarias fueran la misma especie, las solitarias grandes podrían ser producidas por un régimen de alimentación continuo; Francis (1979) señala que las diferencias de agregación y tamaño podrían deberse a la depredación, competencia y resistencia de los clones a la desecación; Waters (1973) considera que la ocurrencia de las agregaciones podría ser una adaptación a la depredación.

Para *Actinia lenebrosa*, Ayre (1983) documentó la formación de agregaciones singénicas por medio de la agresión entre genotipos. Sin embargo, Brace y Quicke (1986) encontraron que el comportamiento agonístico en *Actinia equina* no funciona de manera similar, debido a que las agregaciones estaban formadas por varios genotipos.

En este trabajo se considera que existen tres formas diferentes de actinias: 1) la forma clonal, representada por un grupo agregado de individuos genéticamente idénticos; 2) las errantes, representadas por un individuo de la especie anterior pero aislado, no agregado, producto de la reproducción sexual que aun no habría formado clones, o miembros de un clon que pudieran haberse desagregado, y 3) la forma solitaria, probablemente otra especie diferente a la anterior, que alcanza grandes tamaños y no presenta reproducción asexual (Francis, 1979; P.K. Dayton, com.pers.). A estas clases las referiremos como clones, "errantes" y solitarias, respectivamente.

La forma solitaria y la clonal son tolerantes a cierto tipos de disturbio, siendo los más estudiados desecación, arena y depredación. Otros disturbios (golpeteo por rocas, contaminación) se reconocen importantes pero no han recibido suficiente atención.

Dayton (1971) sugiere que la distribución de ~~A. elegantisima~~ *A. elegantisima* clonal pareciera estar parcialmente limitada por el rigor de la desecación, y que la hipótesis más aproximada que explicaba algunos de sus resultados era que las anémonas responden a la desecación incrementando su movimiento hasta encontrar un sitio protegido de tal rigor. Francis (1979) menciona que el vivir en grupo, aunque les reduce movilidad, disminuye el efecto de la desecación, asegurándose así un microhábitat húmedo. Los resultados de Hart y Crowe (1977; fig. 13-14) no falsan la hipótesis de que los clones son más

resistentes que individuos aislados (para las razones de utilizar precisamente el verbo falsar, ver Popper, 1962). Ottaway y Thomas (1973) encontraron que los juveniles de la anémona australiana *Actinia tenabrosa* morían por deshidratación en acuarios, cuando no reaccionaban al quedar descubiertas, y Ottaway (1979) reporta mortalidades por desecación en el campo. La desecación es capaz de matar a *A. elegantissima* en Washington, E.U.A (Dayton, 1971).

La forma clonal resiste el disturbio por arena, fenómeno que no es raro en algunas zonas intermareales rocosas de California (Taylor y Littler, 1982; Stewart, 1983) y Baja California (obs. pers.); Littler *et al.* (1983) mencionan que para enterramientos someros, "los clones de *A. elegantissima* ... extendían con desenfado su columna con tal de mantener tentáculos y discos orales en la superficie". Taylor y Littler (1982) mencionan que las anémonas en clon podrían soportar enterramientos por 3 meses o mas. La forma solitaria también puede vivir semienterrada en la arena (Hand, 1955; obs. pers.). Presumiblemente, las anémonas descubiertas estarían en mejores condiciones que las enterradas por arena (por ejemplo, las enterradas no podrían comer). Aún más, una gruesa capa de sedimento inmóvil puede generar condiciones anóxicas (obs. pers.).

Sebens (1984) y Dethier (1984) mencionan que dentro de los pocos disturbios capaces de matar ejemplares grandes de *Anthopleura xanthogrammica* se encuentran el de las rocas y troncos movidos por el oleaje. Paine (1969) cita anémonas cortadas a la mitad por *Mytillus* "empujados hacia ellas por fuerzas generadas dentro del banco de mejillones".

Wicksten (1984) encontró que las anémonas solitarias son capaces de resistir la inmersión en petróleo tipo Bunker C por al menos una hora sin efectos adversos visibles.

Algo similar ocurre con el agua dulce, cuando la lluvia y el drenaje de la costa emergente desplaza el agua de mar de las pozas de marea habitadas por anémonas solitarias (obs. pers.). Por otro lado, se debe de considerar que las anémonas más grandes son menos susceptibles de ser depredadas por la estrella *Dermapasteria imbricata* y el nudibranquio *Aeolidia papillosa* (Francis, 1979; Anett y Pierotti, 1984).

Para el área de estudio, Pineda et al. (1984), comparando localidades perturbadas por arena gruesa y vegetales desarraigados y áreas libres de este disturbio, encontraron fuertes diferencias en la condición de salud (medida como la capacidad de respuesta a un estímulo) de las anémonas solitarias grandes. En el laboratorio, se encontró que la depositación de sedimentos por sí sola no afectó la condición de salud de las anémonas, concluyéndose que las diferencias de respuesta en el campo podrían haberse debido al efecto de los sedimentos movidos por el oleaje.

El objetivo principal de este estudio fué investigar si diferentes formas de una misma especie actinias (agregadas y errantes), diferentes especies (Francis, 1979; clones y errantes y solitarias) y diferentes tamaños (chicas y grandes) muestran diferencia en cuanto a las respuestas de comportamiento frente a la desecación y a la acumulación de arena, disturbios relevantes en el área de estudio tanto por su frecuencia como por su intensidad.

I.1 Hipótesis

La hipótesis que se puso a prueba fué que las anémonas con distintos tipos de agregación (en clon, errantes y solitarias) mostrarían diferentes comportamientos ante diferentes tipos de disturbio, y que a su vez, anémonas pequeñas mostrarían distintos comportamientos que anémonas grandes, porque, en cierta medida, distintas formas y tallas tienen diferentes susceptibilidades. Estos diferentes comportamientos les ayudarían a salvar diferentes tipos de disturbios.

Parte de esta hipótesis lleva implícito que las diferencias en movilidad explican parcialmente la presencia y distribución de una especie, forma, o clase de tamaños, en un hábitat perturbado; las anémonas con una mayor movilidad serían más independientes de ciertos tipos de disturbios que

las anémonas con menor movilidad.

Conjeturamos que la forma solitaria esta mejor "equipada" que la clonal para vivir en áreas inundadas por arena. Cuando no hubiera respuesta por comportamiento al disturbio, o no hubiera medios para lograr la finalidad (refugios) podría desde afectar fisiológicamente a los individuos hasta mermar poblaciones.

Para los clones, se trató de probar si el comportamiento (agregación) que las favorece ante cierto tipo de disturbio (deseccación) es parcialmente desventajoso ante otros tipos de disturbio (p. ej. la inundación por sedimentos) al limitarle o haberle limitado en cierta medida (actual o adaptativamente), capacidad de movimiento. En este caso, la estrategia sería la no desagregación en vez de mucha movilidad, sugiriendo que el movimiento no opera aquí para evitar disturbios.

Operativamente, estamos señalando que, ante diferentes susceptibilidades causadas por un mismo disturbio, las anémonas se comportarían de distintas maneras (incluyendo la no desagregación en el caso de los clones). Dentro de una misma especie, las diferencias en susceptibilidades para los diferentes tipos (agregadas vs aisladas; pequeñas vs grandes) podría resultar en diferentes comportamientos; la comparación de susceptibilidades en especies diferentes resultaría en otro tipo de conclusiones.

El disturbio podría sólo tener efectos fisiológicos nocivos y no ser mortal y/o selectivo, dependiendo de su magnitud. Pero también, en términos de Sutherland (1981), el comportamiento sería básico para que ciertas magnitudes de disturbio resultaran de Tipo I en vez de II o III. Sin embargo, a cierta magnitud de disturbio, el comportamiento no sería suficiente para salvarlo.

I.2 Desglose y algunas deducciones de la hipótesis.

1.- Anémonas agregadas en clon, errantes y solitarias

Ante la desecación

Las anémonas agregadas en clones son menos susceptibles que las anémonas errantes (Hart y Crowe, 1977; fig 12-13) y que las solitarias. Ya que el desagregarse las pone más a merced de este disturbio, las anémonas de los agregados no deberían moverse mucho. Las anémonas errantes (Dayton, 1971), así como las solitarias, evadirían la desecación moviéndose a refugios. Si el vivir históricamente agregada ha limitado la movilidad de la especie, sería de esperar que a un tamaño similar, las solitarias evadieran el disturbio más que las errantes.

Ante la arena

Las anémonas en clon soportan el enterramiento por arena (Taylor y Littler, 1982); a cierta intensidad de disturbio, cuando no pueden alcanzar la superficie por elongamiento de la columna, no podrían liberarse de éste. El enterramiento les resulta de alguna manera nocivo. Si las anémonas errantes son capaces de sustraerse al disturbio por movimientos laterales, pero los agregados clonales no, se supondría que estos últimos no lo hacen debido a su configuración agregada (que implica limitación de movimiento) o tal vez porque "prefirieron" guardarse de la desecación, un disturbio más usual que la inundación por sedimentos. Si las errantes no se sustraen pero las solitarias sí, sería quizá una limitante adaptativa. Un resultado interesante sería que ambos factores limitantes (adaptación; configuración) fueran de importancia. Esto ocurriría si, al estar enterradas, las errantes se movieran más que los clones pero menos que las solitarias.

2.- Anémonas solitarias pequeñas y grandes

Ante la desecación

Las anémonas pequeñas, en general, serían más susceptibles que las grandes (por su mayor razón área/volumen). Si existiera un comportamiento amortiguador, éste debería ser más notable en anémonas pequeñas. Para las anémonas pequeñas en clon, la agregación sería básica; para solitarias y errantes,

sería básico el movimiento y encuentro de refugios. Entonces, las anémonas pequeñas serían más reactivas a la desecación que las grandes.

Ante la arena

Las anémonas pequeñas serían más susceptibles que las grandes, porque al ser más chicas, la fricción y el peso les sería más severo y porque ante cierta cantidad de sedimento las grandes serían capaces de alcanzar la superficie y las chicas no. Por ésto, se esperaría que la reacción fuera más notable y activa en el caso de las chicas.

Cada deducción fué contrastada en el laboratorio y tanto la hipótesis como las deducciones son susceptibles de falsación.

II MATERIALES Y METODOS

Este estudio fué realizado en 4 puntos de la Bahía de Todos y sus inmediaciones, Baja California, México, según se detalla (Fig. 1).

II.1 Trabajo de Campo.

II.1.1 Distribución de las anémonas solitarias.

Para conocer la distribución de las anémonas solitarias chicas y grandes en hábitats susceptibles de ser inundados por arena, se realizaron muestreos aleatorios en Febrero de 1985 en zonas intermareales de la Isla de Todos Santos, Rincón de las Ballenas y Motel Puesta del Sol utilizando cuadrantes de un metro. En el campo, se colocaron 2 cuerdas perpendiculares de 4 y 16 metros, con el eje más largo paralelo a la línea de rompiente. Tales cuerdas, marcadas cada metro, proyectaron una cuadrícula imaginaria de 64 unidades de 1 metro cuadrado cada una. El número de cuadrantes aleatorios registrados osciló entre 9 y 20, dependiendo de la densidad de actinias. Cuando pareció necesario (amplia área de distribución vertical) se tomaron muestras en la zona intermareal baja y alta. En cada cuadrante se registró el microhábitat en donde se encontraban los organismos: sobre rocas (refugios), en el "plano principal" (plano donde se asientan las rocas) y bajo rocas.

En cada actinia se midió el diámetro máximo de la columna contraída (Francis, 1979). Las mediciones se realizaron con vernier o, alternativamente, cuando éste no fué operativo, con un artefacto fabricado de acuerdo a Sebens (1983; Fig. 2c). Este artefacto asemeja unas tijeras cuyas puntas alcanzan a medir actinias inaccesibles al vernier; la magnitud de la abertura de las tijeras, medida en grados por un transportador integrado, registraba el tamaño de las actinias.

Se registraron todas las actinias solitarias comprendidas en cada cuadrante.

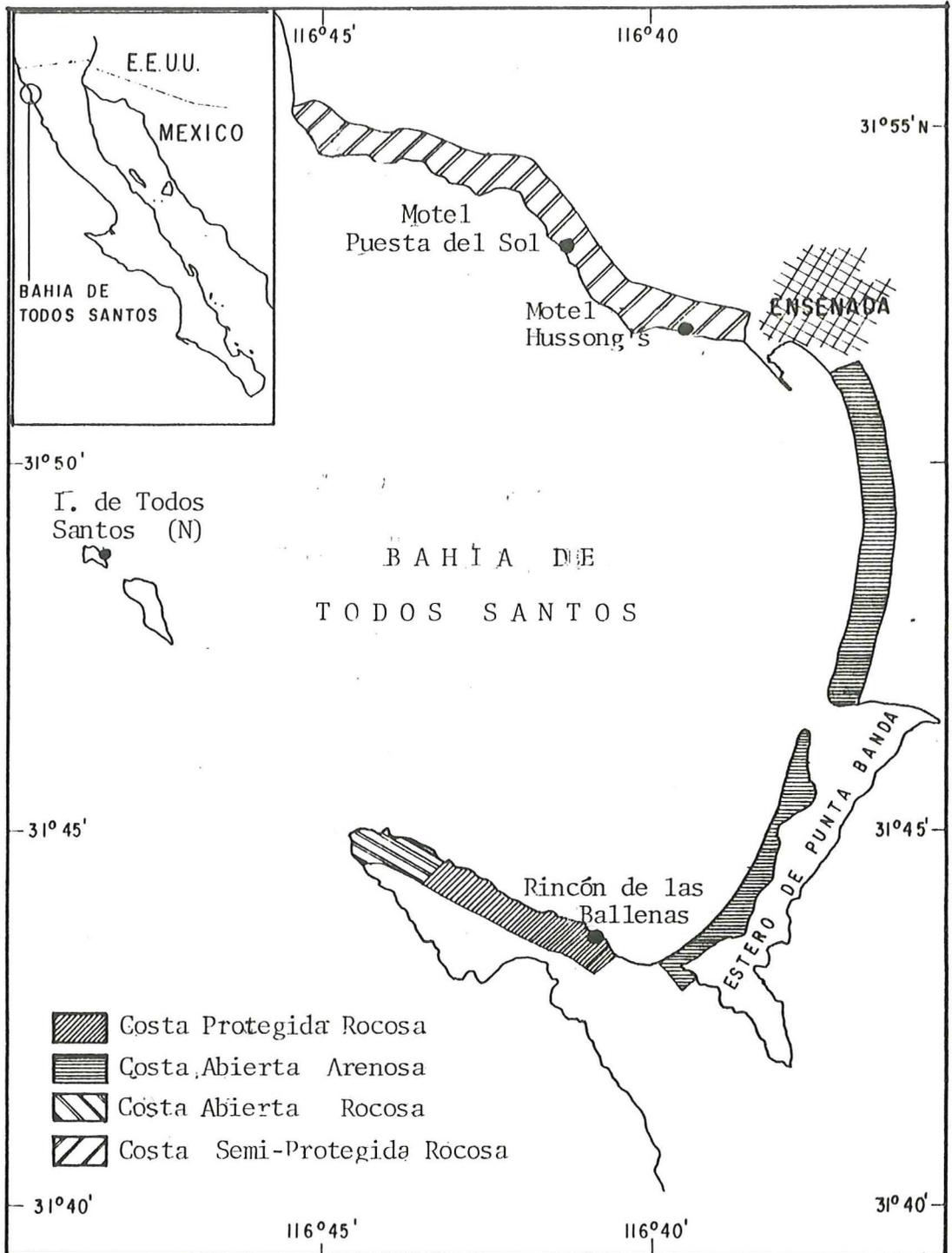


Fig. 1.- Localización del área de estudio. (Tomado de García y Chee, 1976).

II.2 Trabajo de Laboratorio.

II.2.1 Recolección y distinción de las actinias utilizadas en los experimentos de laboratorio.

Todas las anémonas fueron colectadas en la zona intermareal: frente al Motel Hussong's (clones, errantes), Motel Puesta del Sol (solitarias, errantes, clones) y frente al fraccionamiento 'Las Olas' (clones, errantes). Estas localidades se encuentran respectivamente a 4, 8 y 30 km al Sur de Ensenada. Las anémonas fueron desprendidas con una espátula, seleccionándose sólo aquellas que tuviesen el disco pedal íntegro (sin filamentos mesentéricos visibles; sin pérdida de agua por el disco pedal). Para cada experimento o bloque experimental se requirieron de 2 a 3 días de colecta.

Los distintos tipos de actinias que se consideran en este trabajo son:

- 1) Actinias agregadas en clon
- 2) Actinias errantes
- 3) Actinias solitarias chicas
- 4) Actinias solitarias grandes

Los tipos 1, 2 y 3 se refieren conjuntamente, en algunos puntos de este trabajo, como "actinias pequeñas", dado su tamaño. Los tipos 1 y 2 serían formas distintas de una misma especie, mientras que los tipos 3 y 4 serían presumiblemente

estadios ontogénicos de otra especie (Francis, 1979).

Debido a que las actinias formadoras de clones y las actinias solitarias podrían ser especies gemelas (Francis, 1979) éstas tuvieron que ser distinguidas. Las solitarias grandes se distinguen por su gran tamaño, que nunca es alcanzado por las actinias en clon (Francis, 1979). Las actinias en clon forman agregaciones por división asexual y su reconocimiento es sencillo por presentarse en agregados uniclonales físicamente aislados de otros clones (Francis, 1973a). Las actinias solitarias chicas no forman clones, pues al parecer no se dividen asexualmente (Francis, 1979) pero podrían ser confundidas con errantes, potencialmente capaces de formar clones. Las errantes son morfológicamente iguales que los clones, pero se encuentran desagregados. Su distinción se realizó principalmente en base al color de sus discos orales. En las solitarias chicas es verde pasto (a veces sólo tenuemente marcado), mientras que en las actinias que forman clones son verde oliva oscuro. En la zona de estudio nunca se observaron actinas de la forma clonal con tonalidades verde pasto. Otra característica distintiva de las solitarias chicas es su columna color amarillo cremoso. Aunque ocasionalmente la forma clonal llega a presentar este color, le es mucho más característico el verde olivo oscuro. Otra característica, aunque menos confiable, es la densidad y tamaño de las verrugas adiposas; en general son similares en solitarias chicas y la especie que forma clones, pero esta última llega tener mayor

densidad y/o tamaño de verrugas.

La distinción de las actinias de acuerdo a las características anteriores fué realizada en el laboratorio. Sin embargo, la primer selección se realizó en campo. El grupo de actinias pequeñas (en clon, errantes y solitarias chicas) encontradas en hábitats con sustrato inestable e inundación por arena, estaba compuesto casi exclusivamente por solitarias chicas. De esos mismos hábitats se extrajeron las solitarias grandes.

Las errantes fueron obtenidas de tantos clones como anémonas errantes se necesitasen (entre 20 y 48); No se trabajó con errantes "naturales" debido a su escasez y dificultad de colecta, ya que a menudo se encuentran en grietas (obs. pers.). Una suposición importante fué que las errantes así obtenidas no diferirían ni en susceptibilidad ni en comportamiento de las errantes "naturales".

II.2.2 Experimentos y Análisis de Datos.

Las anémonas de cada tipo fueron depositadas independientemente en 4 acuarios con filtro biológico (40 l por acuario), sobre superficies de plástico flexible, de manera que pudiesen ser desprendidas fácilmente sin daño antes de medirse y trasladarse a los recipientes experimentales. Antes de iniciar cualquier experimento las actinias fueron dejadas en reposo durante 10 a 13 (pequeñas) o 12 a 16 días (grandes),

para compensar cualquier efecto de la colecta. Los diámetros de las anémonas utilizadas en los experimentos oscilaron entre 6 - 14 mm (clones; errantes; solitarias chicas) y entre 24 - 45 mm (solitarias grandes). El diámetro fué medido sobre las anémonas desprendidas, relajadas, con 1/2 - 1h fuera del agua, antes del inicio de los experimentos.

Antes de iniciar cualquier experimento, se cuidó que las actinias en clon, errantes y solitarias chicas tuviesen medias similares (pruebas t; $H_0 : \mu = 8.9\text{mm}$). Si al 95% de confianza las medias diferían significativamente ($\mu \neq 8.9\text{mm}$) se sustituían actinias de tamaño adecuado.

Se descartaron las anémonas que al inicio de los experimentos no se encontrasen adheridas por su base o tuviesen apariencia anormal.

Las anémonas fueron alimentadas sólo una vez antes del inicio de los experimentos (11 - 15 h), excepto en donde se indique lo contrario. Ya fijas en los recipientes experimentales, se les proporcionó trozos de mejillón descongelados, subjetivamente proporcionales a su tamaño. Cada anémona fué incluida una sola vez en cada experimento. Todos los experimentos (excepto en donde se indique lo contrario) se realizaron en un laboratorio con temperatura controlada (18 g.C), fotoperiódico de 13h luz - 11h oscuridad y bajo un par de tubos fluorescentes a una intensidad de 5.260 ± 0.684 watts por metro cuadrado. Los materiales utilizados fueron lavados y refregados con agua dulce y reposados en agua de mar por al

menos 48h.

En la descripción de los experimentos, el término "Condición" indica la manipulación de una variable en los distintos tipos de anémonas (e.g. Susceptibilidad a la desecación; Desecación leve; Desecación severa; Sin adición de arena; Adición de arena) mientras que el término "Tratamiento" se usa para describir a una tipo de anémonas (errantes, clones, solitarias chicas, solitarias grandes) sujeto a una condición. La Tabla I resume los 20 tratamientos efectuados en este estudio. Cada "condición" será explicada en la sección donde se describe cada experimento.

=====

TABLA I.- Tratamientos experimentales realizados en este estudio. Cada "condición" con cada "tipo de actinias" generó un tratamiento.

=====

TIPOS DE ACTINIAS	C O N D I C I O N E S				
	D E S E C A C I O N			A R E N A	
	SUSCEPTIBILIDAD	COMPORTAMIENTO D E S E C A C I O N L E V E S E V E R A		COMPORTAMIENTO S I N A D I C I O N	COM A D I C I O N
CLONES	T1	T5	T9	T13	T17
ERRANTES	T2	T6	T10	T14	T18
SOLITARIAS CHICAS	T3	T7	T11	T15	T19
SOLITARIAS GRANDES	T4	T8	T12	T16	T20

=====

II.2.2.1 Experimentos de Desección.

II.2.2.1.1 Susceptibilidad a la Desección.

El objetivo de estos experimentos fué determinar si las actinias en clon, errantes, solitarias chicas y solitarias grandes tienen diferentes susceptibilidades a la desecación; la variable estimada fué la sobrevivencia de los diferentes tipos de actinias.

Los experimentos fueron realizados en Noviembre de 1985, en un cuarto con temperatura ambiental y con ventilación al exterior. Se incluyeron 20 anémonas de cada tipo (en clon, errantes, solitarias chicas y solitarias grandes). Las

anémonas no fueron alimentadas. Los organismos fueron colocados individualmente (excepto clones) en bases de plástico redondas con fondo convexo. En el caso de las anémonas en clon, se incluyeron 2 clones de 10 individuos cada uno y se colocaron en pequeñas navecillas de plástico de base plana. Los recipientes fueron colocados aleatoriamente sobre una mesa.

Los diferentes tipos de anémonas fueron expuestos al aire por 44 horas, luego de lo cual se trasladaron anémonas errantes y solitarias chicas a un acuario, registrando la sobrevivencia. Las anémonas en clon y solitarias grandes fueron trasladadas a un acuario hasta cumplir 84 hs, dado que a las 44 hs todas estaban vivas, a juzgar por la lustrosidad de su piel y sus reacciones ante estímulos (Tabla I: tratamientos T1, T2, T3 y T4).

La humedad relativa del aire, registrada a intervalos irregulares, fué de 63.02 ± 6.32 % mientras que la temperatura fué de 18.4 ± 1.7 g.C (N = 27 en ambos casos).

Durante el experimento se evacuó irregularmente el agua exhudada por las anémonas.

II.2.2.1.2 Comportamiento ante la Deseccación.

El objetivo de estos experimentos fué determinar si existían diferencias de movimiento en y entre los diferentes tipos de anémonas (solitarias grandes, solitarias chicas; clones, errantes) como respuesta a la desecación. En estos experimentos, cada tipo de anémonas fué sometido a 2 condiciones diferentes durante 9 1/2 días:

Condición I: "Deseccación Leve" : Exponiendo los organismos al aire durante 3 h al día, y el resto bajo el agua (11 cm de altura en los experimentos con anémonas grandes; 6 cm en todas las restantes).

Condición II: "Deseccación Severa": Igual que I, pero aplicando aire caliente por 4 1/2 minutos cada 1/2 hora durante la exposición (6 aplicaciones; 15% del tiempo total de exposición con aire caliente).

La variable medida fué la distancia, en centímetros, recorrida por cada actinia durante todo el experimento. Para este efecto se registró la posición del centro del disco pedal de cada actinia al inicio y después cada 12 h. La suma de las diferencias de posición a lo largo del experimento fué la estimación del movimiento total.

A fin de homogeneizar el efecto del aire caliente en la condición II (diferentes actinias tienen distintas cantidades

de sedimento adherido), las anémonas fueron desprovistas totalmente de las partículas de sedimento adheridas a sus columnas al menos 4 días antes de iniciar los experimentos, debido a que estas partículas influyen en las tasas de sobrevivencia frente a la desecación (Hart y Crowe, 1977). Se supuso que la remoción de las partículas no dañaría a los organismos ni alteraría mayormente su comportamiento.

Durante los experimentos, la mayor proporción de agua fué evacuada por medio de mangueras cuidando de no mover los recipientes experimentales. El agua restante fué evacuada con esponjas, mismas que fueron utilizadas durante la exposición y a tiempos irregulares para desalojar el agua exhudada por las anémonas. Durante este proceso se evitó particularmente tocar a las anémonas, aunque algunos roces fueron inevitables.

El agua de recambio provenía de un sistema de 4 acuarios con filtro biológico excepto en los experimentos con las anémonas grandes, en donde el agua provenía de un filtro biológico de 1.5 Ton de capacidad.

La humedad relativa del aire del laboratorio, medida sólo durante uno de estos experimentos, osciló entre 66 y 0%, y el promedio fué de $76.61 \pm 5.74\%$ (N = 16).

Se usaron recipientes de plástico, rectangulares (41 por 30 cm en la base, 13 cm de altura) de color gris y de uniones redondeadas. En cada recipiente se rellenaron tres canales con silicón, de tal manera que el área del fondo quedó lisa y plana. Tal área fué marcada en cuadros de 1 por 1 cm con un

plumón permanente.

En la condición II se aplicó el aire caliente con pistolas para secar el cabello (Crolls mod. Mireille 2000 [1000 W]; Braun mod. PG-800 [800 W] y Braun mod. Vario 1000 [1000 W]) cuidando de mantener marcando a un termómetro VWR 61016-026 entre 30 - 35 g.C. Tales pistolas suministraban el aire caliente a una velocidad máxima de 9 - 13, 7 - 9 y 5 - 7 metros por segundo respectivamente. a la distancia entre la anémona y la boquilla de la pistola en turno (30, 20 y 20 cm respectivamente para cada modelo de pistola). Las aplicaciones se hicieron manualmente con un movimiento en zig-zag, cubriendo toda la base del recipiente con el flujo directo de aire. Cada ciclo completo (ida y vuelta) se realizó en 4 - 7 s. Al rebasar los 35 g. C la velocidad y potencia de la pistola fueron disminuídas. Para cada aplicación de 4 1/2 min, la temperatura de 30 g.C fué alcanzada en 1 - 3 min. Antes de empezar cada una de las aplicaciones con aire caliente la temperatura del recipiente se encontraba entre 17.5 y 22 g.C.

Por razones de espacio, disponibilidad de material y capacidad de trabajo, los experimentos tuvieron que ser divididos en dos fases:

1) Experimentos con anémonas solitarias chicas, errantes y clones ("anémonas pequeñas").

Para las solitarias chicas y las errantes cada unidad experimental comprendió de 22 a 24 organismos. Respecto a los clones, cada unidad experimental estuvo constituida por 23 - 24 anémonas provenientes de 3 clones distintos (7 - 8 anémonas por clon).

Se realizaron 6 tratamientos simultáneos en 3 ocasiones dentro de un período de 42 días (3 bloques; repetición en el tiempo). De esta manera, se obtuvieron 3 repeticiones en el tiempo (Tabla I: T5, T6, T7, T9, T10, T11).

2) Experimentos con anémonas solitarias grandes

En el caso de las actinias solitarias grandes, cada unidad experimental estuvo constituida por 4 - 5 actinias. Hubo 4 unidades experimentales por tratamiento (4 repeticiones); todo el experimento se corrió a la vez (Tabla I: T8 y T12).

II.2.2.2 Análisis de datos de los experimentos de desecación.

Los resultados obtenidos en los experimentos de susceptibilidad a la desecación fueron analizados cualitativamente.

En todos los experimentos de comportamiento a la desecación los datos fueron transformados como $\log(x+1)$ debido a que a mayores medias correspondían mayores varianzas, y a que las distribuciones de los datos crudos eran fuertemente asimétricos a la derecha (Sokal y Rohlf, 1979). Los datos así transformados cumplieron con las suposiciones del análisis de varianza (Sokal y Rohlf, 1979).

De cada unidad experimental se obtuvo el promedio de todas las observaciones (Hurlbert, 1984); tales promedios fueron utilizados para los análisis estadísticos. En las anémonas en clon, errantes y solitarias chicas el número promediado osciló entre 23 y 24 actinias (un caso con 22); en las solitarias grandes, entre 4 y 5 anémonas.

Los datos del grupo de las actinias pequeñas (clones, errantes, solitarias chicas) de los 3 diferentes bloques (un bloque = una realización sincrónica de todos los tratamientos) fueron agrupados para la realización de un sólo análisis de varianza de dos vías (2X3). Se seleccionó esta modalidad porque el error debido a los bloques fué en general bajo, y por las complicaciones de interpretación inherentes a un análisis de 3 vías. Se hicieron las comparaciones *a priori* generadas por la hipótesis utilizando las comparaciones "LSD" (mínima

diferencia significativa; Sokal y Rohlf, 1979). Con las actinias solitarias grandes se realizó un análisis de varianza de una vía.

No se hicieron pruebas de inferencia estadística entre actinias solitarias grandes y solitarias chicas debido a que los números promediados fueron muy diferentes.

II.2.2.3 Experimentos con Arena.

II.2.2.3.1 Comportamiento con Arena.

El objetivo de estos experimentos fué determinar si existían diferencias en evasión al disturbio por arena en y entre los diferentes tipos de anémonas como respuesta al enterramiento por arena.

El agua utilizada se obtuvo de un sistema de filtro biológico de 1.5 Ton y fué cambiada sólo justo antes de iniciar los experimentos.

Los recipientes usados en estos experimentos fueron de plástico, translúcidos, casi cuadrados en su base (12.5 por 15.5 cm; 19 cm altura) con esquinas redondeadas pero uniones anguladas en la base.

Las anémonas se dispusieron en los recipientes procurando que al inicio del experimento parte del disco pedal estuviese en la base y parte en la pared, de tal manera que potencialmente pudiesen subir. Las anémonas que al principio

del experimento no estuviesen parcial o totalmente sobre el sustrato vertical fueron descartadas del análisis.

La arena utilizada se obtuvo de la playa expuesta La Salina (30 km al Sur de Ensenada) durante marea baja, y fué utilizada 3 - 4 días después de su colecta.

Se aplicaron dos condiciones diferentes durante 4 días:

Condición I : "Sin Adición de Arena" (testigo): Sin enterramiento por arena; continuamente sumergidas en agua.

Condición II: "Adición de Arena": Estando sumergidas en agua, adición de un centímetro de arena cada 8 hs hasta acumular un total de 12 cm.

La evasión al disturbio por arena fué considerada exitosa cuando las anémonas afloraban sus coronas al agua, permaneciendo adheridas al sustrato (por movimiento o alargamiento de la columna). Se consideró fallida cuando las anémonas quedaban enterradas bajo la arena o se desprendían del sustrato.

La variable medida fué la proporción de actinias por unidad experimental que evadieron exitosamente el disturbio. Se registraron asimismo los siguientes comportamientos de cada actinia de cada unidad experimental: a) desprendimiento del sustrato (cuando las actinias se desprenden espontáneamente del

sustrato), b) movimiento vertical por el substrato (cuando las anémonas montaron por la pared) y c) movimiento horizontal por el sustrato (cuando las actinias se deslizaron sobre el fondo del recipiente experimental, alejándose, a la vez, de la pared).

Por razones de espacio, disponibilidad de material y capacidad de trabajo los experimentos tuvieron que ser divididos en 2 fases:

1) Anémonas errantes, en clon y solitarias chicas (anémonas pequeñas)

Cada unidad experimental estuvo constituida por 7 actinias equidistantes (errantes, solitarias chicas) o 7 anémonas contiguas en hilera (clones).

Todos los experimentos con actinias pequeñas (clones; errantes; solitarias chicas) fueron realizados sincrónicamente.

En la condición de enterramiento hubo 9 repeticiones por tratamiento, y 3 en la condición "sin adición de arena" (Tabla I: T13, T14, T15 y T17, T18, T19, respectivamente).

2) Anémonas solitarias grandes

Cada unidad experimental estuvo constituida por una actinia; los experimentos fueron sincrónicos entre sí. En la

condición de enterramiento hubo 25 repeticiones, y 16 en la condición "sin adición de arena" (Tabla I: T16 y T20 respectivamente).

II.2.2.3.2 Prolongación de los experimentos de comportamiento con arena: experimentos de susceptibilidad.

Al finalizar el experimento de comportamiento ante la arena, algunas actinias pequeñas (clones, errantes, solitarias chicas) habían quedado enterradas. Con el fin de conocer si entre las actinias pequeñas había diferencias de susceptibilidad al enterramiento prolongado, el experimento de comportamiento fué continuado sin más adición de arena o cambio de agua hasta completar 29 días, midiéndose la proporción de actinias sobrevivientes por unidad experimental.

II.2.2.4 Análisis de Datos de los experimentos de arena.

En los experimentos de comportamiento ante la arena, los datos generados en cada unidad experimental para actinias en clon, errantes y solitarias chicas (anémonas pequeñas) en la condición "adición de arena" fueron proporciones. Debido a esto, se realizó un análisis estadístico no paramétrico entre grupos (Kruskal-Wallis corregido por empates) y comparaciones no paramétricas *a posteriori* (STP) (Sokal y Rohlf, 1979). Los resultados de los tipos de actinias pequeñas en las condiciones

control no fueron incluidas en los análisis estadísticos.

No se realizaron pruebas estadísticas con actinias solitarias grandes.

Como en los experimentos de desecación, no se hicieron pruebas de inferencia estadística entre solitarias grandes y solitarias chicas debido a que diferían fuertemente en número de organismos por unidad experimental, y porque los experimentos no fueron sincrónicos.

Los resultados generados en la prolongación de los experimentos de comportamiento (susceptibilidad) sólo fueron analizados cualitativamente.

III RESULTADOS

III.1 Trabajo de Campo.

III.1.1 Distribución de las Anémonas Solitarias.

Los datos de tamaño de las actinias fueron arbitrariamente separados en dos clases de tamaño: chicas (< 20 mm) y grandes (≥ 20 mm).

En la Fig. 2 se presenta la proporción de solitarias chicas por microhábitat para cada localidad. Se puede notar que en el plano principal la proporción de anémonas chicas es menor que la de grandes, pero en refugios sobre roca, el patrón de invierte. Es decir, hay más actinias grandes que chicas en el plano principal pero más chicas que grandes en los refugios, para las tres localidades. Es de notarse la escasez de solitarias chicas en la Isla de Todos Santos, para cualquier microhábitat.

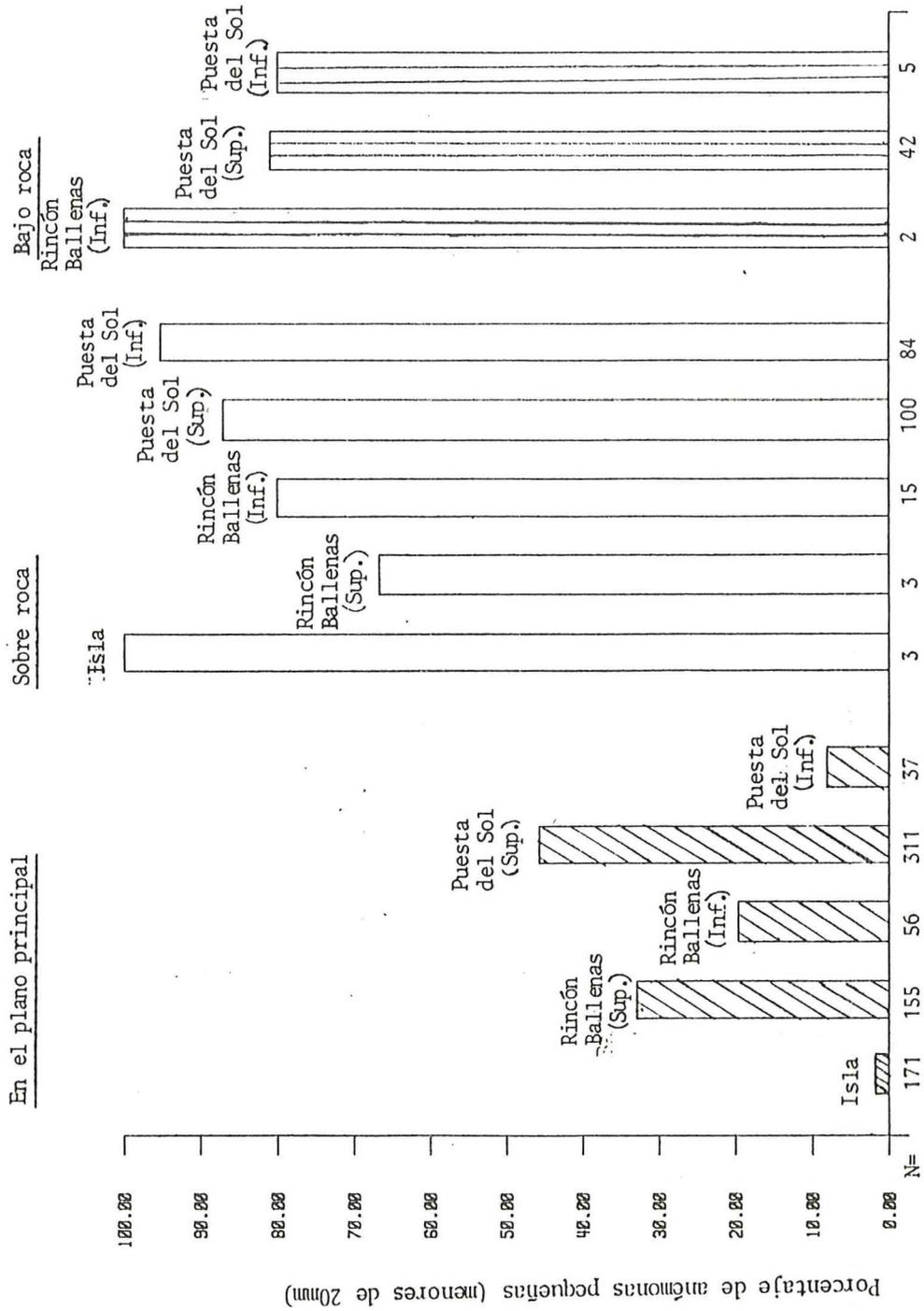


Figura 2.- Proporciones de anémonas pequeñas por microhábitat, para diferentes localidades susceptibles de ser inundadas por arena. (N = número total de anémonas por microhábitat)

III.2 Experimentos de Laboratorio.

III.2.1 Experimentos de Deseccación.

III.2.1.1 Susceptibilidad a la Deseccación.

En la Tabla II se presentan los resultados de los experimentos de susceptibilidad a la desecación. Se aprecia que las anémonas en clon fueron menos susceptibles que las errantes y las solitarias grandes menos susceptibles que las solitarias chicas. Dentro del grupo de las más susceptibles (errantes y solitarias chicas) no hubo diferencias. Tampoco dentro del grupo de las más resistentes (clones y solitarias grandes).

=====

Tabla II .- Sobrevivencia de los distintos tipos de actinias en los experimentos de susceptibilidad a la desecación.

=====

ANEMONAS VIVAS	ERRANTES	EN CLON	SOLITARIAS CHICAS	SOLITARIAS GRANDES
Al inicio del experimento	20	20	20	20
Después de 24 horas	4	20	4	20
Después de 84 horas	sin dato	+ de 12	sin dato	+ de 12

=====

III.3.2.1.2 Comportamiento ante la Deseccación.

Las figuras 3 y 4 muestran el movimiento total de los distintos tipos de actinias en las 2 condiciones de desecación, con datos sin transformar y transformados. Se aprecia que los datos transformados (Fig. 4) presentan menor desviación estándar que los datos sin transformar (Fig. 3).

En la Figura 3, se puede apreciar que no parece haber diferencia en movimiento para los clones en ambas condiciones (deseccación severa = 2.51 cm; desecación leve = 3.05 cm) pero tanto las anémonas errantes como las solitarias chicas aumentan su movimiento en la condición de desecación severa (6.87 y 11.59 cm respectivamente) respecto a la condición de desecación media (4.39 y 5.57 cm respectivamente). Sin embargo, el aumento en movilidad no es igual para errantes y solitarias chicas; las anémonas solitarias chicas aumentaron más su movilidad (6.02 cm) que las errantes (2.49 cm). Las anémonas solitarias grandes se comportan de manera diferente que las solitarias pequeñas, debido a que su movilidad no aumentó al incrementarse la desecación, sino que más bien disminuyó (deseccación leve = 15.78 cm; desecación severa = 11.09 cm) Las solitarias grandes fueron las que más se movieron en la condición de desecación leve, pero la movilidad parece similar a las solitarias chicas en la condición de desecación severa.

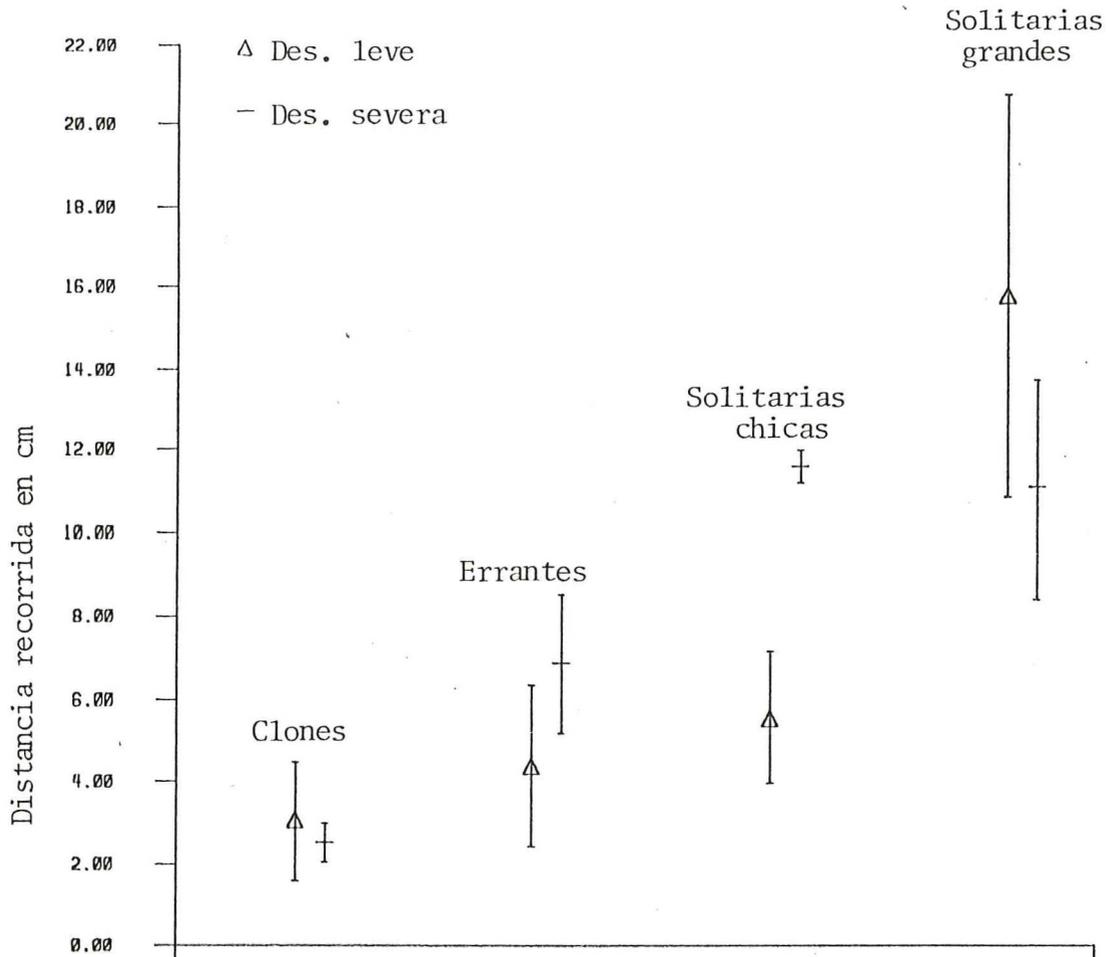


Fig. 3.- Movimiento de los diferentes tipos de anémonas en las dos condiciones de desecación. (Promedios y 2 desviaciones estándar); $N = 3$ en todos los casos, salvo en solitarias grandes, donde $N = 4$

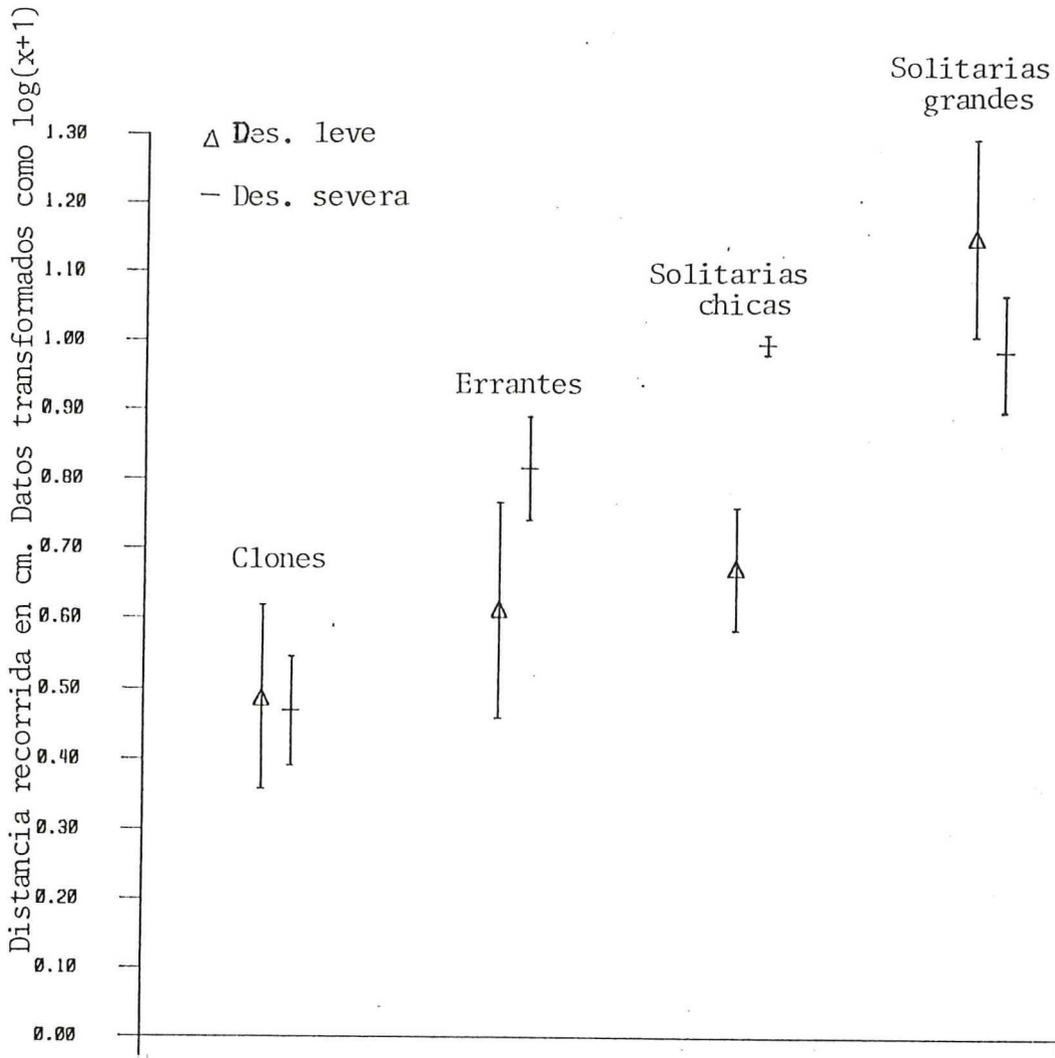


Fig. 4.- Movimiento de los diferentes tipos de anémonas en las dos condiciones de desecación (promedios y 2 desviaciones estándar); datos transformados como $\log(x+1)$; $N = 3$ en todos los casos, salvo en solitarias grandes donde $N = 4$

La Tabla III presenta los resultados del análisis de varianza de 2 vías entre las actinias en clon, errantes y solitarias chicas, y de una vía para las solitarias grandes. Para las anémonas pequeñas hubo evidencia de diferencias significativas en movimiento debido al tipo de anémonas (clones, errantes, solitarias chicas; $p < 0.001$). También hubo evidencia de diferencias significativas ($p < 0.01$) en cuanto a las respuestas a las condiciones de desecación incluyendo a todos los tipos de actinias pequeñas. La interacción "Condición de Desecación" X "Tipos de anémonas" fué asimismo significativa; las actinias en clon, errantes y solitarias chicas tuvieron modelos de respuesta a las condiciones de desecación significativamente diferentes entre sí ($p < 0.05$).

Las comparaciones múltiples *a priori*, al 95% de confianza, indican evidencia de diferencias significativas en la condición de desecación severa para clones *vs* errantes y errantes *vs* solitarias chicas; contrastando desecación media y desecación severa, hubo diferencias significativas en errantes y solitarias chicas pero no en clones.

En las solitarias grandes, no hubo evidencia de diferencias significativas de movilidad entre las condiciones de desecación.

Tabla III.- Experimentos de comportamiento a la desecación. Resultados del análisis de varianza de 2 vías para las anémonas pequeñas (clones, errantes, solitarias chicas) y de una vía para las solitarias grandes. (ns = $p > 0.05$; * = $p < 0.05$; ** = $p < 0.01$ y *** = $p < 0.001$. En las pruebas LSD *a priori*, el nivel de confianza utilizado fué del 95%).

Tabla del Análisis de varianza para anémonas pequeñas (en clon, errantes y solitarias chicas).

FUENTE DE VARIACION	GRADOS DE LIBERTAD	SUMA DE CUADRADOS	CUADRADO MEDIO	RELACION F	
Condiciones de Desecación	1	0.1274	0.1274	12.74	**
Tipos de Anémonas	2	0.3921	0.1960	19.60	***
Interacción C. Des. X T. Anem.	2	0.0895	0.0447	4.47	*
Error	12	0.1202	0.0100		
Total	17	0.7921			

Comparaciones *a priori* utilizando la Mínima Diferencia Significativa (LSD).

Clones des. severa vs Clones des. leve	ns
Clones des. severa vs Errantes des. severa	significativo
Errantes des. media vs Errantes des. severa	significativo
Sol. chic. des. media vs Sol. chic. des. severa	significativo
Sol. chic. des. severa vs Errantes des. severa	significativo

Valor de la LSD: 0.1779146 (Al 95% de Confianza).

Tabla del Análisis de Varianza para las anémonas solitarias grandes.

FUENTE DE VARIACION	GRADOS DE LIBERTAD	SUMA DE CUADRADOS	CUADRADO MEDIO	RELACION F	
Condiciones de desecación.	1	0.0561	0.0561	4.01	ns
Error	6	0.0840	0.0140		
Total	7	0.140			

III.2.2 Experimentos con Arena.

III.2.2.1 Comportamiento con Arena.

Los comportamientos evocados por la arena en las actinias fueron: a) elongación de la columna (no cuantificado); b) desprendimiento de substrato; 3) movimiento vertical (montando por la pared de los recipientes experimentales) y 4) Permanecer enterrado.

La Fig. 5 muestra las proporciones de actinias en clon, errantes, solitarias chicas y solitarias grandes que evadieron o no el disturbio por arena. Esta última categoría incluye actinias que se desprendieron del substrato o quedaron enterradas. Se nota que en las actinias en clon y errantes las proporciones para cada comportamiento parecen similares, similar también a la proporción de solitarias chicas desprendidas. La proporción de solitarias pequeñas que permaneció enterrada (0.309) fué menor que en clones (0.637) o errantes (0.671), y la proporción de solitarias chicas que evadió el disturbio (0.332) fué mayor que en clones (0.111) o errantes (0.016). En las solitarias grandes, la evasión al disturbio fué mucho mayor (0.960), el desprendimiento muy bajo (0.04) y el enterramiento nulo (0.00).

Solitarias grandes

Clones

Errantes

Solitarias chicas

Proporciones

1.20
0.90
0.60
0.70
0.30
0.50
0.40
0.30
0.20
0.10
0.20

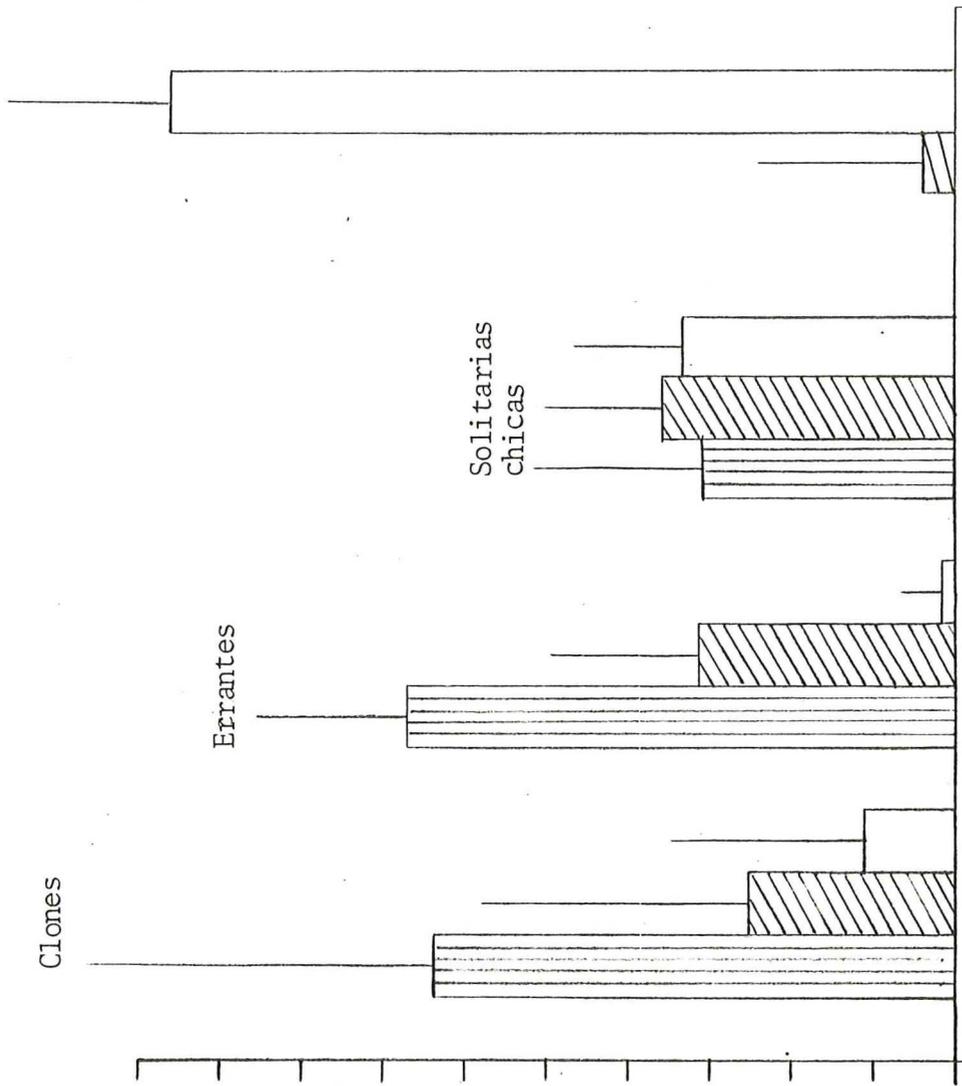


Fig. 5.- Proporciones de actinias que evadieron y que no evadieron el disturbio por arena (promedios y 1 desviación estándar)
Líneas verticales (||) = enterramiento; Líneas diagonales (//) = desprendimiento; en blanco () = evasión exitosa.

La Tabla IV muestra que hubo evidencia de diferencias significativas ($p < 0.001$) en la proporción anémonas pequeñas (errantes, clones y solitarias chicas) que evadieron el disturbio. Las pruebas de comparación múltiple no paramétricas (al 95% de confianza) indican que las anémonas solitarias chicas evadieron el disturbio por arena con frecuencia distinta a las actinias errantes o en clon, mientras que no hubo diferencia significativa entre estos dos últimos tipos.

=====

TABLA IV.- Prueba no paramétrica de comparaciones entre grupos Kruskal-Wallis (H) y pruebas no paramétricas de comparaciones a posteriori STP (Us). Comparación entre las proporciones de anémonas pequeñas (clones, errantes y solitarias chicas) que evadieron el disturbio. Las pruebas STP fueron realizadas al 95% de confianza.

=====

=====

Valor del estadígrafo H: 14.740 $p < 0.001$
 (corregido por empates)

Pruebas de comparación múltiples no paramétricas (STP)

Solitarias Chicas vs Errantes	significativo
Solitarias Chicas vs Clones	significativo
Errantes vs Clones	ns

Valor del estadígrafo Us = 67.0

=====

La Fig. 6 muestra la proporción de actinias en clon, errantes y solitarias chicas (anémonas pequeñas) que evadió el disturbio por arena en la condición "adición de arena", y la proporción de actinias que en la condición "sin adición de

arena" montó por el substrato. En la condición "adición de arena", cualquier actinia pequeña que evadió el disturbio por arena montó por la pared de los recipientes experimentales una altura variable. En la condición "sin adición de arena" se incluyen las anémonas que en esta condición montaron verticalmente por la pared la mínima distancia correspondiente como para evadir el disturbio experimental por arena si lo hubiera habido.

En la condición "sin adición de arena" se observa que ninguna las actinias en clon y errantes subió, mientras que pocas solitarias chicas lo hicieron. En las actinias solitarias chicas la proporción de actinias que montó por el substrato fué mayor en la condición "adición de arena" que en la condición "sin adición de arena". Para las solitarias grandes la proporción que montó por el substrato en la condición "adición de arena" (0.375) fué muy similar a las actinias grandes que montaron en la condición "sin adición de arena" (0.357). En las solitarias grandes los resultados en la condición "sin adición de arena" no resultan muy relevantes, puesto que en la condición "adición de arena" las actinias grandes afluoraban a la superficie por mero alargamiento de la columna, sin desplazarse.

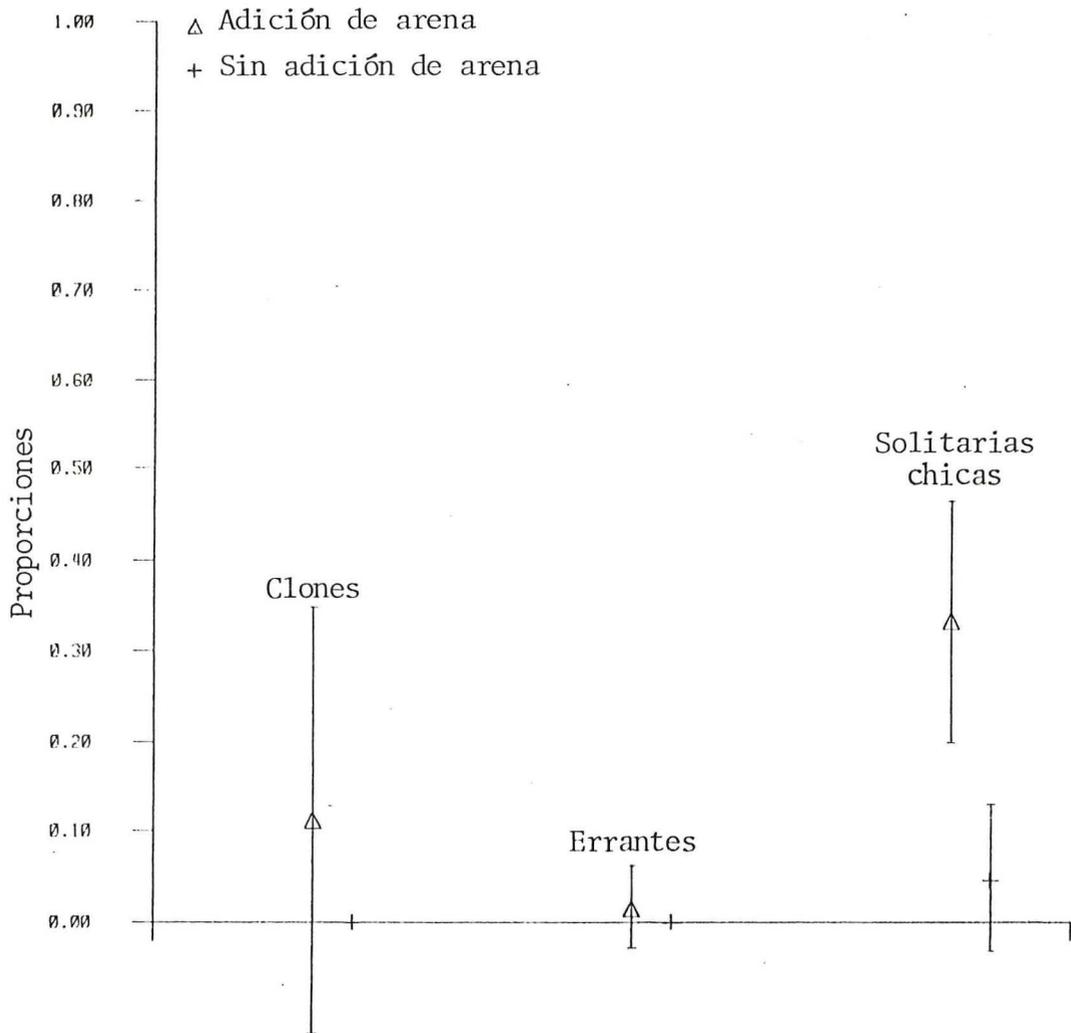


Fig. 6.- Proporción de actinias (clones; errantes; solitarias chicas) que evadió el disturbio por arena ("adición de arena"), montando por el sustrato y proporción de actinias que en la respectiva condición "sin adición de arena" montó la mínima distancia como para evadir el disturbio por arena. (Promedios y 2 desviaciones estándar).

La Tabla V muestra el comportamiento de los miembros de cada clon en los experimentos. El comportamiento más usual (5 sobre 9 clones lo presentaron muy marcadamente) fué permanecer enterrados, siguiéndole el comportamiento de desprendimiento (1 clon lo presentó muy marcadamente y 4 secundariamente) y por último el de movimiento (1 clon muy marcadamente y otro marcadamente). De las 63 actinias incluídas en 9 clones, 40 permanecieron enterradas, 14 se desprendieron del substrato y 9 se movieron (montaron por el substrato). La categoría "movimiento" incluye desplazamientos entre 78 y 140 mm. La categoría "enterradas" incluye a actinias que permanecieron en su sitio o que se desplazaron menos de 11 mm por el substrato vertical sin desprenderse. La categoría "desprendimiento" incluye actinias que se desprendieron espontáneamente antes de desplazarse verticalmente 78 mm.

Tabla V.- Comportamiento de cada actinia en los clones (9 clones, 7 actinias por clon) ante el disturbio por arena. (M = actinias que montaron por la pared, incluyendo aquellas que se desprendieron poco antes de acabar el experimento [movimiento vertical mínimo = 78 mm]; D = actinias que se desprendieron al inicio del experimento; E = actinias que quedaron enterradas, incluso aquellas que se movieron un poco [movimiento vertical máximo = 11 m]). Se incluyen anémonas que se alejaron horizontalmente del sustrato vertical. Unidades experimentales ordenadas por conveniencia.

	E	E	E	E	D	D	D	D	D
	E	E	E	E	E	D	D	D	M
	E	E	E	E	E	D	D	E	M
	E	E	E	E	E	E	D	E	M
	E	E	E	E	E	E	D	M	M
	E	E	E	E	E	E	D	M	M
	E	E	E	E	E	E	D	M	M
CLON	1	3	6	9	2	7	8	4	5

El desprendimiento apareció muy mezclado junto con los otros 2 comportamientos, aunque también se manifestó puro (Clon no. 8). Solo el clon 4 mostró mezclas de comportamiento de enterramiento y movimiento.

III.2.2.2 Enterramiento prolongado. La Tabla VI muestra los resultados del enterramiento prolongado en actinias pequeñas. Al finalizar el experimento, los sedimentos se encontraban reducidos, a juzgar por el olor fétido y color negro, notándose un halo negro particularmente conspicuo alrededor de las actinias en clon. Las anémonas en clon, errantes y solitarias chicas tuvieron una supervivencia alta después de 29 días de enterramiento en condiciones de sedimento reducido. La proporción de actinias solitarias chicas vivas resultó algo mayor (0.950) que en actinias errantes (0.750) o actinias en clones (0.767).

=====

TABLA VI.- Proporción de anémonas vivas después de 29 días de enterramiento en arena. (N = número de unidades experimentales).

=====

CLONES (N = 5)	X = 0.767 ± 0.240
ERRANTES (N = 2)	X = 0.750 ± 0.354
SOLITARIAS CHICAS (N = 5)	X = 0.950 ± 0.112

=====

IV DISCUSIONES

IV.1 Experimentos de Deseccación.

En los experimentos de susceptibilidad, la duración de la exposición al aire fué un artificio de laboratorio, puesto que en su medio natural las actinias no están expuestas a la desecación por tanto tiempo. Sin embargo, es muy posible que al nivel de la zona intermareal en que generalmente ocurre la forma clonal de *Anthopleura elegantissima* la desecación pueda ser un factor de mortalidad (Dayton, 1971). Para *Actinia tenebrosa*, Ottaway (1979) señala que los juveniles sobrevivían en sitios expuestos, fríos, húmedos pero morían al tornarse el clima seco, caliente.

Para el área de estudio se poseen algunas evidencias circunstanciales de los efectos nocivos de la desecación. Durante las mareas bajas de invierno - primavera 1984-5, 1985-6, un amplio tiempo de exposición fué ocasionalmente acompañado por días asoleados y vientos moderados. En esas circunstancias, llegaron a encontrarse algunas anémonas con necrosis parcial en porciones sobresalientes del disco pedal; en un día particularmente caluroso se encontró cerca del límite superior de la distribución de los clones una pequeña actinia errante probablemente muerta por desecación, ya que la piel se encontraba reseca. En otro día particularmente asoleado, se observó una mortalidad considerable de lapas (*Lottia gigantea*)

(en esa ocasión la temperatura de las rocas ígneas intermareales más oscuras sobrepasaba, subjetivamente, los 40 g.C., de tal manera que al contacto con el agua fría de la marea emergente se producía vapor). Las anémonas en clon colectadas en esa ocasión, contrariamente a cualquier otra, fueron desprendidas con suma facilidad, a menudo tan sólo ejerciendo un poco de presión en la columna. Al menos un 80% de los clones así colectados fallecieron en el laboratorio, entre 1 y 8 días después, probablemente debido a los efectos de la temperatura.

En los experimentos de susceptibilidad, el hecho de que algunas actinias en clon y solitarias grandes sobrevivieron por más del doble de tiempo que las errantes y solitarias chicas sugiere que en los experimentos de susceptibilidad la muerte de las actinias fué causada por la desecación y sus consecuencias indirectas.

IV.1.1 Anémonas agregadas en clon y errantes.

Los resultados de los experimentos de susceptibilidad a la desecación corroboran lo encontrado por Hart y Crowe (1979) y sugerido por Francis (1979); que la forma agregada es menos susceptible que la errante, debido a que el agregamiento proporciona al grupo una menor área por volúmen.

En los experimentos de comportamiento, a mayor severidad de desecación, las errantes respondieron con mayor movilidad.

Se podría argüir que este resultado no muestra por sí mismo que una mayor movilidad implicaría un buen comportamiento para evadir el disturbio. Los experimentos no fueron planeados con la finalidad de determinar si las anémonas reconocerían un gradiente de desecación. Sin embargo, aunque se movieran aleatoriamente, al encontrar un refugio su movimiento disminuiría. Como resultado se encontraría un mayor número de actinias en refugios que tuvieran, por ejemplo, la condición de desecación leve o la humedad propia de un agregado clonal. Esto sería una forma muy simple de selección de hábitat.

¿Por qué podrían haberse movido menos las anémonas en clon que las anémonas errantes ?

Parecerían existir 3 mecanismos obvios:

- 1) El efecto del aire caliente es disminuído por la agregación, de modo que para una misma condición de desecación el rigor es menor para individuos clonales que para anémonas errantes (lo que generaría menor movilidad en los clones).
- 2) Por las consecuencias físicas de estar agregados (un individuo está rodeado de otros individuos y no tiene espacio libre para moverse).
- 3) Por compromiso intrínseco de agregación (por alguna razón, el contacto físico entre los miembros de un clon inhibe una alta movilidad).

Al punto 2 habría que agregar que en la naturaleza ocasionalmente dos individuos clonales llegan a compartir una misma partícula sedimentaria (adherida a sus correspondientes

columnas; obs. pers.), lo que impide en cierto grado la desagregación.

Los mecanismos 1 y 2 fueron relativamente minimizados por el bajo número de individuos por clon incluidos en los experimentos (8, en comparación con el tamaño generalmente grande de los clones naturales). Asimismo, el mecanismo 2 podría ser un contribuyente menor en el mantenimiento de la agregación en las etapas tempranas de formación del clon ya que, en última instancia, cada clon surgió de una errante (Francis, 1973a). El mecanismo 1 es sin duda muy importante pero no opera en todos los clones naturales, ya que se han encontrado clones en zonas submareales (Taylor y Littler, 1982) donde no hay efecto de desecación.

Otro mecanismo relevante en clones naturales es el efecto de la agresión entre genotipos (Francis, 1973b). En este caso, un módulo que se desagrega (un individuo que se va) podría ser forzado a "regresar" a su clon por encuentro agresivo con otros clones (genotipos). Este mecanismo no contribuyó en estos resultados, porque cada clon (genotipo) se encontraba aislado de los otros. Un ejemplo probable del mecanismo 3 lo da Francis (1973a) quien mezcló 2 clones (genotipos) en una sola agregación, y después de 13 días se habían segregado los 2 clones en 2 agregaciones, lo cual mostró que "la segregación clonal en las agregaciones puede ser llevada a cabo activamente por las anémonas".

Pareciera ser que en las condiciones naturales actuales

todos los mecanismos operan, en mayor o menor grado, para el mantenimiento de la agregación.

Los resultados experimentales corroboran la predicción hecha a partir de la hipótesis, que las actinias errantes responden a un incremento en el rigor aumentando su movilidad, mientras los clones no lo hacen, y concuerdan con la hipótesis no contrastada de Dayton (1971), que "*Anthopleura elegantissima* responde por comportamiento a la desecación incrementando su movilidad hasta encontrar una localidad tal que le ofrezca protección, como una agregación de *A. elegantissima* o una grieta o un grupo de cirripedios".

En resumen, para las actinias en clon, la agregación constituye un refugio y por lo tanto, no deberían moverse demasiado, dado que una alta movilidad podría generar desagregación. Las actinias errantes, al estar a merced del disturbio, se moverían hasta encontrar refugios. Por lo tanto, para la misma especie, la desecación fuerte puede generar 2 comportamientos (moverse o permanecer agregada, dependiendo del estado de agregación) que en cada caso conducirían, aunque tal vez con diferente probabilidad de éxito, a la evasión del disturbio por desecación.

IV.1.2 Anémonas solitarias chicas y grandes.

Los resultados de los experimentos de susceptibilidad corroboran que las anémonas pequeñas son más susceptibles a la desecación que las grandes. Resultados similares fueron obtenidos por Ottaway y Thomas (1971) y Ottaway (1973, 1979) en *Actinia tenebrosa*.

Un resultado interesante, porque contrasta con otros casos, fué la mayor movilidad de solitarias grandes que solitarias chicas en condiciones de desecación leve. En efecto, Sebens (1982) menciona que *Anthopleura xanthogrammica* y *A. elegantissima* juveniles tienen una mayor tasa de movimiento que los adultos y Brace y Quicke (1986) encontraron una relación similar para *Actinia equina*. En el campo, algunas solitarias grandes han sido capaces de movilizarse alrededor de un metro en 15 días y en laboratorio, individuos grandes de *Anthopleura xanthogrammica* se mueven menos que las solitarias grandes (obs. pers.), por lo que los resultados obtenidos no parecen ser un artificio de laboratorio.

A pesar de que las solitarias chicas y grandes no parecen mostrar diferencias en sus tasas de movilidad en la desecación severa, solo las pequeñas aumentan su movilidad respecto a la desecación leve. Por lo tanto, las pequeñas reaccionan fuertemente a la desecación severa, pero no las grandes, lo que es hasta cierto punto análogo al caso de las errantes y clones.

A menudo se notó, durante el acondicionamiento en laboratorio, que las solitarias grandes respondían con

movimiento a la agresión intraespecífica (Francis, 1973b). Sin embargo, durante los experimentos, el bajo número de estas actinias por unidad experimental (4, 5) limitó las agresiones a pocos casos.

Los resultados no falsan la predicción hecha, de que las actinias pequeñas reaccionan más vigorosamente que las grandes al rigor de la desecación. Las altas tasas de movilidad encontradas en actinias solitarias no son explicadas completamente por el rigor de la desecación, puesto que solitarias grandes tuvieron también gran movilidad en la condición de desecación leve. Algunos experimentos preliminares mostraron que las actinias grandes tienen altas tasas de movilidad aun estando continuamente sumergidas en agua. Esto sugeriría que en las actinias solitarias grandes las tasas de movilidad no se correlacionan positivamente con la intensidad de desecación.

En resumen, las susceptibilidades de los distintos tamaños generan distintos comportamientos. Entonces, altas tasas de movilidad y tal vez un crecimiento rápido (disminución del cociente área/volumen) operarían conjuntamente para reducir los efectos nocivos de la desecación en las actinias solitarias chicas.

IV.2 Experimentos con arena.

La invasión por arena de la zona intermareal puede ser un fenómeno estacional en ciertas áreas de California (Taylor y Littler, 1982; Stewart, 1983) y Baja California (obs. pers.), en donde lo hemos observado durante 4 años consecutivos en áreas localizadas frente al Motel Puesta del Sol. Aunque puede ocurrir periódicamente durante invierno (Taylor y Littler, 1982), ocurre en más localidades durante verano (Stewart, 1985; obs. pers.). Este disturbio puede presentar fuertes variaciones a nivel local (obs. pers.); por ejemplo, una zona al Norte del Motel Puesta del Sol fué severamente inundada durante febrero de 1986, causando una fuerte mortalidad del poliqueto que forma arrecifes *Phragmatopoma californica*, a menos de 100 m de una zona regularmente afectada en verano (zona intermareal del Motel Puesta del Sol) que en esa ocasión, no sufrió inundación. Asimismo, se han observado zonas contiguas (al Sur del Motel Puesta del Sol) que no han sido afectadas ni en invierno ni en verano por 4 años seguidos (obs. pers.).

IV.2.1 Anémonas agregadas en clon y errantes.

Las actinias en clon sobreviven el enterramiento por arena. Observaciones similares son comentadas por Taylor y Littler (1982). Sin embargo, parecería obvio que al estar enterradas no se encontrarían en condiciones óptimas, puesto

que, por ejemplo, no podrían alimentarse durante este período.

Al finalizar los experimentos de enterramiento prolongado el halo negro en el sedimento era más notable en las actinias en clon; sin embargo no hubo diferencias en mortalidad entre éstas y las errantes. Los sedimentos negros, reducidos, no son raros en zonas rocosas inundadas por arena (obs. pers.).

En los experimentos de comportamiento, no hubo diferencias entre actinias en clon y errantes; en ambos casos, pocos organismos evadieron el disturbio. En el caso de las actinias en clon, la realización del experimento implicó obviamente un artificio, puesto que las actinias fueron dispuestas en hilera. Esta disposición probó el efecto del "compromiso intrínseco de agregación" (al estar en contacto) pero no las "consecuencias físicas de estar agregadas"; de esta manera, unas no iban a impedir que otras subieran, lo que potencialmente si ocurriría en la mayoría de los clones naturales en donde sólo ocasionalmente se encuentran dispuestas en hilera (obs. pers.). Si las actinias en clon se hubieran dispuesto más naturalmente, se podría haber esperado valores aun más bajos de evasión que los obtenidos en los clones. Sin embargo, suponemos que los valores tan bajos (0.016) de las actinias errantes que evadieron el disturbio no hubieran hecho tal vez mucha diferencia con valores más bajos de evasión en los clones (suponiendo que el estar agregado no implique mayor probabilidad de evadir el disturbio).

Estos resultados sugieren que, para tamaños similares, las

actinias errantes no evadirían el disturbio por arena con mayor frecuencia que los clones; es decir, que las diferencias en configuración no parecen muy importantes para la evasión de este disturbio. El experimento fué de cierta manera conclusivo porque las actinias errantes evadieron muy poco el disturbio.

Los comportamientos evocados por el disturbio por arena en agregados clonales y errantes, (y en general en todos los "tipos" de actinias incluídas en este estudio) incluyeron: 1) elongación de la columna (no cuantificado; obs. pers.), 2) desprendimiento del sustrato y 3) movimiento vertical.

En general, la mayoría de los individuos de cada clon tuvo una respuesta similar ante el disturbio por arena, y diferentes clones tuvieron distintas respuestas ante este disturbio; algunas respuestas fueron exitosas (proporción de movimiento = 0.857 en uno de los clones) mientras que otras no lo fueron (la mayoría de clones). Esto sugiere que el comportamiento podría ser una característica genética.

IV.2.2 Anémonas solitarias chicas y grandes.

En campo, la distribución de actinias solitarias en zonas susceptibles de ser inundadas por arena sugiere cierta segregación de tallas por microhábitat. Las actinias grandes son más numerosas en el "plano principal", no ocurriendo a menudo sobre pequeñas rocas o bajo estas. Una invasión por sedimentos cubriría primero el "plano principal", y quizá

después los refugios sobre rocas. Se puede decir que pocas actinias grandes se encuentran presentes en refugios "sobre rocas".

Las actinias solitarias chicas presentaron bajas mortalidades ante el enterramiento prolongado por arena. En actinias grandes la mortalidad cero queda explicada en razón de su tamaño.

En los experimentos de comportamiento, las actinias solitarias grandes evadieron mucho más el disturbio que las pequeñas. Ninguna quedó enterrada y sólo $1/25$ (0.04) se desprendió. Los resultados muestran que la evasión se debió al efecto de su tamaño, puesto que sólo aproximadamente $1/3$ subió por las paredes de los recipientes experimentales (proporción similar a las actinias grandes que en los tratamientos control, sin enterramiento, montaron por la pared de los recipientes experimentales). Las solitarias chicas presentaron bajas tasas de evasión al disturbio (alrededor de $1/3$), y en cualquier actinia pequeña la evasión implicó movimiento vertical por el sustrato, mientras que en cualquier solitarias grandes que no montó por el sustrato, la evasión implicó alargamiento de la columna.

Que las actinias solitarias pequeñas respondieron más activamente que las grandes se nota en el hecho de que las chicas que evadieron el disturbio montaron más en la condición "con adición de sedimentos" que en la condición "sin adición de sedimentos", pero no parece haber diferencia en las actinias

grandes.

En solitarias chicas, la susceptibilidad al enterramiento prolongado parece menor que la susceptibilidad a la de desecación. Sin embargo, en solitarias chicas, la solución parecería la misma ante los 2 disturbios: altas tasas de crecimiento y mayor movilidad operarían para aliviar los efectos del disturbio por sedimentos y por desecación.

Volviendo a la hipótesis, no fué falsada la predicción de que las actinias grandes evaden el disturbio vía elongamiento de la columna (merced a su tamaño) y las chicas más activamente, montando por el sustrato.

IV.3 Anémonas que forman clones y anémonas solitarias.

La hipótesis cuyas deducciones fueron contrastadas se refiere a las actinias en la naturaleza. Sin embargo, las contrastaciones experimentales fueron hechas en laboratorio, lo que sugiere un artificio. Entonces, ¿ cómo se insieren nuestros resultados en la naturaleza ?

En general, excepto en los experimentos de susceptibilidad a la desecación, las intensidades experimentales de los disturbios fueron sugeridas por cientos de observaciones en campo y, ocasionalmente, por experimentos preliminares.

En este estudio, las variables más importantes fueron algunos comportamientos ante el disturbio, comportamientos,

que, suponemos, tienen una base genética. Por lo tanto, para que este estudio fuera relevante en el mundo real de las actinias, la condición más importante sería que los comportamientos evocados por los disturbios en laboratorio fueran análogos a los evocados por disturbios naturales.

Por otro lado, los valores de las variables tienen menor relevancia en los estudios comparativos, donde se enfatizan las diferencias, y este estudio fué diseñado como una serie de comparaciones entre formas de una misma especie, tamaños y especies gemelas (Francis, 1979). De esta manera, lo que tendría que ser extrapolado al campo sería el sentido de las diferencias de comportamiento entre los tipos de actinias.

Por supuesto, la experimentación en campo es preferible a la de laboratorio. Sin embargo, algunos ensayos preliminares de marcado y transplante en zonas con sustrato inestable e inundación por sedimento indicaron que la relocalización de actinias solitarias es sumamente difícil, implicando una inversión de tiempo prohibitiva.

Las actinias que forman clones y las solitarias co-ocurren en distintos hábitats (Francis, 1979; obs. pers.). En varias localidades de Baja California (obs. pers.), donde los clones predominan, siempre hay algunas actinias solitarias (particularmente grandes pero también algunas pequeñas)

En tales áreas, las actinias solitarias grandes se encuentran frecuentemente en depresiones que contienen guijarros, cantos rodados, y algunas acumulaciones de arena (Francis, 1979; obs. pers.). Las actinias solitarias también ocurren en hábitats donde difícilmente ocurriría la invasión por sedimento (obs. pers.). La diferencia en predominio numérico de clones o solitarias parece más notable en localidades con sustrato inestable inundadas por arena. En tales áreas, la predominancia numérica de las actinias solitarias es muy fuerte (obs. pers.). Si bien los clones y las errantes no se encuentran totalmente ausentes, son marcadamente más escasos que en otros hábitats, y parecería que se encuentran con mayor frecuencia en las rocas más grandes, que no son movidas por el oleaje. Entonces, tanto las actinias solitarias como las actinias en clon ocurren en hábitats con diferentes regímenes de disturbio.

En los experimentos de desecación, se obtuvieron resultados diferentes para actinias en clon, errantes y solitarias chicas para individuos de tamaños similares.

La estrategia adecuada para las anémonas en clon ante los rigores de la desecación parecería ser el mantenimiento de una

configuración agregada, debido a que la desagregación les confiere mayor susceptibilidad. Por otro lado, las actinias errantes tenderían a buscar un refugio. La tesis manejada aquí es que las actinias errantes no tienen una alta capacidad de respuesta de movimiento debido a que más comúnmente forman clones. Puesto que la estrategia de los clones sería el escaso movimiento y la forma agregada es la más común, y tal vez la más exitosa en sus hábitats usuales (Sebens, 1983) se infiere que las actinias errantes llevarían consigo esa restricción, un "compromiso intrínseco de agregación" impuesto por la estrategia de la configuración dominante. Pero por otro lado, las anémonas que forman clones requieren retener cierta capacidad de movimiento, un importante mecanismo de selección secundaria de hábitat en los reclutas, producto de la reproducción sexual (Sebens, 1982).

Las actinias solitarias no forman clones, ya que al parecer no se dividen asexualmente (Francis, 1979). Sin embargo, su mayor tamaño final (menor razón área/volumen) las hace resistentes a la desecación (susceptibilidades similares, gruesamente, a los clones). Con estrategias distintas para evadir la desecación, ni los agregados en clon ni las solitarias grandes muestran un incremento en movilidad al aumentar este rigor. Contrariamente, los tipos más susceptibles (errantes y solitarias chicas) incrementaron su movilidad. En ambas probables especies (Francis, 1979) el incremento en tiempo generaría probablemente menor

susceptibilidad, al estar asociado con un mayor tamaño o con la formación de un clon. Sin embargo, la estrategia de formar clones implicaría restricciones en movimiento. Entonces, las solitarias chicas responden con mayor intensidad a la desecación severa que las errantes. Los resultados obtenidos, no falsan esta hipótesis.

Podría argumentarse que si las anémonas solitarias habitaran zonas con mayor desecación que las actinias que forman clones, la hipótesis anterior podría no ser pertinente. En ese caso, al vivir en un ambiente más riguroso, podría esperarse mayor movilidad en solitarias chicas que errantes (no se esperaría que las especies respondan a rigores que no encuentran en sus hábitats). Sin embargo, cuando ambas especies co-ocurren en un hábitat dado, las actinias en clon ocupan niveles similares en la zona intermareal (obs. pers.); aún más, las actinias solitarias se encuentran con mayor frecuencia a niveles más bajos que las actinias en clon (Francis, 1979; obs. pers.).

Por otro lado, el que diferentes movilidades en las actinias solitarias no sean completamente explicadas por la desecación, sugiere que en ciertos hábitats la movilidad sería una función muy importante para las actinias grandes. Tales hábitats podrían ser aquellos que sufren fuertes modificaciones físicas (sustrato más inestable; inundación por arena).

Las actinias solitarias evadieron con mayor frecuencia que los clones el enterramiento por arena, ya sea por mayor

movilidad o por efecto del tamaño. En las actinas que forman clones, debido a sus limitaciones de tamaño, una mayor "edad" no les proporciona incremento en la capacidad de escape al disturbio (a diferencia de lo que sucede en el caso de la desecación). Los módulos clonales no alcanzan grandes tamaños, y esto podría deberse a que energéticamente no son convenientes individuos de gran tamaño (Sebens, 1979) y a que la reproducción asexual por fisión binaria longitudinal (Hand, 1955) se tornaría muy costosa en individuos de gran tamaño (Francis, 1979).

Parecería obvio que en hábitats con disturbios diferentes a la desecación los clones no tendrían tanto éxito. Particularmente, no se podrían formar grandes clones en áreas con sustratos inestables, ya que un sustrato estable es básico para la formación de un clon.

De esta manera, para los clones, las consecuencias de vivir agregados impediría una alta movilidad (tal vez por compromiso intrínseco de agregación) y alcanzar un mayor tamaño; justamente, las características que favorecen, muy en particular, la evasión al disturbio por sedimentos.

Los clones también pueden escapar al disturbio por arena elongando sus columnas (Littler *et al.*, 1983) pero los tamaños limitados de individuo (Sebens, 1979) restringirían esta opción a eventos con acumulaciones pequeñas de sedimentos. Asimismo, pueden resistir al enterramiento por mucho tiempo (Taylor y Littler, 1982; este trabajo). Sin embargo, el enterramiento

muy probablemente constituye una desventaja respecto al no enterramiento. Parecería entonces que los disturbios asociados a fuertes modificaciones físicas del sustrato (volteo del sustrato; inundación por sedimento) en el que las estrategias para evadirlos implicaran movilidad y gran tamaño, serían más severos en clones que en solitarias.

De esta manera, parecería que la menor movilidad consecuenta de la estrategia de agregación ayuda a evadir un disturbio (deseccación), pero reduciría las posibilidades de evasión a otros disturbios, que implicarían una estrategia rival (mayor movilidad).

¿ Impide la agregación ciertos niveles de movilidad ? Las actinias agregadas pueden moverse, pero parecería que mucha movilidad acabaría por desagregar un clon. Aun considerando que existiese suficiente sustrato libre disponible parecería poco realista pensar que un gran clon pudiera moverse simultáneamente como un super-organismo. Durante los experimentos, la evasión de los miembros de un clon al enterramiento por arena siempre implicó el movimiento individual, y la desagregación del clon. De tal manera, en un hábitat perturbado frecuentemente, la formación de grandes clones sería menos probable.

Por supuesto, en una misma especie podrían presentarse variaciones en cuanto al movimiento. Por ejemplo, baja movilidad ante un disturbio y alta movilidad ante otro. Sin embargo, si una estrategia de mucho movimiento implicara cierta

desventaja (por ej. deagregación) ante los rigores comunes (por ej. desecación) en los hábitats donde la especie predomina numéricamente, dicha estrategia podría no quedar incorporada. O bien, una característica que sólo beneficia a los clones en hábitats limitados podría no ser propagada. En cualquier caso, los clones que se desagregan (actinias errantes) se encuentran en desventaja ante los clones establecidos (Sebens, 1983) por interferencia agresiva (Francis, 1973b) o por susceptibilidad a la desecación (Hart y Crowe, 1977; Francis, 1979; este trabajo).

Nuestras observaciones de laboratorio (comportamiento; distintas características morfológicas) y campo (distribuciones asimétricas) apoyan lo sugerido por Francis (1979): que las actinias que forman clones y actinias solitarias son especies distintas.

Por lo expuesto en este trabajo, la hipótesis de que el disturbio pudiera haber causado divergencia evolutiva es plausible. Es claro que los disturbios podrían ser potentes factores de selección natural. La desecación y otros disturbios (incluido el disturbio por arena) podrían ser factores selectivos entre configuraciones (desecación), tamaños (desecación, sedimentos) y especies en la naturaleza.

Un modelo simple de especiación que incluyera actinias que forman clones y actinias solitarias podría tomar en cuenta la ventaja que una mayor movilidad proporcionaría a una errante en

hábitats perturbados o con un alta densidad de clones establecidos (alta probabilidad de encuentro agonístico) que obligarían a las errantes a moverse para sobrevivir. Asimismo, en hábitats con depredadores abundantes (Anett y Pierotti, 1984) o físicamente perturbados, las actinias más grandes serían las menos susceptibles. Sin embargo, la progenie de estas errantes muy móviles y grandes no tendría impedimentos de reproducción asexual por fisión binaria. Entonces, quizá sería más plausible un modelo de especiación que incluyera la producción de actinias errantes con capacidades nulas o limitadas de reproducción asexual (e.g. una sola división asexual en el período de vida). En estas actinias, la alta capacidad de movilidad y el gran tamaño final serían probablemente favorecidas por la selección natural en hábitats perturbados por la desecación y modificación física del sustrato por inundación de arena (este trabajo), y el tamaño lo sería en hábitats sujetos a la depredación (Anett y Pierotti, 1984).

Una predicción de la hipótesis planteada en este estudio, que no fué contrastada experimentalmente, es que las actinas errantes y en clon serían más susceptibles que las actinas solitarias al disturbio por golpeteo de cantos. En este caso, la alta movilidad y el mayor tamaño representarían también ventajas ante este disturbio.

Parecería entonces que la movilidad sería una función muy importante en las anémonas. Sin embargo, ni su disposición

morfológica básica ni sus sensores nerviosos (Pantin, 1965) son lo más sofisticado en el reino animal para esta función. Por lo expuesto en este trabajo y tal vez como consecuencia no necesaria de la hipótesis que se puso a prueba, el significado ecológico de la asociación de algunas actinias con invertebrados móviles, particularmente crustáceos (ver Ross, 1967 para una revisión) podría entenderse mejor si se considera que los organismos más móviles tendrían mucho mayor capacidad que las anémonas para enfrentar ambientes fluctuantes. La hipótesis puesta a prueba propone que la movilidad es un atributo importante para evadir el disturbio. Pero las anémonas no tienen mecanismos sofisticados de movilidad. Las anémonas montadas en crustáceos aprovecharían los sensores nerviosos y capacidades motrices de éstos, atributos importantes para invertebrados que enfrentan hábitats perturbados.

Es difícil pensar que sólo el disturbio haya causado la adquisición de una configuración, o la divergencia evolutiva entre especies; hay otros factores a considerar (Waters, 1973; Sebens, 1979; Francis, 1979). Particularmente, Sebens (1979) propuso un modelo que predice que las tres formas de organización en pólipos antozoarios (incluyendo formas en clon y solitarias) se relacionan primordialmente con la distribución de tamaño de sus presas.

Sin embargo, en este trabajo se ha demostrado que otras

causas podrían influir en el tamaño y disposición de los pólipos de tal manera que tal vez las ventajas relacionadas con la distribución de tamaños de las presas podrían ser excedidas.

Se propone que las diferencias en movilidad y tamaño asociados a distintos disturbios son asimismo muy importantes, y que las diferencias en movilidad y tamaño ayudarían a explicar y predecir, parcialmente, la predominancia numérica y éxito de formas, tamaños y especies diferentes (Francis, 1979) en hábitats influenciados por distintos disturbios.

V CONCLUSIONES

- 1.- Las respuestas de mayor o menor movilidad ante el disturbio por desecación dependerían del estado de agregación. Las actinias errantes fueron más susceptibles a la desecación que las actinias agregadas en clon. Ante la desecación severa, las actinias errantes incrementaron su movilidad, pero los clones no. La mayor movilidad en clones favorecería el encuentro de refugios, mientras que el permanecer agregados les proporciona un microhábitat húmedo.

- 2.- En las anémonas solitarias, el incremento en la movilidad debido al rigor de la desecación dependería de su tamaño. Las actinias solitarias chicas fueron más susceptibles a la desecación que las actinias solitarias grandes. Ante la desecación severa, sólo las solitarias chicas incrementaron su movilidad. El incremento en movilidad ante la desecación severa sería una buena respuesta ante este disturbio, favoreciendo el encuentro de un refugio. Las altas tasas de movilidad en las actinias solitarias grandes no se correlacionaron positivamente con el rigor a la desecación.

3.- Las diferencias en agregación no fueron importantes respecto a la evasión al disturbio por arena. Las actinias errantes y los agregados clonales presentaron susceptibilidades similares ante el enterramiento prolongado por arena. Las tasas de evasión al disturbio por arena fueron similares en errantes y en agregados clonales.

4.- En las actinias solitarias, tanto el modo de respuesta como la probabilidad de evasión al disturbio por arena dependerían del tamaño de los individuos. Las anémonas solitarias chicas fueron más susceptibles que las anémonas solitarias grandes ante el enterramiento prolongado en arena. La evasión al disturbio por arena en las actinias solitarias chicas siempre implicó desplazamiento vertical, mientras que en las anémonas solitarias grandes fué generalmente por alargamiento de la columna. La evasión exitosa al disturbio por arena en las anémonas solitarias chicas fué menor que en las anémonas solitarias grandes.

5.- Las actinias que forman clones tuvieron distintos comportamientos que las actinias solitarias ante el

disturbio por desecación y por arena; ésto apoya lo sugerido por Francis (1979): que las actinias que forman clones y las actinias solitarias son especies gemelas.

6.- Las actinias que forman clones y las actinias solitarias evadieron diferencialmente el disturbio. Ante la desecación, la forma agregada tuvo alta resistencia. Sin embargo, la forma agregada habría limitado a estas anémonas en movilidad y tamaño (Sebens, 1979), características que fueron importantes para que las actinias solitarias lograran evadir el disturbio por arena.

VI LITERATURA CITADA

- Annett, C. y R. Pierotti, 1984. Foraging behaviour and prey selection of the leather seastar *Dermasterias imbricata*. Mar. Ecol. 14:197-206.
- Ayling, A.M., 1981. The role of biological disturbance in temperate subtidal encrusting communities. Ecology 62:830-847.
- Ayre, D. J., 1983. The effects of asexual reproduction and inter-genotypic aggression on the genotypic structure of populations of the sea anemone *Actinia tenebrosa*. Oecologia 57:158-1650
- Brace, R. C. y L. J. Quicke, 1986. Seasonal changes in dispersion within an aggregation of the anemone, *Actinia equina*, with reappraisal of the role of intraspecific aggression. Jour. Mar. Biol. Ass. U. K., 66:49-70
- Carefoot, T., 1977. Pacific Seashores. A guide to intertidal ecology. University of Washington Press, Seattle. 208 pp.

Connell, J.H., 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199:1302-1310.

Connell, J.H. y M. Keough, 1985. Disturbance and patch dynamics on subtidal marine animals on hard substrata. En: *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*; pp. 125-151 (Pickett, S.T.A. y P. S. White, Eds.) Academic Press, N. Y. 455pp.

Dayton, P. K., 1971. Competition, disturbance and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecol. Mon.* 41:351-388.

Dayton, P.K. y M. J. Tegner, 1984. Catastrophic storms, El Niño, and patch stability in a southern California kelp community. *Science* 224:283-285.

Denny, M.W., T.L. Daniel, y M.A.R. Koehl., 1985. Mechanical limits to size in wave-swept organisms. *Ecol. Mon.* 55:69-102.

Dethier, M.N., 1984. Disturbance and recovery in intertidal pools: maintenance of mosaic patterns. *Ecol. Mon.* 54:99-118.

- Francis, L., 1973a. Clone specific segregation in the sea anemone *Anthopleura elegantissima*. Biol. Bull. 144:64-72.
- Francis, L., 1973b. Intraspecific aggression and its effect on the distribution of *Anthopleura elegantissima* and some related anemones. Biol. Bull. 144:73-92.
- Francis, L., 1976. Social organization within clones of the sea anemone *Anthopleura elegantissima*. Biol. Bull. 150:361-376.
- Francis, L., 1979. Contrast between solitary and clonal lifestyles in the sea anemone *Anthopleura elegantissima*. Amer. Zool. 19:669-681.
- García P. L. y G. Chee B., 1976. Ecología de la zona de entremareas de la Bahía de Todos Santos. Ciencias Marinas 3:10-29.
- Hand, C., 1955. The sea anemones of central California. Part II. The endomyarian and mesomyarian anemones. Wasmann J. Biol. 13:37-99.
- Hart, C.H., y J.H. Crowe. 1977. The effect of attached

- gravel on the survival of intertidal anemones.
Trans. Amer. Micr. Soc. 96:29-41.
- Hurlbert, S.H., 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. Ecol. Mon. 54:187-211.
- Jackson, J. B. C., 1977. Competition on marine hard substrata: The adaptive significance of solitary and colonial strategies. Amer. Nat. 111:743-767
- Littler, M.M., D.R. Martz y D.S. Littler., 1983. Effects of recurrent sand deposition on rocky intertidal organisms: importance of substrate heterogeneity in a fluctuating environment. Mar. Ecol. 11:129-139.
- Ottaway, J.R., 1973. Some effects of temperature, desiccation, and light on the intertidal anemone *Actinia tenebrosa* Farquhar (Cnidaria: Anthozoa). Aust. J. Mar. Freshwater Res. 24:103-126.
- Ottaway, J.R., 1979. Population ecology of the intertidal anemone *Actinia tenebrosa*. III. Dynamics and Environmental Factors. Aust. J. Mar. Freshwater Res. 30:41-62

- Ottaway J.R. e I.M. Thomas, 1971. Movement and zonation of the intertidal anemone *Actinia tenebrosa* Farqu. (Cnidaria: Anthozoa) under experimental conditions. Aust. J. Mar. Freshwater Res. 22:63-78.
- Paine, R.T., 1969. The ~~Pisaster~~-*Tegula* interaction: prey patches, predator food preference, and intertidal community structure. Ecology 50:950-961.
- Paine, R.T., 1979. Disaster, catastrophe and local persistence of the sea palm *Postelsia palmaeformis*. Science 205:685-687.
- Paine, R.T. y S.A. Levin., 1981. Intertidal landscapes: disturbance and the dynamics of pattern. Ecol. Mon. 51:145-178.
- Paine, R.T. y T.H., Suchanek, 1983. Convergence of ecological processes between independently evolved competitive dominants: a tunicate-mussel comparison. Evolution 37:821-831.
- Pantin, C.F.A., 1965. Capabilities of the coelenterate behavior machine. Amer. Zool. 5:581-589
- Pearse, V.B., 1974a. Modification of sea anemone behavior

- by symbiotic zooxanthellae: phototaxis. Biol. Bull. 147:630-640.
- Pearse, V.B., 1974b. Modification of sea anemone behavior by symbiotic zooxanthellae: expansion and contraction. Biol. Bull 147:641-651.
- Pineda Aguilar, J.G., E. Del Castillo, R. Inclán, P. Sánchez, y A. Escofet. 1984. Disturbio por sedimentos en el intermareal rocoso de Ensenada, B.C., México. V Simposio Nacional de Biología Marina, La Paz, B.C.S., México (Resumen).
- Popper, K., 1962. *La Lógica de la Investigación Científica*. Ed. Tecnos, S.A., Madrid, España. 451 pp.
- Ross, D. M., 1967. Behavioural and ecological relationships between sea anemones and other invertebrates. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 5:291-316.
- Sebens, K.P., 1979. The Energetics of asexual reproduction and colony formation in benthic marine invertebrates. Amer. Zool. 19:683-697.
- Sebens, K.P., 1980. The regulation of asexual reproduction

and indeterminate body size in the sea anemone
Anthopleura elegantissima (Brandt). Biol. Bull.
 158:370-382.

Sebens, K.P., 1982. Recruitment and habitat selection in
 the intertidal sea anemones, *Anthopleura*
elegantissima (Brandt) and *A. xanthogrammica*
 (Brandt). Jour. Exp. Mar. Biol. and Ecol.
 59:103-124.

Sebens, K.P., 1984. Population dynamics and habitat
 suitability of the intertidal sea anemones
Anthopleura elegantissima and *Anthopleura*
xanthogrammica. Ecol. Mon. 53:405-433.

Sokal, R.R. y F.J. Rohlf, 1979. *Biometría*. Ed. Blume,
 Madrid, 832pp.

Sousa, W.P., 1984. The role of disturbance in natural
 communities. Ann. Rev. Ecol. Syst. 15:353-391.

Sousa, W.P., 1985. Disturbance and patch dynamics on rocky
 intertidal shores. En: *The Ecology of Natural*
Disturbance and Patch Dynamics; pp. 101-124
 (Pickett, S.T.A. y P. S. White, Eds.) Academic
 Press, N. Y. 455pp.

Stewart, J.G., 1983. Fluctuations in the quantity of sediments trapped among thalli on intertidal rock platforms in southern California. Jour. Exp. Mar. Biol. Ecol., 73:205-211.

Suchanek, T.H., 1981. The role of disturbance in the evolution of life history strategies in the intertidal mussels *Mytilus edulis* and *Mytilus californianus*. Oecologia 50:143-152.

Sutherland, J.P., 1981. The fouling community at Beaufort, North Carolina: a study in stability. Amer. Nat. 118:499-519.

Taylor, P.R. y M. M. Littler. 1982. The roles of compensatory mortality, physical disturbance, and substrate retention in the developmet and organization of a sand-influenced, rocky-intertidal community. Ecology 63:135-146.

Waters, V.L., 1973. Food preference of the nudibranch *Aeolidia papillosa*, and the effect of the defenses of the prey on predation. Veliger 15:174-192.

Wicksten, M.W., 1984. Survival of sea anemones in Bunker C fuel. Mar. Poll. Bull. 15:28-33.

Woodin, S.A., 1981. Disturbance and community structure in
a shallow water sand flat. Ecology 62:1052-1066.