

FACOLTÀ DI SCIENZE MATEMATICHE, FISICHE E NATURALI

Dipartimento di Biologia Evoluzionistica Sperimentale

Corso di Laurea Specialistica in

Biodiversità ed Evoluzione

**Ciclo annuale di riproduzione sessuale del corallo
mediterraneo *Astroides calycularis*
(Scleractinia, Dendrophylliidae)**

Tesi di Laurea di:
MARIA TERESA PUTIGNANO

Relatore:
Prof. FRANCESCO ZACCANTI

Correlatore:
Dott. STEFANO GOFFREDO

Sessione III

Anno Accademico 2007 - 2008

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*. Esempari fotografati all'ingresso della Grotta Azzurra a Capo Palinuro dal fotografo naturalista Gianni Neto.

Introduzione

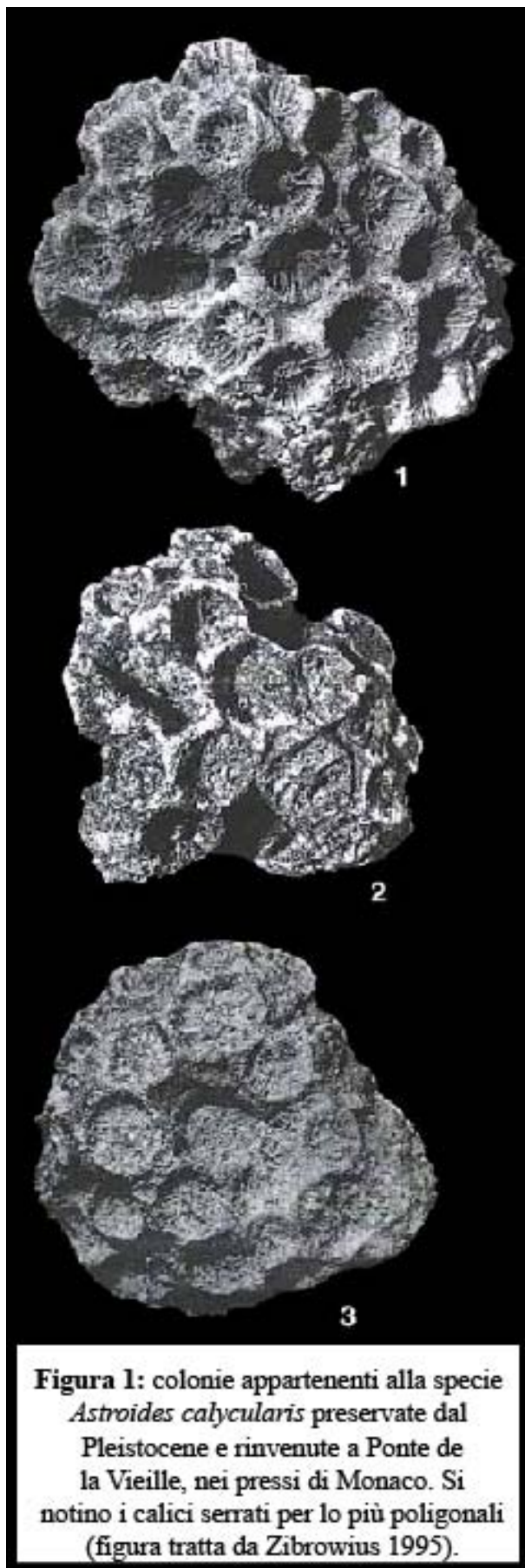
La riproduzione sessuale gioca un ruolo cruciale nei cicli vitali degli organismi e garantisce la sopravvivenza e l'evoluzione delle specie (Harrison e Wallace 1990; Hughes et al. 1992) incidendo sulle caratteristiche demografiche (Harvell e Grosberg 1988; Beiring e Lasker 2000). Le informazioni sulla 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 (Fadlallah 1983; Fautin 2002; Santangelo et al. 2003). La maggior parte delle scleractinie studiate risulta ermafrodita (Fadlallah 1983; 1985; Harrison e Wallace 1990; Shlesinger et al. 1998; Kruzic et al. 2008). Il gonocorismo appare in circa il 23% delle specie studiate (Fadlallah 1983; Harrison e Wallace 1990; Richmond 1997; Kruzic et al. 2008). 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; Wilson e Harrison 2003). 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). 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). Recentemente Levy et al. (2007) hanno individuato particolari proteine fotorecetrici, i cryptocromi, in grado di percepire le radiazioni lunari che influenzerebbero la sincronizzazione del rilascio dei gameti nell'ambiente marino negli antozoi. 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). Un confronto tra regioni geografiche differenti al momento del 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 condotti nei laboratori del Dipartimento di Biologia Evoluzionistica Sperimentale dell'Università di Bologna sulle specie *Balanophyllia europaea* e *Leptopsammia pruvoti* (Goffredo e Telò 1998; Goffredo e Zaccanti 2004; Goffredo et al. 2000, 2002, 2004a, b, 2005). Recente è lo studio sulla specie coloniale *Cladocora caespitosa* nell'area orientale del bacino del Mar Adriatico (Kruzic et al. 2008).

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 7 specie appartenenti a questa famiglia suddivise in 5 generi, 3 dei quali (*Astroides*, *Cladopsammia* e *Dendrophyllia*) sono coloniali (Minelli et al. 1995). In accordo con Cairns et al. (1999), il genere *Astroides* comprende un'unica specie, *Astroides calycularis*.

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.

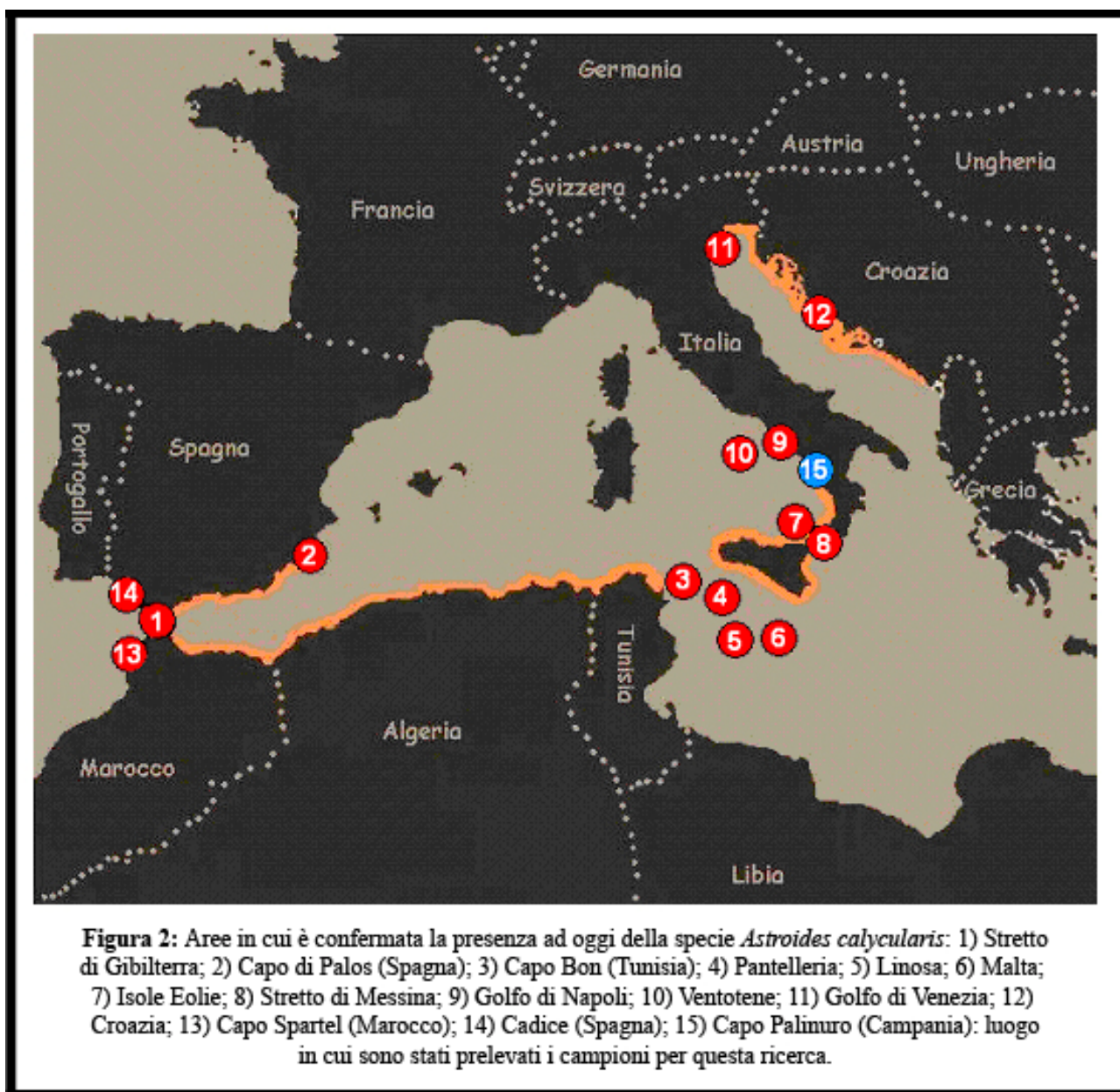


Nel Pleistocene *A. calycularis* era presente in tutto il Mediterraneo occidentale, da Nord (coste francesi, Corsica; Fig. 1) a Sud (coste dell’Africa, dallo Stretto di Gibilterra alla Tunisia) come testimoniano alcuni fossili rinvenuti in quelle zone (Seguenza 1864, 1880; Zibrowius 1991).

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 *A. 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 *A. calycularis* è stata anche avvistata 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). Si pensa che l’entrata di *A. calycularis* nel Mar Adriatico sia dovuta alla corrente

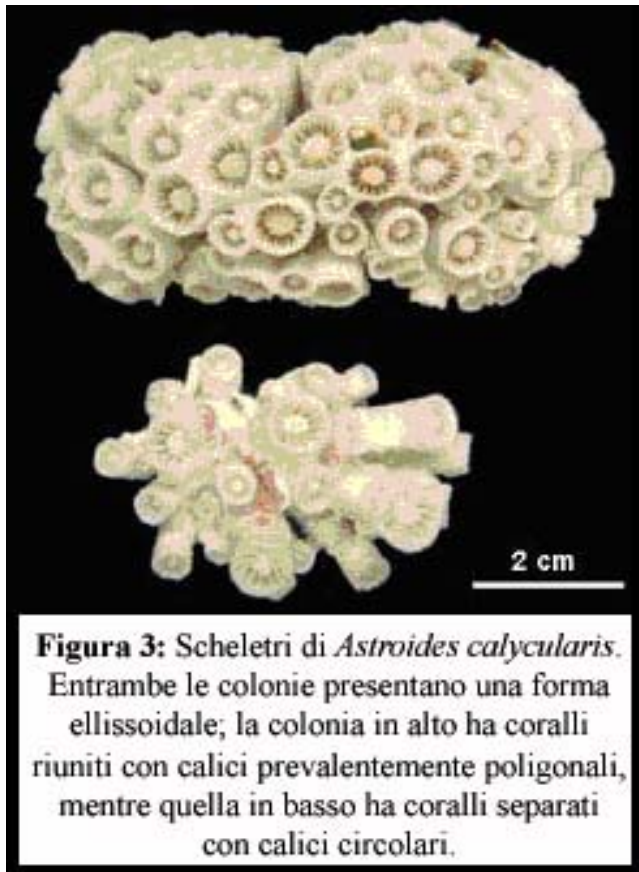
ciclonica ionica (Bianchi 2007) e che la circolazione ascensionale abbia favorito il trasporto delle larve lungo le coste croate (Grubelic et al. 2004). Essenzialmente mediterranea nella sua

distribuzione, *A. calycularis* è anche presente fuori dallo Stretto di Gibilterra, lungo le coste atlantiche del Marocco Settentrionale e della Spagna (López-González 1993; Zibrowius 1983, 1995; Bianchi 2007; Fig. 2). 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).



A. 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; Kruzic 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; Kruzic 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 (Rossi 1971; Zibrowius 1980; Fig. 3) con polipi addensati o separati (forma massiva o forma cespugliosa rispettivamente; Fig. 4) a seconda del livello di idrodinamismo (Zibrowius 1980; Kruzic et al. 2002). Dove le acque sono generalmente più mosse, ad esempio in prossimità della superficie, le colonie, di forma massiva, presentano polipi con un calice poligonale (Rossi 1971; Kruzic et al. 2002; Fig. 4a). In queste colonie i nuovi individui gemmano nella parte periferica della colonia o tra 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 (Rossi 1971; Kruzic et al. 2002; Fig.

4b). 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).

Figura 4: 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



Scopo della ricerca

Questo elaborato prende in esame il ciclo annuale di 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 *A. 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 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 descritti gli aspetti morfologici della gametogenesi e dello sviluppo embrionale e riportati i risultati dell'analisi quantitativa sul ciclo annuale di riproduzione sessuale in *A. 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 (L_C) e minore (l_C) di ogni singola colonia e temperatura dell'acqua (misurata con un termometro a mercurio alla profondità di riferimento, direttamente al momento del campionamento); l'area della colonia (A_C) è stata calcolata con la formula:

$$A_C = \pi * (L_C / 2) * (l_C / 2).$$

Il fotoperiodo è stato calcolato da almanacchi astronomici. Le colonie prelevate sono state poi immerse in una soluzione fissativa a base di formalina tamponata (10% formalina al 40% di formaldeide e 90% acqua di mare; la soluzione è stata saturata con carbonato di calcio) 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 di ogni singolo polipo procedendo alla misurazione della lunghezza (L_P , asse maggiore del disco), della larghezza (l_P , asse minore del disco orale) e dell'altezza (h , asse oro-aborale del 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_P) del singolo polipo è stato calcolato usando la formula

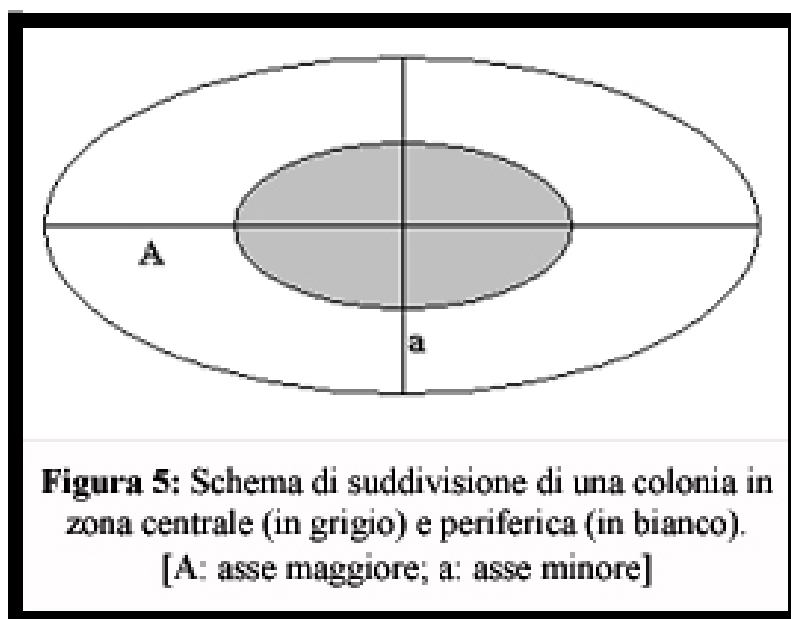
$$V_P = h * (L_P / 2) * (l_P / 2) * \pi$$

(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. 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).



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%, seguita da alcuni passaggi in histolemon. I polipi sono stati poi inclusi in paraffina in una stufa a vuoto (per evitare la formazione di bolle d'aria) e sezionati trasversalmente con un microtomo a 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 posizionate su vetrini porta-oggetti 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

$$V_0 = \frac{4}{3} * \pi * D/2 * (d/2)^2,$$

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).

Al fine di determinare la dimensione minima alla quale gli individui raggiungono la maturità sessuale, abbiamo considerato la lunghezza alla quale almeno il 50% di essi sviluppano spermari o ovociti (Rinkevich & Loya 1979, Bianchini et al. 1998, Yoneda et al. 1998, Oh & Hartnoll 1999, Roa et al. 1999).

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). La fecondità a livello di colonia è stata calcolata dalla somma delle fecondità stimate per ogni polipo costituente la colonia.

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 96 polipi prelevati da 45 colonie (Tabelle 1 e 2). I polipi sessualmente maturi presentavano o solo cellule germinali maschili (spermiari) o solo cellule germinali femminili (ovociti). 28 polipi risultavano di sesso maschile (dimensioni corporee comprese tra 3.35 e 6.55 mm di lunghezza), 39 di sesso femminile (dimensioni corporee comprese tra 3.20 e 6.80 mm di lunghezza) e 29, non mostrando cellule germinali differenziate, sono stati considerati come polipi inattivi (dimensioni corporee comprese tra 2.80 e 6.60 mm di lunghezza). Su 23 dei 28 polipi maschio osservati e su 37 dei 39 polipi femmina osservati è stata effettuata l'analisi citometrica. I polipi maturi provenienti da una stessa colonia presentavano la stessa condizione sessuale (o sono tutti polipi maschio o sono tutti polipi femmina) indicando una sessualità gonocorica anche a livello di colonia. Le colonie identificate come maschio erano 11, quelle femmina 21; le rimanenti 13 colonie risultavano essere sessualmente inattive (Tabella 2). Non sono state osservate differenze significative nelle dimensioni tra polipi maschio e polipi femmina, né tra colonie maschio e colonie femmina (Student's *t*-test per L_P : $t = 0.299$, $p > 0.050$; Student's *t*-test per V_P : $t = 0.569$, $p > 0.050$; Student's *t*-test per L_C : $t = 0.590$, $p > 0.050$; Student's *t*-test per A_C : $t = 0.016$, $p > 0.050$). La dimensione media dei 29 polipi inattivi non era significativamente diversa dalla dimensione media dei polipi maturi (Student's *t*-test per L_P : $t = 0.069$, $p > 0.050$; Student's *t*-test per V_P : $t = 1.385$, $p > 0.050$); anche la dimensione media delle 13 colonie inattive non si scostava in modo significativo dalla dimensione media delle 32 colonie mature. (Student's *t*-test per L_C : $t = 0.876$, $p > 0.050$; Student's *t*-test per A_C : $t = 1.060$, $p > 0.050$). La *sex ratio* delle colonie sessualmente attive sinora analizzate non era significativamente diversa da 1 (test del chi-quadrato, $\chi^2 = 3.13$, $gl=1$, $p > 0.500$). In 4 polipi femmina sono stati riscontrati embrioni nel *celenteron* indicanti una fecondazione ed uno sviluppo interni al polipo. I polipi con il diametro maggiore del disco orale di dimensioni da 3 mm in poi e le colonie con area da 4 cm² in poi erano risultate mature.

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 | posizione | L (mm) | l (mm) | h (mm) | V (mm ³) | sesso | numero totale ovociti | % ovociti fino a 400 µm | % ovociti oltre 400 µm | embrioni incubati | numero totale spermari | % s1 | % s2 | % s3 | % s4 | % s5 | Note |
|------------------------|----------------|-----------|--------|--------|--------|----------------------|-------|-----------------------|-------------------------|------------------------|-------------------|------------------------|------|------|------|-------|------|------|
| 24 aprile 2004 | Acl1-240404-P1 | c | 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 | p | 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 | c | 4.75 | 4.50 | 4.90 | 82.26 | F | | | | | | | | | | | R |
| 24 aprile 2004 | Acl3-240404-P2 | p | 3.20 | 3.15 | 3.10 | 24.54 | F | | | | | | | | | | | R |
| 24 aprile 2004 | Acl3-240404-P3 | c | 4.05 | 3.65 | 5.05 | 58.63 | F | 37 | 100.0 | 0.0 | no | | | | | | | |
| 24 aprile 2004 | Acl3-240404-P4 | p | 6.15 | 5.75 | 3.75 | 104.15 | F | 28 | 78.6 | 21.4 | no | | | | | | | |
| 24 aprile 2004 | Acl6-240404-P1 | c | 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 | p | 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 | c | 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 | p | 5.10 | 4.95 | 2.75 | 54.53 | M | | | | | 134 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.0 | 97.0 | |
| 24 maggio 2004 | ACL1-240504-P3 | c | 5.20 | 5.10 | 6.60 | 137.47 | M | | | | | | | | | | | A |
| 24 maggio 2004 | Acl4-240504-P1 | c | 5.10 | 4.95 | 5.00 | 99.14 | F | 26 | 100.0 | 0.0 | si | | | | | | | |
| 24 maggio 2004 | Acl4-240504-P2 | p | 6.00 | 5.75 | 4.30 | 116.51 | F | 19 | 100.0 | 0.0 | si | | | | | | | |
| 24 maggio 2004 | ACL4-240504-P4 | p | 6.60 | 6.50 | 7.10 | 239.22 | F | | | | | | | | | | | A |
| 1 luglio 2004 | Acl1-010704-P1 | c | 5.35 | 5.30 | 4.10 | 91.31 | F | 49 | 93.9 | 6.1 | no | | | | | | | |
| 1 luglio 2004 | Acl1-010704-P2 | p | 3.10 | 2.95 | 2.90 | 20.83 | I | | | | | | | | | | | |
| 1 luglio 2004 | Acl5-010704-P1 | c | 4.55 | 4.20 | 3.15 | 47.28 | F | 19 | 100.0 | 0.0 | no | | | | | | | |

Tabella 1: continuazione.

| data del campionamento | codice polipo | posizione | L (mm) | I (mm) | h (mm) | V (mm ³) | sesso | numero totale ovociti | % ovociti fino a 400 µm | % ovociti oltre 400 µm | embrioni incubati | numero totale spermari | % s1 | % s2 | % s3 | % s4 | % s5 | Note |
|------------------------|-----------------|-----------|--------|--------|--------|----------------------|-------|-----------------------|-------------------------|------------------------|-------------------|------------------------|------|------|------|------|------|------|
| 25 luglio 2004 | AcI2-250704-P1 | c | 5.70 | 5.60 | 4.30 | 107.80 | I | | | | | | | | | | | |
| 25 luglio 2004 | AcI2-250704-P2 | p | 5.30 | 5.00 | 2.45 | 50.99 | I | | | | | | | | | | | |
| 25 luglio 2004 | AcI6-250704-P1 | c | 5.10 | 3.95 | 5.60 | 88.60 | I | | | | | | | | | | | |
| 25 luglio 2004 | AcI9-250704-P1 | c | 4.70 | 4.20 | 5.90 | 91.47 | I | | | | | | | | | | | |
| 25 luglio 2004 | AcI9-250704-P2 | p | 4.55 | 4.45 | 4.50 | 71.56 | I | | | | | | | | | | | |
| 25 luglio 2004 | AcI9-250704-P3 | p | 4.35 | 3.20 | 5.55 | 60.68 | I | | | | | | | | | | | |
| 25 luglio 2004 | AcI10-250704-P1 | c | 4.80 | 4.00 | 4.65 | 70.12 | F | 16 | 75.0 | 25.0 | no | | | | | | | |
| 25 luglio 2004 | AcI10-250704-P2 | p | 5.00 | 4.90 | 5.40 | 103.91 | F | 22 | 95.5 | 4.5 | no | | | | | | | |
| 30 agosto 2004 | AcI1-300804-P1 | c | 4.35 | 2.80 | 3.70 | 35.39 | I | | | | | | | | | | | |
| 30 agosto 2004 | AcI1-300804-P2 | p | 4.35 | 4.25 | 4.50 | 65.34 | I | | | | | | | | | | | |
| 30 agosto 2004 | AcI6-300804-P1 | c | 4.20 | 3.55 | 3.35 | 39.23 | F | 22 | 68.2 | 31.8 | no | | | | | | | |
| 30 agosto 2004 | AcI6-300804-P2 | p | 4.80 | 4.30 | 5.30 | 85.92 | F | 61 | 98.4 | 1.6 | no | | | | | | | |
| 30 agosto 2004 | AcI7-300804-P1 | c | 6.60 | 6.45 | 7.80 | 260.79 | I | | | | | | | | | | | |
| 30 agosto 2004 | AcI7-300804-P2 | p | 5.50 | 4.85 | 4.15 | 86.94 | I | | | | | | | | | | | |
| 3 ottobre 2004 | AcI1-031004-P1 | c | 5.60 | 5.50 | 4.50 | 108.86 | I | | | | | | | | | | | |
| 3 ottobre 2004 | AcI1-031004-P2 | p | 5.05 | 5.05 | 3.80 | 76.11 | I | | | | | | | | | | | |
| 3 ottobre 2004 | AcI5-031004-P1 | c | 5.50 | 5.30 | 5.95 | 136.22 | I | | | | | | | | | | | |
| 3 ottobre 2004 | AcI5-031004-P2 | p | 6.05 | 5.30 | 4.45 | 112.07 | F | 31 | 87.1 | 12.9 | no | | | | | | | |
| 3 ottobre 2004 | AcI5-031004-P3 | c | 6.30 | 6.10 | 5.10 | 153.93 | F | 71 | 100.0 | 0.0 | no | | | | | | | |
| 25 novembre 2004 | AcI2-251104-P1 | c | 5.35 | 5.30 | 5.30 | 118.03 | F | 59 | 78.0 | 22.0 | no | | | | | | | |
| 25 novembre 2004 | AcI2-251104-P2 | p | 2.80 | 2.55 | 3.10 | 17.38 | I | | | | | | | | | | | |
| 25 novembre 2004 | AcI2-251104-P3 | c | 5.25 | 4.85 | 5.5 | 109.9901 | F | 22 | 59.1 | 40.9 | no | | | | | | | |
| 25 novembre 2004 | AcI5-251104-P1 | c | 5.10 | 4.80 | 4.45 | 85.56 | M | | | | | 2393 | 0.88 | 5.1 | 73.8 | 20.2 | 0.0 | |
| 25 novembre 2004 | AcI5-251104-P2 | p | 6.10 | 5.60 | 6.70 | 179.76 | M | | | | | 4036 | 0.5 | 4.0 | 44.9 | 49.8 | 0.9 | |
| 25 novembre 2004 | AcI5-251104-P3 | c | 4.90 | 4.85 | 5.50 | 102.66 | M | | | | | | | | | | | A |

Tabella 1: continuazione.

| data del campionamento | codice polipo | posizione | L (mm) | I (mm) | h (mm) | V (mm ³) | sesso | numero totale ovociti | % ovociti fino a 400 µm | % ovociti oltre 400 µm | embrioni incubati | numero totale spermari | % s1 | % s2 | % s3 | % s4 | % s5 | Note |
|------------------------|-----------------|-----------|--------|--------|--------|----------------------|-------|-----------------------|-------------------------|------------------------|-------------------|------------------------|------|------|------|------|------|------|
| 20 dicembre 2004 | AcI4-201204-P1 | c | 5.35 | 4.95 | 4.75 | 98.80 | M | | | | | 1134 | 0.0 | 0.3 | 18.2 | 80.3 | 1.2 | |
| 20 dicembre 2004 | AcI4-201204-P2 | p | 4.30 | 4.05 | 5.30 | 72.49 | M | | | | | 50 | 4.0 | 16.0 | 80.0 | 0.0 | 0.0 | |
| 20 dicembre 2004 | AcI8-201204-P1 | c | 6.30 | 5.90 | 6.00 | 175.16 | F | 34 | 70.6 | 29.4 | no | | | | | | | |
| 20 dicembre 2004 | AcI9-201204-P1 | c | 5.10 | 5.00 | 4.30 | 86.12 | F | | | | | | | | | | | A |
| 20 dicembre 2004 | AcI9-201204-P2 | p | 4.45 | 4.35 | 5.00 | 76.02 | F | 27 | 33.3 | 66.7 | no | | | | | | | |
| 20 dicembre 2004 | AcI10-201204-P2 | p | 4.70 | 4.45 | 5.15 | 84.60 | M | | | | | 816 | 0.4 | 2.8 | 27.9 | 54.3 | 14.6 | |
| 25 gennaio 2005 | AcI6-250105-P1 | c | 4.65 | 3.45 | 5.00 | 63.00 | F | 55 | 78.2 | 21.8 | no | | | | | | | |
| 25 gennaio 2005 | AcI6-250105-P2 | p | 4.60 | 4.50 | 5.60 | 91.04 | F | 30 | 63.3 | 36.7 | no | | | | | | | |
| 25 gennaio 2005 | AcI8-250105-P1 | c | 4.50 | 4.20 | 5.50 | 81.64 | F | 46 | 91.3 | 8.7 | no | | | | | | | |
| 25 gennaio 2005 | AcI9-250105-P1 | c | 6.00 | 5.20 | 6.60 | 162 | M | | | | | 2905 | 0.0 | 0.6 | 7.3 | 92.0 | 0.1 | |
| 25 gennaio 2005 | AcI9-250105-P2 | p | 5.10 | 4.35 | 6.05 | 105.42 | M | | | | | 715 | 0.0 | 9.1 | 58.6 | 32.3 | 0.0 | |
| 25 gennaio 2005 | AcI10-250105-P2 | p | 5.50 | 5.15 | 5.40 | 120.13 | F | 63 | 85.7 | 14.3 | no | | | | | | | |
| 27 febbraio 2005 | AcI1-270205-P1 | c | 4.15 | 3.65 | 7.10 | 84.47 | F | 18 | 100.0 | 0.0 | no | | | | | | | |
| 27 febbraio 2005 | AcI1-270205-P2 | p | 4.35 | 4.10 | 5.10 | 71.44 | F | 19 | 100.0 | 0.0 | no | | | | | | | |
| 27 febbraio 2005 | AcI10-270205-P1 | c | 4.80 | 4.35 | 5.85 | 95.93 | M | | | | | 1117 | 0.8 | 8.9 | 46.1 | 44.2 | 0.0 | |
| 27 febbraio 2005 | AcI10-270205-P2 | p | 5.40 | 5.30 | 8.70 | 195.56 | M | | | | | 4427 | 0.1 | 5.0 | 27.2 | 67.6 | 0.1 | |
| 27 febbraio 2005 | AcI10-270205-P3 | c | 4.70 | 4.65 | 5.40 | 92.69 | M | | | | | 663 | 0.0 | 4.2 | 47.7 | 48.1 | 0.0 | |
| 27 febbraio 2005 | AcI10-270205-P4 | p | 4.65 | 4.4 | 6.5 | 104.45 | M | | | | | | | | | | | A |
| 26 marzo 2005 | AcI2-260305-P1 | c | 5.85 | 5.00 | 6.15 | 141.28 | M | | | | | 1446 | 0.0 | 0.8 | 96.9 | 2.3 | 0.0 | |
| 26 marzo 2005 | AcI2-260305-P3 | c | 5.05 | 4.90 | 5.80 | 112.72 | M | | | | | 851 | 0.1 | 2.7 | 97.2 | 0.0 | 0.0 | |
| 26 marzo 2005 | AcI2-260305-P4 | c | 5.30 | 5.25 | 6.35 | 138.77 | M | | | | | | | | | | | A |
| 26 marzo 2005 | AcI4-260305-P1 | c | 6.65 | 6.25 | 5.00 | 163.22 | F | 29 | 31.0 | 69.0 | no | | | | | | | |
| 27 aprile 2005 | AcI2-270405-P2 | p | 5.95 | 5.60 | 6.30 | 164.87 | F | 44 | 97.7 | 2.3 | no | | | | | | | |
| 27 aprile 2005 | AcI2-270405-P4 | p | 6.80 | 6.75 | 6.75 | 243.34 | F | 41 | 43.9 | 56.1 | no | | | | | | | |
| 27 aprile 2005 | AcI10-270405-P1 | c | 4.45 | 4.30 | 6.70 | 100.69 | M | | | | | 1317 | 0.0 | 0.8 | 5.6 | 85.0 | 8.5 | |
| 27 aprile 2005 | AcI10-270405-P2 | p | 4.70 | 4.55 | 4.10 | 68.86 | M | | | | | 783 | 0.8 | 3.8 | 29.9 | 41.0 | 24.5 | |
| 27 aprile 2005 | AcI10-270405-P5 | c | 6.55 | 6.40 | 6.35 | 209.07 | M | | | | | | | | | | | A |

Tabella 1: continuazione.

| data del campionamento | codice polipo | posizione | L (mm) | I (mm) | h (mm) | V (mm ³) | sesso | numero totale ovociti | % ovociti fino a 400 µm | % ovociti oltre 400 µm | embrioni incubati | numero totale spermari | % s1 | % s2 | % s3 | % s4 | % s5 | Note |
|------------------------|-----------------|-----------|--------|--------|--------|----------------------|-------|-----------------------|-------------------------|------------------------|-------------------|------------------------|------|------|------|------|-------|------|
| 30 maggio 2005 | AcI3-300505-P1 | c | 5.25 | 4.90 | 6.30 | 127.29 | F | 52 | 96.2 | 3.8 | si | | | | | | | |
| 30 maggio 2005 | AcI3-300505-P2 | p | 6.30 | 5.70 | 5.50 | 155.12 | F | 33 | 100.0 | 0.0 | si | | | | | | | |
| 30 maggio 2005 | AcI3-300505-P3 | c | 4.80 | 4.65 | 7.30 | 127.97 | F | 37 | 100 | 0.0 | no | | | | | | | |
| 30 maggio 2005 | AcI7-300505-P1 | c | 5.65 | 5.60 | 3.75 | 93.19 | M | | | | | 103 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 100.0 | |
| 30 maggio 2005 | AcI7-300505-P2 | p | 6.30 | 5.75 | 5.80 | 165.02 | M | | | | | 137 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 100.0 | |
| 30 maggio 2005 | AcI7-300505-P3 | c | 5.2 | 5.35 | 5.5 | 120.17 | M | | | | | 69 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 100.0 | |
| 1 luglio 2005 | AcI1-010705-P1 | c | 5.35 | 4.65 | 4.75 | 92.81 | F | 33 | 97.0 | 3.0 | no | | | | | | | |
| 1 luglio 2005 | AcI1-010705-P2 | p | 5.15 | 5.05 | 5.60 | 114.39 | F | 45 | 100.0 | 0.0 | no | | | | | | | |
| 1 luglio 2005 | AcI5-010705-P1 | c | 5.20 | 5.15 | 5.45 | 114.63 | I | | | | | | | | | | | |
| 1 luglio 2005 | AcI5-010705-P2 | p | 5.30 | 5.15 | 5.10 | 109.33 | I | | | | | | | | | | | |
| 1 luglio 2005 | AcI9-010705-P1 | c | 4.55 | 4.50 | 6.55 | 105.33 | F | 71 | 100.0 | 0.0 | no | | | | | | | |
| 1 luglio 2005 | AcI9-010705-P2 | p | 5.50 | 5.40 | 4.65 | 108.47 | I | | | | | | | | | | | |
| 29 luglio 2005 | AcI1-290705-P1 | c | 6.20 | 6.15 | 5.00 | 149.74 | I | | | | | | | | | | | |
| 29 luglio 2005 | AcI3-290705-P1 | c | 4.50 | 4.20 | 3.05 | 45.27 | I | | | | | | | | | | | |
| 29 luglio 2005 | AcI3-290705-P2 | c | 4.90 | 4.65 | 4.40 | 78.74 | I | | | | | | | | | | | |
| 29 luglio 2005 | AcI4-290705-P1 | c | 6.10 | 5.70 | 2.90 | 79.19 | I | | | | | | | | | | | |
| 29 luglio 2005 | AcI4-290705-P2 | p | 5.60 | 5.35 | 4.05 | 95.30 | I | | | | | | | | | | | |
| 29 luglio 2005 | AcI5-290705-P1 | c | 5.35 | 5.00 | 4.30 | 90.34 | F | 49 | 100.0 | 0.0 | no | | | | | | | |
| 29 luglio 2005 | AcI5-290705-P2 | p | 4.60 | 4.45 | 4.35 | 69.94 | I | | | | | | | | | | | |
| 29 luglio 2005 | AcI5-290705-P3 | c | 5.00 | 4.65 | 5.40 | 98.61 | F | 17 | 100.0 | 0.0 | no | | | | | | | |
| 4 settembre 2005 | AcI5-040905-P1 | c | 4.85 | 4.65 | 4.65 | 82.36 | I | | | | | | | | | | | |
| 4 settembre 2005 | AcI5-040905-P2 | c | 4.70 | 4.65 | 4.70 | 80.67 | I | | | | | | | | | | | |
| 4 settembre 2005 | AcI7-040905-P1 | c | 5.55 | 4.95 | 3.60 | 77.68 | F | 31 | 100.0 | 0.0 | no | | | | | | | |
| 4 settembre 2005 | AcI7-040905-P2 | p | 5.65 | 5.35 | 3.80 | 90.21 | F | 6 | 100.0 | 0.0 | no | | | | | | | |
| 4 settembre 2005 | AcI8-040905-P2 | p | 6.30 | 5.65 | 5.70 | 159.35 | I | | | | | | | | | | | |
| 4 settembre 2005 | AcI10-040905-P1 | c | 4.35 | 4.20 | 4.10 | 58.83 | I | | | | | | | | | | | |
| 4 settembre 2005 | AcI10-040905-P2 | p | 5.20 | 5.15 | 5.15 | 108.32 | 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 | 3 | 3 | 0 | 0 |
| | Acl4-240504 | 104 | 4.50 | 4.50 | 15.90 | 3 | 0 | 3 | 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 | 3 | 0 | 0 | 3 |
| | Acl10-250704 | 51 | 7.00 | 4.00 | 21.99 | 2 | 0 | 2 | 0 |
| 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 | 3 | 0 | 2 | 1 |
| | Acl5-251104 | 42 | 4.30 | 2.00 | 6.75 | 3 | 3 | 0 | 0 |
| 20 dicembre 2004 | Acl4-201204 | 39 | 3.90 | 3.00 | 9.19 | 2 | 2 | 0 | 0 |
| | Acl8-201204 | 62 | 6.50 | 4.30 | 21.95 | 1 | 0 | 1 | 0 |
| | Acl9-201204 | 60 | 4.60 | 4.80 | 17.34 | 2 | 0 | 2 | 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 | 2 | 0 | 2 | 0 |
| | Acl8-250105 | 50 | 4.60 | 4.40 | 15.90 | 1 | 0 | 1 | 0 |
| | Acl9-250105 | 63 | 4.60 | 3.80 | 13.73 | 2 | 2 | 0 | 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 | 4 | 4 | 0 | 0 |
| 26 marzo 2005 | Acl2-260305 | 111 | 8.00 | 3.50 | 21.99 | 3 | 3 | 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 | 2 | 0 | 2 | 0 |
| | Acl10-270405 | 110 | 8.50 | 7.00 | 46.73 | 3 | 3 | 0 | 0 |
| 30 maggio 2005 | Acl3-300505 | 61 | 6.40 | 5.00 | 25.13 | 3 | 0 | 3 | 0 |
| | Acl7-300505 | 73 | 6.30 | 5.10 | 25.23 | 3 | 3 | 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 |
| | Acl4-290705 | 164 | 9.30 | 6.00 | 43.83 | 2 | 0 | 0 | 2 |
| | Acl5-290705 | 146 | 10 | 8 | 62.83 | 3 | 0 | 2 | 1 |
| 4 settembre 2005 | Acl5-040905 | 58 | 6.00 | 4.50 | 21.21 | 2 | 0 | 0 | 2 |
| | Acl7-040905 | 97 | 6.00 | 5.00 | 23.56 | 2 | 0 | 2 | 0 |
| | Acl8-040905 | 73 | 6.00 | 5.00 | 23.56 | 1 | 0 | 0 | 1 |
| | Acl10-040905 | 79 | 6.50 | 5.00 | 25.53 | 2 | 0 | 0 | 2 |

Gametogenesi maschile

Gli spermari erano localizzati nei setti mesenterici ed erano 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 migravano dal gastroderma verso la porzione centrale del mesentere e nella mesoglea e si raggruppavano a formare lo spermario costituito da un iniziale aggregato di pochi spermatogoni (Fig. 6b). Il diametro medio degli spermari era di 48.21 μm (ES = 2.35; N = 68).

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 parete completa. (Fig. 6b). Il diametro medio degli spermari era di 71.9 μm (ES = 0.9; N = 826).

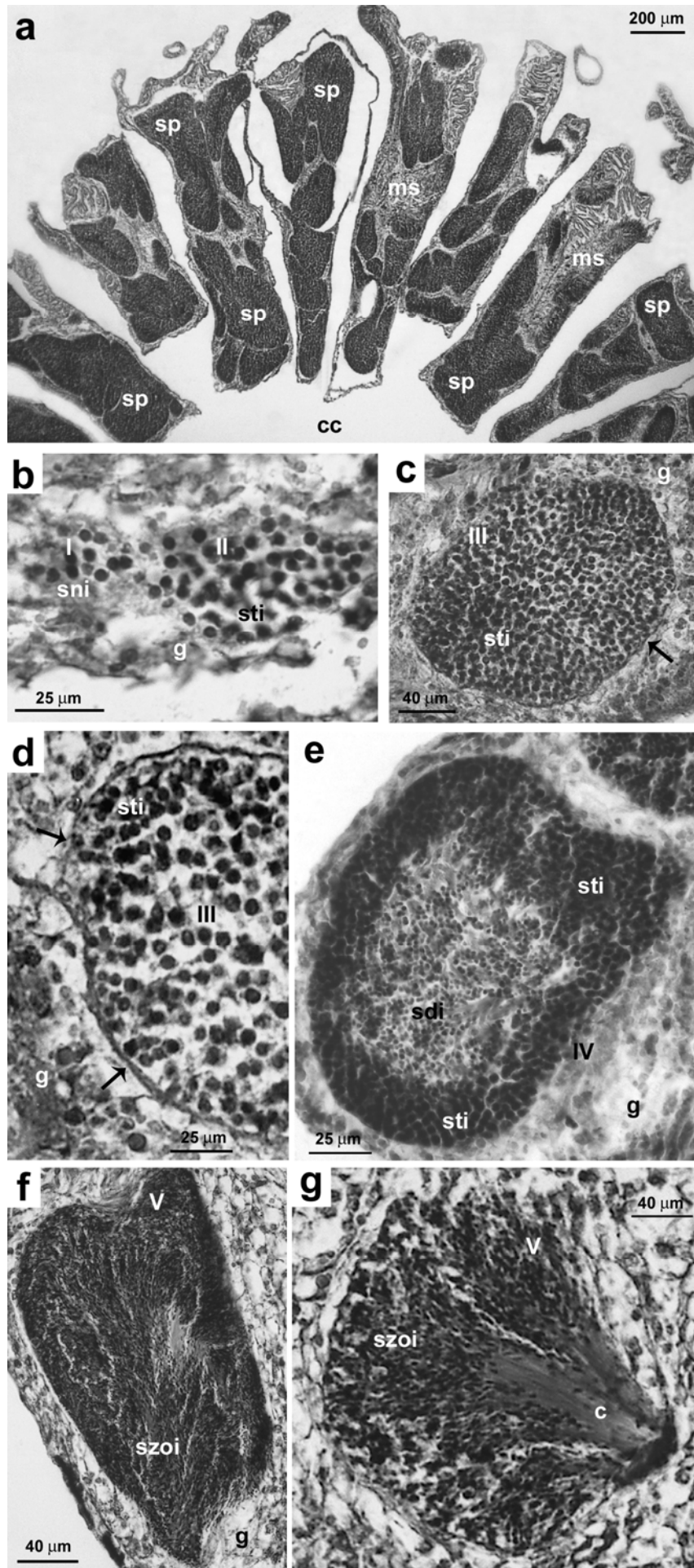
Stadio III - lo spermario, formato da un ammasso di spermatociti impegnati nel processo di meiosi, era circondato da una parete che aveva preso origine dalla mesoglea (Fig. 6c, d). Il diametro medio degli spermari era di 145.6 μm (ES = 0.5; N = 10451).

Stadio IV - gli spermari presentavano sia spermatociti che spermatidi: i primi, formati da cellule meno mature e di dimensioni maggiori rispetto ai secondi, si trovavano alla periferia dello spermario; gli spermatidi, invece, erano formati da cellule più piccole e più mature e si trovavano nella parte centrale dello spermario (Fig. 6e). Il diametro medio degli spermari era di 186.7 μm (ES = 0.5; N = 15383).

Stadio V - durante questo stadio si formavano gli spermatozoi veri e propri e lo spermario assumeva 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, assumevano una colorazione rosa intensa, mentre le teste, orientate nella direzione opposta, risultavano nere (Fig. 6f, g). 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 di 190.5 μm (ES = 1.9; N = 1836).

Figura 6: *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 (freccia) 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.

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



Gametogenesi femminile

Gli ovociti erano localizzati nello strato centrale della mesoglea dei mesenteri e avevano una forma ovale (Fig. 7a). Il diametro degli ovociti variava da un minimo di 25.5 μm a un massimo di 1587.2 μm (ES = 5.6; N = 1262).

Quelli di stadio più precoce presentavano un nucleo sferico localizzato centralmente con un elevato rapporto fra nucleo e citoplasma (Fig. 7b, c).

Negli stadi intermedi, gli ovociti presentavano ancora un nucleo sferico; riducevano, anche se sensibilmente, il rapporto nucleo/citoplasma per l'accumularsi di vitello (Fig. 7d, e).

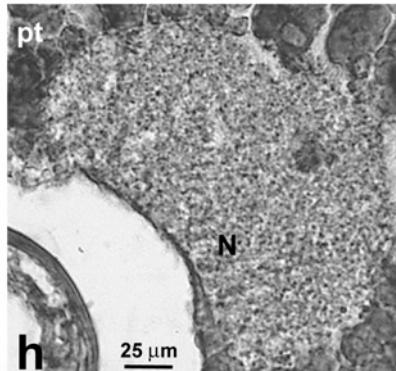
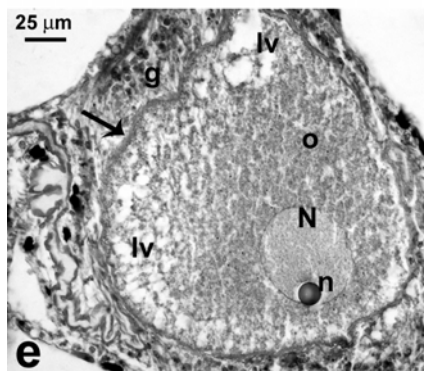
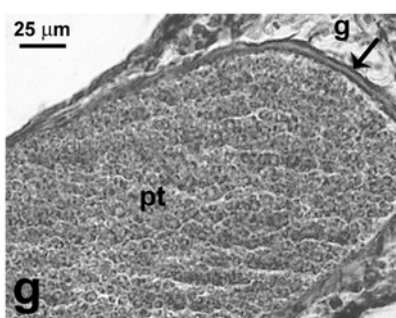
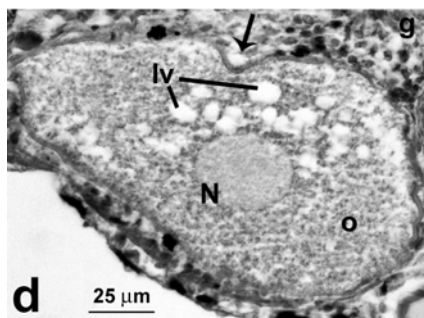
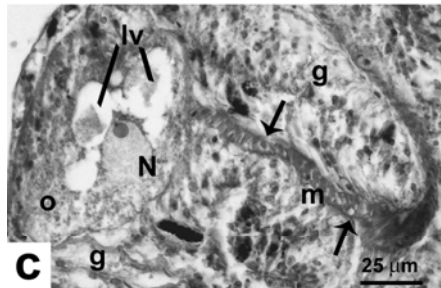
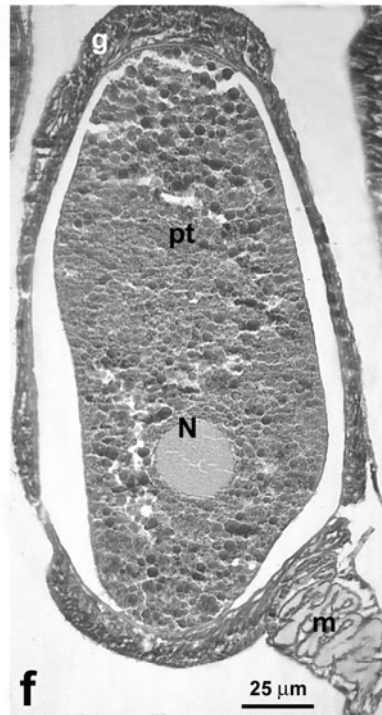
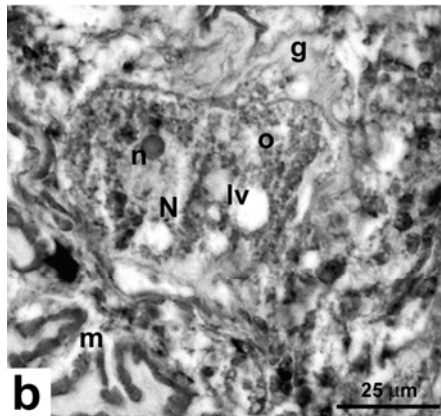
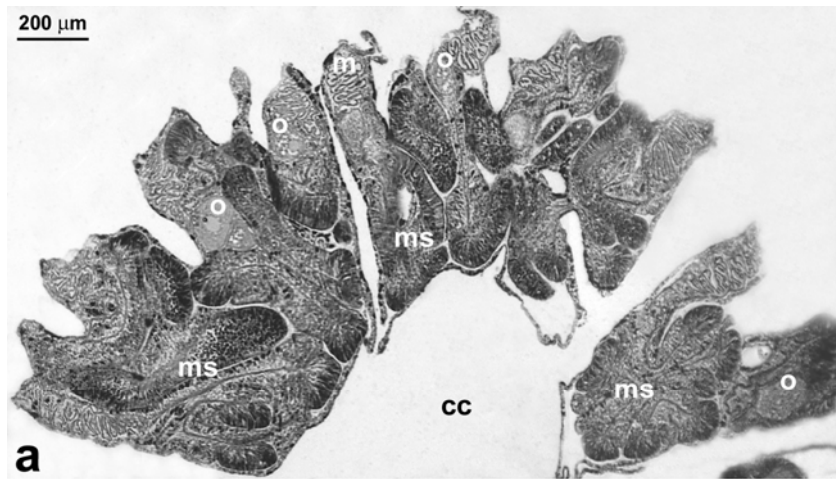
Negli stadi più avanzati il rapporto nucleo/citoplasma si riduceva ulteriormente per il notevole ammasso di vitello che si andava via via ad accumulare (Fig. 7f, g). Il nucleo cambiava forma e posizione: la forma, in sezione, passava da circolare a una forma a mezzaluna e migrava dal centro alla periferia della cellula, dove aderiva strettamente alla membrana plasmatica dell'ovocita (Fig. 7h).

Durante l'ovogenesi il nucleolo si trovava sempre alla periferia del nucleo (Fig. 7b, c, e).

In tutti gli stadi dell'ovogenesi si osservava nell'ovoplasma una cospicua presenza di vescicole lipidiche (Fig. 7b, c, d, e). Il materiale lipidico, di origine esogena, veniva accumulato all'interno dell'ovocita mediante fagocitosi (Fig. 7d). Per la maggior parte degli ovociti esaminati, tali vescicole si trovavano concentrate o alla periferia dell'ovoplasma o attorno alla membrana nucleare (Fig. 7d, e).

Figura 7: *Astroides calycularis*. Ovogenesi. (a) Localizzazione degli ovociti all'interno dei setti mesenterici. (b) Stadio precoce: ovocita previtellogenico nella mesoglea del mesentere, caratterizzato da un alto rapporto nucleo-citoplasma. Vescicole lipidiche sono visibili nel citoplasma. (c) Stadio precoce: Ovocita avvolto da un cordone mesogleale (freccia). (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 intermedio: il nucleo dell'ovocita, con il proprio nucleolo, comincia a migrare verso la periferia della cellula. Si noti la membrana dell'ovocita ben definita (freccia). (f) Stadio avanzato: ovocita maturo di grandi dimensioni localizzato nella porzione centrale di un mesentere; il rapporto nucleo-citoplasma è fortemente diminuito, sono evidenti le goccioline di tuorlo. (g) Stadio avanzato: dettaglio dell'oolemma in un ovocita maturo. L'oolemma è circondato da un inspessimento mesogleale (freccia). (h) Stadio avanzato: dettaglio del nucleo di un ovocita maturo. Il nucleo è diventato concavo ed è localizzato alla periferia della cellula ed aderisce all'invaginazione della membrana plasmatica dell'ovocita.

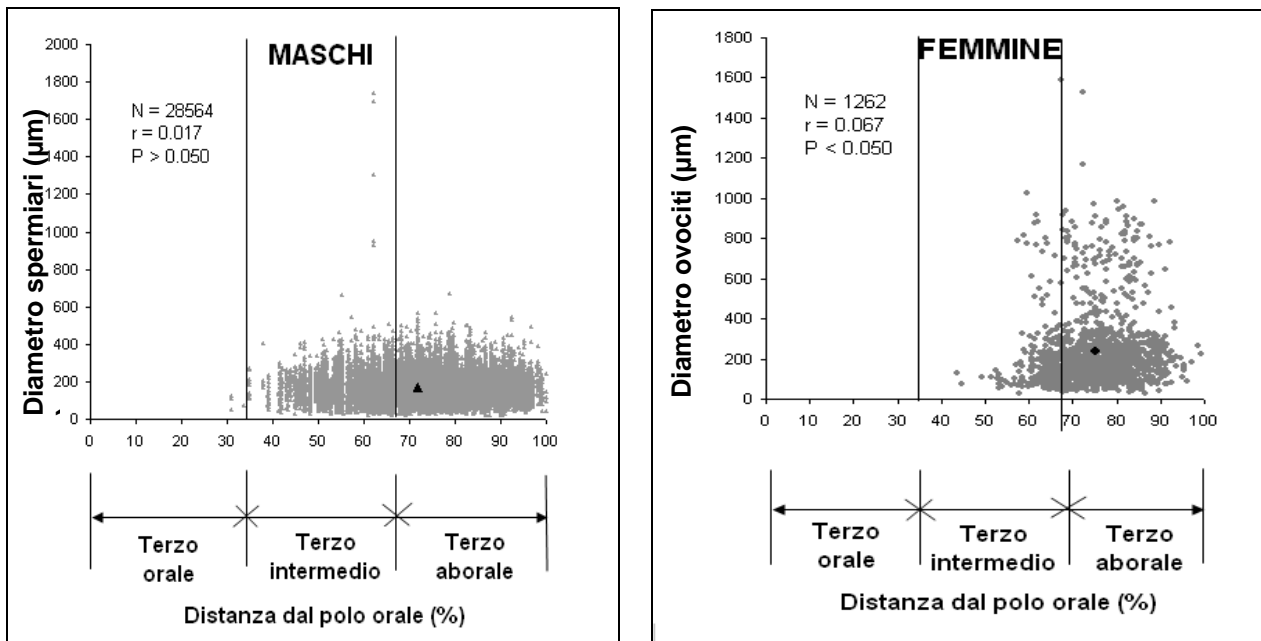
[cc: cavità celenterica; ms: setto mesenterico; o: ovocita; m: mesoglea; N: nucleo; n: nucleolo; g: gastroderma; lv: vescicola lipidica; pt: goccioline di tuorlo]



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

La distribuzione delle gonadi lungo l'asse oro-aborale era significativamente differente tra polipi maschio e polipi femmina (Fig. 8). Mentre la dimensione degli spermari non risultava correlata con la distanza dal polo orale, quella degli ovociti presentava una correlazione positiva (Fig. 8). La distanza media degli spermari dal polo orale (71.7%, ES = 0.1) risultava essere significativamente minore di quella degli ovociti (75.3%, ES = 0.2; Student's t-test, $t = 10.71$, $gl = 29824$, $p < 0.001$; Fig. 8).

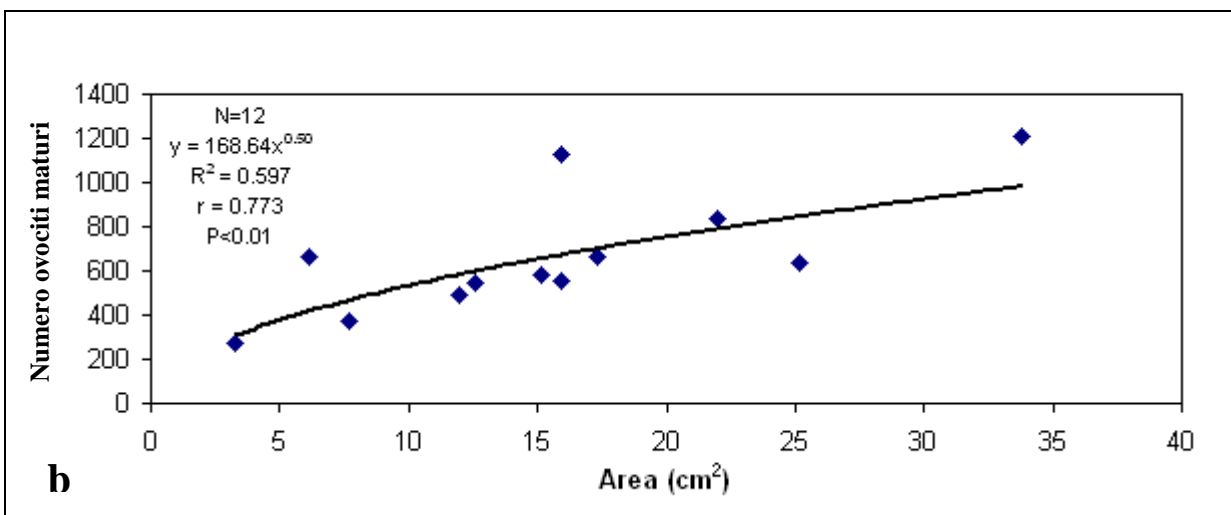
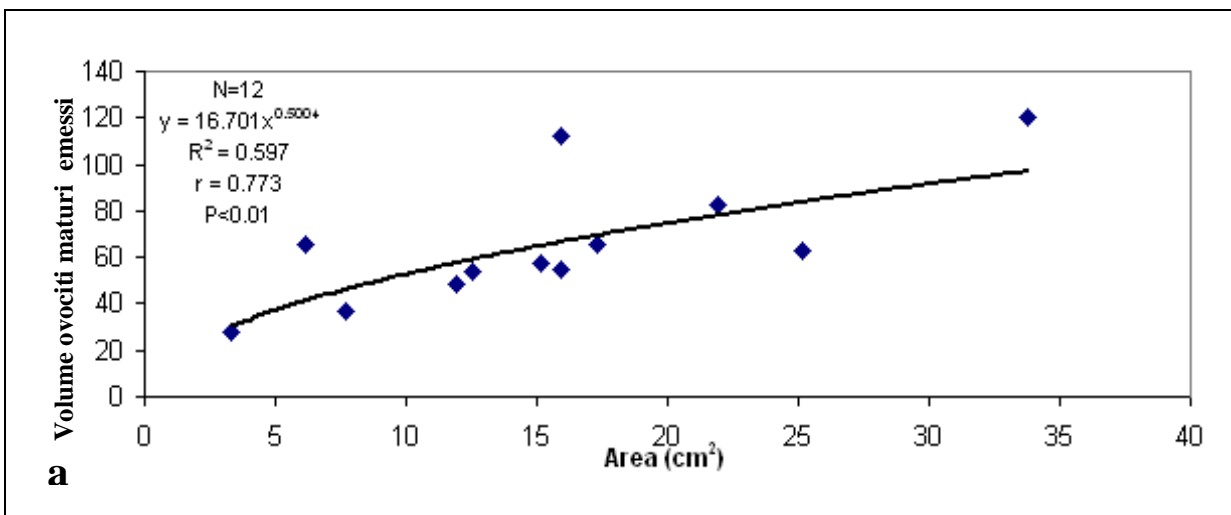
Figura 8: Distribuzione della dimensione degli spermari e degli ovociti lungo l'asse oro-aborale nei polipi maschio e nei polipi femmina. La distanza dal polo orale è espressa in percentuale: 0% è il livello del polo orale e 100% è il livello del polo aborale. ▲ : il punto in cui si intersecano la distanza media degli spermari (71.74%, ES = 0.07) con la dimensione media degli spermari (168,39%; ES = 0.40). ● : il punto in cui si intersecano la distanza media degli ovociti (75.74%, ES = 0.24) con la dimensione media degli ovociti (239,72%; ES = 5,56)



Dimensioni degli ovociti maturi e fecondità

Il diametro degli ovociti maturi variava tra 400 μm e 1590 μm . Sono stati trovati in media 15.2 ovociti maturi (ES = 3.9) in polipi femmina con volume medio di $V_P = 112.8 \text{ mm}^3$, ES = 10.8 ($L_P = 5.2 \text{ mm}$, ES = 0.2; $l_P = 4.9 \text{ mm}$, ES = 0.2; $h = 5.4 \text{ mm}$, ES = 0.2; N = 21 polipi raccolti durante il periodo di massimo sviluppo gonadico annuale). Sono stati trovati in media 663.9 ovociti maturi (ES = 80.1) in colonie femmina aventi un'area media di $A_C = 15.6 \text{ cm}^2$, ES = 2.5 ($L_C = 4.8 \text{ mm}$, ES = 0.5, $l_C = 3.9 \text{ mm}$, ES = 0.3; N = 12). E' stata osservata una buona correlazione tra le dimensioni delle colonie femmina e il numero di ovociti maturi prodotti (Fig. 9).

Figura 9: Fecondità annuale a livello di colonia. (a) Relazione tra le dimensioni della colonia e il volume degli ovociti maturi emessi. (b) Relazione tra le dimensioni della colonia e il numero di ovociti maturi prodotti. (Glynn et al. 2008).



Sviluppo embrionale e larvale

A differenza degli ovociti, trovati sempre nei mesenterici, gli embrioni erano localizzati esclusivamente nella cavità celenterica (Fig. 10a).

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

Le stereoblastule mostravano uno strato superficiale segmentato che circondava una massa centrale ricca di tuorlo (Fig. 10b). Il diametro variava da un minimo di 556 μm ad un massimo di 964 μm .

Durante lo stadio intermedio, quello di stereogastrula, l'ectoderma era chiaramente distinto dall'endoderma. Lo strato ectodermico, formato da più strati di cellule, appariva chiaramente differenziato e separato dalla massa centrale endodermale da uno strato mesogleare ben definito (Fig. 10c). Il diametro delle stereogastrule variava da un minimo di 991 μm ad un massimo di 1134 μm .

Nel corso degli stadi intermedi e avanzati dello sviluppo, gli embrioni evidenziavano un'invaginazione dell'ectoderma, che portava alla formazione dello stomodeo (Fig. 10d, e).

Quando le larve venivano rilasciate nell'ambiente acquatico, avevano 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. 11). La lunghezza delle larve variava da un minimo di 1700 μm ad un massimo di 2000 μm .

Figura 10: *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: inizio di una segmentazione esterna periferica dello strato che circonda la massa centrale del tuorlo. (c) Sezione longitudinale di una stereogastrula. Durante questo stadio di sviluppo, l'ectoderma è chiaramente distinto dalla massa endodermale interna. Lo strato della mesoglea è ben definito. (d) Sezione longitudinale. Dettagli dell'invaginazione stomodeale. (e) Sezione trasversale del polo orale dell'embrione, si noti l'invaginazione stomodeale.

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

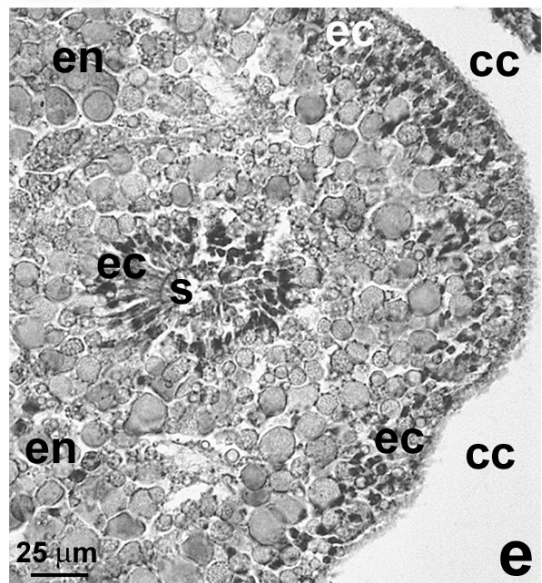
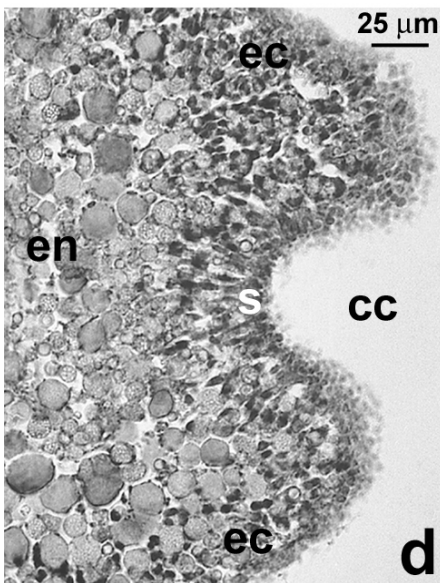
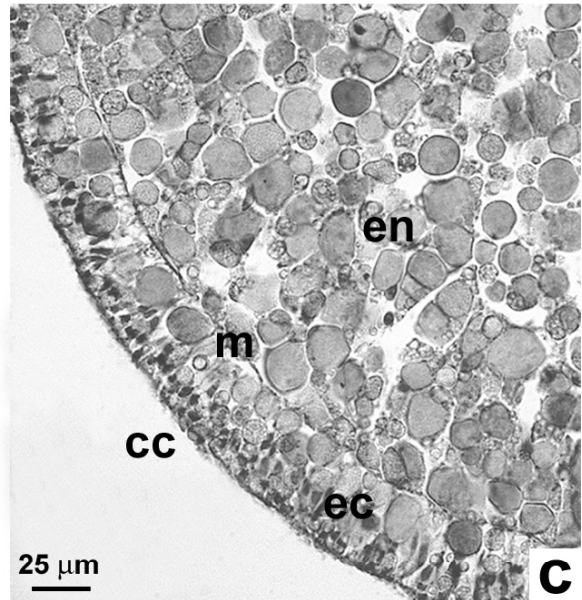
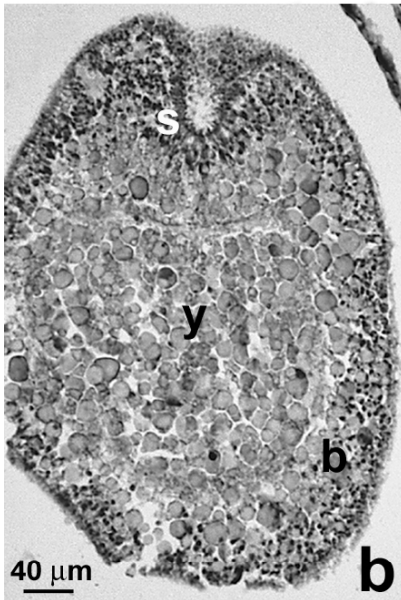
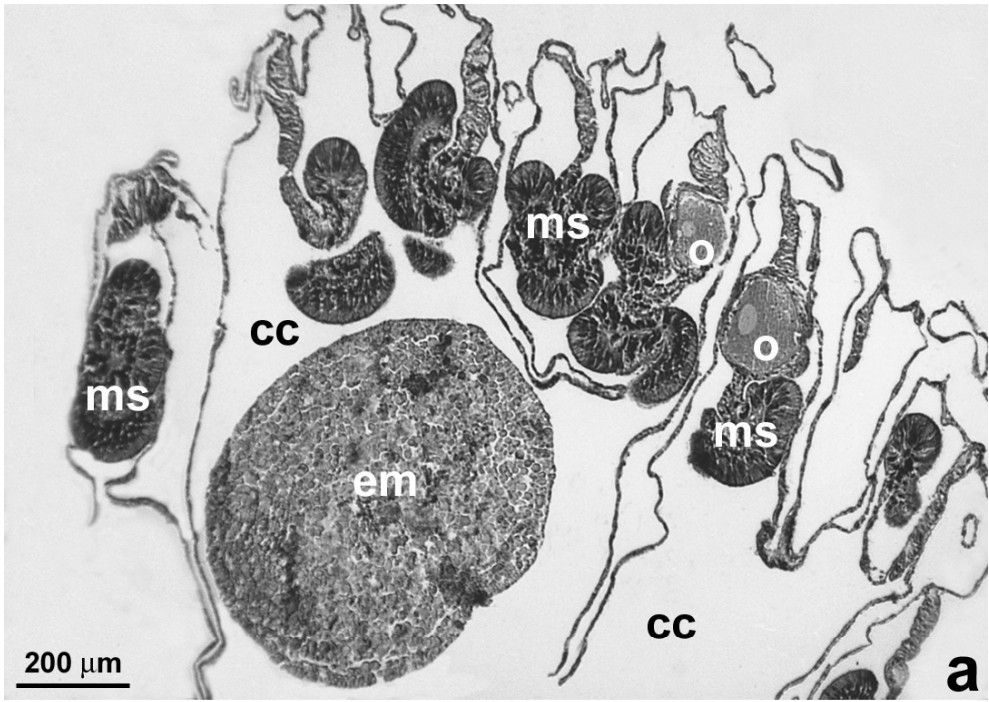
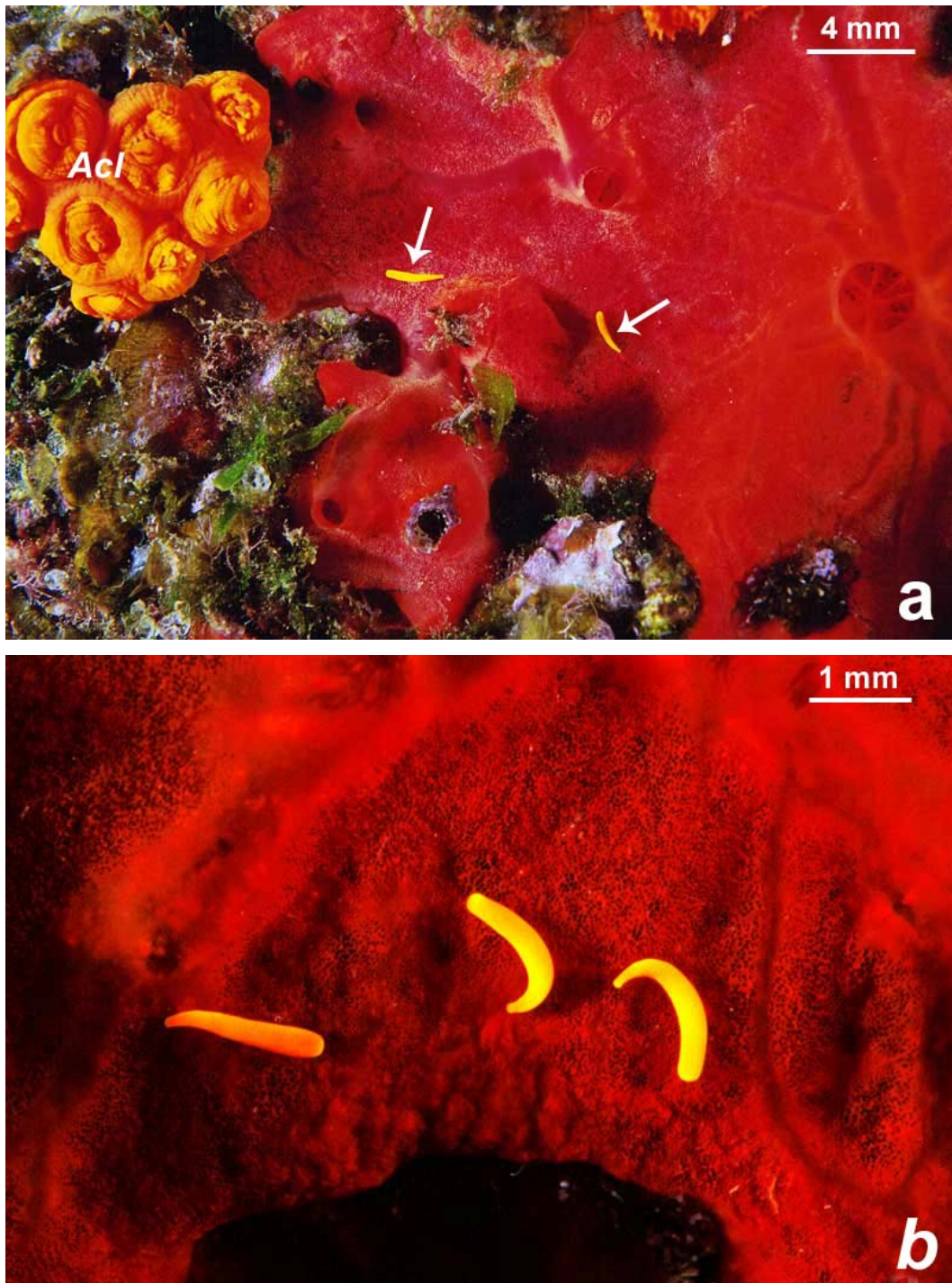


Figura 11: alcuni esemplari di larva di *Astroides calycularis* fotografata a Pantelleria a una profondità di dieci metri, il 10 Luglio 2004. (a) Due esemplari di larva di *A. calycularis* (freccie) che si muovono, vicino a una colonia adulta (*Acl*), sulla spugna rossa *Spirastrella cunctatrix*. (b) Tre esemplari di larva di *A. calycularis* che si muovono su un substrato completamente ricoperto dalla spugna rossa *S. cunctatrix*.



Ciclo di riproduzione annuale

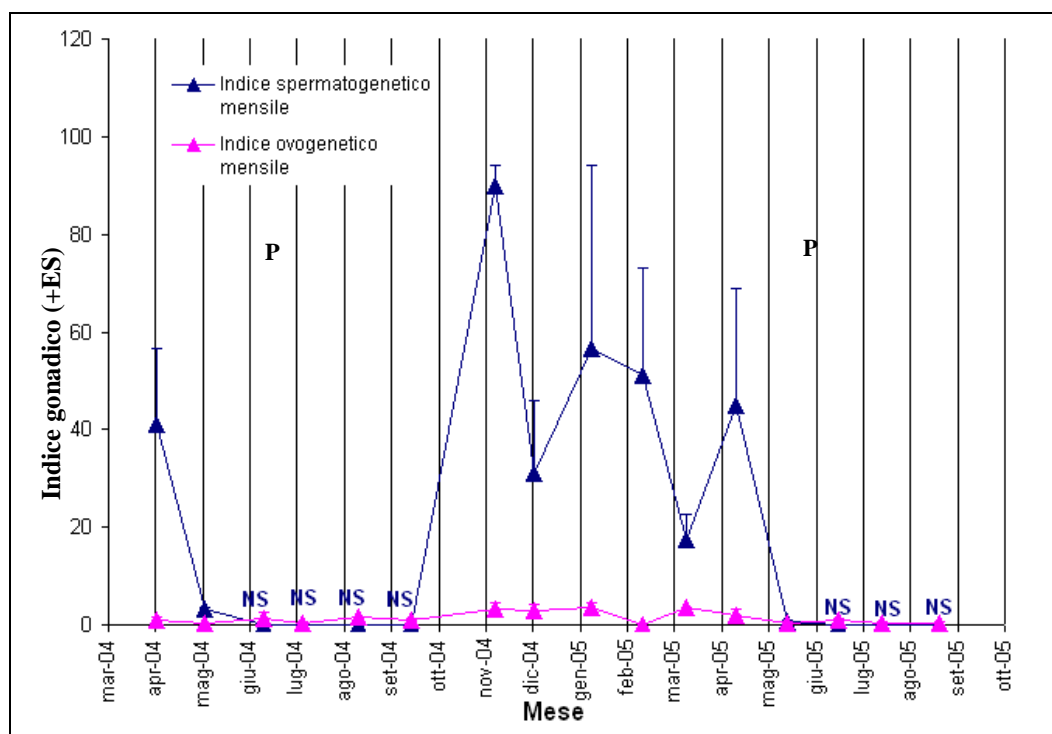
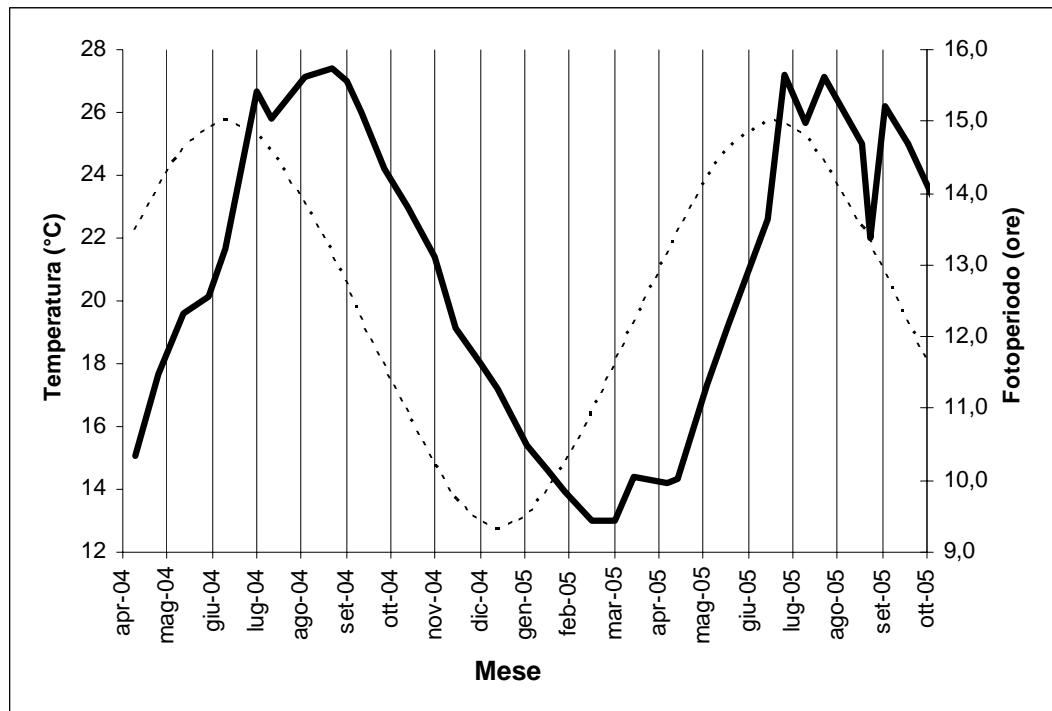
Nei mesi autunnali, da Settembre a Novembre, il volume corporeo occupato dalle gonadi nei polipi maschio era passato da un'assenza completa di spermari fino all'80% di volume corporeo occupato; nello stesso periodo, nei polipi femmina le dimensioni delle gonadi erano aumentate del 2% (Fig. 12). Nei campioni ottenuti nei mesi da Novembre a Marzo, gli ovociti nei polipi femmina apparivano suddivisi in due *stocks* distinti, uno formato da cellule con dimensioni più piccole (da 26 a 400 μm) e l'altro da cellule con dimensioni più grandi (da 400 a 1590 μm ; Fig. 13; Tabella 1). In questi mesi, nei polipi maschio si osservava la comparsa degli spermari e la loro rapida maturazione dallo stadio I fino agli stadi intermedi-avanzati III-IV (Fig. 13; Tabella 1). In questo periodo la temperatura dell'acqua e il fotoperiodo raggiungevano il minimo annuale (Fig. 12).

I dati quantitativi ottenuti sulla gametogenesi maschile nei mesi di Aprile e Maggio, indicavano una dominanza degli stadi IV e V (Fig. 13; Tabella 1); per quanto riguardava la gametogenesi femminile, negli stessi mesi, si notava la scomparsa dello *stock* degli ovociti di dimensioni maggiori dai setti mesenterici mentre rimaneva quello formato da ovociti di dimensioni minori; nella cavità celenterica comparivano gli embrioni (Fig. 12 e 13; Tabella 1). In questi mesi la temperatura dell'acqua aumentava dopo il minimo annuale (Fig. 12).

Nei mesi di Giugno e Luglio non si ritrovavano più gli embrioni nella cavità celenterica (Fig. 13; Tabella 1) e il fotoperiodo raggiungeva il massimo annuale in corrispondenza del solstizio d'estate (Fig. 12).

Figura 12: (a) Variazione osservata dello sviluppo gonadico, 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. [P: periodo di planulazione; NS: nessuno spermario osservato] (b) Variazione sintetica annuale dello sviluppo gonadico, della temperatura dell'acqua e del fotoperiodo a Capo Palinuro. Il modello sintetico è stato ottenuto accorpando i dati dello stesso mese dei due anni di campionamento.

a



b

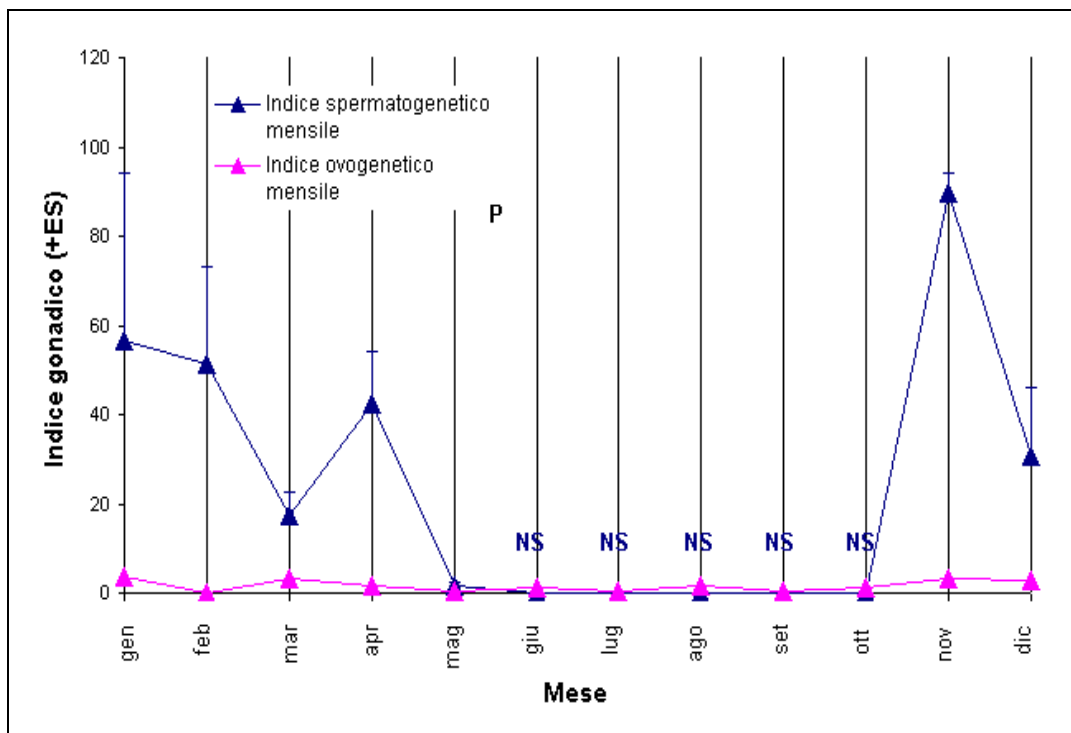
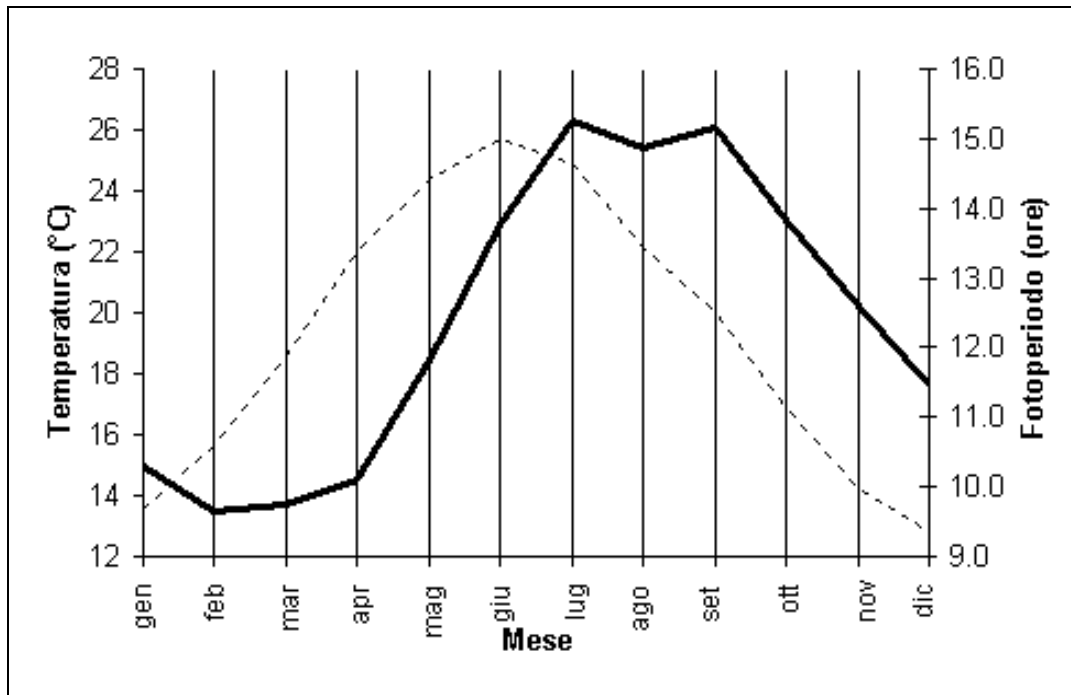
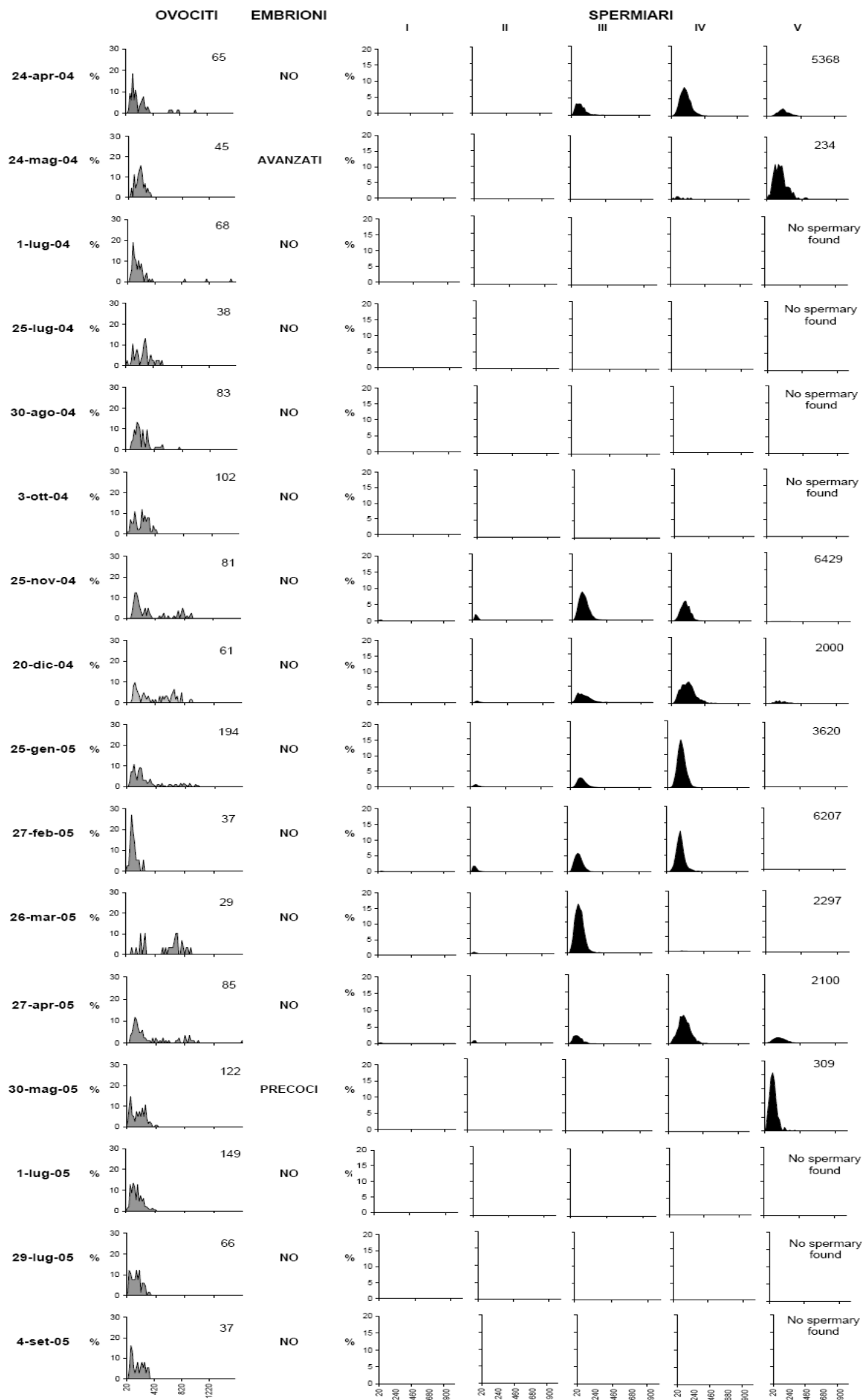


Figura 13: Distribuzione della frequenza della dimensione degli ovociti e dei 5 stadi di maturazione degli spermari nei campioni mensili raccolti a Capo Palinuro da Aprile 2004 a Settembre 2005. La lunghezza media dei polipi maschio analizzati è 5.13 mm (ES = 0.14; N = 23). La lunghezza media dei polipi femmina analizzati è 5.18 mm (ES = 0.13; N = 37). I valori presenti nelle aree dei grafici indicano il numero totale di ovociti o di spermari misurati per campione mensile. La colonna centrale illustra la presenza e lo stadio di sviluppo degli embrioni nella cavità celenterica dei polipi femmina.



Discussione

Sessualità e modalità riproduttiva

Ricerche in letteratura rivelano che il nostro studio su *Astroides calycularis* è il primo che investiga in maniera approfondita la biologia riproduttiva di questa specie, descrivendo gli aspetti qualitativi e quantitativi della riproduzione sessuale.

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), che sembra essere corroborato da osservazioni sul comportamento riproduttivo eseguite nell'acquario di Napoli da Cirino et al. (1993) su esemplari mediterranei la cui località di provenienza è inverificata. Lacaze-Duthiers (1873), mediante osservazioni con la lente di ingrandimento di polipi dissezionati, descrive come condizione dominante la presenza di colonie ermafrodite costituite da polipi a sessi separati (ermafroditismo monoico) con alcuni rari casi di polipi ermafroditi simultanei. Il gonocorismo trovato negli organismi studiati supporta la sessualità che ci si aspetta per i Dendrophylliidae, in quanto l'ermafroditismo (trovato nel 17% delle specie studiate) è una condizione minoritaria riproduttiva in questo taxon (Goffredo et al. 2005; Tabella 3). Il pattern di sessualità dei Dendrophylliidae supporta la tesi di Harrison (1985) di una condizione sessuale che tende ad essere correlata al taxon, con famiglie di coralli scleractinici prevalentemente gonocoriche o ermafrodite. Esempi di specie che modulano la loro sessualità fra gonocorismo ed ermafroditismo in popolazioni diverse ne esistono per gli ottocoralli: *Heteroxenia elizabethae*, corallo molle della famiglia Xeniidae, è gonocorica nella Grande Barriera Corallina, ma ermafrodita nel Mar Rosso (Benayahu et al. 1990; Ben-David-Zaslow et al. 1999; Choi e Song 2007; Hwang e Song 2007); in *Sarcophyton glaucum*, mentre è stato trovato un basso livello di ermafroditismo in Sud Africa, in Mar Rosso è risultata solo la condizione gonocorica, che è quella prevalente nella specie (Benayahu e Loya 1986; Benayahu et al. 1990; Schleyer et al. 2004). La possibilità che *A. calycularis* possa esprimere diverse sessualità in popolazioni differenti, come possibile modalità di adattamento all'ambiente, non può essere esclusa. A Palinuro, *A. calycularis* vive in elevate densità di popolazione, ricoprendo sino al 90% del substrato roccioso; in queste condizioni la popolazione ha un'elevata possibilità riproduttiva e il gonocorismo, che ha il vantaggio di assicurare la fecondazione incrociata e quindi di favorire la variabilità genetica della popolazione, può essere mantenuto. In Algeria, *A. calycularis* potrebbe avere basse densità di popolazione riducendo la

probabilità di incontro tra le colonie; in quelle condizioni l'ermafroditismo simultaneo delle colonie diventa adattativo perché massimizza il tasso di fecondazione (Ghiselin 1969).

La modalità riproduttiva prevalente nella famiglia Dendrophylliidae è la fecondazione interna (ovoviviparità), con la fecondazione esterna (oviparità) presente nel 32% dei casi (Goffredo et al. 2005; Tabella 3). Nelle scleractinie la modalità riproduttiva tende ad essere un carattere adattativo e quindi variabile all'interno di uno stesso taxon (Stimson 1978; Harrison 1985; Szmant 1986; Richmond e Hunter 1990; Ward 1992; Shlesinger et al. 1998; Fautin 2002).

Tabella 3: Caratteristiche riproduttive di alcuni coralli appartenenti alla famiglia Dendrophylliidae riportate in letteratura (h ermafrodita; g gonocorico; - sconosciuto; b fecondazione interna; bs fecondazione esterna)

| Specie | Condizione sessuale | Modalità riproduttiva | Fonti |
|-------------------------------------|---------------------|-----------------------|--|
| <i>Astroides calycularis</i> | g | b | Presente tesi |
| <i>Astroides calycularis</i> | h | b | Lacaze-Duthiers 1873 |
| <i>Balanophyllia elegans</i> | g | b | Fadlallah 1981; Fadlallah e Pearse 1982b; Fadlallah 1983; Beauchamp 1993 |
| <i>Balanophyllia europaea</i> | h | b | Goffredo e Telo` 1998; Goffredo et al. 2000, 2002 |
| <i>Balanophyllia regia</i> | - | b | Lacaze-Duthiers 1897; Yonge 1932; Lyons 1973; Kinchington 1981; Fadlallah 1983 |
| <i>Balanophyllia</i> sp. | - | b | Abe 1937; Fadlallah 1983; Richmond e Hunter 1990 |
| <i>Cladopsammia rolandi</i> | h | b | Lacaze-Duthiers 1897; Fadlallah 1983 |
| <i>Cladopsammia gracilis</i> | - | b | Hizi-Degany et al. 2007 |
| <i>Dendrophyllia manni</i> | - | b | Edmondson 1929, 1946; Fadlallah 1983; Richmond e Hunter 1990 |
| <i>Dendrophyllia</i> sp. | g | b | Babcock et al. 1986b; Richmond e Hunter 1990 |
| <i>Heteropsammia aequicostatus</i> | g | bs | Harriott 1983; Richmond e Hunter 1990 |
| <i>Heteropsammia cochlea</i> | g | bs | Harriott 1983; Richmond e Hunter 1990 |
| <i>Leptopsammia pruvoti</i> | g | b | Lacaze-Duthiers 1897; Goffredo et al. 2005 |
| <i>Rhizopsammia minuta</i> | - | b | Abe 1939; Fadlallah 1983 |
| <i>Stephanophyllia formosissima</i> | - | b | Moseley 1881; Fadlallah 1983 |
| <i>Tubastrea aurea</i> | - | b | Edmondson 1929, 1946; Fadlallah 1983a; Fan et al. 2006 |
| <i>Tubastrea coccinea</i> | - | b | Edmondson 1929, 1946; Jokiel et al. 1985; Richmond e Hunter 1990; Petersen et al. 2007; Creed e De Paula 2007; |
| <i>Tubastrea coccinea</i> | h | b | Glynn et al. 2008 |
| <i>Tubastrea faulkneri</i> | g | b | Babcock et al. 1986b; Richmond e Hunter 1990 |
| <i>Tubastrea tagusensis</i> | - | b | Creed e De Paula 2007 |
| <i>Turbinaria bifrons</i> | - | bs | Babcock et al. 1994 |
| <i>Turbinaria frondens</i> | g | bs | Willis et al. 1985; Richmond e Hunter 1990; Babcock et al. 1994; Wilson e Harrison 2003 |
| <i>Turbinaria mesenterina</i> | - | bs | Babcock et al. 1994 |
| <i>Turbinaria peltata</i> | - | bs | Babcock et al. 1994 |
| <i>Turbinaria radicalis</i> | - | bs | Babcock et al. 1994; Wilson e Harrison 2003 |
| <i>Turbinaria reniformis</i> | g | bs | Willis et al. 1985; Richmond e Hunter 1990; Babcock et al. 1994; Petersen et al. 2007 |

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 descritti in altre specie della famiglia Dendrophylliidae, per esempio *Heteropsammia aequicostatus* e *Heteropsammia cochlea* (gonocorici con fecondazione esterna; Harriott 1983), *Leptopsammia pruvoti* (gonocorico con fecondazione interna; Goffredo et al. 2005), *B. elegans* (gonocorico con fecondazione interna; Fadlallah e Pearse 1982; Beauchamp 1993), *Balanophyllia europaea* (ermafrodita fecondazione interna; Goffredo et al. 2002), o in coralli di famiglie diverse come *Fungiacyathus marenzelleri* (gonocorico con fecondazione esterna; Fungiacyathidae; Waller et al. 2002), *Monomyces rubrum* (gonocorico con fecondazione interna; Flabellidae; Heltzel e Babcock 2002), *Mussimilia hispida* (ermafrodita con fecondazione esterna; Mussidae; Neves e Pires 2002) e nel genere *Madracis* (ermafrodita con fecondazione interna; Pocilloporidae; Vermeij et al. 2004).

Per quando riguarda la gametogenesi femminile, durante l'ultima fase di sviluppo dell'ovocita si notava un particolare processo di differenziamento nella forma del nucleo. Dopo la migrazione del nucleo alla periferia della cellula, come generalmente avviene durante l'ovogenesi nelle scleractinie e più in generale negli antozoi (Szmant-Froelich et al. 1985), il nucleo aderiva strettamente all'oolemma e cambiava la sua forma da circolare a 'U'. La frequenza di questa morfologia nucleare nella gametogenesi femminile delle scleractinie non è chiara. Un nucleo definito falciforme, a cupola o a 'U' aderente all'oolemma dell'ovocita maturo, lo troviamo anche in altre specie come *B. europaea* (Goffredo et al. 2002), *Favia fragum* (ermafrodita fecondazione interna; Faviidae; Szmant-Froelich et al. 1985), *Gardineroseris planulata* (ermafrodita fecondazione esterna; Agariciidae; Glynn et al. 1996, 2000), *L. pruvoti* (Goffredo et al. 2005, 2006), *M. rubrum* (Heltzel e Babcock 2002), *Porites porites* (gonocorica fecondazione interna; Poritidae; Tomascik e Sander 1987), *Pocillopora damicornis* (ermafrodita fecondazione esterna; Pocilloporidae; Glynn et al. 1991) e in *Pocillopora elegans* (ermafrodita fecondazione esterna; Pocilloporidae; Glynn et al. 1991). Questa morfologia nucleare risulta quindi presente attraverso classificazioni tassonomiche, condizioni sessuali e modalità riproduttive. Szmant-Froelich et al. (1985) sostengono che la indentazione del nucleo serve a facilitare la fecondazione. Questi autori suggeriscono che, specialmente nei coralli ovovivipari, i gameti di sesso opposto si incontrano quando l'ovocita è ancora presente nel mesentere e che il gastroderma mesenteriale adiacente all'indentazione del

nucleo rappresenti un sito di facile penetrazione da parte degli spermatozoi. Dal momento che abbiamo trovato ovociti maturi esclusivamente all'interno dei mesenteri e mai nella cavità celenterica, possiamo ipotizzare che l'unione dei gameti possa verificarsi quando gli ovociti sono ancora nei mesenteri. Gli stadi della gametogenesi femminile si differenziano da quelli di altre specie della famiglia dei Dendrophyllidae per la presenza di vescicole lipidiche (Fig. 7b, c, d, e), che sono state però descritte in altre famiglie, ad esempio Pocilloporidae, Poritidae, Mussidae (Chornesky e Peters 1987; Kruger e Schleyer 1998; Neves e Pires 2002; Vermeij et al. 2004). In specie ovovivipare del genere *Madracis* (Pocilloporidae) è stato ipotizzato che il tuorlo ricco di vescicole lipidiche contribuisca all'energia necessaria alla planula aumentando la capacità di dispersione larvale (Vermeij et al. 2004).

Gli embrioni sono stati osservati nella cavità celenterica di polipi femmina del mese di Maggio, suggerendo una fecondazione primaverile. Negli embrioni osservati non si è evidenziato la formazione di un blastocele; lo sviluppo embrionale procedeva con la formazione di stereoblastule e successivamente la gastrulazione avveniva per delaminazione. Generalmente, nelle scleractinie il tipo di sviluppo embrionale è associato alla modalità riproduttiva: i coralli con fecondazione interna tendono a presentare stereoblastule; i coralli con fecondazione esterna presentano per lo più celoblastule (Chia e Crawford 1973; Szmant-Froelich et al. 1980; Babcock e Heyward 1986; Shlesinger e Loya 1991; Hirose et al. 2000; Goffredo et al. 2005). Ci sono, comunque, alcune eccezioni a questo modello: nella scleractinia *Manicina areolata* le celoblastule si formano sia in condizioni di fecondazione esterna che interna (Wilson 1888); la scleractinia *Fungia scutaria*, con fecondazione esterna, produce stereoblastule (Krupp 1983). Babcock (1990) e Heltzel e Babcock (2002) ipotizzano che le differenze nella formazione embrionale sono correlate alla variazione dello spazio fisico durante il processo di ontogenesi: negli organismi con fecondazione interna, le restrizioni fisiche per lo sviluppo embrionale obbligano la formazione di una stereoblastula, mentre negli organismi con fecondazione esterna, non essendo presente alcuna restrizione fisica, troviamo lo sviluppo di celoblastule. C'è comunque bisogno di approfondire con ulteriori dati la relazione tra i modelli di embriogenesi e la modalità riproduttiva delle scleractinie. Lo sviluppo larvale nelle specie con fecondazione interna tende ad essere completo al momento della planulazione (Harrison e Wallace 1990; Richmond e Hunter 1990). Da osservazioni *in situ* effettuate nel mese di Luglio, dopo alcuni giorni dal loro rilascio, le larve di *A. calycularis* assumono una forma allungata e cilindrica con caratteristiche demersali. Le loro dimensioni risultano simili a quelle di altre larve di coralli ovovivipari appartenenti alla stessa famiglia (l'asse oro-aborale delle planulae variava da 1,700 a 2,000 μm in *A. calycularis*; fino a 1,595 μm in *L. pruvoti*, Goffredo et al. 2005; fino a 2,000 μm in *B. europaea*, Goffredo & Telò 1998, Goffredo et al. 2002; fino a 3,700 μm in *B. elegans*, Gerrodette 1981, Fadlallah e Pearse 1982a, Beauchamp 1993, Tabella 4).

La dimensione dei polipi alla maturità sessuale riscontrata in *A. calycularis*, comparata con quella degli altri Dendrophyllidae solitari di cui è noto il ciclo riproduttivo, indica un inizio dell'attività riproduttiva intermedia (Tabella 4). La dimensione delle colonie alla maturità sessuale osservata in *A. calycularis* è risultata maggiore rispetto alla specie coloniale equatoriale *Tubastraea coccinea* (Glynn et al. 2008; Tabella 4). Sono comunque necessarie maggiori analisi di polipi e colonie di piccole dimensioni.

Tabella 4: Caratteristiche della biologia riproduttiva di cinque specie di coralli della famiglia Dendrophyllidae di cui è noto il ciclo annuale di riproduzione sessuale. I dati derivano: per *Astroides calycularis* dalla presente tesi, per *Leptopsammia pruvoti* da Goffredo et al. (2004c, 2006), per *Tubastre coccinea* da Glynn et al (2008); per *Balanophyllia europaea* da Goffredo et al. (2002, 2004a) e Goffredo e Zaccanti (2004), per *Balanophyllia elegans* da Fadlallah e Pearse (1982a) e Beauchamp (1993).

| | <i>L. pruvoti</i> | <i>T. coccinea</i> | <i>A. calycularis</i> | <i>B. europaea</i> | <i>B. elegans</i> |
|--|-----------------------|------------------------------------|----------------------------|------------------------|-----------------------|
| Condizione sessuale | gonocorica | ermafrodita | gonocorica | ermafrodita | gonocorica |
| Dimensione dei polipi alla maturità sessuale [frazione della dimensione massima (dimensione osservata mm)] | 32% (3 mm) | - - | 38% (3 mm) | 38% (8 mm) | 56% (6 mm) |
| Dimensione massima del polipo (diametro massimo del disco orale mm) | 8 | 10 | 8 | 21 | 10 |
| Dimensione delle colonie alla maturità sessuale [frazione della dimensione massima (dimensione osservata cm ²)] | - | 0.4-0.9% (1-2 cm ²) | 6% (4 cm ²) | - | - |
| Dimensione massima della colonia (area massima cm ²) | - | 227 cm ² | 63 | - | - |
| Fecondità (ovociti maturi / 100 mm ³ di polipo) | 38-114 | 24-37 | 8-17 | 8-14 | 2-6 |
| Fecondità (ovociti maturi / 100 cm ² di colonia) | - | 43418-68526 | 3680-6444 | - | - |
| Volume annuale (mm ³ di ovociti / 100 cm ² di colonia) | - | 3420-5720 | 364-638 | - | - |
| Periodo di incubazione degli embrioni (mesi) | 1-4 | 1-2 | 1 | 4-5 | 14-15 |
| Dimensioni delle planule (asse oro-aborale μ m) | 1100 | 1500 | 1850 | 2150 | 4000 |

Un numero significativo di polipi e colonie è risultato inattivo (il 30.2% dei polipi e il 28.8% delle colonie). Sia le dimensioni dei polipi inattivi, sia le dimensioni delle colonie inattive non erano significativamente differenti da quelle dei polipi o colonie attive (mature). Perciò, è possibile dedurre che questi elementi inattivi fossero in uno stato di quiescenza stagionale. In particolare le 11 colonie inattive rilevate nel periodo estate-autunno, da Luglio a Ottobre, quando solo colonie femmina sono state rilevate, è probabile che siano maschi quiescenti dopo il periodo di fecondazione primaverile.

Distribuzione oro-aborale dei processi gametogenetici

E' stata osservata una distribuzione degli elementi riproduttivi lungo l'asse oro-aborale nei polipi gonocorici di *A. calycularis* del tutto simile a quella osservata nei polipi gonocorici di un altro Dendrophylliidae, *L. pruvoti* (Goffredo et al. 2005). Nelle specie *L. pruvoti* e *A. 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 *B. 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 femmina (Fig. 13).

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. 12). 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 *L. pruvoti* e *B. 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 *L. pruvoti* è simile a quello di *A. 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 *B. 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 *A. 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 *B. elegans* sia regolato solo dalla temperatura dell'acqua e che non sia in alcun modo influenzato dal fotoperiodo (Fadlallah e Pearse 1982a; Beauchamp 1993).

La fecondità media annuale di *A. calycularis* (50.6 ovociti per cm² di colonia, ES = 7.0) risulta inferiore rispetto ad un altro Dendrophylliidae coloniale azooxantellato e ovoviviparo, *Tubastraea coccinea* nel pacifico orientale (da 227.1 ovociti per cm² di colonia, ES = 1.3 in Costa Rica a 897.4 ovociti per cm² di colonia, ES = 0.1 in Panama; Glynn et al. 2008). Anche il volume di ovociti maturi prodotti per unità di superficie indica una fecondità inferiore per *A. calycularis* rispetto a *T. coccinea* (*A. calycularis*: 5.0 mm³ di ovociti per cm² di colonia, ES = 0.7; *T. coccinea*: da 16.2 mm³ di ovociti per cm² di colonia, ES = 0.1 in Costa Rica a 82.8 mm³ di ovociti per cm² di colonia, ES = 0.1 in Panama; Glynn et al. 2008). *T. coccinea* risulta avere, insieme a *Porites panamensis* (Glynn et al. 1994) e a *Stylophora pistillata* (Loya 1976; Hall e Hughes 1996), valori di fecondità annuale molto alti rispetto ad altre specie zooxantellate ovovivipare (Harrison e Wallace 1990; Glynn et al. 2008). Questi dati supportano quindi, i risultati riscontrati in *A. calycularis*.

In *A. calycularis* il volume corporeo occupato dalla gonade maschile è risultato 19.8 volte superiore rispetto a quello occupato dalla gonade femminile nel periodo di massima attività gonadica. Nella specie gonocorica *L. pruvoti* il volume corporeo occupato dalla gonade maschile è risultato 2.6 volte superiore rispetto a quello occupato dalla gonade femminile (Goffredo et al.

2006). Nella specie ermafrodita simultanea *B. europaea*, il volume occupato dalla gonade maschile risulta corrispondente a quello occupato dalla gonade femminile (Goffredo et al. 2000, 2002). Da questi dati si evince che la quantità di energia dedicata alla gametogenesi maschile è significativamente superiore in *A. calycularis* e in *L. pruvoti* rispetto a *B. europaea*. Queste differenze possono essere in relazione alle diverse condizioni sessuali o biologia della fecondazione. Infatti, mentre nelle gonocoriche *A. calycularis* e *L. pruvoti* la fecondazione è sicuramente incrociata, nell'ermafrodita *B. europaea* molto probabilmente potrebbe essere autogama (Goffredo et al. 2004b). Una allocazione sessuale maschile maggiore nelle strategie riproduttive caratterizzate dal dioecismo o fecondazione incrociata, rispetto a quelle caratterizzate dall'ermafroditismo o dall'autofecondazione, è un fattore ricorrente nei sistemi di accoppiamento delle piante (Cruden 1977; Charnov 1982; Mione e Anderson 1992; Jürgens et al. 2002).

Strategie riproduttive

Nei Dendrophylliidae di cui si conosce il ciclo riproduttivo (Tabella 4), sembrano evidenziarsi strategie riproduttive che coprono l'intero continuum r-K (Pianka 1970). La gonocorica *L. pruvoti*, avendo associato ad un raggiungimento più precoce della maturità sessuale una maggiore fecondità, un minore periodo di incubazione degli embrioni e minori dimensioni delle planule, presenta una strategia quantitativa, posizionandosi alla estremità r. Al contrario, la gonocorica *B. elegans*, associando ad un raggiungimento più tardivo della maturità sessuale, una minore fecondità, un maggiore periodo di incubazione degli embrioni e maggiori dimensioni delle planule, presenta una strategia qualitativa, posizionandosi alla estremità K. La gonocorica *A. calycularis*, presentando caratteristiche simili all'ermafrodita *B. europaea*, si posiziona a metà strada del continuum r-K.

Riferimenti bibliografici

- Abe N (1937) Postlarval development of the coral *Fungia actiniformis* var. *palawensis* Doderlein. Palao Trop Biol Stat Stud 1:73-93
- Abe N (1939) Ecological studies on *Rhizopsammia minuta* var. *mutsuensis* Yabe and Eguchi. In: Jubilee publication for Prof H Yabe's 60th birthday, vol 1. Japan Society for the Promotion of Scientific Research, Tokyo, pp 175–187
- 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, Heyward AJ (1986a) Larval development of certain gamete-spawning scleractinian corals. Coral Reefs 5:111-116
- Babcock RC, Bull G, Harrison PL, Heyward AJ, Oliver JK, Wallace CC, Willis BL (1986b) 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
- Ben-David-Zaslow R, Henning G, Hofmann DK, Benayahu Y (1999) Reproduction in the Red Sea soft coral *Heteroxenia fuscescens*: seasonality and long-term record (1991-1997). Mar Biol 133:553-559
- Benayahu Y, Loya Y (1986) Sexual reproduction of a soft coral: synchronous and brief annual spawning of *Sarcophyton glaucum* (Quoy & Gaimard, 1833). Biol Bull 170:32-42

- Benayahu Y, Weil D, Kleinman M (1990) Radiation of broadcasting and brooding patterns in coral reef alcyonaceans. *Adv Invertebr Reprod* 5:323-328
- 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, Sichirollo E, Soresi S (2007) Hidden secrets of the Northern Adriatic: “Tegnùe”, peculiar reefs. *Central European Journal of Biology* 2: 122–136
- Chia FS, Crawford BJ (1973) Some observations on gametogenesis, larval development and substratum selection of the sea pen *Ptilosarcus guernei*. *Mar Biol* 23:73–82
- Choi EJ, Song JI (2007) Reproductive biology of the temperate soft coral *Dendronephthya suenisoni* (Alcyonacea: Nephtheidae). *Integrative Biosciences* 11:215-225
- 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
- Cirino P, Toscano A, Bentivegna F (1993) Reproduction of *Astroides calycularis* in the Naples Aquarium, Italy. In *Proceedings of the 3rd international aquarium congress*: 183-187. Prescott JH et al. (Eds). Boston, MA: New England Aquarium.
- 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

- Creed JC, De Paula AF (2007) Substratum preference during recruitment of two invasive alien corals onto shallow-subtidal tropical rocky shores. *Mar Ecol Prog Ser* 330:101-111
- Cuvier GLCFD (1830) *Le Règne animal distribué d'après son organisation*.
- Dobson AP (1998) *Conservation and biodiversity*. Scientific American Library.
- Edmondson CH (1929) Growth of Hawaiian corals. *Bernice P Bishop Mus Bull* 58:1-38
- Edmondson CH (1946) Behavior of coral planulae under altered saline and thermal conditions. *Bernice P Bishop Mus Occ Pap* 18:283-304
- 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
- Fautin DG (2002) Reproduction of Cnidaria. *Can J Zool* 80:1735-1754
- Fujiwara M, Caswell (2001) Demography of endangered North Atlantic right whale. *Nature* 414: 537-541
- Ghiselin MT (1969) The evolution of hermaphroditism among animals. *Q Rev Biol* 44:189-208
- 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

- Glynn PW, Colley SB, JH, Maté, Cortés J, Guzman HM, Bailey RL, Feingold JS, Enochs IC (2008) Reproductive ecology of the azooxanthellate coral *Tubastrea coccinea* in the Equatorial Eastern Pacific: Part V. Dendrophyllidae. *Marine Biology* 153: 529-544
- 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, 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, 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
- Hirose M, Kinzie III RA, Hidaka M (2000) Early development of zooxanthella containing eggs of the corals *Pocillopora verrucosa* and *P. eydouxi* with special reference to the distribution of zooxanthellae. *Biol Bull* 199:68-75
- Hizi-Degany N, Meroz-Fine E, Shefer S, Ilan M (2007) Tale of two colors: *Cladopsammia gracilis* (Dendrophylliidae) color morphs distinguished also by their genetics and ecology. *Mar Biol* 151:2195-2206
- 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
- Hwang SJ, Song JI (2007) Reproductive biology and larval development of the temperate soft coral *Dendronephthya gigantea* (Alcyonacea: Nephtheidae). *Mar Biol* 152:273-284
- Jokiel PL, Ito RY, Liu PM (1985) Night irradiance and synchronization of lunar release of planula larvae in the reef coral *Pocillopora damicornis*. *Mar Biol* 88:167-174
- Kinchington D (1981) Organic-matrix synthesis by scleractinian coral larval and post-larval stages during skeletogenesis. In: Gomez ED, et al. (eds) Proc 4th Int Coral Reef Symp, vol 2. Marine Sciences Center, University of the Philippines, Manila, pp 107-113
- 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.
- Krupp DA (1983) Sexual reproduction and early development of the solitary coral *Fungia scutaria* (Anthozoa: Scleractinia). *Coral Reefs* 2:159-164
- 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
- Kružić P, Radic I, Pozar-Domac A (2005) First record of *Cladocora debilis* (Cnidaria: Anthozoa) in the Adriatic Sea. *JMBA2 Biodiversity Records*.
- Kružić P, Zuljević A, Nikolić V (2008) Spawning of the colonial coral *Cladocora caespitosa* (Anthozoa, Scleractinia) in the Southern Adriatic Sea. *Coral Reefs* 27:337-341

- 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 Baillièrè. 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 areas próximas. Tesis Doctoral. Universidad de Seville, pp. 568
- Loya Y (1976) The red sea coral *Stylophora pistillata* is an r strategist. Nature 259: 478-480
- Lyons KM (1973) Collar cells in the planula and adult tentacle ectoderm of the solitary coral *Balanophyllia regia* (Anthozoa, Eupsammiidae). Z Zellforsch 145:57–74
- 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.
- Moseley HN (1881) On the deep sea Madreporaria. Report on the scientific results of the voyage of H.M.S. Challenger (1873–1876). Zoology 2:127-248
- 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, Kloulechad J, Idip D, van Woosik 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
- Petersen D, Falcato J, Gilles P, Jones R (2007) Sexual reproduction of scleractinian coral in public aquariums: current status and future perspectives. *Int Zoo Yb* 41:122-137
- 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
- Shleinger Y, Loya Y (1991) Larval development and survivorship in the corals *Favia fava* and *Platygyra lamellina*. *Hydrobiologia* 216/217:101-108
- 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
- Stimson JS (1978) Mode and timing of reproduction in some common hermatypic corals of Hawaii and Enewetak. *Mar Biol* 48:173-184

- 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
- 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(3):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*. 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
- Wilson JR, Harrison PL (2003) Spawning patterns of scleractinian corals at the Solitary Islands - a high latitude coral community in eastern Australia. Mar Ecol Prog Ser 260:115-123
- Yonge CM (1932) A note on *Balanophyllias regia*, the only eupsammiid coral in the British fauna. J Mar Biol Assoc UK 28:219-224
- 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 » *Astroides calycularis* in the Pleistocene of the northern Mediterranean – an indicator of climatic change (Cnidaria, Scleractinia). Geobios 28: 9-16