

Alma Mater Studiorum – Università di Bologna

FACOLTÀ DI SCIENZE MATEMATICHE, FISICHE E NATURALI

Dipartimento di Biologia Evoluzionistica Sperimentale

Corso di Laurea Specialistica in Scienze Naturali

“Conservazione e gestione del patrimonio naturale”

Indirizzo: marino

Riproduzione sessuale del corallo coloniale mediterraneo
Astroides calycularis (Scleractinia, Dendrophylliidae)

Tesi di Laurea di:
GABRIELLA GASPARINI

Relatore:
Prof. FRANCESCO ZACCANTI

Correlatore:
Dott. STEFANO GOFFREDO

Sessione III

Anno Accademico 2006 - 2007

Regno: **Animalia** Linneo, 1758

Phylum: **Cnidaria** Hatschek, 1888

Classe: **Anthozoa** Ehrenberg, 1834

Sottoclasse: **Hexacorallia** Haeckel, 1866

Ordine: **Scleractinia** Bourne, 1900

Sottordine: **Dendrophylliina** Vaughan and Wells, 1943

Famiglia: **Dendrophylliidae** Gray, 1847

Genere: *Astroides* Quoy and Gaimard, 1827

Specie: *Astroides calycularis* (Pallas, 1766)



Colonia di *Astroides calycularis*. Esemplari fotografati all'ingresso della Grotta Azzurra a Capo Palinuro dal fotografo naturalista Gianni Neto.

Introduzione

La riproduzione sessuale gioca un ruolo cruciale nei cicli vitali degli organismi e garantisce la sopravvivenza e l'evoluzione delle specie (Harrison e Wallace 1990; Hughes et al. 1992) incidendo sulle caratteristiche demografiche (Harvell e Grosberg 1988; Beiring e Lasker 2000). Le informazioni sulla riproduzione sessuale sono essenziali per capire la struttura genetica, così come per capire la resistenza e la resilienza delle popolazioni a seguito di disturbi di origine naturale o antropica (Connell e Keough 1985). Il raggiungimento della maturità sessuale è determinato da un bilancio tra accrescimento e rischio di mortalità, che a sua volta dipende dall'età e dalla dimensione dell'organismo. Le variazioni nell'età e nella dimensione alla prima riproduzione e le differenze nella *sex ratio* influiscono sui tassi di accrescimento delle popolazioni (Harvell e Grosberg 1988; Dobson 1998; Fujiwara e Caswell 2001). Tali variazioni sono importanti in quanto possono rappresentare l'inizio di divergenze evolutive (Richmond e Hunter 1990). La conoscenza della biologia riproduttiva, ottenuta attraverso lo studio della sessualità (ermafrodita o gonocorica), del tipo di fecondazione (interna o esterna) e dello sviluppo embrionale e larvale (Goffredo et al. 2005), è il primo passo per poter comprendere al meglio la dinamica di popolazione degli organismi marini (Santangelo et al. 2003). La maggior parte delle scleractinie studiate risulta ermafrodita (Fadlallah 1983). Secondo Harrison (1985), nell'ordine delle scleractinie la condizione sessuale è un carattere che tende a mantenersi costante all'interno delle famiglie. Generalmente il ciclo annuale di gametogenesi delle scleractinie culmina in un breve periodo di rilascio delle cellule germinali nell'ambiente dove avviene la fecondazione (Oliver et al. 1988; Harrison e Wallace 1990; Richmond e Hunter 1990). La sincronizzazione dello sviluppo e del rilascio dei gameti è importante per massimizzare la probabilità di fecondazione e di successo riproduttivo, in quanto la rapida dispersione dei gameti nell'ambiente acquatico diminuisce la probabilità di incontri fertili (Harrison e Wallace 1990). La regolazione del ciclo riproduttivo è stata messa in relazione con vari fattori ambientali quali la temperatura dell'acqua, il fotoperiodo, le fasi lunari e le maree (Harrison et al. 1984; Babcock et al. 1986; Harrison e Wallace 1990; Penland et al. 2004). A lungo termine, questi fattori possono agire come elementi di pressione selettiva sulla sessualità delle popolazioni fino ad influenzarne la riproduzione (Giese e Pearse 1974; Bacci 1975; Rossi 1975; Loya 1976; Van Moorsel 1983; Szmant 1986; Tomascik e Sander 1987; Shaw 1989; Fautin 1992; Ward 1992; Fan e Dai 1995; Acosta e Zea 1997). Mentre alcuni autori suggeriscono che siano le variazioni stagionali

del fotoperiodo e della temperatura i principali fattori regolanti il ciclo annuale di riproduzione (Giese e Pearse 1974; Babcock et al. 1986; Oliver et al. 1988; Harrison e Wallace 1990; Richmond e Hunter 1990; Soong 1991; Penland et al. 2004), altri indicano che tali variazioni potrebbero non operare nella regolazione degli eventi riproduttivi (Beauchamp 1993; Babcock et al. 1994; Fan e Dai 1995). Levy (2007) ha recentemente scoperto la presenza di particolari proteine fotorecetrici, cryptocromi, in grado di percepire radiazioni lunari che influenzerebbero la sincronizzazione del rilascio degli spermatozoi nell'ambiente marino negli antozoi. Un confronto tra regioni geografiche differenti al momento di rilascio dei gameti offre un approccio per discernere le risposte delle specie alle varie condizioni ambientali (Oliver et al. 1988; Harrison e Wallace 1990; Babcock et al. 1994; Fan e Dai 1995).

Le specie di scleractinie delle fasce tropicali e sub-tropicali risultano quelle più studiate (Fadlallah 1983; Willis et al. 1985; Babcock et al. 1986; Szmant 1986; Harrison e Wallace 1990; Richmond e Hunter 1990; Richmond 1997; Lam 2000; Heltzel e Babcock 2002; Neves e Pires 2002). Le informazioni sulla riproduzione sessuale delle specie che vivono nelle zone temperate risultano scarse (Szmant-Froelich et al. 1980; Tranter et al. 1982; Stoddart e Black 1985; Ward 1992; Beauchamp 1993). In particolare, per l'area del Mediterraneo gli unici dati provengono da alcune osservazioni di oltre un secolo fa di Lacaze-Duthiers (1873, 1897) sulle specie solitarie *Caryophyllia smithi*, *Balanophyllia regia*, *Leptopsammia pruvoti* e coloniali, *Astroides calycularis* e *Cladopsammia rolandi*, e da alcuni lavori recenti condotti nei laboratori del Dipartimento di Biologia Evoluzionistica Sperimentale dell'Università di Bologna sulle specie *Balanophyllia europea* e *Leptopsammia pruvoti* (Goffredo e Telò 1998; Goffredo e Zaccanti 2004; Goffredo et al. 2000, 2002, 2004a, b, 2005).

La famiglia Dendrophyllidae è cosmopolita, raggruppa sia coralli solitari che coloniali, comprende 148 specie viventi divise in 19 generi (Avian et al. 1995; Cairns 1999; Cairns et al. 1999). In Mediterraneo vivono sette specie appartenenti a questa famiglia suddivise in 5 generi, 3 dei quali (*Astroides*, *Cladopsammia* e *Dendrophyllia*) sono coloniali (Minelli et al. 1995).

Astroides calycularis era già conosciuta dai naturalisti del XVIII° che l'hanno caratterizzata soprattutto per la sua forma coloniale e per il suo colore arancio vivo, distinguendola così dalle altre scleractinie presenti nel Mediterraneo (Zibrowius 1995). Cuvier (1830), nel volume degli Zoofiti, *Règne animal distribué d'après son organisation*, mostra una colonia di polipi aperti presente sulle coste della Sicilia e Lamarck (1836), nella seconda edizione della *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres*, fa alcune annotazioni su questa specie.

Nel Pleistocene *Astroides calycularis* era presente in tutto il Mediterraneo occidentale, da Nord (coste francesi, Corsica; Fig. 1) a Sud (coste dell'Africa, dallo Stretto di Gibilterra alla Tunisia) come testimoniano alcuni fossili rinvenuti in quelle zone (Seguenza 1864, 1880;

Zibrowius 1991). Nei periodi successivi, la specie è sparita dal settore Nord, probabilmente a seguito di un raffreddamento climatico generale con conseguente abbassamento della temperatura dell'acqua del mare di questa zona (Peres 1967). La distribuzione attuale di *Astroides calycularis* è segnalata nella parte sud-occidentale e centrale del bacino del Mediterraneo nelle seguenti località: in Spagna, dallo Stretto di Gibilterra (Zibrowius 1995; Ocaña et al. 2000; Álvarez-Pérez et al. 2005; Bianchi 2007) a Capo di Palos (Zibrowius 1983; Cebrián e Ballesteros 2003; Bianchi 2007); nel Nord Africa, dallo Stretto di Gibilterra a Capo Bon in Tunisia, nelle isole attorno la Sicilia (Pantelleria, Linosa, Malta, Eolie), dallo Stretto di Messina al Golfo di Napoli, a Ventotene fuori dal golfo di Gaeta (Zibrowius 1980; Bianchi 2007) e all'Isola del Giglio (Bianchi e Morri 1994). Negli ultimi anni *Astroides calycularis* è stato anche avvistato nella parte nord-orientale del Mare Adriatico nel Golfo di Venezia (Cesellato et al. 2007) e lungo le coste e le isole della Croazia (Kružić et al. 2002, 2005; Grubelic et al. 2004; Bianchi 2007). Essenzialmente mediterranea nella sua distribuzione, *Astroides calycularis* è anche presente nella parte più a Nord della costa Atlantica del Marocco, a sud di Capo Spartel (ad ovest di Tangeri; Zibrowius 1983, 1995; Bianchi 2007) e nella parte Sud della costa Atlantica della Spagna (a sud-ovest di Cadice, vicino Conil; Zibrowius 1995; Bianchi 2007; Fig. 2). *Astroides calycularis* è considerata una specie endemica del Mediterraneo anche se, da un punto di vista biogeografico, si ritrova fuori dallo Stretto di Gibilterra (López-González 1993; Zibrowius 1995; Bianchi 2007). La presenza della specie lungo le coste atlantiche ai confini con lo stretto di Gibilterra è verosimilmente da attribuirsi alle correnti uscenti dal Mar Mediterraneo che trasportano le larve al di fuori dello Stretto e, per questo motivo, non si può considerare tale specie atlantica (Ocaña et al. 2000).

Astroides calycularis si trova sia sulle rocce superficiali che fino a circa 50 metri di profondità (Rossi 1971), ma la sua localizzazione tipica è situata nell'infralitorale superiore (0-15 m di profondità), su pareti verticali o all'entrata delle grotte, all'interno delle quali può anche penetrare (Rossi 1971; Cinelli et al. 1977; Zibrowius 1978; Kružić et al. 2002). Forma azooxantellata (priva di dinoflagellati simbionti, detti zooxantelle; Cairns 1999), vive sia alla luce che nell'oscurità e ricerca luoghi a idrodinamismo accentuato (Cinelli et al. 1977; Zibrowius 1978; Zibrowius 1995; Kružić et al. 2002). Le colonie possono raggiungere elevate densità di popolazione, sino al 90% o più della copertura del fondo (S. Goffredo, osservazioni personali). In alcuni casi le colonie possono emergere per la risacca o, in certe zone, come il Sud della Spagna, in cui le maree sono più importanti, essere esondate regolarmente (Molinier e Picard 1957).

Le colonie presentano generalmente una forma ellissoidale (Fig.re 3, 4; Rossi 1971; Zibrowius 1980) con polipi addensati o separati (forma massiva o forma cespugliosa rispettivamente) a seconda del livello di idrodinamismo (Zibrowius 1980; Kružić et al. 2002). Dove le acque sono

generalmente più mosse, ad esempio in prossimità della superficie, le colonie, di forma massiccia, presentano polipi con un calice poligonale (Fig. 5a; Rossi 1971; Kružić et al. 2002). In queste colonie i nuovi individui vanno ad aggiungersi nella parte periferica della colonia (Fig. 4) o ad inserirsi fra quelli già esistenti. Dove le acque sono generalmente più calme, ad esempio a profondità maggiori, le colonie, di forma cespugliosa, presentano polipi con un calice circolare (Fig. 5b; Rossi 1971; Kružić et al. 2002). In tali colonie, uno stesso polipo può produrre delle gemme a diversi livelli di altezza del calice. In natura è possibile trovare colonie di aspetto differente vicine fra loro. Infatti, anche a piccole distanze, le condizioni di idrodinamismo possono essere sensibilmente diverse in rapporto con la configurazione della roccia litoranea (Zibrowius 1980).

Scopo della ricerca

Questo elaborato prende in esame la riproduzione sessuale del corallo *Astroides calycularis* nel Mar Tirreno Meridionale; i campioni sono stati raccolti all'entrata della Grotta Azzurra di Capo Palinuro in provincia di Salerno, Campania (40°01,81'N 15°16,74'E).

Lo studio condotto su *Astroides calycularis* rientra in una ricerca che serve ad aumentare le conoscenze sulla riproduzione delle scleractinie nel Mediterraneo, oggi limitate quasi esclusivamente ai lavori di oltre un secolo fa di Lacaze-Duthiers (1873, 1897) e ad alcuni lavori recenti condotti nei laboratori del Dipartimento di Biologia Evoluzionistica Sperimentale dell'Università di Bologna (Goffredo e Telò 1998; Goffredo e Zaccanti 2004; Goffredo et al. 2000, 2002, 2004a, b, 2005).

In questo elaborato vengono riportati i risultati preliminari dell'analisi quantitativa sul ciclo annuale di riproduzione sessuale e vengono descritti gli aspetti morfologici della gametogenesi e dello sviluppo embrionale in *Astroides calycularis*.

Materiali e metodi

Campionamento

I polipi di *Astroides calycularis* (Pallas, 1766) sono stati raccolti a Capo Palinuro in 16 campionamenti mensili, eseguiti da Aprile 2004 a Settembre 2005, a una profondità compresa fra i 7 e i 10 metri, mediante immersioni effettuate con l'ausilio dell'autorespiratore ad aria. Ogni mese sono state prelevate 10 colonie, raccolte a una distanza di circa 2 metri l'una dall'altra seguendo una linea orizzontale immaginaria. Alla fine di ogni immersione gli operatori hanno compilato una scheda di rilevamento che riportava luogo, data, ora, lunghezza dell'asse maggiore e minore di ogni singola colonia e temperatura dell'acqua (misurata con un termometro a mercurio alla profondità di riferimento, direttamente al momento del campionamento). Il fotoperiodo è stato calcolato da almanacchi astronomici. Le colonie prelevate sono state poi immerse in una soluzione fissativa a base di formalina tamponata e inviate ai laboratori del Dipartimento di Biologia Evoluzionistica Sperimentale dell'Università di Bologna.

Analisi biometriche

Nei laboratori dell'Università di Bologna è stata eseguita un'analisi biometrica procedendo alla misurazione della lunghezza (L, asse maggiore del disco orale), della larghezza (l, asse minore del disco orale) e dell'altezza (h, asse oro-aborale del polipo) di ogni singolo polipo appartenente ad ogni colonia utilizzando un calibro sessagesimale. Si è visto che il numero dei polipi per ogni colonia ha un range di variazione molto elevato (da 6 a più di 100 individui per colonia). Il volume (V) del singolo polipo è stato calcolato usando la formula

$$V=h*(L/2)*(l/2)*\pi$$

(Goffredo e al. 2002).

Analisi istologiche

Dopo essere state fotografate, tutte le colonie sono state suddivise in due zone (centrale e periferica), tracciando un'ellisse passante per i punti medi dei due assi della colonia (Fig. 4). La zona comprendente il punto d'incontro degli assi è stata chiamata centrale, mentre la zona più esterna è stata definita periferica; da ognuna delle due zone è stato prelevato almeno un polipo, che è stato poi messo in un contenitore contrassegnato con i dati dell'individuo (ACLx00/00/00Px).

Successivamente i campioni sono stati post-fissati per 48 ore in soluzione di Bouin e poi immersi in alcol etilico 50% per 24 ore per eliminare ogni traccia della soluzione fissativa. I campioni sono stati poi stoccati in alcol 70% e quindi si è proceduto con la decalcificazione in EDTA (acido etilendiamminotetracetico) per almeno 7 ore a seconda delle dimensioni del polipo (quest'ultimo passaggio permette di eliminare ogni traccia di carbonato di calcio dal polipo). Una volta decalcificati, i campioni sono stati mantenuti in alcol 70%. Si è passati quindi alla disidratazione nella serie ascendente degli alcoli dall'alcol 80% all'alcol 100%. I polipi sono stati poi inclusi in paraffina in una stufa a vuoto e sezionati trasversalmente con un microtomo a 7 µm di spessore, secondo una sequenza seriale dal polo orale al polo aborale e posizionati su vetrini portaoggetti precedentemente lavati in alcool 100% e unti con albumina glicerinata usata come collante. Infine, i preparati sono stati colorati con emallume di Mayer ed eosina.

Analisi citometriche

Sui preparati istologici, così ottenuti, sono stati eseguiti i rilevamenti citometrici mediante un analizzatore di immagine LEICA Q500IW. Sono stati misurati l'asse maggiore e minore degli ovociti in sezione nucleata e degli spermari. Per quanto riguarda la dimensione di ciascun elemento riproduttivo, è stata considerata la media tra i due diametri. Gli spermari sono stati classificati secondo cinque stadi di maturazione, riconosciuti su base morfologica (Rinkevich e Loya 1979; Szmantz-Froelich et al. 1980; Fadlallah e Pearse 1982a, b; Stoddart e Black 1985; Beauchamp 1993; Kruger e Schleyer 1998; Kramarsky-Winter e Loya 1998; Glynn et al. 2000; Goffredo et al. 2002). Si è proceduto alla registrazione della presenza degli embrioni nella cavità celenterica e all'identificazione del loro stadio di maturazione (Goffredo e Telò 1998; Goffredo et al. 2005). Di ciascun embrione è stato misurato l'asse maggiore e minore e la sua dimensione è stata considerata la media tra i due elementi.

Analisi statistiche: indice gonadico, maturità sessuale e fertilità

La forma degli ovociti e degli spermari in sezione è risultata essere ellissoidale, perciò è stata eseguita una stima del loro volume usando la formula dell'ellissoide di rotazione

$$V_0 = 4/3 * D/2 * (d/2)^2,$$

dove V_0 è il volume dell'ovocita o dello spermario, D è l'asse maggiore e d quello minore. L'indice di sviluppo gonadico è stato espresso come percentuale di volume corporeo occupato dalle gonadi (Hall e Hughes 1996; Goffredo et al. 2002).

La fecondità è stata espressa come numero di ovociti maturi prodotti per polipo per stagione riproduttiva. La formula utilizzata per calcolare il numero di ovociti maturi è stata la seguente

$$F=(A*B)/C$$

dove F è la fecondità, A è la lunghezza dell'ovario (stimata dal numero di sezioni in cui erano presenti ovociti), B è la frequenza osservata di ovociti maturi e C è la dimensione degli ovociti maturi (Kruger e Schleyer 1998; Goffredo et al. 2002).

Le analisi di correlazione sono state eseguite con l'ausilio del programma SPSS 12.0.

Risultati

Sessualità

Per questo studio sono state eseguite le analisi istologiche su 67 polipi prelevati da 39 colonie (Tabelle 1 e 2). I polipi sessualmente maturi presentano o solo cellule germinali maschili (spermari) o solo cellule germinali femminili (ovociti). 17 polipi risultano di sesso maschile (dimensioni corporee comprese tra 3.35 e 6.50 mm di lunghezza), 25 di sesso femminile (dimensioni corporee comprese tra 3.20 e 6.65 mm di lunghezza) e 25, non mostrando cellule germinali differenziate, sono stati considerati come polipi inattivi (dimensioni corporee comprese tra 2.80 e 6.60 mm di lunghezza). Su 15 dei 17 polipi maschili osservati e su 19 dei 25 polipi femminili osservati è stata effettuata l'analisi citometrica. I polipi maturi provenienti da una stessa colonia presentano la stessa condizione sessuale (o sono tutti polipi maschili o sono tutti polipi femminili) indicando una sessualità gonocorica anche a livello di colonie. Le colonie identificate come maschili sono 11, quelle femminili 17; le rimanenti 11 colonie risultano essere sessualmente inattive. La *sex ratio* delle colonie sessualmente attive sinora analizzate non è significativamente diversa da 1 (test del chi-quadrato, $\chi^2 = 1.29$, $gl=1$, $p>0.500$). In tre polipi femminili sono stati riscontrati embrioni nel *celenteron* indicanti una fecondazione ed uno sviluppo interni al polipo.

Gametogenesi maschile

Gli spermari sono localizzati nei setti mesenterici e sono formati da gruppi di cellule germinali e delineati da una parete di mesoglea (Fig. 6A). Sono stati riconosciuti 5 stadi di maturazione degli spermari noti in bibliografia:

Stadio I - cellule germinali indifferenziate migrano dal gastroderma verso la porzione centrale del mesentere e nella mesoglea e si raggruppano a formare lo spermario costituito da un iniziale aggregato di pochi spermatogoni (Fig. 6B). Il diametro medio degli spermari è di 47.81 μm (ES = 2.68; N = 58).

Stadio II - lo spermario è costituito da un ammasso di spermatociti impegnati nel processo di meiosi. Lo strato di mesoglea intorno allo spermario non ha ancora formato una vera e propria parete completa. (Fig. 6B). Il diametro medio degli spermari è di 70.89 μm (ES = 1.35; N = 447).

Stadio III - lo spermario, formato da un ammasso di spermatociti impegnati nel processo di meiosi, è circondato da una parete che ha preso origine dalla mesoglea (Fig. 6C, D). Il diametro medio degli spermari è di 149.24 μm (ES = 0.70; N = 7305).

Stadio IV - gli spermari presentano sia spermatociti che spermatidi: i primi, formati da cellule meno mature e di dimensioni maggiori rispetto ai secondi, si trovano alla periferia dello spermario; gli spermatidi, invece, sono formati da cellule più piccole e più mature e si trovano nella parte centrale dello spermario (Fig. 6E). Il diametro medio degli spermari è di 200.65 μm (ES = 0.77; N = 9079).

Stadio V - durante questo stadio si formano gli spermatozoi veri e propri e lo spermario assume una forma a “bouquet” (Fadlallah e Pearse 1982; Glynn et al. 1991, 1996, 2000; Fan e Dai 1998; Neves e Pires 2002): le code degli spermatozoi, eosinofile, orientandosi tutte nella stessa direzione, assumono una colorazione rosa intensa, mentre le teste, orientate nella direzione opposta, risultano nere (Fig. 6F, G). Al massimo stadio di maturazione degli spermari, si nota la fuoriuscita degli spermatozoi maturi nel *celenteron* ed attorno si possono trovare spermari ormai totalmente vuoti. Il diametro medio degli spermari è di 201.99 μm (ES = 2.04; N = 1514).

Gametogenesi femminile

Gli ovociti sono localizzati nello strato centrale della mesoglea dei mesenteri e hanno una forma ovale (Fig. 7A). Il diametro degli ovociti varia da un minimo di 25.53 μm a un massimo di 1529.03 μm (ES = 5.61; N = 785).

Quelli di stadio più precoce presentano un nucleo sferico localizzato centralmente con un elevato rapporto fra nucleo e citoplasma (Fig. 7B, C).

Negli stadi intermedi gli ovociti presentano ancora un nucleo sferico; riducono, anche se sensibilmente, il rapporto nucleo/citoplasma per l'accumularsi di vitello (Fig. 7D, E).

Negli stadi più avanzati il rapporto nucleo/citoplasma si riduce ulteriormente per il notevole ammasso di vitello che si va via via ad accumulare (Fig. 7F, G). Il nucleo cambia forma e posizione: la forma, in sezione, passa da circolare a una forma a mezzaluna e migra dal centro alla periferia della cellula, dove aderisce strettamente alla membrana plasmatica dell'ovocita (Fig. 7H).

Durante l'ovogenesi il nucleolo si trova sempre alla periferia del nucleo (Fig. 7B, C, E).

In tutti gli stadi dell'ovogenesi si osserva nell'ovoplasma una cospicua presenza di vacuoli lipidici (Fig. 7B, C, D, E). Il materiale lipidico, di origine esogena, viene accumulato all'interno dell'ovocita mediante fagocitosi (Fig. 7D). Per la maggior parte degli ovociti esaminati, tali vacuoli si trovano concentrati o alla periferia dell'ovoplasma o attorno alla membrana nucleare (Fig. 7D, E).

Distribuzione delle cellule germinali lungo l'asse oro-aborale del polipo

La distribuzione delle gonadi lungo l'asse oro-aborale è significativamente differente tra polipi maschili e polipi femminili (Fig. 11). Mentre la dimensione degli spermari non risulta correlata con la distanza dal polo orale, quella degli ovociti presenta una correlazione positiva (Fig. 11). La distanza media degli spermari dal polo orale (71.55%, ES = 0.08) risulta essere significativamente minore di quella degli ovociti (75.25%, ES = 0.29; Student's t-test, $t = 0.46$, $gl=19186$, $p<0.500$; Fig. 11).

Dimensioni degli ovociti maturi e fecondità

Il diametro degli ovociti maturi varia tra 390 μm e 1530 μm (Fig. 12). Sono stati trovati in media 7.00 ovociti maturi (ES = 5.10) nei polipi femminili con lunghezza media di $L = 5.24$ mm, ES = 0.34 ($l = 4.87$ mm, ES = 0.33; $h = 5.57$ mm, ES = 0.28; $V^3 = 113.69$ mm³, ES = 13.78; N = 9 polipi raccolti durante il periodo di massimo sviluppo gonadico annuale).

Sviluppo embrionale e larve

A differenza degli ovociti, trovati sempre nei mesenterici, gli embrioni sono localizzati esclusivamente nella cavità celenterica (Fig. 8A).

Ad oggi sono stati identificati embrioni sia allo stadio di stereoblastula che a quello di stereogastrula.

Le stereoblastule mostrano uno strato superficiale segmentato che circonda una massa centrale ricca di tuorlo (Fig. 8B). Il diametro varia da un minimo di 556.01 μm ad un massimo di 964.03 μm .

Durante lo stadio intermedio, quello di stereogastrula, l'ectoderma è chiaramente distinto dall'endoderma. Lo strato ectodermico, formato da più strati di cellule, appare chiaramente differenziato e separato dalla massa centrale endodermale da uno strato mesogleare ben definito (Fig. 8C). Il diametro delle stereogastrule varia da un minimo di 990.69 μm ad un massimo di 1133.89 μm .

Nel corso degli stadi intermedi e avanzati dello sviluppo, gli embrioni evidenziano un'invaginazione dell'ectoderma, che porta alla formazione dello stomodeo (Fig. 8D, E).

Quando le larve sono rilasciate nell'ambiente acquatico, hanno un colore giallo intenso. Osservate in natura, al momento dell'espulsione, le larve avevano una forma tondeggianti che poi si allungava quando erano a contatto del substrato in cerca di una zona idonea da colonizzare (Fig. 9). La lunghezza delle larve varia da un minimo di 1 cm ad un massimo di 4 cm.

Ciclo di riproduzione annuale

Nei campioni ottenuti nei mesi da Novembre a Marzo, gli ovociti nei polipi femminili appaiono suddivisi in due *stocks* distinti, uno formato da cellule con dimensioni più piccole (da 26 a 390 μm) e l'altro da cellule con dimensioni più grandi (da 390 a 1530 μm ; Fig. 12; Tabella 1). In questi mesi, nei polipi maschili si osserva la comparsa degli spermari e la loro rapida maturazione dallo stadio I fino agli stadi intermedi-avanzati III-IV (Fig. 12; Tabella 1). In questo periodo la temperatura dell'acqua e il fotoperiodo raggiungono il minimo annuale (Fig. 10).

I dati quantitativi ottenuti sulla gametogenesi maschile nei mesi di Aprile e Maggio, indicano una dominanza degli stadi IV e V (Fig. 12; Tabella 1); per quanto riguarda la gametogenesi femminile, negli stessi mesi, si nota la scomparsa dello *stock* degli ovociti di dimensioni maggiori dai setti mesenterici mentre rimane quello formato da ovociti di dimensioni minori; nella cavità celenterica compaiono gli embrioni (Fig. 12; Tabella 1). In questi mesi la temperatura dell'acqua aumenta dopo il minimo annuale (Fig. 10).

Nei mesi di Giugno e Luglio non si ritrovano più gli embrioni nella cavità celenterica (Fig. 12; Tabella 1) e il fotoperiodo raggiunge il massimo annuale in corrispondenza del solstizio d'estate (Fig. 10).

Discussione

Sessualità e modalità riproduttiva

I 67 polipi maturi esaminati fino ad oggi sono risultati tutti a sessi separati, ciò permette di indicare una sessualità gonocorica a livello di polipo e a livello di colonia. Il gonocorismo che si sta delineando è in contrasto con le osservazioni effettuate da Lacaze-Duthiers (1873; riportate nella review di Fadlallah 1983), il quale riporta una condizione ermafrodita a livello di polipo. D'altra parte la condizione gonocorica è prevalente nell'ambito della famiglia Dendrophylliidae a cui la specie appartiene. Nei Dendrophylliidae, infatti, l'ermafroditismo (trovato nel 18% delle specie studiate) è una condizione riproduttiva minoritaria (Goffredo et al. 2005). Secondo Szmant (1986), nelle specie gonocoriche di coralli in cui il genere femminile incuba gli embrioni, si dovrebbe osservare una *sex ratio* sbilanciata verso le femmine. Questa deviazione non è stata riscontrata né nel nostro caso né in *Balanophyllia elegans*, Dendrophylliidae, azooxantellato, che vive nelle acque temperate lungo le coste occidentali del Nord America (Fadlallah e Pearse 1982a). La *sex ratio* 1:1 suggerisce accoppiamenti casuali che dovrebbero determinare una struttura genetica di popolazione in equilibrio di Hardy-Weinberg (Maynard-Smith 1978).

Gli stadi della gametogenesi maschile sono morfologicamente corrispondenti a quelli di altre specie della famiglia Dendrophylliidae. Per esempio, gli aspetti della gametogenesi maschile riscontrati in *Astroides calycularis* sono stati descritti anche nei coralli gonocorici *Heteropsammia aequicostatus* e *Heteropsammia cochlea* (Harriott 1983), *Leptopsammia pruvoti* (Goffredo et al. 2005), *Balanophyllia elegans* (Fadlallah e Pearse 1982a; Beauchamp 1993) ed ermafroditi come *Balanophyllia europaea* (Goffredo et al. 2002) della stessa famiglia dei Dendrophyllidae o in specie di famiglie diverse da questa come *Fungiacyathus marenzelleri* (Fungiacyathidae; Waller et al. 2002), *Monomyces rubrum* (Flabellidae; Heltzel e Babcock 2002) e *Mussimilia hispida* (Mussidae; Neves e Pires 2002). Gli stadi della gametogenesi femminile, invece, si differenziano da quelli di altre specie della famiglia dei Dendrophyllidae per la presenza di vacuoli lipidici (Fig. 7B, C, D, E), che sono stati però descritti in altre famiglie, ad esempio Pocilloporidae, Poritidae, Mussidae (Chornesky e Peters 1987; Kruger e Schleyer 1998; Neves e Pires 2002; Vermeij et al. 2004). Nel genere ovoviviparo *Madracis* (Pocilloporidae) è stato ipotizzato che il tuorlo ricco di vacuoli lipidici abbia una funzione trofica in grado di incrementare la capacità di dispersione larvale (Vermeij et al. 2004).

Distribuzione oro-aborale dei processi gametogenici

E' stata osservata una distribuzione degli elementi riproduttivi lungo l'asse oro-aborale nei polipi gonocorici *Astroides calycularis* del tutto simile a quella osservata nei polipi gonocorici di un altro Dendrophylliidae, *Leptopsammia pruvoti* (Goffredo et al. 2005). Nelle specie *Leptopsammia pruvoti* e *Astroides calycularis*, la mancanza di una distribuzione differenziale degli spermari lungo l'asse oro-aborale potrebbe essere collegabile con la condizione sessuale gonocorica che garantisce una separazione fisica dei processi gametogenetici maschili da quelli femminili in individui separati e assicura una fecondazione incrociata.

Nel Dendrophylliidae ermafrodita *Balanophyllia europaea* si osserva, invece, una distribuzione differente da quella osservata nelle due specie gonocoriche. Nella specie ermafrodita, gli spermari maturi tendono a distribuirsi verso il polo orale, mentre gli ovociti maturi si distribuiscono verso il polo aborale (Goffredo et al. 2002). Questo tipo di disposizione potrebbe diminuire gli incontri fra i gameti di sesso opposto producendo nello stesso individuo una "barriera statistica" all'auto-fecondazione (Goffredo et al. 2005).

Ciclo annuale di riproduzione sessuale

I dati quantitativi preliminari sulla gametogenesi indicano una fecondazione primaverile, in quanto nei campioni raccolti nei mesi di Aprile e Maggio si evidenziava un *trend* maturativo degli spermari con la dominanza degli stadi più avanzati di maturazione e la presenza di embrioni all'interno della cavità celenterica dei polipi femminili (Fig. 12).

Gli eventi riproduttivi sembrano essere influenzati dalle variazioni stagionali della temperatura dell'acqua e del fotoperiodo, così com'è suggerito per molti altri Antozoi (Richmond e Hunter 1990; Soong 1991; Clayton e Collins 1992; Coma et al. 1995; Steiner 1995; Tanner 1996; Glynn et al. 2000; Levy et al. 2007). In inverno, il raggiungimento del minimo annuale sia del fotoperiodo sia della temperatura dell'acqua, potrebbe rappresentare un segnale per l'attivazione dello sviluppo gonadico, mentre, in primavera, l'innalzamento di fotoperiodo e temperatura dell'acqua, potrebbe attivare il processo di fecondazione; in estate, il raggiungimento del massimo fotoperiodo annuale, in corrispondenza del solstizio d'estate, potrebbe rappresentare uno stimolo alla planulazione (Fig. 10). Per gli altri Dendrophylliidae studiati, esistono diverse interpretazioni sul ruolo che fotoperiodo e temperatura esercitano sulla regolazione del ciclo annuale di riproduzione sessuale: nelle specie mediterranee *Leptopsammia pruvoti* e *Balanophyllia europaea* è suggerito che entrambi questi fattori influiscano sulla regolazione dei principali eventi riproduttivi (Goffredo et al. 2002, 2005). In particolare, il ciclo riproduttivo annuale di *Leptopsammia pruvoti* è del tutto simile a quello di

Astroides calycularis con un aumento significativo dello sviluppo gonadico da Novembre a Marzo in corrispondenza del minimo annuale di temperatura e di fotoperiodo; il processo di fecondazione avviene in Aprile-Maggio, con la temperatura dell'acqua in aumento dal minimo annuale; il processo di planulazione avviene in Giugno-Luglio quando la temperatura dell'acqua raggiunge il picco annuale (Goffredo et al. 2005). In *Balanophyllia europaea* il momento della planulazione è ritardato al mese di Settembre quando la temperatura dell'acqua comincia a diminuire dopo il picco annuale di Luglio (Goffredo et al. 2002). Al fine di discriminare quale dei due parametri fra fotoperiodo e temperatura dell'acqua influisce maggiormente sul ciclo riproduttivo di *Astroides calycularis*, bisognerebbe effettuare degli esperimenti di laboratorio allevando delle colonie in acquario e mantenendole sotto due regimi contrastanti di luce. Si ritiene, infatti, che il ciclo riproduttivo del Dendrophylliidae *Balanophyllia elegans* sia regolato solo dalla temperatura dell'acqua e che non sia in alcun modo influenzato dal fotoperiodo (Fadlallah e Pearse 1982a; Beauchamp 1993).

Ulteriori dati in grado di descrivere il ciclo annuale di riproduzione sessuale saranno aggiunti nel prossimo futuro.

Figure e tabelle

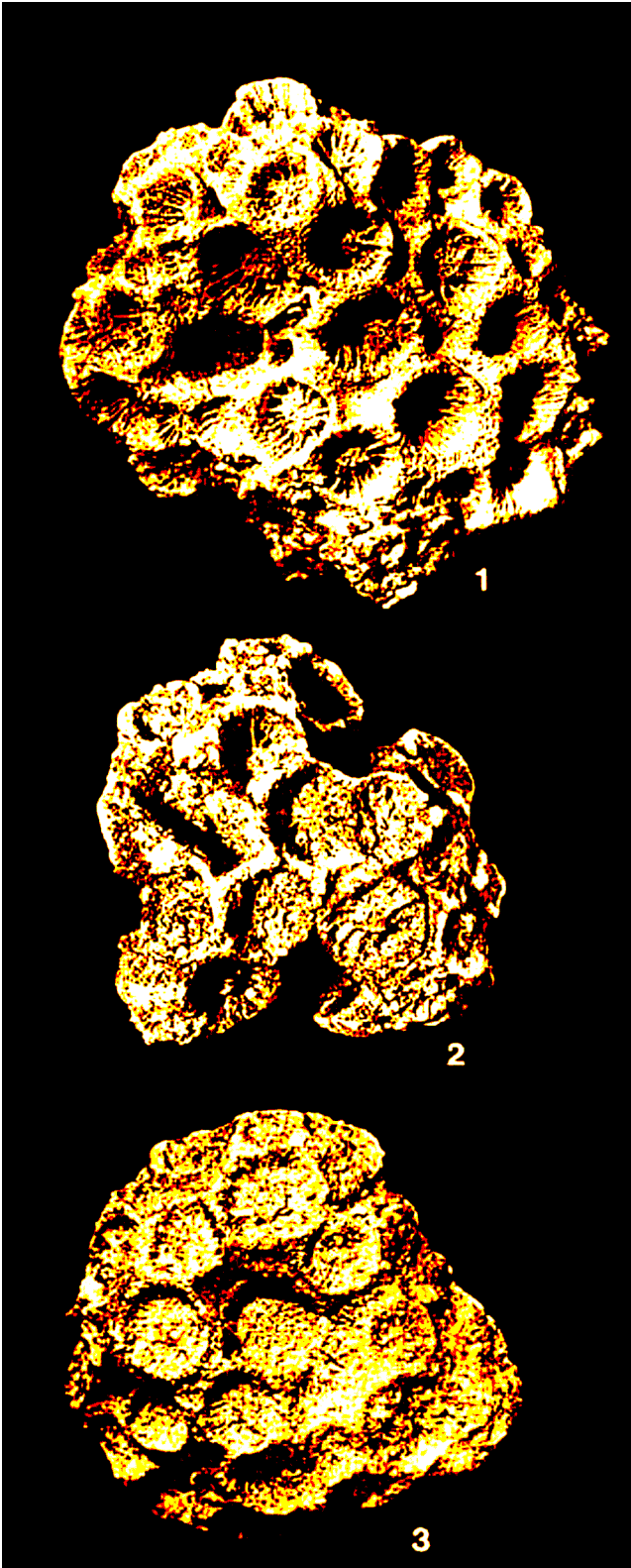


Figura 1: colonie appartenenti alla specie *Astroides calycularis* preservate dal Pleistocene e rinvenute a Ponte de la Vieille, nei pressi di Monaco. Si notino i calici serrati per lo più poligonali (figura tratta da Zibrowius 1995).



Figura 2: Aree in cui è confermata la presenza a oggi della specie *Astroides calycularis*:

- 1: Stretto di Gibilterra
- 2: Capo di Palos (Spagna)
- 3: Capo Bon (Tunisia)
- 4: Pantelleria
- 5: Linosa
- 6: Malta
- 7: Isole Eolie
- 8: Stretto di Messina
- 9: Golfo di Napoli
- 10: Ventotene
- 11: Golfo di Venezia
- 12: Croazia
- 13: Capo Spartel (Marocco)
- 14: Cadice (Spagna)
- 15: Capo Palinuro (Campania); luogo in cui sono stati prelevati i campioni per questa ricerca.

Figura 3: Scheletri di *Astroides calycularis*. Entrambe le colonie presentano una forma ellissoidale; la colonia più grande ha coralli riuniti con calici prevalentemente poligonali, mentre quella di dimensioni più ridotte presenta coralli separati con calici per lo più circolari.

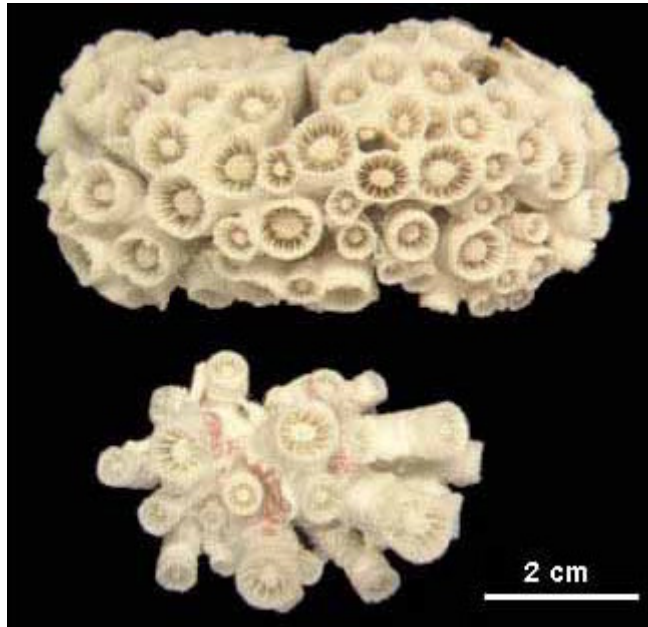


Figura 4: Schema di suddivisione di una colonia in zona centrale (in grigio) e periferica (in bianco)
[A: asse maggiore; a: asse minore].

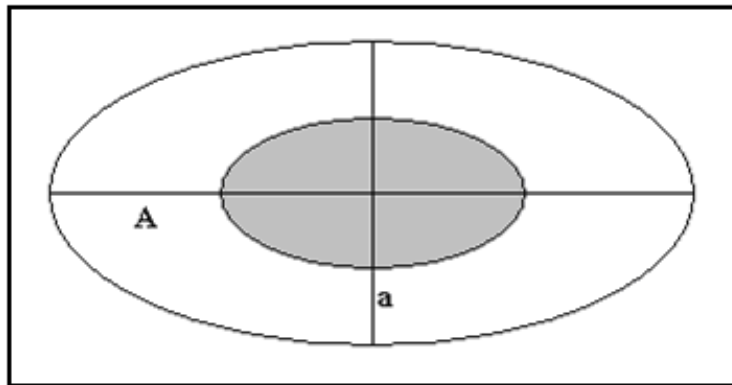


Figura 5, A-B: esempi di colonie della specie *Astroides calycularis* fotografate nel laboratorio del Dipartimento di Biologia Evoluzionistica dell'Università di Bologna che mettono in evidenza:

A: coralli riuniti con calici poligonali



B: coralli separati con calici circolari



F

igura 6, A-G: *Astroides calycularis*. Spermatogenesi. (A) Localizzazione degli spermiari nei setti mesenterici. (B) Stadio I: lo spermiario è formato da un gruppo di spermatogoni. Stadio II: lo spermiario è costituito da un ammasso di spermatociti impegnati nel processo di meiosi. (C) Stadio III: lo spermiario, formato da un ammasso di spermatociti impegnati nel processo di meiosi, è circondato da una parete che ha preso origine dalla mesoglea. (D) Stadio III: particolare della parete esterna dello spermiario (freccia). (E) Stadio IV: lo spermiario presenta un ampio strato esterno di spermatociti e un ammasso centrale di spermatidi. (F) Stadio V: lo spermiario è formato da spermatozoi. (G) Stadio V: prima di lasciare lo spermiario, gli spermatozoi maturi formano un *bouquet* con le code orientate tutte nella stessa direzione.

[cc: cavità celenterica; ms: setto mesenterico; sp: spermiario; g: gastroderma; sni: spermatogoni; sti: spermatociti; sdi: spermatidi; szoi: spermatozoi; c: code degli spermatozoi; I, II, III, IV, V: stadi dello sviluppo degli spermiari]

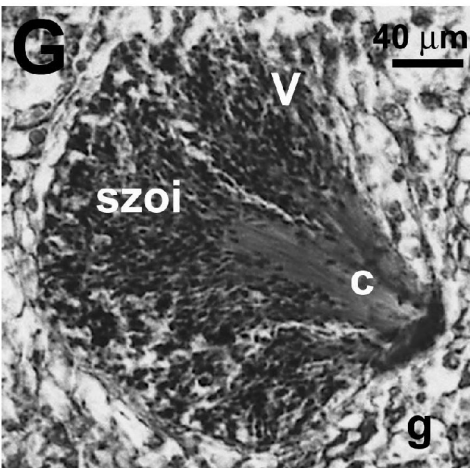
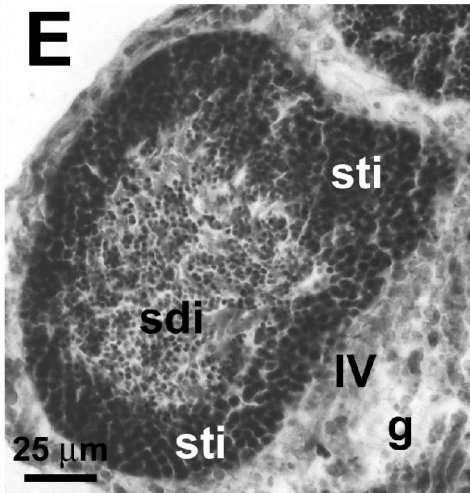
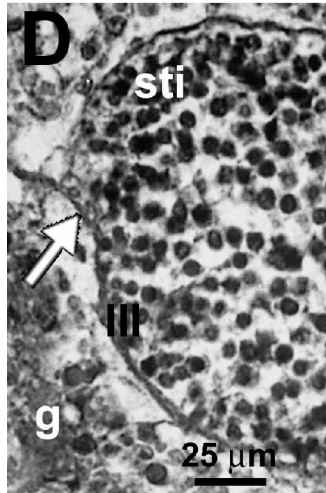
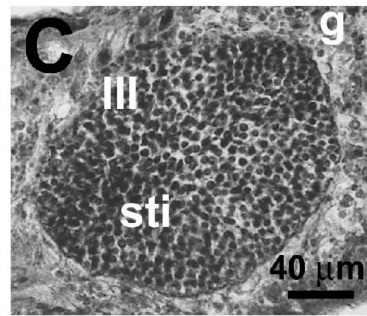
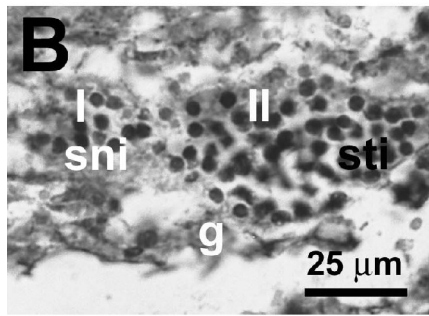
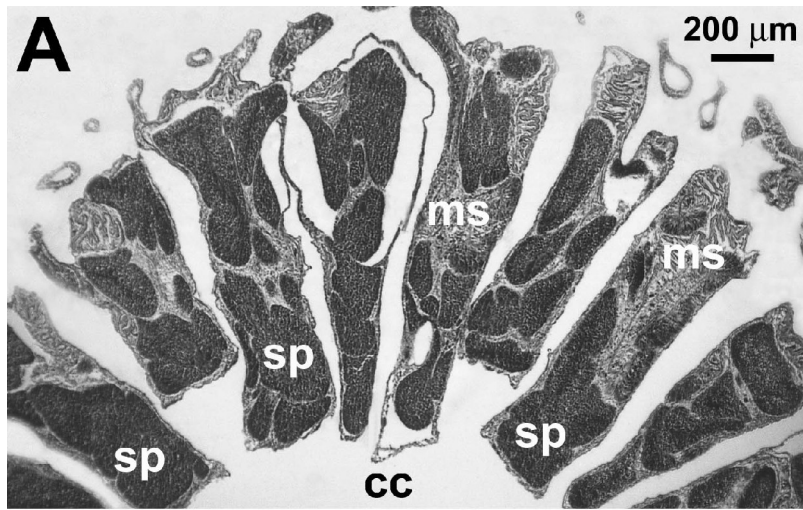


Figura 7, A-H: *Astroides calycularis*. Ovogenesi. (A) Localizzazione degli ovociti all'interno dei setti mesenterici. (B) Stadio precoce: ovocita previtellogenico nel gastroderma del mesentere, caratterizzato da un alto rapporto nucleo-citoplasma. (C) Ovocita nella mesoglea. Si noti la presenza di vacuoli lipidici nel citoplasma. (D) Stadio intermedio: ovocita vitellogenico. Il nucleo è di forma sferica ed è ancora al centro della cellula. Il citoplasma appare ricco di vacuoli lipidici. Si noti il processo di fagocitosi di una gocciolina lipidica (freccia). (E) Stadio vitellogenico avanzato: il nucleo dell'ovocita, con il proprio nucleolo, comincia a migrare verso la periferia della cellula, il citoplasma appare eterogeneo con una forte presenza di vacuoli lipidici nella parte periferica dell'ovocita. Si noti la membrana dell'ovocita ben definita (freccia). (F) Stadio avanzato: ovocita maturo di grandi dimensioni; il rapporto nucleo-citoplasma è fortemente diminuito, sono evidenti le goccioline di tuorlo. (G) Stadio avanzato: dettaglio della membrana dell'ovocita (freccia). (H) Stadio avanzato: dettaglio del nucleo di un ovocita maturo. Il nucleo a forma di U è localizzato alla periferia della cellula ed aderisce all'invaginazione della membrana plasmatica dell'ovocita. L'ooplasma è pieno di goccioline di tuorlo.

[cc: cavità celenterica; ms: setto mesenterico; o: ovocita; m: mesoglea; N: nucleo; n: nucleolo; g: gastroderma; ld: vacuolo lipidico; pt: goccioline di tuorlo]

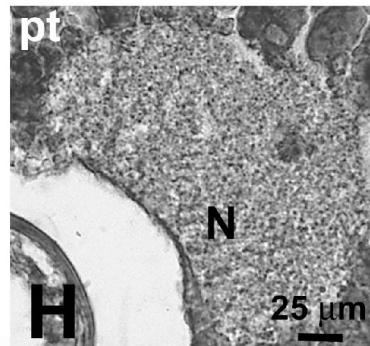
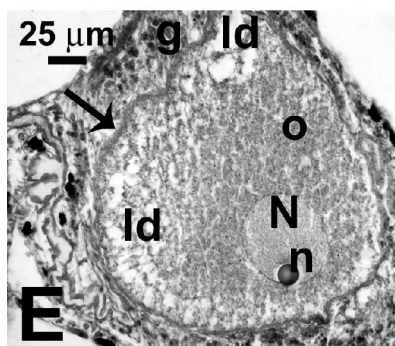
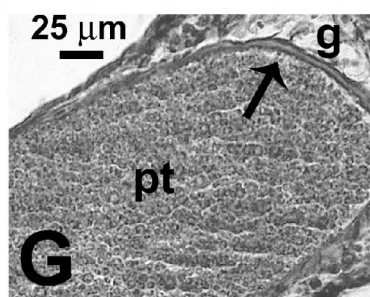
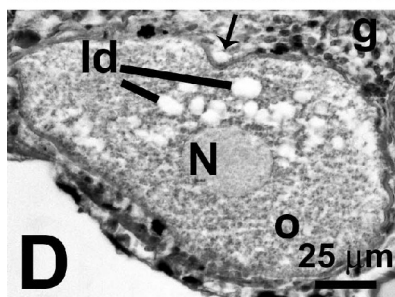
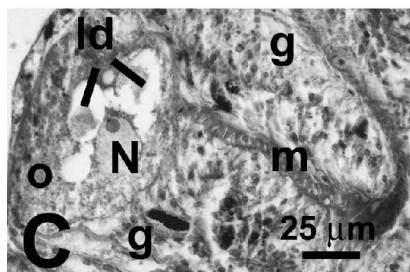
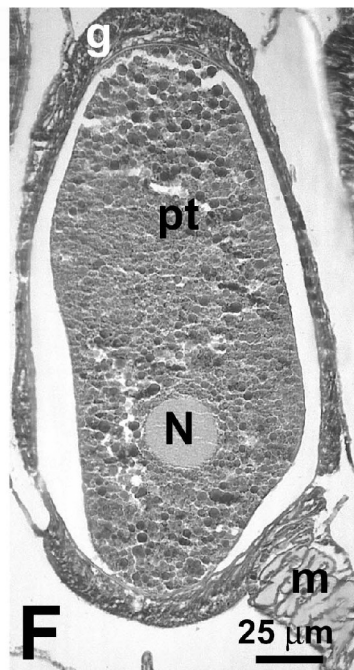
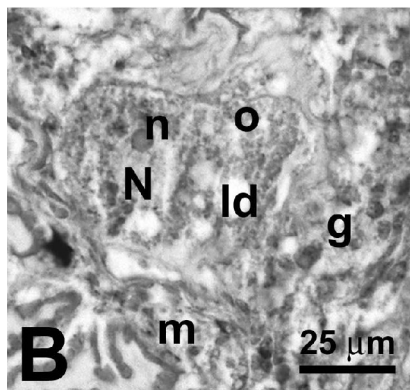
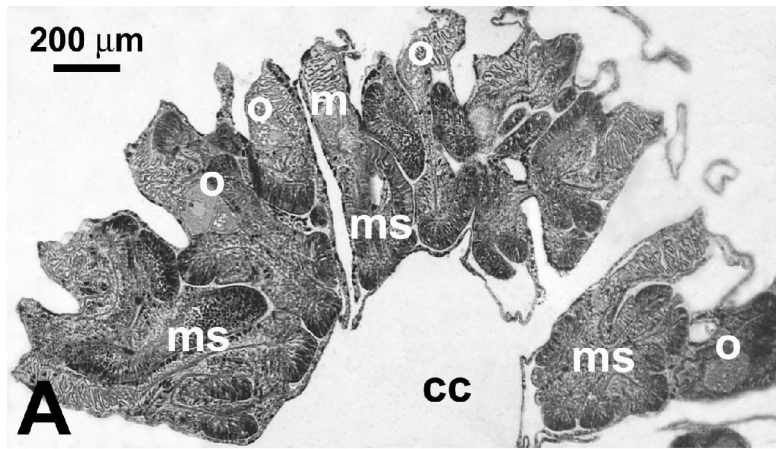


Figura 8, A-E: *Astroides calycularis*. Embriogenesi. (A) Localizzazione dell'embrione all'interno della cavità celenterica del polipo femminile. Si noti la presenza di ovociti allo stadio intermedio all'interno di alcuni setti mesenterici. (B) Sezione longitudinale di una stereoblastula nella cavità celenterica. Durante questo stadio di sviluppo non c'è differenziazione fra ectoderma ed endoderma, ma vi è l'inizio di una segmentazione esterna periferica. (C) Sezione longitudinale di una stereogastrula. Si noti lo strato di mesoglea che separa l'ectoderma esterno dalla massa endodermale interna. (D) Sezione longitudinale. Dettagli dell'invaginazione stomodeale: si noti l'ectoderma che riveste l'invaginazione stomodeale ben distinguibile dalla massa endodermale. (E) Sezione trasversale: si noti l'ectoderma intorno allo stomodeo.

[cc: cavità celenterica; ms: setto mesenterico; em: embrione; o: ovocita; ec: ectoderma; en: endoderma; m: mesoglea; s: invaginazione stomodeale]

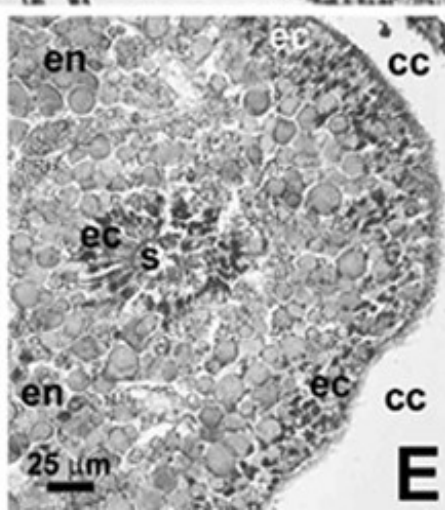
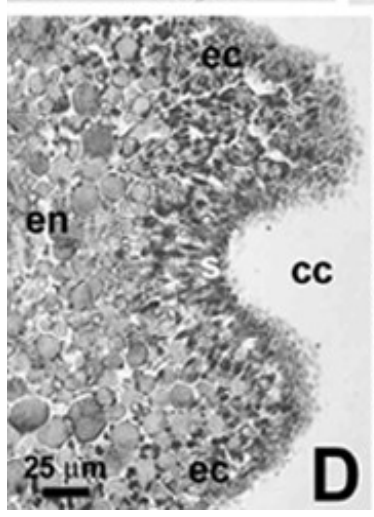
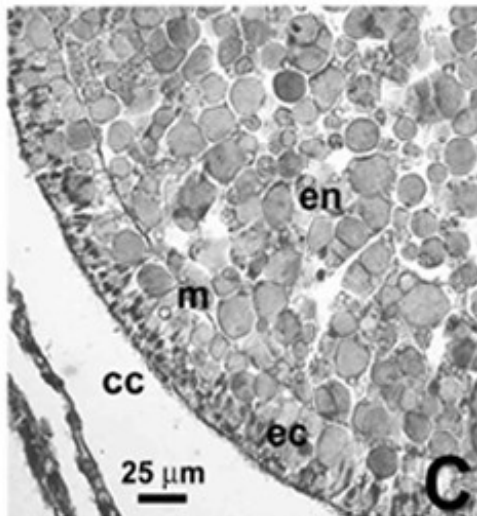
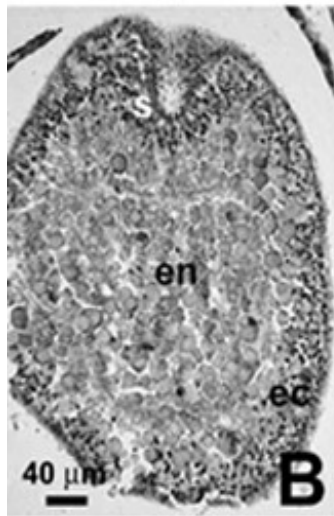
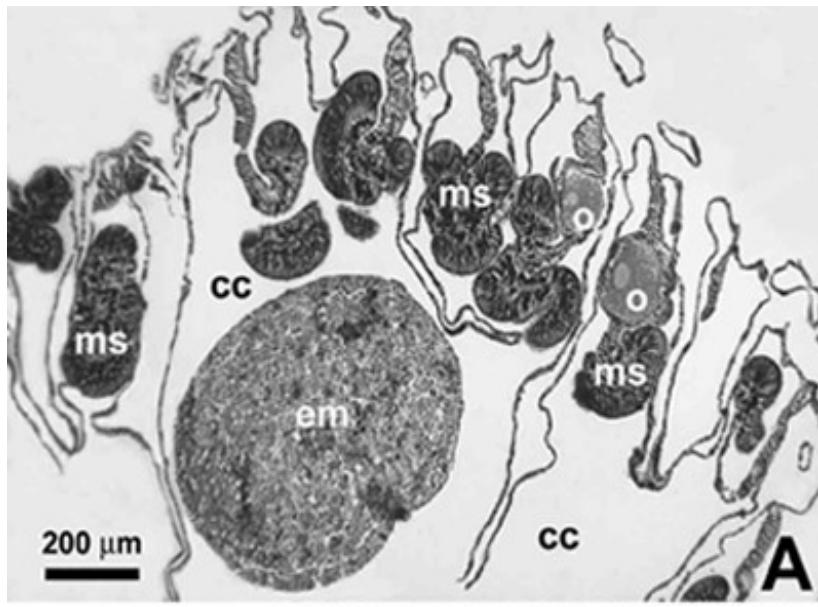


Figura 9: alcuni esemplari di larva di *Astroides calycularis* fotografata a Pantelleria a una profondità di dieci metri, il 10 Luglio 2004. (A) Tre esemplari di larva di *Astroides calycularis* che si muovono su un substrato completamente ricoperto dalla spugna rossa *Spirastrella cunctatrix*. (B) Due esemplari di larva di *Astroides calycularis* (freccie) che si muovono, vicino a una colonia adulta (*A. c.*), sulla spugna rossa *Spirastrella cunctatrix*.

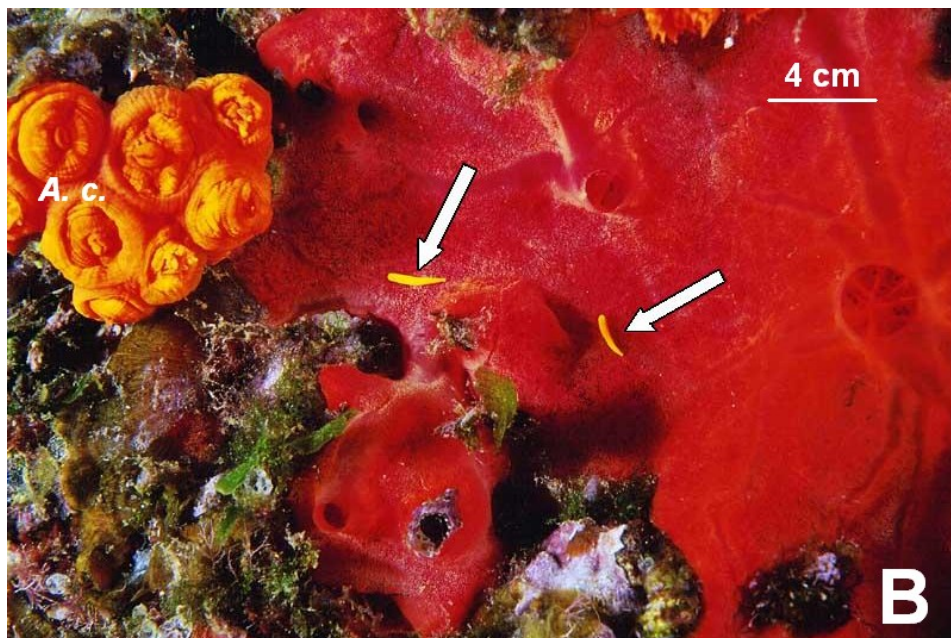


Figura 10: Variazione della temperatura dell'acqua e del fotoperiodo a Capo Palinuro da Aprile 2004 ad Ottobre 2005 (mesi durante i quali sono stati raccolti i campioni). La linea tratteggiata indica il fotoperiodo calcolato in ore, mentre la linea continua indica la temperatura dell'acqua in superficie espressa in gradi centigradi.



Figura 11: Distribuzione della dimensione degli spermari e degli ovociti lungo l'asse oro-aborale nei polipi maschili e nei polipi femminili. La distanza dal polo orale è espressa in percentuale: 0% è il livello del polo orale e 100% è il livello del polo aborale. \blacktriangle : il punto in cui si intersecano la distanza media degli spermari (71.55%; ES = 0.08) con la dimensione media degli spermari (176.88%; ES = 0.56). \bullet : il punto in cui si intersecano la distanza media degli ovociti (75.25%; ES = 0.29) con la dimensione media degli ovociti (203.60%; ES = 5.61).

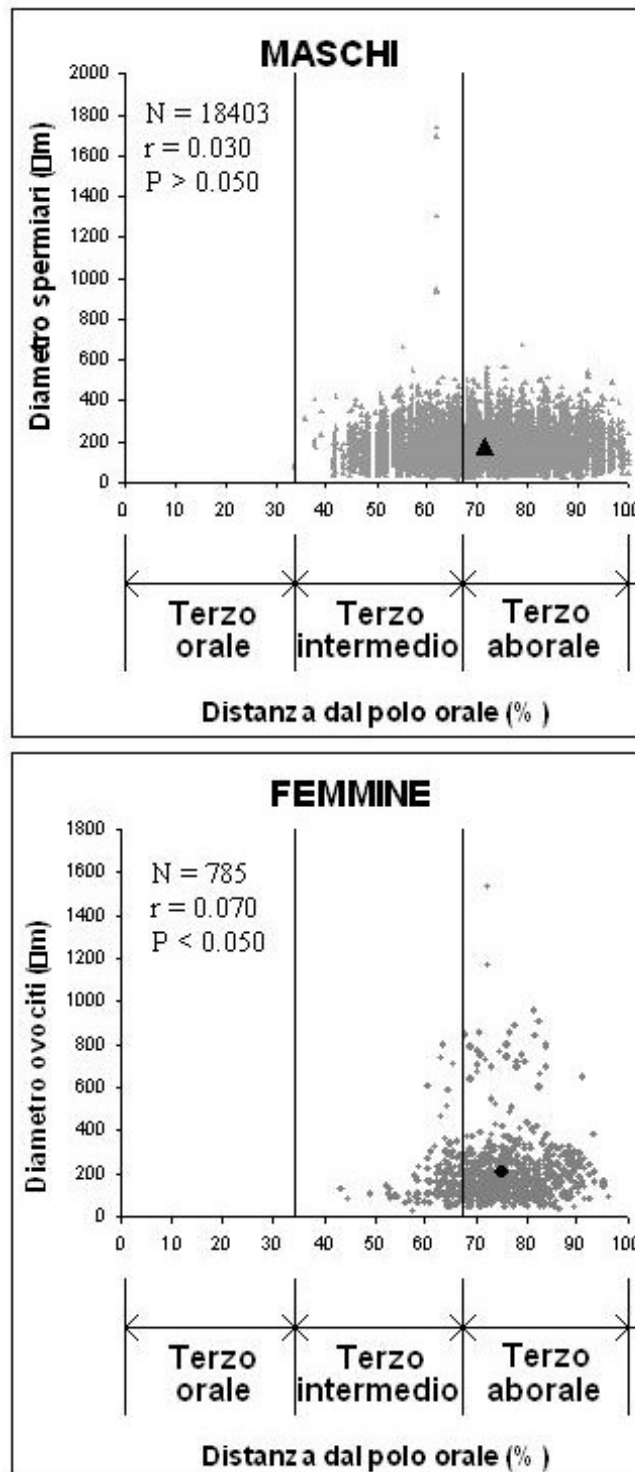


Figura 12: Distribuzione della frequenza della dimensione degli ovociti e dei 5 stadi di maturazione degli spermari nei campioni mensili raccolti a Capo Palinuro da Aprile 2004 a Settembre 2005. La lunghezza media dei polipi maschili analizzati è 5.07 mm (ES = 0.18; N = 15). La lunghezza media dei polipi femminili analizzati è 5.26 mm (ES = 0.18; N = 19). I valori presenti nelle aree dei grafici indicano il *numero delle colonie / il numero dei polipi / il numero totale di ovociti o di spermari* misurati per campione mensile [c = numero di colonie analizzate, p = numero di polipi analizzati, ov o sp = numero di ovociti o spermari misurati]. La colonna centrale illustra la presenza e lo stadio di sviluppo degli embrioni nella cavità celenterica dei polipi femminili.

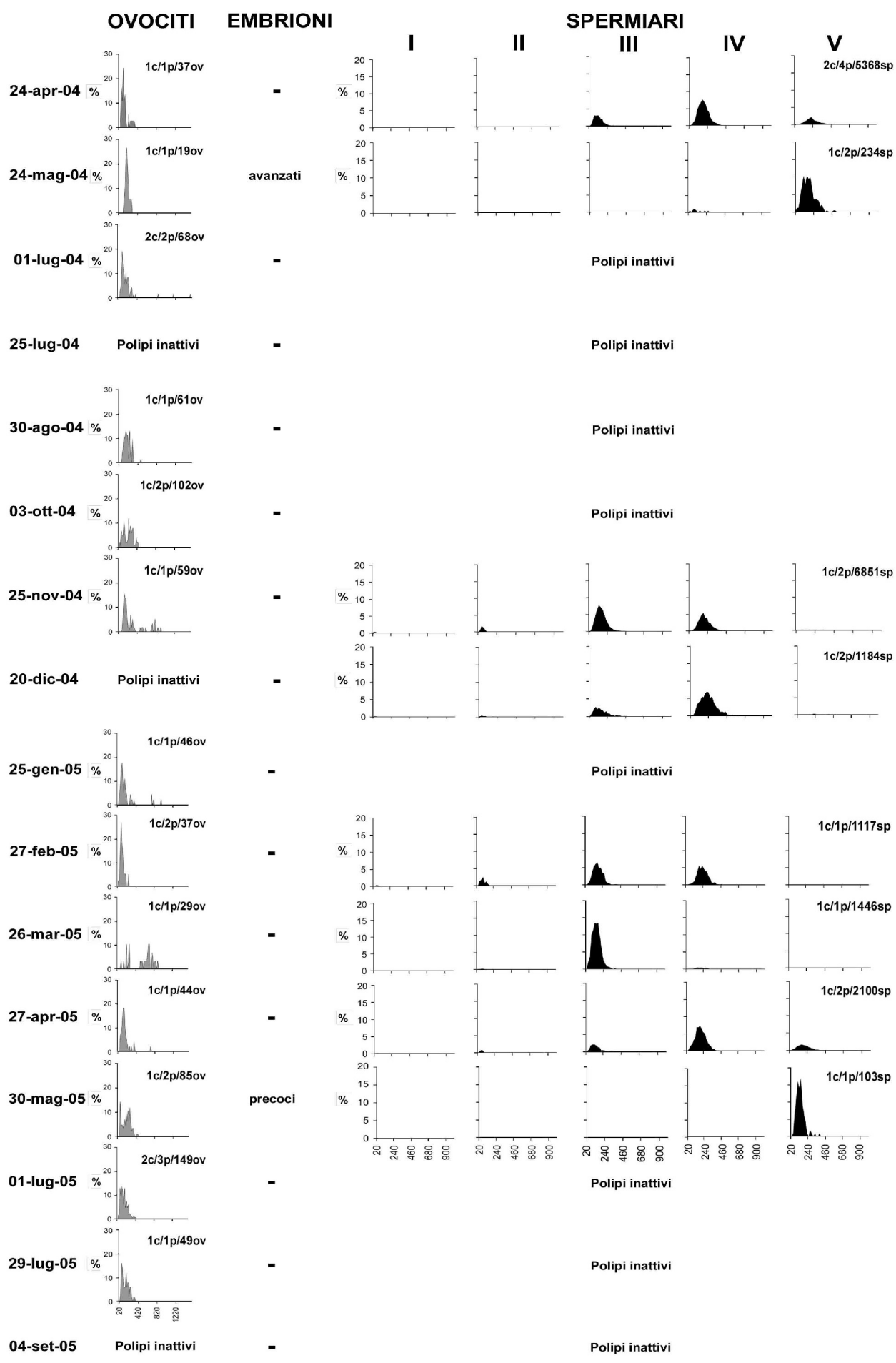


Tabella 2: *Astroides calycularis*. Dimensione e condizione sessuale delle colonie misurate. L: lunghezza asse maggiore; l: lunghezza asse minore; A: area della colonia; F: femmina; M: maschio; I: inattivo.

data del campionamento	codice colonia	polipi per colonia	L (cm)	l (cm)	A (cm ²)	numero polipi analizzati per colonia	M	F	I
24 aprile 2004	Acl1-240404	33	4.00	3.00	9.42	2	2	0	0
	Acl3-240404	61	4.00	3.80	11.94	4	0	4	0
	Acl6-240404	54	4.50	3.80	13.43	2	2	0	0
24 maggio 2004	Acl1-240504	59	5.50	3.50	15.12	2	2	0	0
	Acl4-240504	104	4.50	4.50	15.90	1	0	1	0
1 luglio 2004	Acl1-010704	15	2.50	1.80	3.53	2	0	1	1
	Acl5-010704	33	3.30	2.50	6.48	1	0	1	0
25 luglio 2004	Acl2-250704	8	2.00	1.30	2.04	2	0	0	2
	Acl6-250704	38	4.50	2.50	8.84	1	0	0	1
	Acl9-250704	15	3.50	2.00	5.50	2	0	0	2
30 agosto 2004	Acl1-300804	16	3.50	1.80	4.95	2	0	0	2
	Acl6-300804	65	5.00	3.80	14.92	2	0	2	0
	Acl7-300804	54	5.80	4.00	18.22	2	0	0	2
3 ottobre 2004	Acl1-031004	87	5.00	4.30	16.89	2	0	0	2
	Acl5-031004	101	5.30	4.80	19.98	3	0	2	1
25 novembre 2004	Acl2-251104	40	3.50	2.80	7.70	2	0	1	1
	Acl5-251104	42	4.30	2.00	6.75	2	2	0	0
20 dicembre 2004	Acl4-201204	39	3.90	3.00	9.19	2	2	0	0
	Acl6-201204	85	6.30	5.70	28.20	1	1	0	0
	Acl10-201204	72	5.00	4.60	18.06	1	1	0	0
25 gennaio 2005	Acl6-250105	53	3.00	2.60	6.13	1	0	1	0
	Acl8-250105	50	4.60	4.40	15.90	1	0	1	0
	Acl10-250105	68	4.10	3.90	12.56	1	0	1	0
27 febbraio 2005	Acl1-270205	37	2.00	2.10	3.30	2	0	2	0
	Acl10-270205	83	6.10	3.80	18.21	1	1	0	0
26 marzo 2005	Acl2-260305	111	8.00	3.50	21.99	1	1	0	0
	Acl4-260305	89	5.50	3.50	15.12	1	0	1	0
27 aprile 2005	Acl2-270405	93	8.60	5.00	33.77	1	0	1	0
	Acl10-270405	110	8.50	7.00	46.73	2	2	0	0
30 maggio 2005	Acl3-300505	61	6.40	5.00	25.13	2	0	2	0
	Acl7-300505	73	6.30	5.10	25.23	1	1	0	0
1 luglio 2005	Acl1-010705	59	5.50	4.00	17.28	2	0	2	0
	Acl5-010705	104	9.50	7.00	52.23	2	0	0	2
	Acl9-010705	83	5.60	5.00	21.99	2	0	1	1
29 luglio 2005	Acl1-290705	123	7.50	6.00	35.34	1	0	0	1
	Acl3-290705	91	6.40	4.90	24.63	2	0	0	2
	Acl5-290705	146	10.00	8.00	62.83	2	0	1	1
4 settembre 2005	Acl5-040905	58	6.00	4.50	21.21	2	0	0	2
	Acl10-040905	79	6.50	5.00	25.53	2	0	0	2

Ringraziamenti

Ringrazio il professor F. Zaccanti e la professoressa R. Falconi per l'attenzione che mi hanno dato durante tutti questi anni e per l'indispensabile supporto in laboratorio.

Ringrazio il diving "Pesciolino sub" di Palinuro e in particolare R. Navarra per aver gentilmente offerto il suo tempo alla ricerca durante i campionamenti mensili di tutte le colonie che ci sono pervenute.

Ringrazio G. Neto per avermi gentilmente dato delle bellissime foto sull'*Astroides calycularis* nel suo ambiente naturale.

Ringrazio S. Goffredo perché, lavorando al suo fianco, mi ha fatto apprezzare quel piccolo grande mondo marino, ma soprattutto mi ha fatto e mi sta facendo crescere culturalmente.

Ringrazio tutto lo staff MSG (vecchio e nuovo!) partendo ovviamente da Giulia che mi ha aiutato, con tanta pazienza, a portare avanti questa impresa e che mi ha rivelato i segreti, anche quelli più intimi, della lavorazione dei coralli! Ringrazio tantissimo Maria Teresa con la quale riesco a lavorare al meglio. Ringrazio poi Alice, Angela, Antonio, Dora, Erik, Frenz, Mary, Patty, Sabry, Simone e Vale per la loro simpatia e allegria e perché mi hanno sopportato in tutti questi anni.

Ringrazio ovviamente i miei genitori che nella lista non sono i primi, ma per me è come se lo fossero e lo saranno sempre perché mi hanno aiutato a portare a termine un sogno, sostenendomi in ogni momento (soprattutto prima degli esami quando diventavo molto irritabile!!!)

Ringrazio con tutto il cuore Graziano e tutta la sua famiglia perché mi hanno accettato nella loro vita, mi hanno consigliato, sopportato, ... da 2 anni (quasi!) a questa parte!

Continuo con il ringraziare Paolo, il mio fido "compagno" d'immersioni e mago dell'informatica; ringrazio Silvia perché con la sua spensieratezza ha saputo come movimentarci la vita; ringrazio il mio zione perché, anche se mi chiama ancora "Soffietto", mi ha sempre sostenuto in questa folle impresa!

Finisco quindi ringraziando tutte quelle persone di cui mi sono dimenticata, ma senza volerlo, lo giuro!!!

Grazie a tutti!

Riferimenti bibliografici

- Acosta A, Zea S (1997) Sexual reproduction of the reef coral *Montastrea cavernosa* (Scleractinia: Faviidae) in the Santa Marta area, Caribbean coast of Colombia. *Marine Biology* 128: 141-148.
- Alvarez-Pérez G, Busquets P, De Mol B, Sandoval NG, Canals M, Casamor JL (2005) Deep-water coral occurrences in the Strait of Gibraltar. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, pp. 207-221.
- Avian M, Boero F, Mills C, Rossi L, Rottini-Sandrini L (1995) Cnidaria, Ctenophora. In: Minelli A, Ruffo S, La Posta S (eds) Checklist delle specie della fauna italiana. Edizioni Calderini, Bologna, pp. 1–38.
- Babcock RC, Bull G, Harrison PL, Heyward AJ, Oliver JK, Wallace CC, Willis BL (1986) Synchronous spawnings of 105 scleractinian coral species on the Great Barrier Reef. *Marine Biology* 90: 379-394.
- Babcock RC, Willis BL, Simpson CJ (1994) Mass spawning of corals on high latitude coral reef. *Coral Reefs* 13: 161-169.
- Bacci G (1975) Genetic and environmental controls of sex determination in marine animals. *Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli, Marine Ecology* 39: 366-376.
- Beauchamp KA (1993) Gametogenesis, brooding and planulation in laboratory populations of a temperate scleractinian coral *Balanophyllia elegans* maintained under contrasting photoperiod regimes. *Invertebrate Reproductive Development* 23: 171-182.
- Beiring EA, Lasker HR (2000) Egg production by colonies of a gorgonian coral. *Marine Ecology Progress Series* 196: 169-177.
- Bianchi CN (2007) Biodiversity issues for the forthcoming tropical Mediterranean Sea. *Hydrobiologia* 580: 7–21.
- Bianchi CN, Morri C (1994) Southern species in the Ligurian Sea (northern Mediterranean): new records and a review. *Bollettino dei Musei e degli Istituti biologici dell'Università di Genova (1992–1993)* 58–59: 181–197.
- Cairns SD (1999) Species richness of recent Scleractinia. *Atoll Research Bulletin* 459: 1–12.
- Cairns SD, Hoeksema BW, Van Der Land J (1999) Appendix: list of extant stony corals. *Atoll Research Bulletin* 459: 13–46.
- Cebrià E, Ballesteros E (2004) Zonation patterns of benthic communities in an upwelling area from the western Mediterranean (La Herradura, Alboran Sea). *Science Marine* 68: 69-84.
- Cesellato S, Masiero L, Sichirolo E, Soresi S (2007) Hidden secrets of the Northern Adriatic: “Tegnùe”, peculiar reefs. *Central European Journal of Biology* 2: 122–136.

- Chornesky EA, Peters EC (1987) Sexual reproduction and colony growth in the scleractinian coral *Porites Astreoides*. *The Biological Bulletin* 172: 161-177.
- Cinelli F, Fresi E, Mazzella L, Pansini M, Pronzato R, Svoboda A (1977) Distribution of benthic phyto- and zoocoenoses along a light gradient in a superficial marine cave. *Biology of benthic organisms*, 11th European symposium on marine biology, Galway, October 1976, ed. B.F. Keegan, P.O. Ceidigh e P.J.S. Boaden, pp. 173-183.
- Clayton PD, Collins DJ (1992) Reproduction and feeding ethology of a tropical, intertidal sand-dwelling anemone (*Actinoporus elongatus*, Carlgren, 1900). *Hydrobiologia* 237: 31-38.
- Coma R, Ribes M, Cabala M, Gili JM (1995) Reproduction and cycle of gonadal development in the Mediterranean gorgonian *Paramuricea clavata*. *Marine Ecology Progress Series* 117: 173-183.
- Connell JH, Keough MJ (1985) Disturbance and patch dynamics of subtidal marine animals on hard substrata. In: Pickett STA, White PS (eds). *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press. Orlando, pp. 125-151.
- Cuvier GLCFD (1830) *Le Règne animal distribué d'après son organisation*.
- Dobson AP (1998) *Conservation and biodiversity*. Scientific American Library.
- Fadlallah YH (1983) Sexual reproduction, development and larval biology in scleractinian corals: a review. *Coral Reefs* 2: 129-150.
- Fadlallah YH, Pearse JS (1982a) Sexual reproduction in solitary corals: overlapping oogenic and brooding cycles, and benthic planulas in *Balanophyllia elegans*. *Marine Biology* 71: 223-231.
- Fadlallah YH, Pearse JS (1982b) Sexual reproduction in solitary corals: synchronous gametogenesis and broadcast spawning in *Paracyathus stearnsii*. *Marine Biology* 71: 233-239.
- Fan TY, Dai CF (1995) Reproductive ecology of the scleractinian coral *Echinopora lamellosa* in northern and southern Taiwan. *Marine Biology* 123: 565-572.
- Fan TY, Dai CF (1998) Sexual reproduction of the scleractinian coral *Merulina ampliata* in southern Taiwan. *Bulletin of Marine Science* 62: 897-904.
- Fautin DG (1992) Cnidaria. In: Adiyodi KJ, Adiyodi RG (eds). *Reproductive biology of invertebrate*. 5. Sexual differentiation and behaviour. Wiley, New York, pp. 31-52.
- Fujiwara M, Caswell (2001) Demography of endangered North Atlantic right whale. *Nature* 414: 537-541.
- Giese AG, Pearse JS (1974) Introduction: general principles. In: Giese AG, Pearse JS (eds) *Reproduction of marine invertebrates*. I. Acoelomate and pseudocoelomate metazoans. Academic Press, New York, pp. 1-49.
- Glynn PW, Gassman NJ, Eakin CM, Smith DB, Gurman HM (1991) Reef coral reproduction in the eastern Pacific: Costa Rica, Panama and Galapagos Islands (Ecuador). 1. Pocilloporidae. *Marine Biology* 109: 355-368.

- Glynn PW, Colley SB, Gassman NJ, Black K, Cortés J, Maté JL (1996) Reef coral reproduction in the eastern Pacific: Costa Rica, Panama, and Galapagos Islands (Ecuador). 3. Agariciidae (*Pavona gigantean* and *Gardineroseris planulata*). *Marine Biology* 125: 579-601.
- Glynn PW, Colley SB, Ting JH, Maté JL, Guzman HM (2000) Reef coral reproduction in the eastern Pacific: Costa Rica, Panama and Galapagos Islands (Ecuador). IV. Agariciidae, recruitment and recovery of *Pavona varians* and *Pavona* sp.a.. *Marine Biology* 136: 785-805.
- Goffredo S, Arnone S, Zaccanti F (2002) Sexual reproduction in the Mediterranean solitary coral *Balanophyllia europaea* (Scleractinia, Dendrophylliidae). *Marine Ecology Progress Series* 229: 83-94.
- Goffredo S, Mattioli G, Zaccanti F (2004a) Growth and population dynamics model of the Mediterranean solitary coral *Balanophyllia europaea* (Scleractinia, Dendrophylliidae). *Coral Reefs* 23: 433-443.
- Goffredo S, Mezzomonaco L, Zaccanti F (2004b) Genetic differentiation among populations of the Mediterranean hermaphroditic brooding coral *Balanophyllia europaea* (Scleractinia, Dendrophylliidae). *Marine Biology* 145:1075-1083.
- Goffredo S, Telò T (1998) Hermaphroditism and brooding in the solitary coral *Balanophyllia europaea* (Cnidaria, Anthozoa, Scleractinia). *Italian Journal of Zoology* 65: 159-165.
- Goffredo S, Telò T, Scanabissi F (2000) Ultrastructural observations of the spermatogenesis of the hermaphroditic solitary coral *Balanophyllia europaea* (Anthozoa, Scleractinia). *Zoomorphology* 119: 231-240.
- Goffredo S, Zaccanti F (2004) Laboratory observations of larval behavior and metamorphosis in the Mediterranean solitary coral *Balanophyllia europaea* (Scleractinia, Dendrophylliidae). *Bulletin of Marine Science* 74: 449-458.
- Goffredo S, Radetić J, Airi V, Zaccanti F (2005) Sexual reproduction of the solitary sunset cup coral *Leptopsammia pruvoti* (Scleractinia, Dendrophylliidae) in the Mediterranean. 1. Morphological aspects of gametogenesis and ontogenesis. *Marine Biology* 147: 485-495.
- Grubelic I, Antolic B, Despalatovic M, Grbec B, Beg Paklar G (2004) Effect of climatic fluctuations on the distribution of warm-water coral *Astroides calycularis* in the Adriatic Sea new records and review. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 84: 599-602.
- Hall VR, Hughes TP (1996) Reproductive strategies of modular organisms: comparative studies of reef-building corals. *Ecology* 77: 950-963.
- Harriott VJ (1983) Reproductive ecology of four scleractinian species at Lizard Island , Great Barrier Reef. *Coral Reefs* 2: 9-18.

- Harrison PL (1985) Sexual characteristics of scleractinian corals: systematic and evolutionary implications. Proceedings of the Fifth International Coral Reef Congress, Tahiti, vol. 4, pp. 337-342.
- Harrison PL, Babcock RC, Bull GD, Oliver JK, Wallace CC; Willis BL (1984) Mass spawning in tropical reef corals. *Science* 223: 1186-1189.
- Harrison PL; Wallace CC (1990) Reproduction, dispersal and recruitment of scleractinian corals. In: Dubinsky Z (ed) *Ecosystem of the world*. 25. Coral Reefs. Elsevier, Amsterdam, pp. 133-207.
- Harvell CD, Grosberg RK (1988) The timing of sexual maturity in clonal animals. *Ecology* 69: 1855-1864.
- Heltzel PS, Babcock RC (2002) Sexual reproduction, larval development and benthic planulae of the solitary coral *Monomyces rubrum* (Scleractinia: Anthozoa). *Marine Biology* 140: 659-667.
- Hughes JA, Randall D, Shapiro D (1992) Faltering from ethnography to design, in: "CSCW '92. ACM 1992 Conference on Computer-Supported Cooperative Work: Sharing Perspectives," ACM Press, New York, pp. 115-123.
- Kramarsky-Winter E, Loya Y (1998) Reproductive strategies of two fungiid corals from the northern Red Sea: environmental constraints? *Marine Ecology Progress Series* 174: 175-182.
- Kruger A, Schleyer MH (1998) Sexual reproduction in the coral *Pocillopora verrucosa* (Cnidaria: Scleractinia) in KwaZulu-Natal, South Africa. *Marine Biology* 132: 703-710.
- Kružić P, Radic I, Pozar-Domac A (2005) First record of *Cladocora debilis* (Cnidaria: Anthozoa) in the Adriatic Sea. *JMBA2 Biodiversity Records*.
- Kružić P, Zibrowius H, Pozar-Domac A (2002) Actiniaria and Scleractinia (Cnidaria, Anthozoa) from the Adriatic Sea: first records, confirmed occurrences and significant range extensions of certain species. *Italian Journal of Zoology* 69: 345–353.
- Lacaze-Duthiers H (1873) Développement des coralliaires. Actinaires à Polypiers. *Archives de Zoologie Expérimentale Générale* 2: 269-348.
- Lacaze-Duthiers H (1897) Faune du Golfe du Lion. Coralliaires, Zooanthaires, Sclérodermés. *Archives de Zoologie Expérimentale Générale* 5: 1-249.
- Lam KKY (2000) Sexual reproduction of a low-temperature tolerant coral *Oulastrea crispata* (Scleractinia, Faviidae) in Hong Kong, China. *Marine Ecology Progress Series* 205: 101-111.
- Lamarck JBPA (1836) Histoire naturelle des Animaux sans vertèbres... 2. Histoire des Polypes. – 2^e édition revue et augmentée de notes présentant les faits nouveaux dont la science s'est enrichie jusqu'à ce jour par MM. G.P. Deshayes et H. Milne Edwards. Paris : JB Baillière. p. 683.
- Levy O, Appelbaum L, Leggat W, Gothlif Y, Hayward DC, Miller DJ, Hoegh-Guldberg O (2007) Light-responsive cryptochromes from a simple multicellular animal, the coral *Acropora millepora*. *Science* 318: 467-470.

- López-González PJ (1993) Taxonomia y zoogeografía de los antozoos del Estrecho de Gibraltar y áreas próximas. Tesis Doctoral. Universidad de Sevilla, pp. 568.
- Loya Y (1976) The red sea coral *Stylophora pistillata* is an r strategist. *Nature* 259: 478-480.
- Maynard-Smith J (1978) The evolution of sex. Cambridge University Press, Cambridge.
- Minelli A, Ruffo S, La Posta S (1995) Checklist delle specie della fauna italiana. Cnidaria, Ctenophora. Vol. 3, Edizioni Calderini, Bologna.
- Molinier R, Picard J (1957) Aperçu bionomique sur les peuplements marins littoraux des côtes rocheuses méditerranéennes de l'Espagne. Bulletin des travaux publiés par la Station d'aquiculture et de pêche de Castiglione, (N.S.) 8: 251-268, 10 cartes.
- Neves EG, Pires DO (2002) Sexual reproduction of Brazilian coral *Mussimilia hispida* (Verrill, 1902). *Coral Reefs* 21: 161-168.
- Ocaña A, Sánchez Tocino L, López-González PJ (2000) Faunistic and biogeographical observations concerning the Anthozoa (Cnidaria: Anthozoa) of the Granada coast (Sea of Alboran). *Zoological baetica* 11: 51-65.
- Oliver JK, Babcock RC, Harrison PL, Willis BL (1988) Geographic extent of mass coral spawning: clues to ultimate causal factors. Proceedings of the Sixth International Coral Reef Symposium, Townsville 2: 803-810.
- Penland L, Klouelehad J, Idip D, van Woesik R (2004) Coral spawning in the western Pacific Ocean is related to solar insolation: evidence of multiple spawning events in Palau. *Coral Reefs* 23: 133-140.
- Peres JM (1967) The Mediterranean benthos. *Oceanography and marine biology, an annual review*, 5, pp. 449-533.
- Richmond RH (1997) Reproduction and recruitment in corals: critical links in the persistence of reefs. In: Birkeland C (ed) *Life and death of coral reefs*. Chapman and Hall Inc., pp. 175-197.
- Richmond RH, Hunter CL (1990) Reproduction and recruitment of corals: comparisons among the Caribbean, the tropical Pacific, and the Red Sea. *Marine Ecology Progress Series* 60: 185-203.
- Rinkevich B, Loya Y (1979) The reproduction of the Red Sea coral *Stylophora pistillata*. I. Gonads and Planulae. *Marine Ecology Progress Series* 1: 133-144.
- Rossi L (1971) Cnidari e Ctenofori d'Italia. *Quaderni della Civica Stazione Idrobiologica di Milano* 2: 77-86.
- Rossi L (1975) Sexual races in *Cereus pedunculatus* (Boad). *Pubblicazioni della Stazione Zoologica* 39: 462-470.
- Santangelo G, Carletti E, Maggi E, Bramanti L (2003) Reproduction and population sexual structure of the overexploited Mediterranean red coral *Corallium rubrum*. *Marine Ecology Progress Series* 248: 99-108.

- Seguenza G (1864) Disquisizioni paleontologiche intorno ai corallarii fossili delle rocce terziarie del distretto di Messina. Memorie della Reale accademia delle scienze di Torino 21: 399-560.
- Seguenza G (1880) Le formazioni terziarie nella provincia di Reggio (Calabria). Atti della Reale accademia dei Lincei 6: 446.
- Shaw PW (1989) Seasonal patterns and possible long-term effectiveness of sexual reproduction in three species of sagartiid sea anemones. In: Ryland JS, Tyler PA (eds) Reproduction, genetics and distributions of marine organisms. Olsen and Olsen, Fredensborg, pp. 189-199.
- Soong K (1991) Sexual reproductive patterns of shallow-water reef corals in Panama. Bulletin of Marine Science 49: 832-846.
- Steiner SCC (1995) Spawning in scleractinian corals from SW Puerto Rico (West Indies). Bulletin of Marine Science 56: 899-902.
- Stoddart JA, Black R (1985) Cycles of gametogenesis and planulation in the coral *Pocillopora damicornis*. Marine Ecology Progress Series 23: 153-164.
- Szmant AM (1986) Reproductive ecology of Caribbean reef corals. Coral Reefs 5: 43-54.
- Szmant-Froelich A, Yevich P, Pilson MEQ (1980) Gametogenesis and early development of the temperate coral *Astrangia danae* (Anthozoa: Scleractinia). The Biological Bulletin 158: 257-269.
- Tanner JE (1996) Seasonality and lunar periodicity in the reproduction of pocilloporid corals. Coral Reefs 15: 59-66.
- Tomascik T, Sander F (1987) Effects of eutrophication on reef-building corals. III. Reproduction of the reef-building coral *Porites porites*. Marine Biology. 94: 77-94.
- Tranter PRG, Nicholson DN, Kinchington D (1982) A description of the spawning and post-gastrula development of the cool temperate coral *Caryophyllia smithii* (Stokes and Broderip). Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 62: 845-854.
- Van Moorsel GWNM (1983) Reproductive strategies in two closely related stony corals (*Agaricia*, Scleractinia). Marine Ecology Progress Series 13: 273-283.
- Vermeij MJA, Sampayo E, Broker K, Bak RPM (2004) The reproductive biology of closely related coral species: gametogenesis in *Madracis* from the southern Caribbean. Coral Reefs 23: 206-214.
- Waller RG, Tyler PA, Gage JD (2002) Reproductive ecology of the deep-sea scleractinian coral *Fungiacyathus marenzelleri* (Vaughan, 1906) in the northeast Atlantic Ocean. Coral Reefs 21: 325-331.
- Ward S (1992) Evidence for broadcast spawning as well as brooding in the scleractinian coral *Pocillopora damicornis*. Marine Biology 112: 641-646.

- Willis BL, Babcock RC, Harrison PL, Oliver JK, Wallace CC (1985) Patterns in the mass spawning of corals on the great barrier reef from 1981 to 1984. Proceedings of the Fifth International Coral Reef Congress, Tahiti, vol. 4, pp. 343-348.
- Zibrowius H (1978) Les scléactiniaires des grottes sous-marines en Méditerranée et dans l'Atlantique nord-oriental (Portugal, Madère, Canaries, Açores). Pubblicazioni della Stazione zoologica di Napoli, Marine Ecology 40: 516-545.
- Zibrowius H (1980) Les scléactiniaires de la Méditerranée et de l'Atlantique nord-oriental. Mémoires de l'Institut Océanographique, Monaco 11: 1-284.
- Zibrowius H (1983) Nouvelles données sur la distribution de quelques scléactiniaires « méditerranéens » à l'Est et à l'Ouest du détroit de Gibraltar. Rapports et procès-verbaux des réunions. Commission internationale pour l'exploration scientifique de la Mer Méditerranée 28: 307-309.
- Zibrowius H (1991) Les scléactiniaires du Miocène au Pléistocène de Sicile et de Calabre de Giuseppe Seguenza (1864, 1880) (Cnidaria, Anthozoa). Atti della Accademia peloritana dei pericolanti, Messina 67: 75-135.
- Zibrowius H (1995) The « southern » *Astroydes calycularis* in the Pleistocene of the northern Mediterranean – an indicator of climatic change (Cnidaria, Scleractinia). Geobios 28: 9-16.