

Alma Mater Studiorum – Università degli Studi di Bologna

FACOLTÀ DI SCIENZE MATEMATICHE, FISICHE E NATURALI

Dipartimento di Biologia Evoluzionistica Sperimentale

Corso di Laurea in Scienze Biologiche

Indirizzo: Bio-ecologico

**Ciclo annuale di riproduzione sessuale del corallo
Astroides calycularis (Scleractinia,
Dendrophylliidae), nel Mar Tirreno meridionale.
Risultati preliminari.**

**Tesi di Laurea di
GIULIA MARCONI**

**Relatore:
Prof. FRANCESCO ZACCANTI**

**Correlatore:
Dott. STEFANO GOFFREDO**

Sessione III
Anno Accademico 2006 – 2007

Astroides calycularis: esemplari fotografati dal fotografo naturalista Gianni Neto a Palinuro, nella zona di campionamento.



Regno: **Animalia**

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)

Indice

Introduzione	pag. 4
Capitolo 1 – Scopo della ricerca	pag. 9
Capitolo 2 – Materiali e metodi	pag. 10
Campionamento	pag. 10
Analisi biometriche	pag. 10
Analisi istologiche	pag. 11
Analisi citometriche	pag. 12
Analisi statistiche	pag. 12
Capitolo 3 – Risultati	pag. 14
Sessualità	pag. 14
Gametogenesi maschile	pag. 15
Gametogenesi femminile	pag. 16
Sviluppo embrionale	pag. 17
Capitolo 4 – Discussione	pag. 18
Capitolo 5 – Immagini e tabelle	pag. 20
Riferimenti bibliografici	pag. 36
Ringraziamenti	pag. 43

Introduzione

La sopravvivenza e l'evoluzione delle specie sono garantite dalla riproduzione sessuale che, tramite la generazione di nuovi individui e la trasmissione di materiale genetico, è un evento fondamentale nel ciclo vitale degli organismi (Harrison e Wallace 1990; Huges et al. 1992) ed influenza in maniera determinante anche le caratteristiche demografiche (Harvell e Grosberg 1988; Beiring e Lasker 2000). Le informazioni sulla riproduzione sessuale sono essenziali per comprendere sia la struttura genetica e la dinamica di popolazione, sia 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 al momento della prima riproduzione e le differenze nella *sex ratio* influiscono sul tasso di accrescimento delle popolazioni (Harvell e Grosberg 1988; Dobson 1998; Fujiwara e Caswell 2001). Tali variazioni sono di notevole interesse perché 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 la *conditio sine qua non* per comprendere al meglio la dinamica di popolazione degli organismi marini (Santangelo et al. 2003). La maggior parte delle Scleractinie studiate risulta ermafrodita, secondo Harrison (1985) la condizione sessuale delle Scleractinie è un carattere che si mantiene costante all'interno della

stessa famiglia. Nelle Scleractinie il ciclo annuale di gametogenesi culmina, in genere, 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). Per massimizzare la probabilità di fecondazione e di successo riproduttivo è importante che lo sviluppo ed il rilascio dei gameti siano in sincronia, poiché la rapida diluizione di questi 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; Nozawa et al. 2006). A lungo termine, queste condizioni 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). Alcuni autori suggeriscono che i principali fattori regolanti il ciclo annuale di riproduzione siano le variazioni stagionali del fotoperiodo e della temperatura (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, invece, non imputano a tali fattori la regolazione degli eventi riproduttivi (Beauchamp 1993; Babcock et al. 1994; Fan e Dai 1995). Per spiegare le diverse risposte delle specie alle differenti condizioni ambientali è usato anche il confronto del momento del rilascio dei gameti in regioni geografiche differenti (Oliver et al. 1988; Harrison e Wallace 1990; Babcock et al. 1994; Fan e Dai 1995).

Le più studiate fra le specie appartenenti a quest'ordine risultano essere quelle delle fasce tropicali e sub-tropicali (Fadlallah 1983a; 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), mentre gli studi sulla riproduzione sessuale delle specie delle zone temperate sono scarsi (Szmant-Froelich et al. 1980; Tranter et al. 1982; Stoddart e Black 1985; Ward 1992; Beauchamp 1993). I dati per l'area del Mediterraneo 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 più 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, c).

I Dendrophylliidi sono cosmopoliti, raggruppano coralli sia solitari sia coloniali e comprendono 148 specie viventi divise in 19 generi (Avian et al. 1995; Cairns 1999; Cairns et al. 1999). L'*Astroides calycularis*, oggetto della mia tesi, era già conosciuta dai naturalisti del XVIII e del XIX secolo che la distinsero dalle altre Scleractinie presenti nel Mediterraneo per la sua forma coloniale e per il suo colore arancio vivo. 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.

L'*Astroides calycularis* vive tipicamente nell'infralitorale superiore (0-15 m), ma cresce anche fino a 30 m di profondità, è comune su pareti verticali, all'entrata o all'interno delle grotte e ricerca luoghi con idrodinamismo accentuato (Cinelli et al. 1977; Zibrowius 1978; Zibrowius 1995). Esso è un corallo privo di dinoflagellati simbiotici (zooxantelle) (Cairns 1999) pertanto la luce non è un fattore limitante per la sua distribuzione. Le colonie,

generalmente ellissoidali, possono essere massicce con polipi addensati o cespugliose con polipi separati, a seconda della profondità e soprattutto dell'idrodinamismo (Zibrowius 1980) (Fig. 3-4). In prossimità della superficie, infatti, dove le acque sono generalmente più mosse, le colonie, di forma massiccia, presentano polipi con calice poligonale ed i nuovi individui vanno ad aggiungersi nella parte periferica o ad inserirsi fra quelli già esistenti. A profondità maggiori, invece, dove le acque sono generalmente più calme, le colonie appaiono di aspetto cespuglioso, presentano polipi con calice circolare e uno stesso individuo può produrre delle gemme a diversi livelli di altezza del calice. A seconda della portata della gemmazione, la colonia stessa può avere uno sviluppo orizzontale o verticale ed è possibile trovare, quindi, colonie con aspetti assai differenti molto vicine le une alle altre: le condizioni di idrodinamismo, difatti, possono essere sensibilmente diverse, anche a piccole distanze, in rapporto con la configurazione della roccia litoranea (Zibrowius 1980). Le colonie possono raggiungere elevate densità di popolazione, sino al 90% o più della copertura del fondo (S. Goffredo, osservazioni personali), e in alcuni casi possono emergere per la risacca o essere esondate regolarmente, come in certe zone del Sud della Spagna in cui le maree sono più consistenti (Molinier e Picard 1957).

Come testimoniano alcuni fossili rinvenuti nelle zone di Monaco, Nizza e sulla costa Nord della Corsica, l'*Astroides calycularis* era già presente nel Pleistocene in tutto il Mediterraneo occidentale, dalle coste francesi fino a quelle africane (dallo stretto di Gibilterra alla Tunisia) (Fig.1). Successivamente la distribuzione geografica della suddetta specie ha subito una regressione, sparendo dal settore Nord probabilmente a causa del raffreddamento delle acque del mare di questa zona dovuto a variazioni climatiche (Peres 1967). La distribuzione attuale è limitata alla parte Sud-occidentale del bacino del Mediterraneo e a poche località nell'area circostante del bacino orientale, subito

sotto allo Stretto di Sicilia (Fig. 2). La sua presenza è confermata nelle seguenti località: in Spagna (dallo stretto di Gibilterra a Capo di Palos), nel Nord Africa (dallo stretto di Gibilterra a Capo Bon, Tunisia), a Pantelleria e a Linosa, nelle Isole Maltesi, attorno alla Sicilia, nelle Isole Eolie, lungo le coste tirreniche dell'Italia (dallo stretto di Messina al Golfo di Napoli), a Ventotene fuori dal Golfo di Gaeta. Essenzialmente mediterranea nella sua distribuzione, l'*Astroides calycularis* è anche presente nella parte più a Nord della costa Atlantica del Marocco, a Sud di capo Spartel (ad Ovest di Tangeri, nelle vicinanze dello Stretto di Gibilterra) e nella parte Sud della costa Atlantica della Spagna (a Sud-Ovest di Cadice, vicino Conil). Accurate ricerche condotte nel 1986 nelle vicinanze di Sagres, più ad Ovest, nella costa Sud del Portogallo, non hanno evidenziato la presenza della specie in quella zona.

Pur essendo facilmente riconoscibile, l'*Astroides* potrebbe essere confusa con il genere *Tubastrea* della stessa famiglia, presente nelle zone tropicali (le isole di Capo Verde sono i siti di presenza di *Tubastrea* più vicini a quelli dell'*Astroides*) (Zibrowius 1983, 1995).

Capitolo 1

Scopo della ricerca

Questo studio ha per oggetto la riproduzione sessuale del corallo *Astroides calycularis* nel Mar Tirreno Meridionale e rientra in una serie di ricerche che contribuiscono ad arricchire le conoscenze sulla biologia delle Scleractinie nel Mediterraneo (Goffredo e Telò 1998; Goffredo et al. 2000, 2002, 2004a, 2004b; Goffredo e Zaccanti 2004). I campioni sono stati raccolti a Capo Palinuro in provincia di Salerno (40°01,81'N 15°16,74'E). Nell'elaborato sono quindi riportati i risultati preliminari dell'analisi quantitativa sul ciclo annuale di riproduzione sessuale e sono descritti gli aspetti morfologici della gametogenesi e dello sviluppo embrionale.

Capitolo 2

Materiali e Metodi

Campionamento

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

Analisi biometriche

Utilizzando un calibro sono state misurate la lunghezza (L, asse maggiore del disco orale), la larghezza (l, asse minore del disco orale) e l'altezza (h, asse oro-aborale del polipo) di ogni singolo polipo all'interno delle colonie. Il volume (V) del polipo è stato calcolato usando la formula

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

(Goffredo et al. 2002).

Analisi istologiche

Dopo essere state fotografate, tutte le colonie sono state suddivise in due zone, tracciando un'ellisse passante per i punti medi dei due assi della colonia (Fig. 5). 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). Trascorsa una notte sotto acqua corrente, i campioni sono stati post-fissati per quarantotto ore in soluzione di Bouin e successivamente immersi in alcol etilico al 50% per ventiquattro ore, ripetendo l'operazione fino all'eliminazione di ogni traccia della soluzione fissativa. Nel passaggio successivo i polipi sono stati stoccati in alcol al 70% e quindi si è proceduto con la decalcificazione in EDTA (acido etilendiamminotetracetico) per almeno sette ore, a seconda delle dimensioni del polipo (questo passaggio ci ha permesso di eliminare ogni traccia di carbonato di calcio dall'animale). Una volta decalcificati, i campioni sono stati rimessi sotto acqua corrente per una notte e poi mantenuti in alcol al 70%. Si è passati quindi alla disidratazione immergendo il campione in una serie di alcoli con gradazione progressivamente crescente, dall'80% al 100%, per circa ventiquattro ore (si è usato l'alcolometro per raggiungere la gradazione giusta). Prima dell'inclusione in paraffina i polipi hanno subito tre passaggi di circa un'ora ciascuno in Histolemon. La paraffina è stata posta, almeno dodici ore prima dell'inclusione, nella stufa già calda affinché raggiungesse la temperatura ideale (non superiore ai 56°C). È di basilare importanza che, al momento dell'inclusione, il corallo sia posto con il polo orale rivolto verso il fondo della vaschetta e che le inclusioni in paraffina avvengano in una stufa in cui sia possibile creare il vuoto per evitare la formazione di bolle d'aria. Successivamente ciascun individuo è stato sezionato trasversalmente con un microtomo in fette di 7 μm di spessore,

secondo una sequenza seriale dal polo orale al polo aborale, ottenendo nastri di paraffina di lunghezza variabile. Le fette ricavate dai nastri sono state poste su vetrini porta-oggetto precedentemente lavati in alcol 100% e unti con albumina glicerinata usata come collante. Una volta asciugati sulla piastra calda, i preparati sono stati colorati con emallume di Mayer ed eosina. Terminato il ciclo di colorazione, che dura circa 4 ore, si è proceduto con la chiusura dei vetrini, utilizzando balsamo del Canada.

Analisi citometriche

Sui preparati istologici sono stati eseguiti i rilevamenti citometrici mediante un analizzatore d'immagini 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; Szmant-Froelich et al. 1980; Fadlallah e Pearse 1982a; Stoddart e Black 1985; Beachamp 1993; Kramarsky-Winter e Loya 1998; Kruger e Schleyer 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. 2004c). La dimensione degli embrioni è stata calcolata sulla media dei due assi, maggiore e minore.

Analisi statistiche: indice gonadico, maturità sessuale e fertilità

La forma degli ovociti e degli spermari in sezione è risultata essere ellissoidale, perciò la stima del loro volume è stata eseguita 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).

Capitolo 3

Risultati

Sessualità

Per questo studio sono state eseguite analisi istologiche su 47 polipi prelevati da 29 colonie diverse, raccolti nei campionamenti dal 24 aprile 2004 al 4 settembre 2005 (Tabelle 1 e 2). I polipi sessualmente maturi presentavano o solo cellule germinali maschili (spermiari) o solo cellule germinali femminili (ovociti), nessuno aveva entrambi i tipi di cellule. 13 polipi sono risultati di sesso maschile, (dimensioni corporee comprese tra 2,75 e 6,70 mm di lunghezza), 21 di sesso femminile (dimensioni corporee comprese tra 3,10 e 7,10 mm di lunghezza) e 13, non mostrando cellule germinali differenziate, sono stati considerati come sessualmente inattivi (dimensioni corporee comprese tra 2,45 e 5,95 mm di lunghezza). Su 10 dei 13 maschi osservati e su 13 delle 21 femmine osservate è stata effettuata l'analisi citometrica. La *sex ratio* delle colonie sinora analizzate non è significativamente diversa da 1 (test del chi-quadrato, $\chi^2=1.64$, $gl=1$, $p>10\%$). I polipi maturi provenienti da una stessa colonia presentavano la stessa condizione sessuale, indicando una sessualità di modello gonocorico anche a livello di colonie. In due polipi femmina sono stati riscontrati embrioni nel *celenteron* indicanti una fecondazione ed uno sviluppo interni alla cavità celenterica.

Gametogenesi maschile

Gli spermari erano formati da gruppi di cellule germinali localizzate nel mesentere e delineate da un involucro mesogleale (Fig. 6).

Sono stati riconosciuti 5 stadi di maturazione degli spermari noti in bibliografia:

Stadio I - cellule germinali indifferenziate dal gastroderma migravano verso la mesoglea del mesentere e si raggruppavano a formare lo spermario costituito da un iniziale aggregato di pochi spermatogoni (Fig. 6A). Il diametro medio degli spermari era di $38.22 \mu\text{m}$ (ES = 7.68; N = 2).

Stadio II - lo spermario era costituito da un ammasso di spermatociti impegnati nel processo di meiosi. Lo strato di mesoglea intorno allo spermario non aveva ancora formato una vera e propria membrana completa. Si noti come il gastroderma fosse gonfio e granuloso (Fig. 6A). Il diametro medio degli spermari era di $72.11 \mu\text{m}$ (ES = 6.38; N = 24).

Stadio III - lo spermario, formato da una massa di spermatociti impegnati nel processo di meiosi, era circondato da una parete ben differenziata che ha preso origine dalla mesoglea (Fig. 6B, C). Il diametro medio degli spermari era di $139.65 \mu\text{m}$ (ES = 1.19; N = 2845).

Stadio IV - gli spermari mostravano sia spermatociti sia spermatidi: i primi, di dimensione maggiore rispetto ai secondi, si trovavano alla periferia degli spermari; gli spermatidi, invece, si trovavano nella parte centrale. In questo modo le code degli spermatidi erano orientate verso cavità centrale dello spermario (Fig. 6D). Il diametro medio di tali spermari era di $195.14 \mu\text{m}$ (ES = 3.14; N = 4299).

Stadio V - a questo punto lo spermario era maturo ed assumeva una colorazione tipica. Si formavano gli spermatozoi veri e propri che, orientandosi tutti nella stessa direzione, avevano da un lato le teste di colore viola scuro e dalla parte opposta le

code di colore rosato e davano luogo al caratteristico “*bouquet*” (Fadlallah e Pearse 1982; Glynn et al. 1991, 1996, 2000; Fan e Day 1998; Neves e Pires 2002) (Fig. 6E, F). Al massimo stadio di maturazione degli spermari si notava la fuoriuscita degli spermatozoi maturi nel celenteron ed attorno si potevano trovare spermari ormai totalmente vuoti. Il diametro medio degli spermari era 205.66 μm (ES = 2.40; N = 1165).

I dati quantitativi preliminari sulla presenza dei diversi stadi di maturazione degli spermari indicavano nei mesi di Aprile e Maggio una dominanza degli stadi IV e V (Tabella 1). In questi mesi il fotoperiodo e la temperatura dell’acqua cominciavano ad aumentare dopo aver raggiunto il minimo annuale (Fig.9).

Gametogenesi femminile

Il diametro degli ovociti di forma ovale variava da un minimo di 29.50 μm ad un massimo di 1529.03 μm (ES =7.99; N= 518). I primi stadi di sviluppo nell’ovogenesi avvenivano nello strato gastrodermale dei mesenteri. Quelli di stadio più precoce presentavano un nucleo sferico localizzato centralmente con un elevato rapporto fra nucleo e citoplasma, ed un citoplasma con grandi vacuoli lipidici (Fig. 7A). Negli stadi intermedi gli ovociti erano avvolti da uno strato mesogleale, presentavano ancora un nucleo sferico, il citoplasma appariva fortemente eterogeneo per la ricchezza di vacuoli lipidici (Fig. 7C). Negli stadi più avanzati l’ovocita era ancora nel mesentere ed avvolto dalla mesoglea, con una parete ben definita (Fig.7D, F), la sintesi del vitello era completata. Si notava una forte riduzione del rapporto nucleocitoplasmatico per l’accumularsi del vitello (Fig.7E). Il nucleo cambiava forma, assumendo una forma a “U” e migrava verso la periferia della cellula aderendo strettamente alla membrana plasmatica dell’ovocita (Fig. 7G). Durante l’ovogenesi, il nucleolo si trovava sempre alla periferia del nucleo (Fig. 7A, B, D).

In tutti gli stadi è stata osservata una cospicua presenza di vacuoli lipidici nell'ovoplasma (Fig. 7A, B, C, D). Il materiale lipidico, di origine esogena, era accumulato all'interno dell'ovocita mediante fagocitosi (Fig. 7C). Per la maggior parte degli ovociti esaminati, tali vacuoli si trovavano concentrati o nella periferia della cellula o attorno alla membrana nucleare (Fig. 7C, D).

Sviluppo embrionale

A differenza degli ovociti, trovati sempre nei mesenterici, gli embrioni erano localizzati nel celenteron (Fig. 8). Fino ad oggi è stato identificato lo stadio di stereogastrula (non cavitata) (sono state osservate anche delle stereoblastule che al momento non sono state ancora analizzate). Questo stadio presentava uno strato esterno ectodermico chiaramente differenziato, separato dalla massa centrale endodermale da una lamina di mesoglea (Fig. 8B). Durante questo stadio di sviluppo la gastrula evidenziava un'invaginazione dell'ectoderma, che portava alla formazione dello stomodeo (Fig. 8A, C, D). Il diametro degli embrioni variava da un minimo di 991 μm ad un massimo di 1134 μm .

Capitolo 4

Discussione

I 47 polipi maturi esaminati finora sono risultati tutti a sessi separati, ciò è indice di una sessualità gonocorica a livello di individuo. La condizione sessuale gonocorica, si è manifestata anche nelle 29 colonie sino ad ora analizzate; ulteriori dati saranno indispensabili per definire questa condizione. Il gonocorismo che si sta delineando è in contrasto con le osservazioni effettuate da Lacaze-Duthiers, che riporta una condizione ermafrodita a livello di polipo (1873; riportate nella *review* di Fadlallah 1983), mentre è in accordo con la sessualità attesa per un membro della famiglia Dendrophylliidae, *taxon* in cui l'ermafroditismo è una condizione riproduttiva minoritaria, riscontrata solo nel 18% delle specie studiate (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* caratterizzata da una maggiore percentuale di femmine. Questa deviazione non è stata riscontrata né nel nostro caso (test del chi-quadrato, $\chi^2=1.64$, $gl=1$, $p>10\%$), né nella *Balanophyllia elegans*, un altro Dendrophylliidae che vive 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).

Mentre gli stadi della gametogenesi maschile osservati sino ad oggi sono morfologicamente corrispondenti a quelli di altre specie della famiglia Dendrophylliidae (Goffredo et al. 1998, 2002, 2005), gli stadi della gametogenesi femminile si differenziano per la presenza di vacuoli lipidici (Fig. 7A, B, C, D), che sono stati

descritti in altre famiglie: le Pocilloporidae, le Poritidae e le 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).

I dati quantitativi preliminari sulla gametogenesi maschile sembrano suggerire una riproduzione primaverile, poiché evidenziano una dominanza degli stadi più avanzati di maturazione nel mese di maggio (Tabella 3). 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). In inverno, il raggiungimento del minimo annuale di fotoperiodo e di temperatura dell'acqua potrebbe rappresentare un segnale per l'attivazione dello sviluppo gonadico, mentre, in primavera, il successivo incremento del fotoperiodo e della temperatura dell'acqua, potrebbe attivare il processo di fecondazione (Fig.9). Per gli altri Dendrofillidi studiati esistono diverse interpretazioni sul ruolo che fotoperiodo e temperatura dell'acqua giocano sulla regolazione del ciclo annuale di riproduzione sessuale: nella *Balanophyllia europaea* e nella *Leptopsammia pruvoti* è suggerito che entrambi questi fattori influiscano sulla regolazione dei principali eventi riproduttivi (Goffredo et al. 2002, 2005); mentre nella *B. elegans* è suggerito che il ciclo riproduttivo 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.

Capitolo 5

Immagini e tabelle

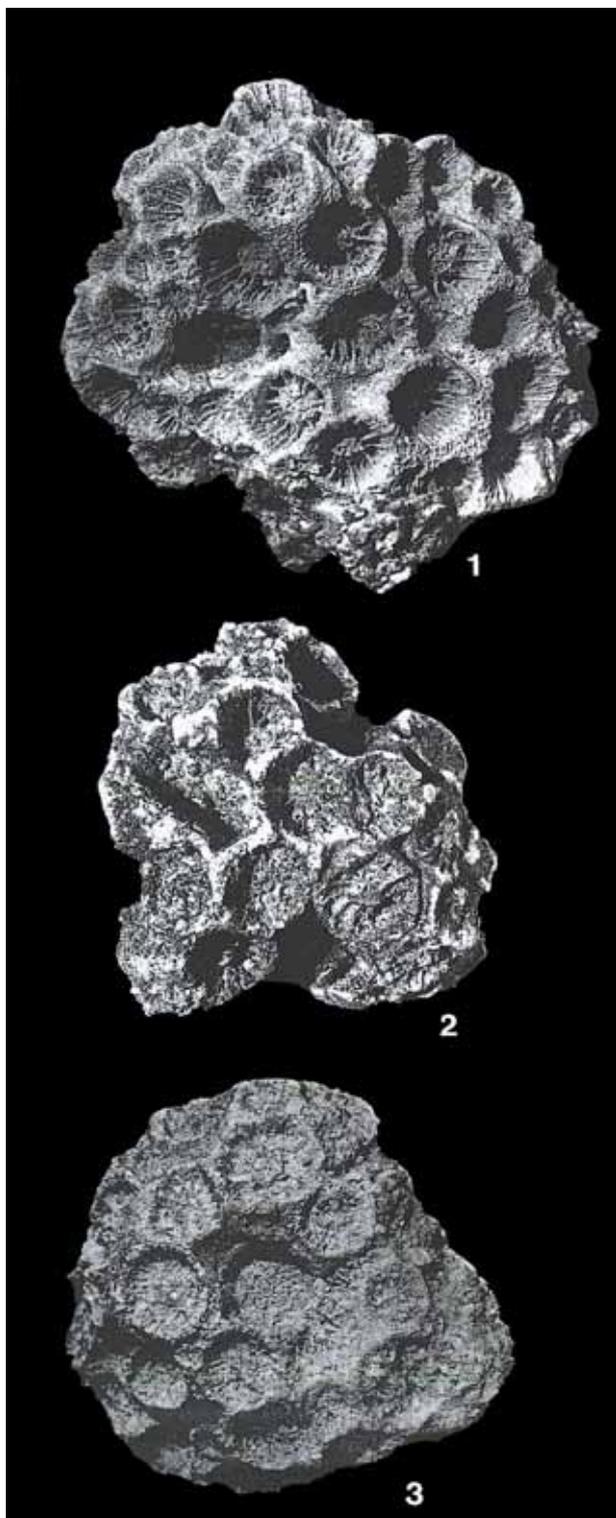


Figura 1, 1-3: colonie appartenenti alla specie *Astroides calycularis* preservate dal Pleistocene, rinvenute a Ponte de la Vieille, nei pressi di Monaco. Si notino i calici serrati generalmente poligonali (immagine tratta da Zibrowius 1995).



Figura 2: Aree in cui è confermata la presenza 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:** Capo Spartel (Marocco)
- 12:** 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, A-B: esempi di colonie fotografate nel laboratorio del Dipartimento di Biologia Evoluzionistica dell'Università di Bologna che mettono in evidenza:

A: coralli separati con calici circolari



B: coralli riuniti con calici poligonali

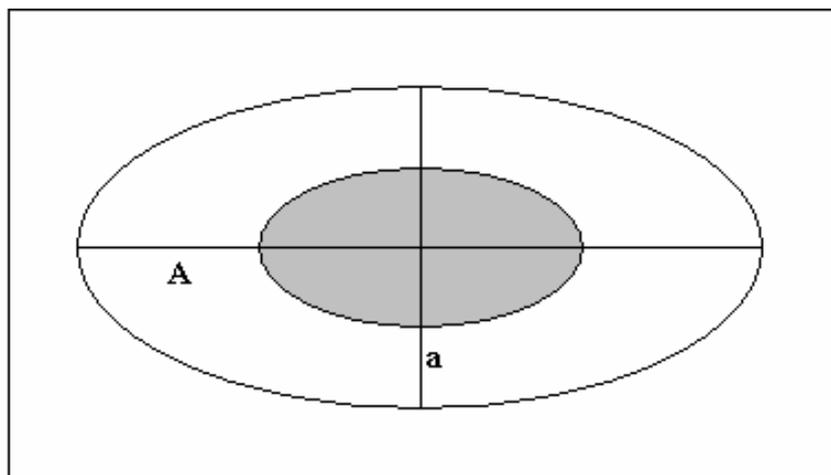


Figura 5: Schema di suddivisione di una colonia in zona centrale (in grigio) e periferica (in bianco) [A: asse maggiore; a: asse minore].

Figura 6, A-F: *Astroides calycularis*. Alcuni stadi della spermatogenesi. (A) Stadio I: lo spermiario è formato da un gruppo di spermatogoni. Stadio II: lo spermiario è costituito da un ammasso di pochi spermatociti impegnati nel processo di meiosi, notare la parete che comincia a formarsi (freccia). (B) Stadio III: lo spermiario è costituito da parecchi spermatociti impegnati nel processo di meiosi. (C) Stadio III: lo spermiario è delimitato da una parete esterna ben definita (freccia) che si origina dalla mesoglea e contiene spermatociti impegnati nel processo di meiosi. (D) Stadio IV: lo spermiario presenta un ampio strato esterno di spermatociti e un ammasso centrale di spermatidi. (E) Stadio V: lo spermiario è costituito da spermatozoi. (F) Stadio V lo spermiario è costituito da una massa di spermatozoi che, una volta maturi formano un “*bouquet*” con le code tutte orientate nella stessa direzione. [c: code degli spermatozoi; g: gastroderma; sni: spermatogoni; scti: spermatociti; sdi: spermatidi; szoi: spermatozoi; I, II, III, IV, V: stadi dello sviluppo degli spermiari].

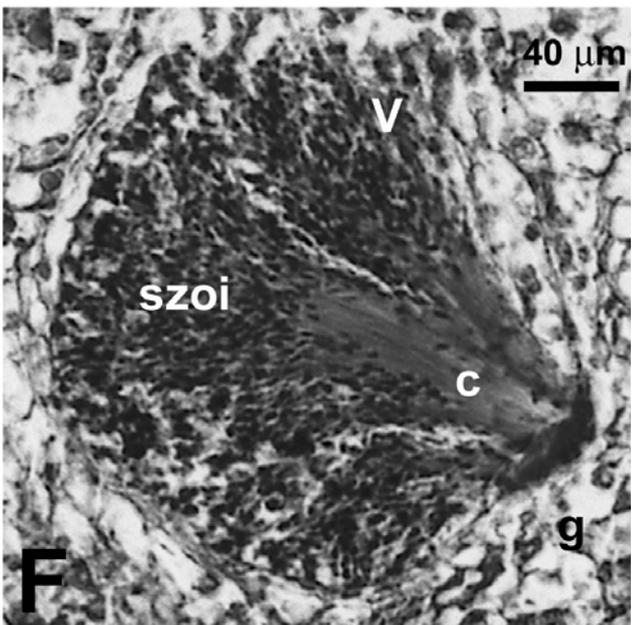
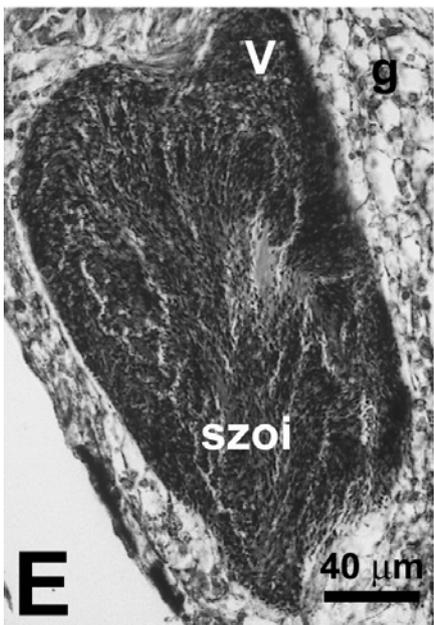
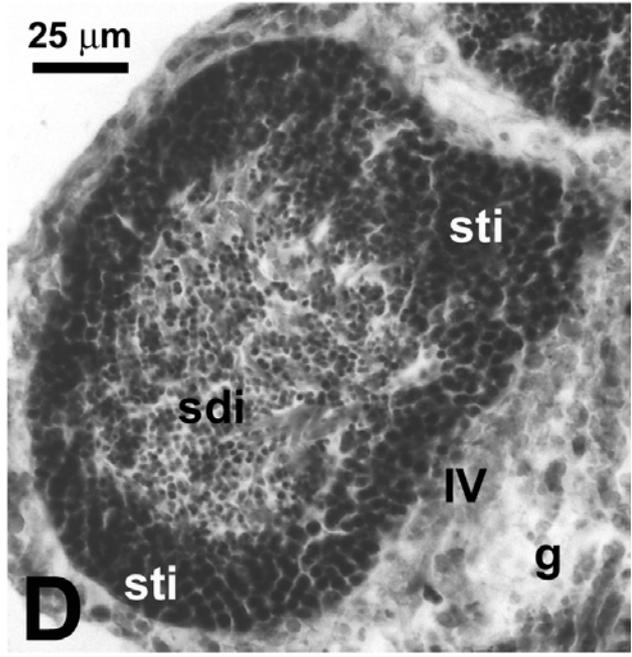
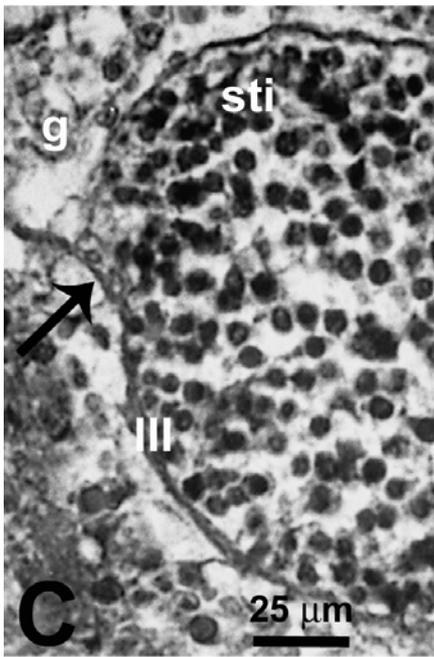
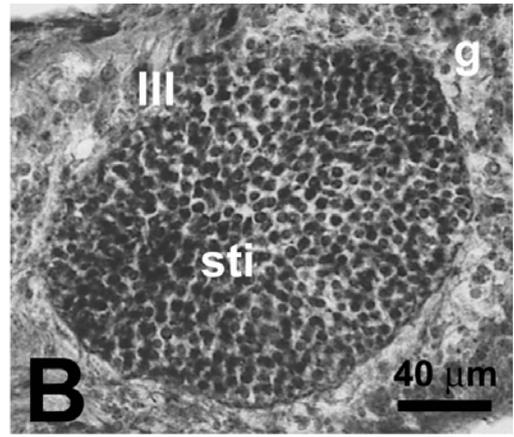
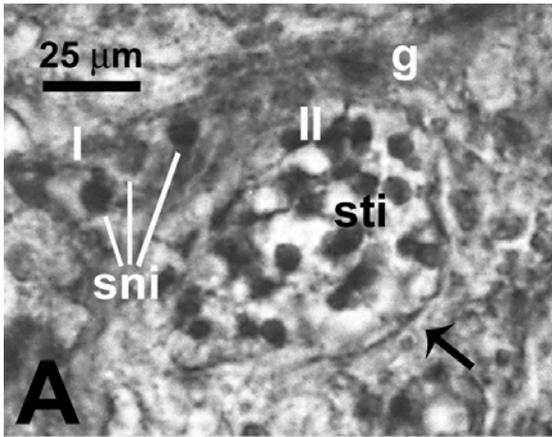


Figura 7, A-G: *Astroides calycularis*. Ovogenesi. (A) Stadio precoce: ovocita nel gastroderma del mesentere, caratterizzato da un alto rapporto nucleo-citoplasma. Si notino i granuli del gastroderma (freccie). (B) Ovocita nella porzione centrale del mesentere. Si noti la presenza di vacuoli lipidici nel citoplasma in prossimità del nucleo ed il cordone mesogleale. (C) Stadio intermedio: Ovocita vitellogenetico. 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). (D) Stadio vitellogenetico 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). (E) Stadio avanzato: ovocita maturo di grandi dimensioni nel mesentere, il rapporto nucleo-citoplasma è fortemente diminuito, sono evidenti le goccioline di tuorlo. (F) Stadio avanzato: dettaglio della membrana dell'ovocita (freccia). (G) 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'ooloplasma è pieno di goccioline di tuorlo. [N: nucleo; n: nucleolo; o: ovocita; m: mesoglea; g: gastroderma; vl: vacuolo lipidico; t: goccioline di tuorlo; pt: goccioline di tuorlo].

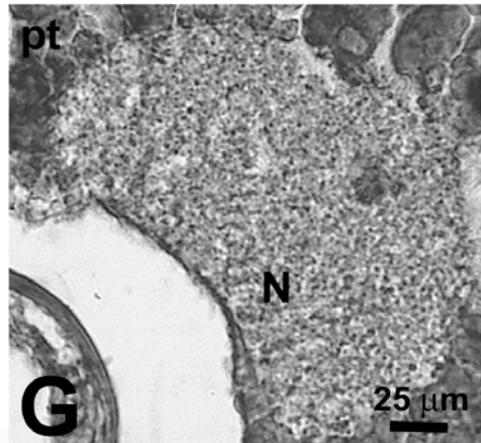
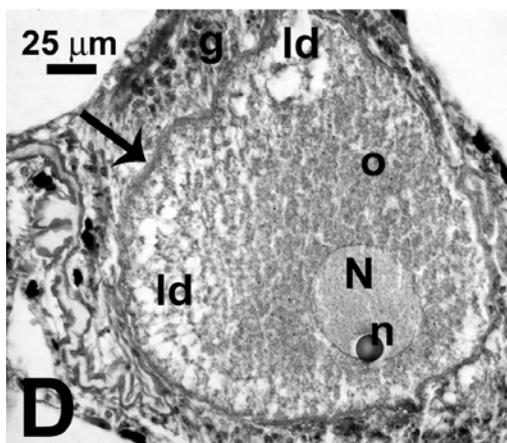
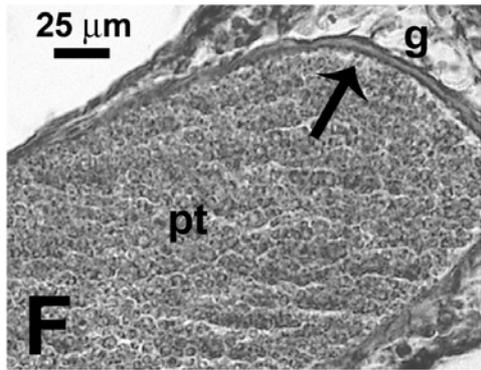
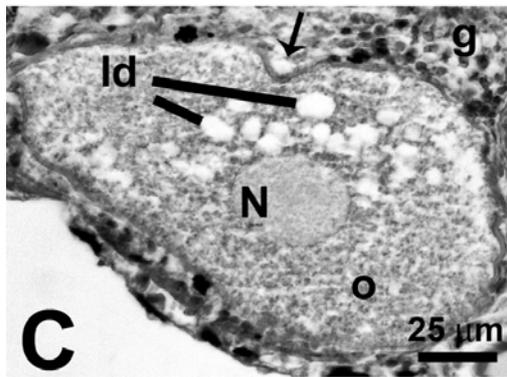
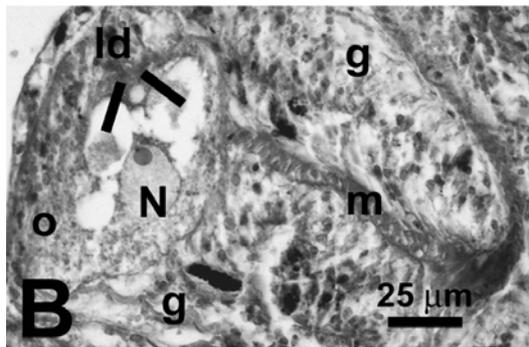
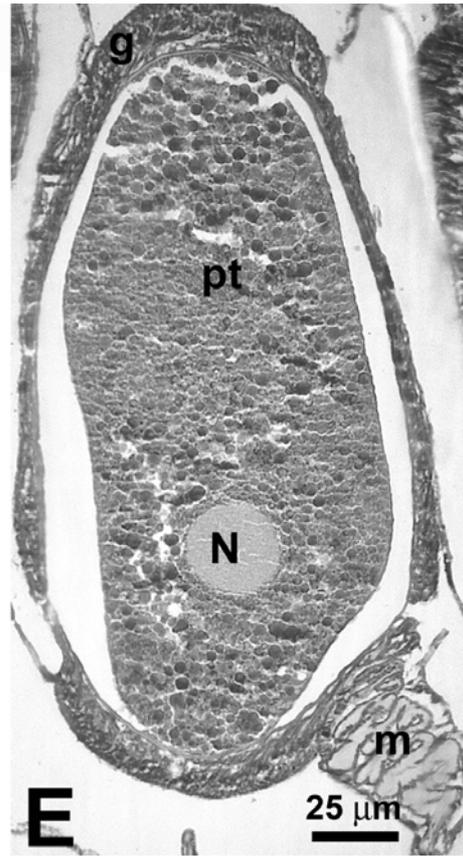
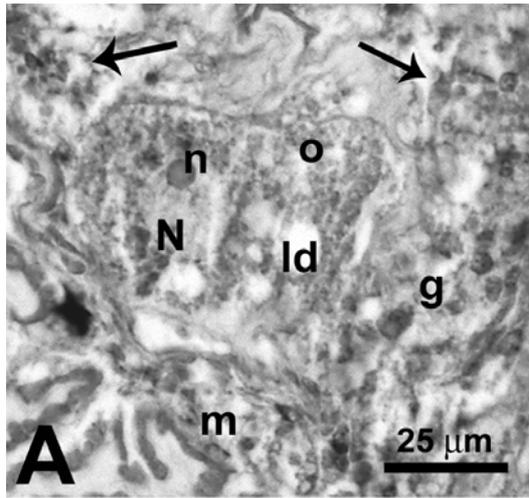


Figura 8, A-D: *Astroides calycularis*. Sviluppo embrionale. (A) Sezione longitudinale: stereogastrula nella cavità celenterica. Durante questo stadio di sviluppo, l'ectoderma si distingue chiaramente dall'endoderma. (B) Dettaglio della stereogastrula, si noti lo strato di mesoglea che separa l'ectoderma dalla massa endodermale. (C) Sezione longitudinale. Dettagli dell'invaginazione stomodeale si noti l'ectoderma che riveste l'invaginazione stomodeale ben distinguibile dalla massa endodermale. (D) Sezione trasversale: si noti l'ectoderma intorno allo stomodeo [ec: ectoderma; en: endoderma; s: invaginazione stomodeale; m: mesoglea; c: celenteron]

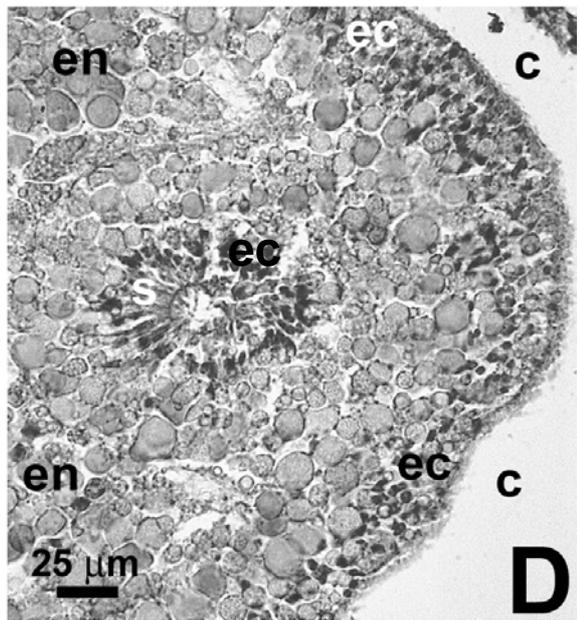
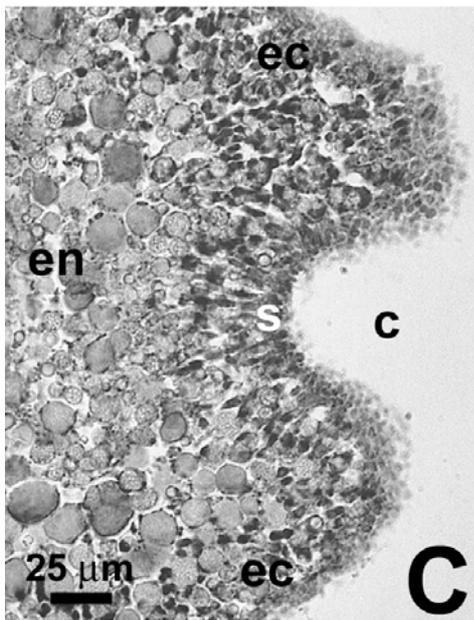
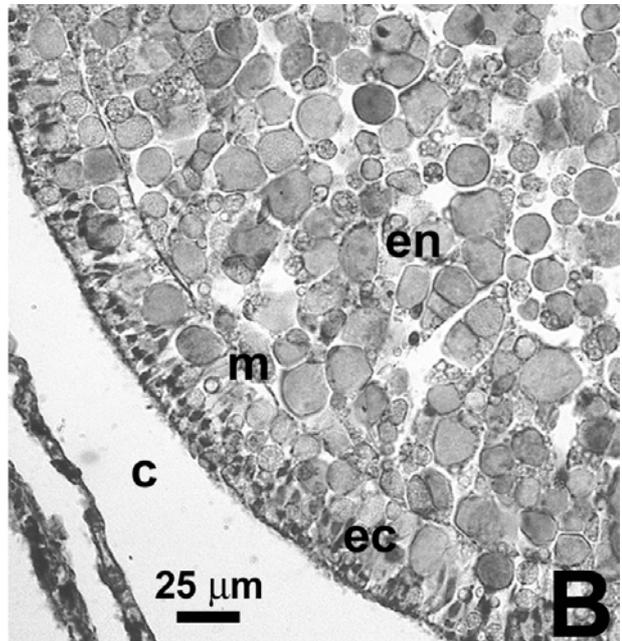
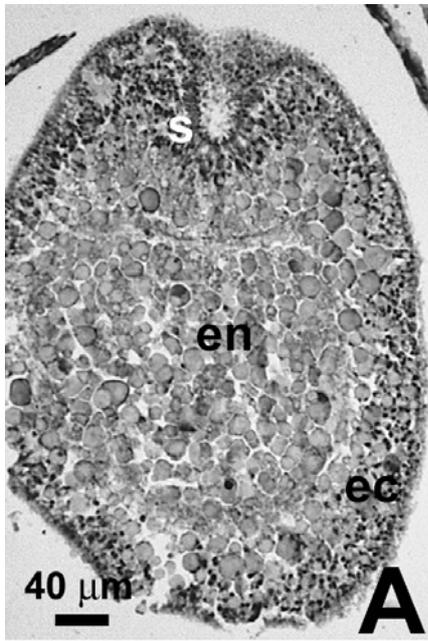




Fig. 9: Variazione della temperatura dell'acqua e del fotoperiodo a Capo Palinuro da aprile 2004 ad ottobre 2005. La linea tratteggiata indica il fotoperiodo calcolato in ore, mentre la linea continua indica la temperatura dell'acqua in superficie espressa in gradi centigradi.

Tabella 1: *Astroides calycularis*. Dimensione e stato riproduttivo dei polipi misurati. L: asse maggiore del disco orale; l: asse minore del disco orale; h: asse oro-aborale; V: volume del polipo; F: femmina; M: maschio; I: inattivo; R: rovinato, analisi citometrica non eseguita; A: analisi citometrica da eseguire; s1, s2, s3, s4, s5: stadi di maturazione degli spermari.

data del campionamento	codice polipo	L (mm)	l (mm)	h (mm)	V (mm ³)	sesso	numero totale ovociti	% ovociti fino a 390 µm	% ovociti oltre 390 µm	embrioni incubati	numero totale spermari	% s1	% s2	% s3	% s4	% s5	Note
24 aprile 2004	Acl1-240404-P1	3.35	3.00	4.00	31.57	M	-	-	-	-	4	0.0	0.0	0.0	100.0	0.0	-
24 aprile 2004	Acl1-240404-P2	5.40	5.15	5.50	120.13	M	-	-	-	-	2168	0.0	0.0	21.4	65.2	13.4	-
24 aprile 2004	Acl3-240404-P1	4.75	4.50	4.90	82.26	F					-	-	-	-	-	-	R
24 aprile 2004	Acl3-240404-P2	3.20	3.15	3.10	24.54	F					-	-	-	-	-	-	R
24 aprile 2004	Acl3-240404-P3	4.05	3.65	5.05	58.63	F	37	100.0	0.0	no	-	-	-	-	-	-	-
24 aprile 2004	Acl3-240404-P4	6.15	5.75	3.75	104.15	F					-	-	-	-	-	-	A
24 aprile 2004	Acl6-240404-P1	5.75	5.55	5.60	140.36	M	-	-	-	-	2159	0.0	0.0	20.5	60.9	18.5	-
24 aprile 2004	Acl6-240404-P2	5.00	4.60	4.65	84.00	M	-	-	-	-	1037	0.0	0.0	28.0	59.2	12.8	-
24 maggio 2004	Acl1-240504-P1	4.55	4.00	4.40	62.89	M	-	-	-	-	100	0.0	0.0	0.0	5.0	95.0	-
24 maggio 2004	Acl1-240504-P2	5.10	4.95	2.75	54.53	M	-	-	-	-	134	0.0	0.0	0.0	3.0	97.0	-
24 maggio 2004	Acl4-240504-P2	6.00	5.75	4.30	116.51	F	19	100.0	0.0	si	-	-	-	-	-	-	-
1 luglio 2004	Acl1-010704-P1	5.35	5.30	4.10	91.31	F	49	93.9	6.1	no	-	-	-	-	-	-	-
1 luglio 2004	Acl1-010704-P2	3.10	2.95	2.90	20.83	I	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
25 luglio 2004	Acl2-250704-P1	5.70	5.60	4.30	107.80	I	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
25 luglio 2004	Acl2-250704-P2	5.30	5.00	2.45	50.99	I	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
25 luglio 2004	Acl9-250704-P2	4.55	4.45	4.50	71.56	I	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
30 agosto 2004	Acl1-300804-P1	4.35	2.80	3.70	35.39	I	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
30 agosto 2004	Acl1-300804-P2	4.35	4.25	4.50	65.34	I	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
30 agosto 2004	Acl7-300804-P2	5.50	4.85	4.15	86.94	I	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

3 ottobre 2004	Acl1-031004-P1	5.60	5.50	4.50	108.86	I	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
3 ottobre 2004	Acl1-031004-P2	5.05	5.05	3.80	76.11	I	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
3 ottobre 2004	Acl5-031004-P1	5.50	5.30	5.95	136.22	I	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
3 ottobre 2004	Acl5-031004-P2	6.05	5.30	4.45	112.07	F					-	-	-	-	-	-	-	A
3 ottobre 2004	Acl5-031004-P3	6.30	6.10	5.10	153.93	F	71	100.0	0.0	no	-	-	-	-	-	-	-	-
25 novembre 2004	Acl2-251104-P1	5.35	5.30	5.30	118.03	F	59	78.0	22.0	no	-	-	-	-	-	-	-	-
25 novembre 2004	Acl2-251104-P2	2.80	2.55	3.10	17.38	I	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
25 novembre 2004	Acl5-251104-P1	5.10	4.80	4.45	85.56	M	-	-	-	-								A
25 novembre 2004	Acl5-251104-P2	6.10	5.60	6.70	179.76	M	-	-	-	-								A
20 dicembre 2004	Acl4-201204-P1	5.35	4.95	4.75	98.80	M	-	-	-	-	1134	0.0	0.3	18.2	80.3	1.2	-	-
20 dicembre 2004	Acl4-201204-P2	4.30	4.05	5.30	72.49	M	-	-	-	-	50	4.0	16.0	80.0	0.0	0.0	-	-
20 dicembre 2004	Acl6-201204-P2	6.50	6.25	6.40	204.20	M	-	-	-	-								A
25 gennaio 2005	Acl8-250105-P1	4.50	4.20	5.50	81.64	F	46	91.3	8.7	no	-	-	-	-	-	-	-	-
25 gennaio 2005	Acl10-250105-P2	5.50	5.15	5.40	120.13	F					-	-	-	-	-	-	-	A
27 febbraio 2005	Acl1-270205-P1	4.15	3.65	7.10	84.47	F	18	100.0	0.0	no	-	-	-	-	-	-	-	-
27 febbraio 2005	Acl1-270205-P2	4.35	4.10	5.10	71.44	F	19	100.0	0.0	no	-	-	-	-	-	-	-	-
26 marzo 2005	Acl2-260305-P1	5.85	5.00	6.15	141.28	M	-	-	-	-	1446	0.0	0.8	96.9	2.3	0.0	-	-
26 marzo 2005	Acl4-260305-P1	6.65	6.25	5.00	163.22	F	29	31.0	69.0	no	-	-	-	-	-	-	-	-
27 aprile 2005	Acl2-270405-P2	5.95	5.60	6.30	164.87	F	44	97.7	2.3	no	-	-	-	-	-	-	-	-
30 maggio 2005	Acl3-300505-P1	5.25	4.90	6.30	127.29	F					-	-	-	-	-	-	-	A
30 maggio 2005	Acl3-300505-P2	6.30	5.70	5.50	155.12	F				sì	-	-	-	-	-	-	-	A
30 maggio 2005	Acl7-300505-P1	5.65	5.60	3.75	93.19	M	-	-	-	-	103	0.0	0.0	0.0	0.0	100.0	-	-
1 luglio 2005	Acl1-010705-P1	5.35	4.65	4.75	92.81	F	33	97.0	3.0	no	-	-	-	-	-	-	-	-
1 luglio 2005	Acl1-010705-P2	5.15	5.05	5.60	114.39	F	45	100.0	0.0	no	-	-	-	-	-	-	-	-
1 luglio 2005	Acl9-010705-P1	4.55	4.50	6.55	105.33	F					-	-	-	-	-	-	-	A
29 luglio 2005	Acl3-290705-P1	4.50	4.20	3.05	45.27	I	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
29 luglio 2005	Acl5-290705-P1	5.35	5.00	4.30	90.34	F	49	100.0	0.0	no	-	-	-	-	-	-	-	-
4 settembre 2005	Acl5-040905-P1	4.85	4.65	4.65	82.36	I	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

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.

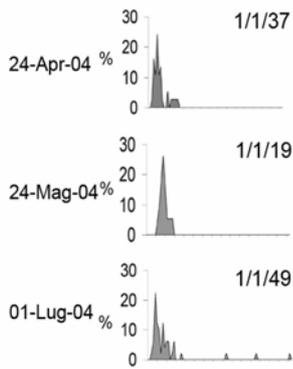
data del campionamento	codice colonia	polipi per colonia	L (cm)	l (cm)	A (cm ²)	numero polipi analizzati per colonia	M	F	I
24 aprile 2004	Acl1-240404	33	4,00	3,00	9,42	2	2	0	0
	Acl3-240404	61	4,00	3,80	11,94	4	0	4	0
	Acl6-240404	54	4,50	3,80	13,43	2	2	0	0
24 maggio 2004	Acl1-240504	59	5,50	3,50	15,12	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
25 luglio 2004	Acl2-250704	8	2,00	1,30	2,04	2	0	0	2
	Acl9-250704	15	3,50	2,00	5,50	1	0	0	1
30 agosto 2004	Acl1-300804	16	3,50	1,80	4,95	2	0	0	2
	Acl7-300804	54	5,80	4,00	18,22	1	0	0	1
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
25 gennaio 2005	Acl8-250105	50	4,6	4,4	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
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
30 maggio 2005	Acl3-300505	61	6,4	5	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
	Acl9-010705	83	5,6	5	21,99	1	0	1	0
29 luglio 2005	Acl3-290705	91	6,40	4,90	24,63	1	0	0	1
	Acl5-290705	146	10	8	62,83	1	0	1	0
4 settembre 2005	Acl5-040905	58	6,00	4,50	21,21	1	0	0	1

Tabella 3: *Astroides calycularis*. Distribuzione della frequenza di taglia degli ovociti e dei 5 stadi di maturazione degli spermari nei campioni mensili raccolti a Palinuro da aprile 2004 ad ottobre 2005. I valori presenti nelle aree dei grafici indicano il numero delle colonie / il numero di polipi / il numero totale di ovociti o di spermari misurati per campione mensile. La colonna centrale indica la presenza degli embrioni nella cavità celenterica delle femmine e il loro stadio di sviluppo.

OVOCITI

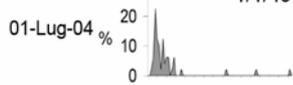
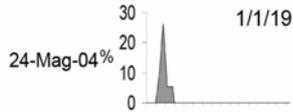
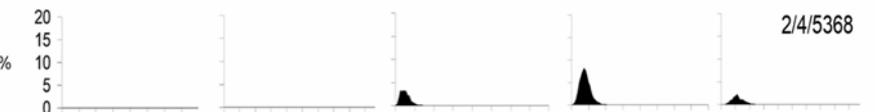
EMBRIONI

SPERMIARI



24-Apr-04

—



24-Mag-04

avanzato



01-Lug-04

—

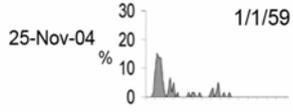
No dati

25-Lug-04

No dati

—

No dati

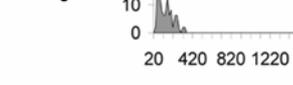
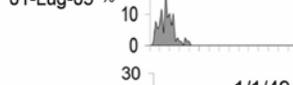
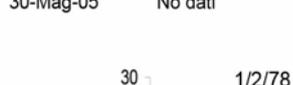
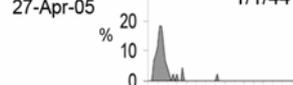
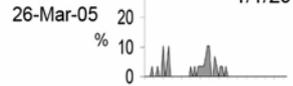
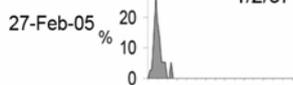
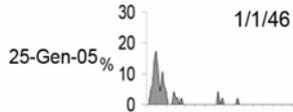


30-Ago-04

No dati

—

No dati



26-Mar-05

—

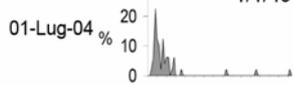
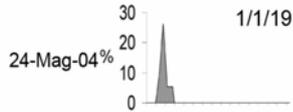
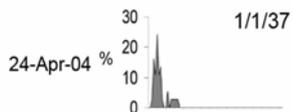
No dati



27-Apr-05

—

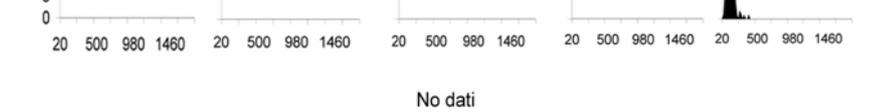
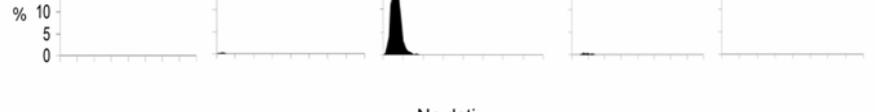
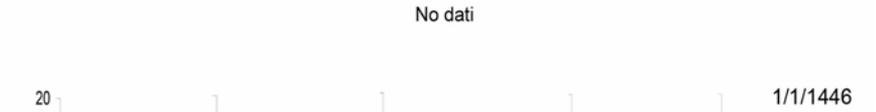
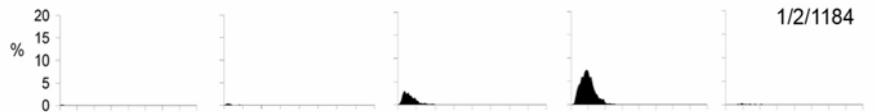
No dati



30-Mag-05

No dati

precoce



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. *Mar Biol* **128**: 141-148.
- 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. *Mar Biol* **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. *Pubbl Staz Zool Napoli* **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. *Invert Repr Dev* **23**: 171-182.
- Beiring EA, Lasker HR (2000) Egg production by colonies of a gorgonian coral. *Mar Ecol Prog Ser* **196**: 169-177.
- Cairns SD (1999) Species richness of recent Scleractinia. *Atoll Res Bull* **459**:1–12.
- Cairns SD, Hoeksema BW, Van Der Land J (1999) Appendix: list of extant stony corals. *Atoll Res Bull* **459**:13–46.
- 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, fig. 4.
- 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.

- Chornesky EA, Peters EC (1987) Sexual reproduction and colony growth in the scleractinian coral *Porites Astreoides*. *Biol. Bull.* **172**: 161-177.
- 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*. *Mar Ecol Prog Ser* **117**:173-183
- 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*. *Mar Biol* **71**: 223-231.
- Fadlallah YH, Pearse JS (1982b) Sexual reproduction in solitary corals: synchronous gametogenesis and broadcast spawning in *Paracyathus stearnsii*. *Mar Biol* **71**: 233-239.
- Fan TY, Dai CF (1995) Reproductive ecology of the scleractinian coral *Echinopora lamellosa* in northern and southern Taiwan. *Mar Biol* **123**: 565-572.
- Fan TY, Dai CF (1998) Sexual reproduction of the scleractinian coral *Merulina ampliata* in southern Taiwan. *Bull Mar Sci* **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. *Mar Biol* **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, Panamá, and Galàpagos Islands (Ecuador). 3. Agariciidae (*Pavona gigantean* and *Gardineroseris planulata*). *Mar Biol* **125**: 579-601.
- Glynn PW, Colley SB, Ting JH, Mate 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.. *Mar Biol* **136**: 785-805.
- Goffredo S, Arnone S, Zaccanti F (2002) Sexual reproduction in the Mediterranean solitary coral *Balanophyllia europaea* (Scleractinia, Dendrophylliidae). *Mar Ecol Prog Ser* **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). *Mar Biol* **145**: DOI 10.1007/S00227-004-1403-x.
- Goffredo S, Airi V, Radetic J, Zaccanti F (2006) Sexual reproduction of the solitary sunset cup coral *Leptopsammia pruvoti* (Scleractinia, Dendrophylliidae) in the Mediterranean. 2. Quantitative aspects of the annual reproductive cycle. *Mar Biol* **148**: 923-932.
- Goffredo S, Telò T (1998) Hermaphroditism and brooding in the solitary coral *Balanophyllia europaea* (Cnidaria, Anthozoa, Scleractinia). *Ital J Zool* **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). *Bull Mar Sci* **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.

- Hall VR, Hughes TP (1996) Reproductive strategies of modular organisms: comparative studies of reef-building corals. *Ecology* **77**: 950-963.
- 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). *Mar Biol* **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? *Mar Ecol Prog Ser* **174**: 175-182.
- Kruger A, Schleyer MH (1998) Sexual reproduction in the coral *Pocillopora verrucosa* (Cnidaria: Scleractinia) in KwaZulu-Natal, South Africa. *Mar Biol* **132**: 703-710.
- Lacaze-Duthiers H (1873) Développement des coralliaires. Actinaires à Polypiers. *Arch Zool Exp Gén* **2**: 269-348.
- Lacaze-Duthiers H (1897) Faune du Golfe du Lion. Coralliaires, Zooanthaires, Sclérodermés. *Arch Zool Exp Gén* **5**: 1-249.
- Lam KKY (2000) Sexual reproduction of a low-temperature tolerant coral *Oulastrea crispata* (Scleractinia, Faviidae) in Hong Kong, China,. *Mar Ecol Prog Ser* **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.
- Loya Y (1976) The red sea coral *Stylophora pistillata* is an r strategist. *Nature* **259**: 478-480.

- Minelli A, Ruffo S, La Posta S (1995) Checklist delle specie della fauna italiana. Cnidaria, Ctenophora.
- 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.
- Nozawa Y., Tokeshi M, Nojima S. (2006) Reproduction and recruitment of scleractinian corals in a high-latitude coral community, Amakusa, southwestern Japan. *Mar Biol* **149**: 1047-1058.
- Oliver JK, Babcock RC, Harrison PL, Willis BL (1988) Geographic extent of mass coral spawning: clues to ultimate causal factors. *Proc 6th Int Coral Reef Symp Townsville* **2**: 803-810.
- Penland L, Kloulechad 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. *Mar Ecol Prog Ser* **60**: 185-203.
- Rinkevich B, Loya Y (1979) The reproduction of the Red Sea coral *Stylophora pistillata*. I. Gonads and Planulae. *Mar Ecol Prog Ser* **1**: 133-144.
- Rossi L (1975) Sexual races in *Cereus pedunculatus* (Boad). *Publ Staz Zool* **39**: 462-470.
- Sakai K (1998) Effect of colony size, and budding mode on egg production in a colonial coral. *Biol Bull*, **195**: 319-325.
- Santangelo G, Carletti E, Maggi E, Bramanti L (2003) Reproduction and population sexual structure of the overexploited Mediterranean red coral *Corallium rubrum*. *Mar Ecol Prog Ser*, **248**: 99-108.

- Seguenza G (1864) Disquizioni 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*, p 189-199.
- Soong K (1991) Sexual reproductive patterns of shallow-water reef corals in Panama. *Bull Mar Sci* **49**: 832-846.
- Stoddart JA, Black R (1985) Cycles of gametogenesis and planulation in the coral *Pocillopora damicornis*. *Mar Ecol Prog Ser* **23**: 153-164.
- Szmant AM (1986) Reproductive ecology of Caribbean reef corals. *Coral Reefs* **5**: 43-54.
- Steiner SCC (1995) Spawning in scleractinian corals from SW Puerto Rico (West Indies). *Bull Mar Sci* **56**: 899-902
- Szmant-Froelich A, Yevich P, Pilson MEQ (1980) Gametogenesis and early development of the temperate coral *Astrangia danae* (Anthozoa: Scleractinia). *Biol Bull* **158**: 257-269.
- Szmant-Froelich A, Reutter M, Riggs L (1985) Sexual reproduction of *Favia fragum* (Esper): lunar patterns of gametogenesis, embryogenesis and planulation in Puerto Rico. *Bull Mar Sci* **37**: 880-892.
- 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*. *Mar Biol* **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). *J Mar Biol Assoc UK* **62**: 845-854.
- Van Moorsel GWNM (1983) Reproductive strategies in two closely related stony corals (Agaricia, Scleractinia). *Mar Ecol Prog Ser* **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*.
- Ward S (1992) Evidence for broadcast spawning as well as brooding in the scleractinian coral *Pocillopora damicornis*. *Mar Biol* **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. *Proc 5th Int Coral Reef Symp Tahiti* **4**: 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*, **40**, (2): 516-545, 8 fig..
- Zibrowius H (1980) Les scléactiniaires de la Méditerranée et de l'Atlantique nord-oriental. *Mem Inst Oceanogr (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**, (3): 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**, Supplemento 1, (1): 75-135.
- Zibrowius H (1995) The « southern » *Astroides Calycularis* in the Pleistocene of the northern Mediterranean- an indicator of climatic change (Cnidaria, Scleractinia). *GEOBIOS* **28**,1: 9-16.

Ringraziamenti

Ringrazio il Professor Francesco Zaccanti e la Professoressa Rosanna Falconi per la disponibilità dimostratami durante questi anni.

Ringrazio inoltre: Roberto Navarra e il diving “Pesciolino sub” di Palinuro che, con la loro collaborazione, hanno permesso di realizzare questo lavoro; Gianni Neto che mi ha fornito le foto del corallo nel suo ambiente naturale; le Dottoresse Vallisneri e Scapolatempo che hanno messo a mia disposizione il loro immacolato ufficio.

Un ringraziamento particolare va a Stefano Goffredo e tutto lo staff MSG che hanno condiviso con me le emozioni di questi anni di lavoro. La menzione d’onore va ovviamente all’insostituibile Gabriella (senza il suo prezioso aiuto non avrei saputo come fare!) ed all’infaticabile Mariateresa. Come potrei dimenticare tutti gli altri amici che mi sono stati vicini e che mi hanno dato fiducia?!

La mia famiglia (bipedi e quadrupedi); le “Inossidabili” del “*non buttare rifiuti nella zampa dell’elefante*”: Claudietta (la mia assistente sociale personale), Megghy e Cira; la “Fabbrica degli esami impossibili”: Super-Angie (resistere, resistere, resistere!) & Artù; Marina & Lela del famoso “Ostello Mascarella”; Giulia & Chiara del “residence Barozzi”, Wonder-Patty, Super-Erik, Maria, Franz, Sabry, Valentine, Sara...

Sapendo di non avere una fervida memoria, mi scuso anticipatamente con coloro che non sono stati sopra menzionati (se mi conoscete bene, mi avete già perdonato!).