

Controllo ambientale sulla biometria e demografia di coralli solitari nel mar Mediterraneo

Stefano Goffredo¹, Erik Caroselli*¹, Elettra Pignotti², Guido Mattioli³, Francesco Zaccanti¹

Parole chiave: accrescimento dei coralli, Dendrophylliidae, densità scheletrica, irradianza solare, temperatura di superficie del mare

*Uno dei fattori fondamentali determinanti la biogeografia dei coralli e delle formazioni coralline è la variazione latitudinale della temperatura di superficie del mare e dell'irradianza solare. Mentre per i coralli tropicali l'influenza dei parametri ambientali sull'accrescimento è studiata frequentemente, per i coralli temperati i dati su questa problematica sono molto scarsi. La relazione tra fattori ambientali e caratteristiche biometriche e demografiche è stata valutata nei coralli Mediterranei *Balanophyllia europaea*, specie zooxantellata, e *Leptopsammia pruvoti*, specie azooxantellata. L'accrescimento allometrico del disco orale è risultato opposto nelle due specie. All'aumentare delle dimensioni del polipo, mentre il disco orale di *B. europaea* tendeva alla forma ovale, quello di *L. pruvoti* tendeva alla forma circolare. È ipotizzabile che la forma ovale di *B. europaea* rappresenti un adattamento allo stress da sedimentazione caratteristico dell'habitat illuminato e aperto della specie. *L. pruvoti*, colonizzando le volte di grotte o anfratti con il polo orale rivolto verso il basso, non sarebbe soggetta agli effetti negativi della sedimentazione. In entrambe le specie, la temperatura mostrava un effetto maggiore sui parametri biometrici rispetto all'irradianza. Nella specie zooxantellata la temperatura descriveva una percentuale della varianza dei parametri biometrici superiore rispetto alla specie azooxantellata (3.9-63.8% in *B. europaea*; 0.2-1.2% in *L. pruvoti*). È ipotizzabile che l'effetto della temperatura sui parametri dell'accrescimento sia amplificato dal processo di fotosintesi delle zooxantelle, in grado di influenzare il tasso di calcificazione. Mentre i fattori ambientali non influenzavano le caratteristiche demografiche di *L. pruvoti*, la temperatura esercitava un effetto negativo sulla densità di popolazione di *B. europaea*. Questo effetto potrebbe essere la conseguenza di una diminuzione della fecondità dei polipi, dovuta ad una minore disponibilità di risorse a supporto della gametogenesi, a causa dell'inibizione della fotosintesi a temperature elevate. In conclusione, il forte effetto della temperatura sulla biometria e demografia di *B. europaea* sembra dipendere dal processo fotosintetico delle zooxantelle simbiotiche. Questo è il primo studio sull'influenza dei parametri ambientali sulla demografia di sclerattinie del Mediterraneo.*

Introduzione

La variazione dei parametri ambientali dovuta alla latitudine è un fattore causale sostanziale della distribuzione globale dei coralli [1]. La distribuzione degli atolli e delle principali scogliere coralline del mondo, limitata tra 30° N e 30° S di latitudine [2], suggerisce che l'accrescimento dei coralli decresca

ad elevate latitudini sino ad un punto dove lo sviluppo di formazioni coralline cessa [3]. «L'accrescimento» dei coralli si compone delle tre caratteristiche collegate di calcificazione annuale, densità scheletrica e tasso di estensione lineare (calcificazione = densità scheletrica x estensione lineare; [4]), il cui esame è indispensabile per valutare l'effetto dei parametri ambientali sull'accrescimento dei coralli [5]. Queste tre variabili

sono state studiate lungo un gradiente latitudinale nei generi *Porites* e *Montastrea* e la loro variazione è stata messa in relazione con le variazioni di temperatura e illuminazione associate alla latitudine [4, 6]. In colonie del genere *Porites* dell'arcipelago delle Hawaii, della Grande Barriera Australiana e della Thailandia, si riscontrano correlazioni negative con la latitudine sia per la calcificazione che per l'estensione lineare, comportanti un incremento della densità scheletrica delle colonie [6]. In *Montastrea*, del Golfo del Messico e del Mar dei Caraibi, si riscontrano correlazioni negative con la latitudine per calcificazione e densità scheletrica, comportanti una tendenza all'incremento del tasso di estensione lineare [4]. Anche in coralli solitari della famiglia Fungiidae è nota una relazione negativa tra tasso di accrescimento e latitudine [7].

Per le zone temperate, studi sulla relazione tra variazione dei parametri ambientali e accrescimento dei coralli sono molto scarsi. In *Plesiastrea versipora* è descritto un incremento del tasso di calcificazione all'aumentare della temperatura simile a quanto riportato per i coralli tropicali, sebbene a temperature minori [8]. In questo articolo si verifica la relazione tra variazione latitudinale dei fattori ambientali (irradianza solare e temperatura del mare in superficie) e accrescimento e dinamica di popolazione in due coralli del Mare Mediterraneo, *Balanophyllia europaea* (Risso 1826) e *Leptopsammia pruvoti* (Lacaze-Duthiers 1897).

B. europaea è una sclerattinia solitaria, non ermatipica, zooxantellata ed endemica del Mar Mediterraneo [9]. A causa della simbiosi con le zooxantelle, la distribuzione di questo corallo è ristretta tra 0-50 m di profondità [9], dove la sua densità di popolazione può raggiungere le decine di individui per metro quadrato [10]. La biologia riproduttiva è caratterizzata da ermafroditismo simultaneo e ovoviviparità [11]. *L. pruvoti* è una sclerattinia solitaria, non ermatipica, azooxantellata ed è distribuita nel bacino del Mediterraneo e lungo le coste atlantiche europee dal Portogallo fino all'Inghilterra meridionale. È uno degli organismi più frequenti in caverne ed anfratti sottomarini, che colonizza tra 0-70 m di profondità, con densità di migliaia di individui per metro quadrato [9]. La biologia riproduttiva è caratterizzata da gonocorismo e ovoviviparità [12].

In questo articolo viene presentata la biometria dei polipi di *B. europaea* e *L. pruvoti* in popolazioni disposte lungo un gradiente latitudinale, e si valutano gli effetti delle variazioni ambientali sulla forma del polipo e sulla densità di popolazione.

Dati sperimentali

Nel periodo dal 9 Novembre 2003 al 30 Settembre 2005, sei popolazioni di *Balanophyllia europaea* e *Leptopsammia pruvoti*, sono state campionate lungo un gradiente latitudinale, da 44° 20' N a 36° 45' N (Figura 1). In ogni località è stato campionato un transetto per ogni specie. Per *B. europaea* il transetto consisteva in 3 quadrati di 1 m² ciascuno, disposti in linea, distanti tra loro 5 m e situati lungo una scogliera esposta a sud, ad una profondità di 5-7 m. Per *L. pruvoti* il transetto consisteva in 3 rettangoli di 0.00425 m² ciascuno, disposti in linea, distanti tra loro 3 m e collocati in anfratti, ad una profondità di 15-17 m. Per ogni transetto sono stati raccolti tutti i polipi presenti. Il campionamento è stato eseguito alle profondità dove in precedenza è stata studiata la biologia riproduttiva delle due specie, presentanti elevate densità di popolazione [10, 11, 12].

I coralli raccolti sono stati seccati a 50 °C per quattro giorni. Tutti gli scheletri sono stati osservati al binocolare per individuare gli esemplari più piccoli e rimuovere i frammenti di substrato e gli eventuali depositi calcarei prodotti da altri organismi. La lunghezza (*L*: asse maggiore del disco orale), larghezza (*l*: asse minore del disco orale) e altezza (*h*: asse oroborale) dei polipi è stata misurata con un calibro ventesimale e la massa scheletrica secca (*M*) è stata misurata usando una bilancia di precisione [7, 11, 12]. Il volume del polipo (*V*) è stato stimato applicando

gli autori

¹ Marine Science Group, Dipartimento di Biologia Evoluzionistica Sperimentale, Alma Mater Studiorum - Università di Bologna, Via F. Selmi 3, 40126 Bologna

² Taskforce per le Analisi Statistiche Marine & Freshwater Science Group Association, Via A. Costa 174, 40134 Bologna

³ Unità Operativa di Radiologia e Diagnostica per Immagini, Ospedale di Porretta Terme, AUSL di Bologna Via Roma 16, 40046 Porretta Terme Bologna

*autore per corrispondenza
erik@marinesciencegroup.org

la formula $V = \frac{L}{2} \times \frac{l}{2} \times h \pi$ [11, 12]. La densità scheletrica (D) è stata calcolata dividendo M per V . La densità di popolazione è stata ottenuta come: (1) N , numero di individui per unità di area ($N m^{-2}$), (2) G , grammi per unità di area ($g m^{-2}$), (3) P , percentuale di copertura del fondo. Tutti i dati relativi alla popolazione di Calafuria di *B. europaea* sono stati ricavati da un precedente studio sull'accrescimento e la dinamica di popolazione di questa specie [10].

Nel periodo 2003-2005, è stata ottenuta la temperatura di superficie del mare per ogni popolazione, utilizzando i dati della Rete Mareografica Nazionale dell'Agenzia per la Protezione dell'Ambiente e per i servizi Tecnici (APAT; disponibile su <http://www.apat.gov.it>). I dati di irradianza solare ($W m^{-2}$) sono stati ottenuti dall'International Cloud Climatology Project (ISCCP; disponibile su <http://ingrid.ldgo.columbia.edu/>).

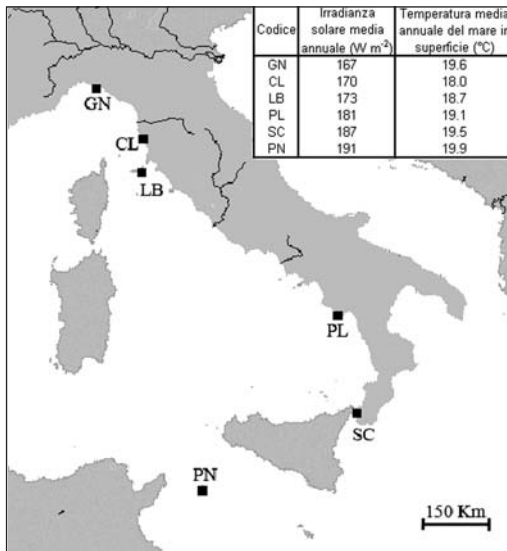


Figura 1: Mappa delle coste italiane con indicate le stazioni di campionamento in cui sono stati raccolti i coralli (abbreviazioni e coordinate delle stazioni in ordine decrescente di latitudine: GN Genova-Portofino, $44^{\circ} 20' N$, $9^{\circ} 08' E$; CL Calafuria, $43^{\circ} 27' N$, $10^{\circ} 21' E$; LB Isola d'Elba, $42^{\circ} 45' N$, $10^{\circ} 24' E$; PL Palinuro, $40^{\circ} 02' N$, $15^{\circ} 16'' E$; SC Scilla, $38^{\circ} 01' N$, $15^{\circ} 38' E$; PN Isola di Pantelleria, $36^{\circ} 45' N$, $11^{\circ} 57' E$). Per ogni stazione sono indicati i valori di irradianza e temperatura.

Queste due variabili sono state scelte come riferimenti per valutare l'influenza dei parametri ambientali sulla biometria dei polipi [4].

Per ovviare alla distribuzione non Gaussiana dei dati del campione, per il calcolo della significatività di alcune regressioni è stato utilizzato il coefficiente di correlazione a ranghi di Spearman. L'analisi di covarianza, i Kruskal-Wallis test, i coefficienti di correlazione di Spearman e le correzioni di Montecarlo per campioni

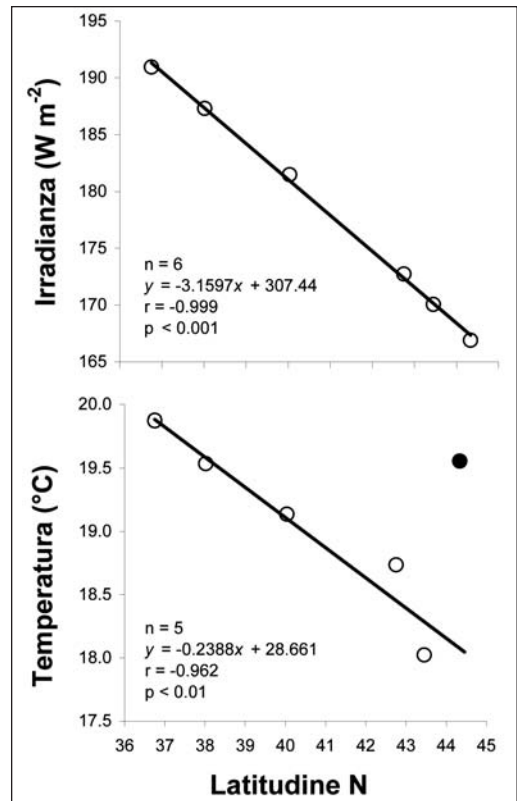


Figura 2: Relazione tra i parametri ambientali (irradianza solare media annuale e temperatura media annuale del mare in superficie) e la latitudine delle stazioni di campionamento. Il punto nero indica la temperatura della stazione di Genova-Portofino, caratterizzata da particolari condizioni locali che determinano lo scostamento della temperatura dal valore normale a quella latitudine, esclusa dal calcolo del coefficiente di correlazione. n = numero di stazioni; r = coefficiente di correlazione di Pearson.

poco numerosi sono stati calcolati con il programma SPSS 12.0 (Apache Computer software Foundation).

Risultati

I valori di irradianza solare e temperatura del mare in superficie per ogni stazione di campionamento sono indicati in figura 1. Mentre l'irradianza mostrava una correlazione con la latitudine, la temperatura correlava in maniera significativa solo escludendo dal calcolo della regressione la località di Genova-Portofino. Questa stazione è caratterizzata da condizioni locali particolari (APAT; disponibile su

<http://www.apat.gov.it>) e notoriamente presenta una temperatura più alta rispetto all'attesa per quella latitudine (temperatura media annuale di superficie del Mar Ligure = 18.0 °C, Portofino = 19.6 °C) (figura 2). La lunghezza del polipo (figura 3) è stata scelta come parametro biometrico principale in quanto produceva la migliore correlazione con la massa scheletrica e rappresenta la dimensione di riferimento negli studi di biometria, biologia riproduttiva e dinamica di popolazioni di *Balanophyllia europaea*, *Leptopsammia pruvoti* e di altri coralli solitari [7, 10, 11, 12, 13]. La larghezza, l'altezza, il volume e la massa del polipo correlavano positivamente con la lunghezza in entrambe le specie (Figure 4 e 5). La densità scheletrica, mentre in *B. europaea* correlava positivamente con la lunghezza solo in due popolazioni (Palinuro e Pantelleria), in *L. pruvoti* correlava negativamente in tutte le popolazioni (Figure 4 e 5). In entrambe le specie, le relazioni tra i parametri biometrici e la lunghezza non erano omogenee tra le popolazioni (analisi di covarianza, $p < 0.05$).

L'accrescimento della larghezza del polipo rispetto a quello della lunghezza risultava diverso nelle due

specie (figure 4 e 5). In *B. europaea* si evidenziava una relazione allometrica; la sua lunghezza aumentava più rapidamente della larghezza, risultando in una progressiva ovalizzazione del disco orale con l'aumento delle dimensioni del polipo (in tutte le popolazioni, l'intervallo di confidenza IC dell'esponente dell'equazione di regressione < 1 , 0.52-0.90, IC 95%, figura 4). *L. pruvoti* presentava o un accrescimento isometrico (Scilla e Pantelleria, l'intervallo di confidenza dell'esponente dell'equazione di regressione contiene 1, 0.96-1.01, IC 95%) o un accrescimento allometrico, con la lunghezza che aumentava meno rapidamente della larghezza (Genova-Portofino, Calafuria, Elba e Pantelleria, l'intervallo di confidenza dell'esponente dell'equazione di regressione > 1 , 1.00-1.10, IC 95%, figura 5), risultando in una progressiva circolarizzazione del disco orale con l'aumento delle dimensioni del polipo.

In entrambe le specie, la lunghezza media degli individui campionati non era omogenea tra le popolazioni (Kruskal-Wallis test, $p < 0.001$). Per questo, l'analisi della correlazione tra variabili ambientali e parametri biometrici è stata eseguita applicando sui dati il

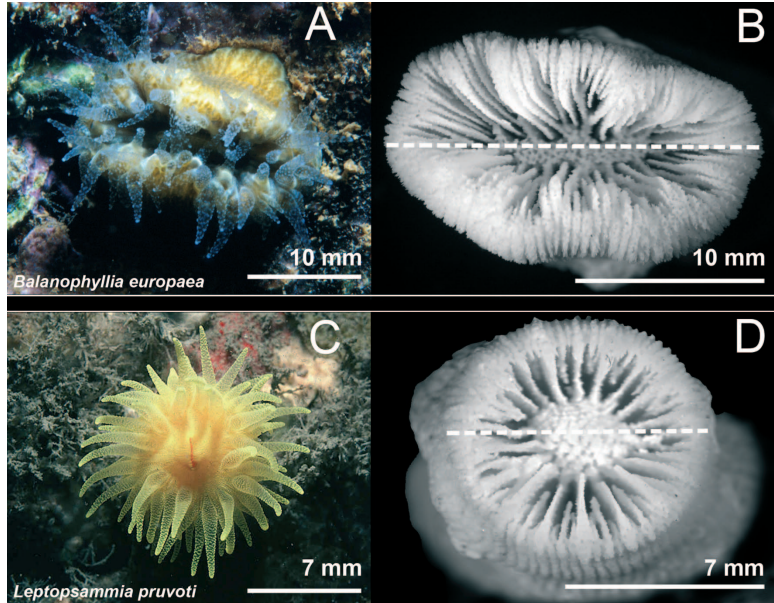


Figura 3: Esempari di *Balanophyllia europaea* (a polipo vivo; b scheletro) e *Leptopsammia pruvoti* (c polipo vivo; d scheletro) dalle popolazioni di Genova-Portofino. La linea tratteggiata indica la larghezza del polipo (L: asse maggiore del disco orale).

metodo dei valori aggiustati rispetto alla lunghezza. In entrambe le specie, i valori aggiustati medi dei parametri biometrici non erano omogenei tra le popolazioni (Kruskal-Wallis test, $p < 0.05$). In *B. europaea*, mentre lunghezza, larghezza, altezza e volume del polipo correlavano positivamente con l'irradianza e

la temperatura, massa e densità scheletrica correlavano negativamente (figura 6). In tutti i casi, la temperatura descriveva una percentuale della varianza del parametro biometrico da 2.5 a 7.4 superiore rispetto all'irradianza (la % di varianza del parametro biometrico descritta dalla temperatura variava dal

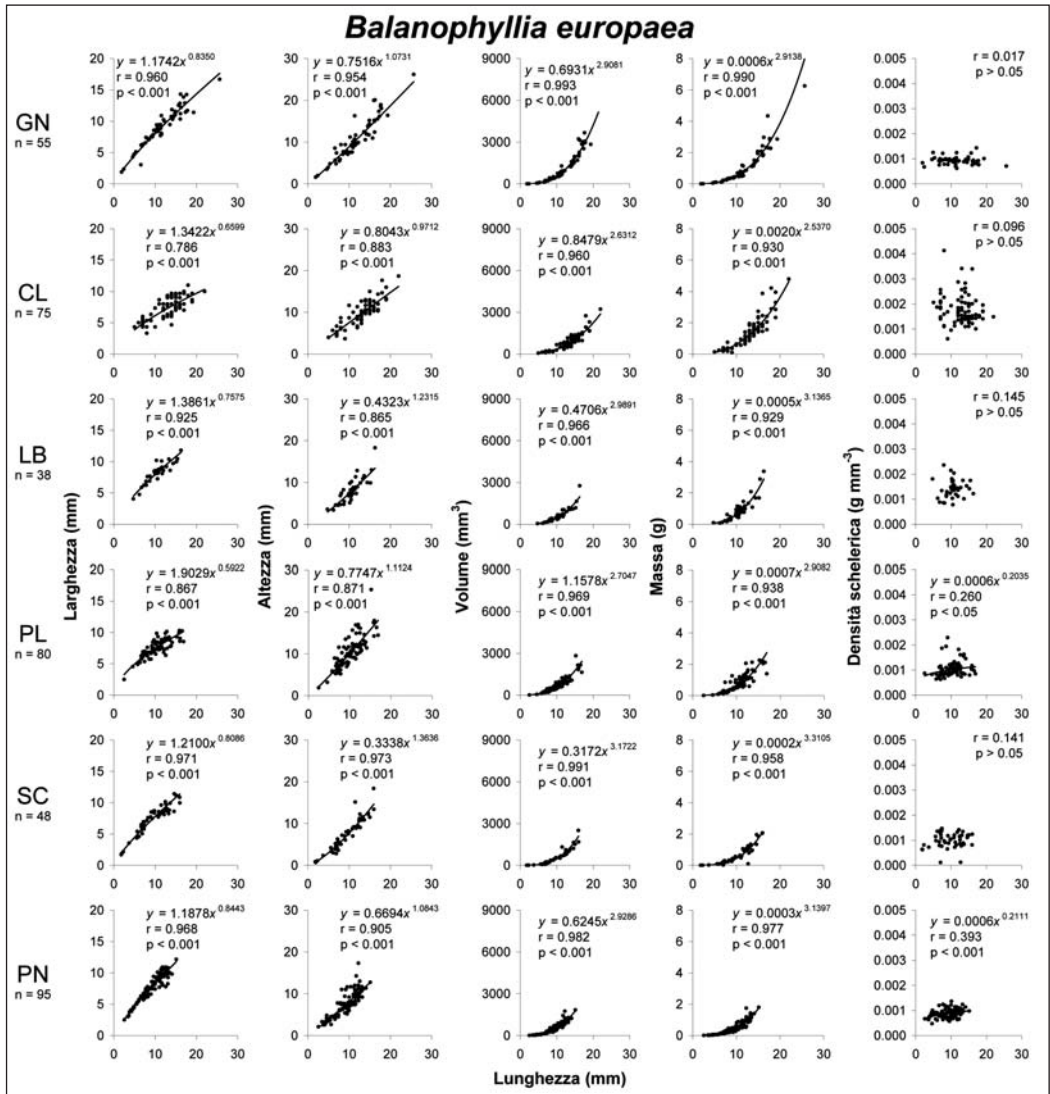


Figura 4: *Balanophyllia europaea*. Dipendenza dei parametri biometrici dalla lunghezza del polipo nelle sei popolazioni. n = numero di individui; r = coefficiente di correlazione di Pearson. Le popolazioni sono disposte in ordine decrescente di latitudine,

3.9% nel caso della larghezza al 63.8% nel caso della massa scheletrica). In *L. pruvoti*, l'irradianza non descriveva la variazione di nessun parametro biometrico. Lunghezza, altezza, volume e densità scheletrica risultavano correlati con la temperatura, che descriveva dallo 0.5% della varianza nel caso del volume al

1.2% nel caso della lunghezza (figura 6). La temperatura mostrava un effetto sui parametri biometrici più marcato in *B. europaea* rispetto a *L. pruvoti* (r^2 della relazione tra il parametro biometrico e la temperatura da 3 volte superiore nel caso della lunghezza a 638 volte superiore nel caso della massa scheletrica).

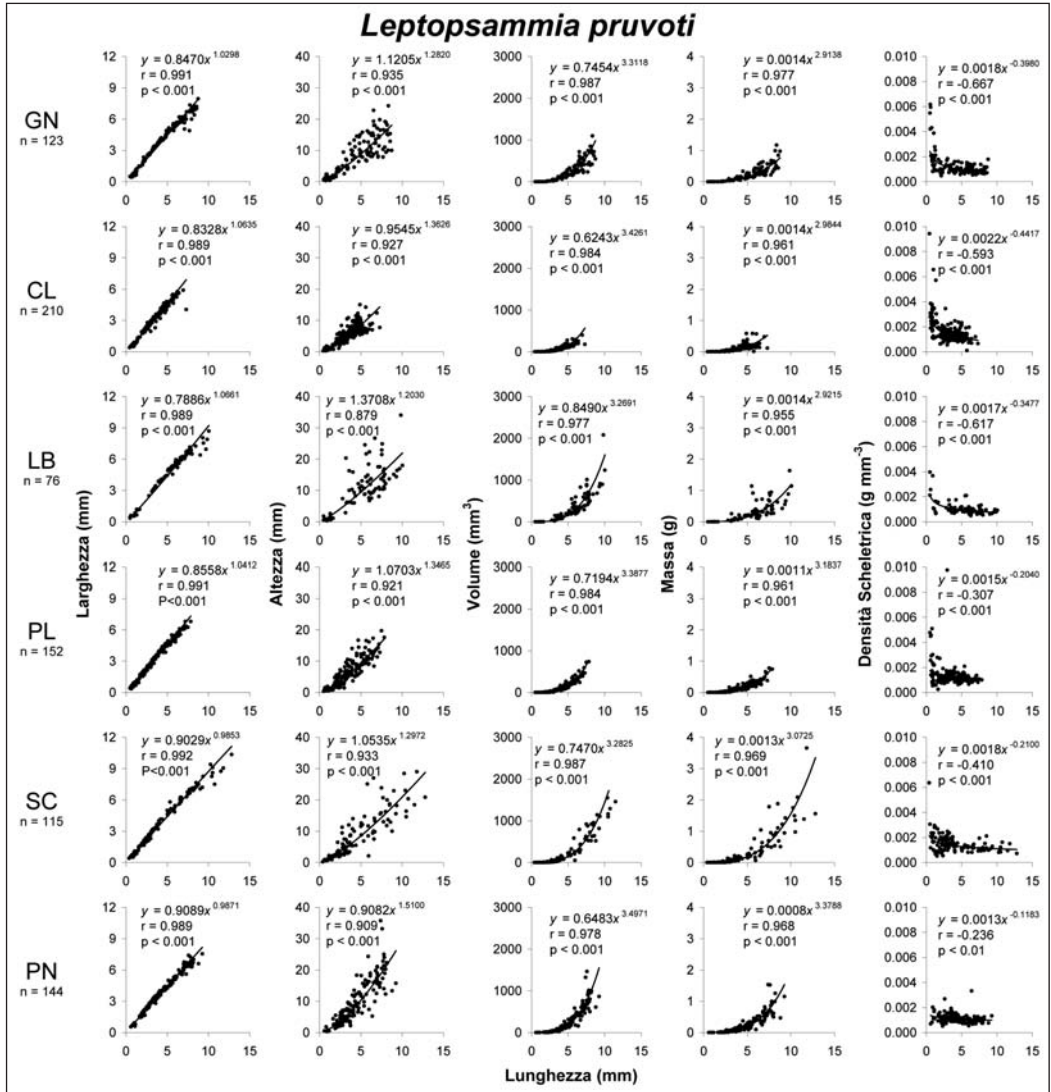


Figura 5: *Leptopsammia pruvoti*. Dipendenza dei parametri biometrici dalla lunghezza del polipo nelle sei popolazioni. n = numero di individui; r = coefficiente di correlazione di Pearson. Le popolazioni sono disposte in ordine decrescente di latitudine.

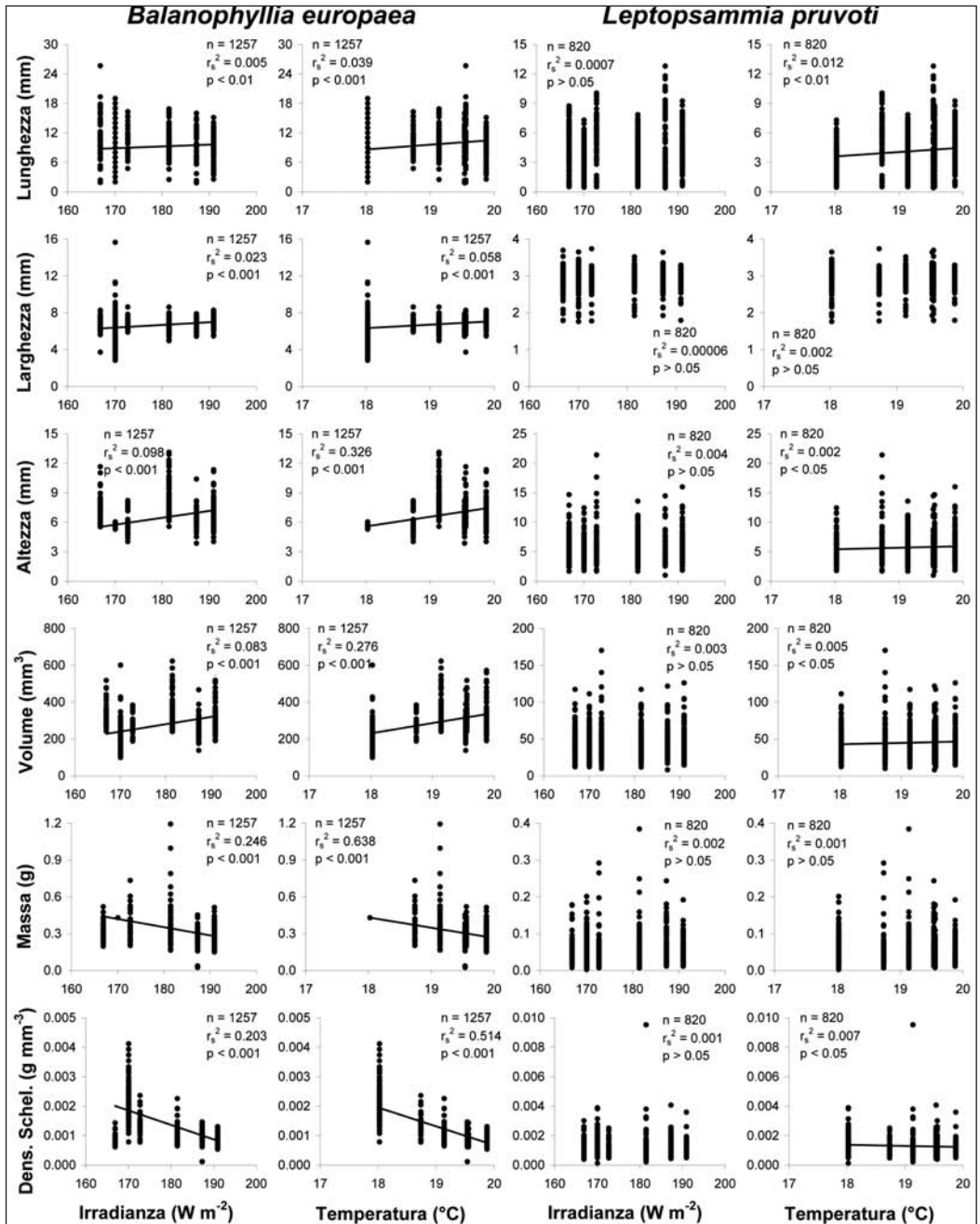


Figura 6: Variazioni dei parametri biometrici rispetto all'irradianza media annuale e alla temperatura media annuale del mare in superficie. r_s^2 = coefficiente di determinazione di Spearman; n = numero di individui. La scala dell'asse delle ordinate è diversa nelle due specie.

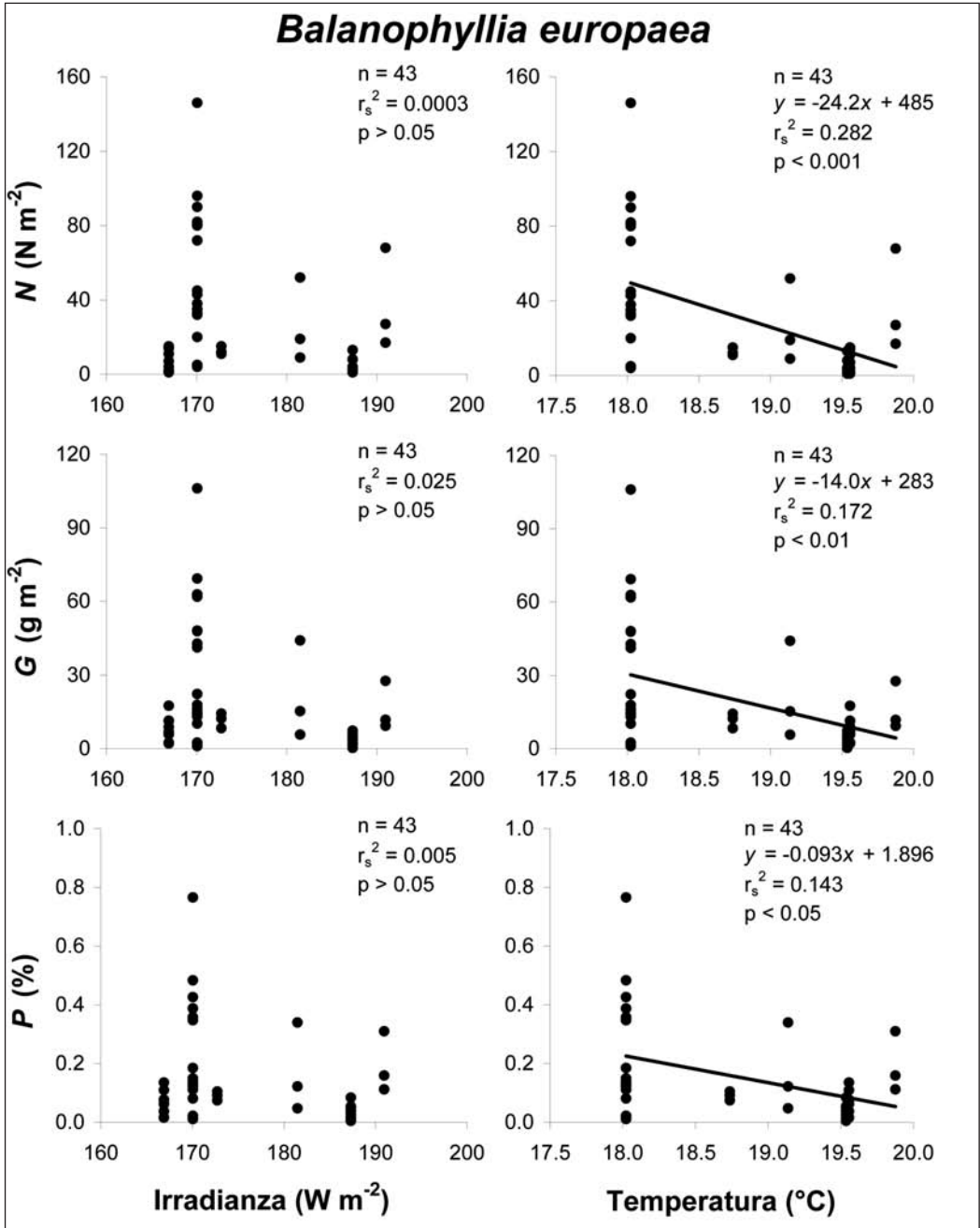


Figura 7: *Balanophyllia europaea*. Variazioni dei parametri di densità di popolazione rispetto all'irradianza solare media annuale e alla temperatura media annuale del mare in superficie. N numero di individui per metro quadrato, G percentuale di copertura del fondo.

In *B. europaea* la densità di popolazione non risultava omogenea tra le popolazioni (Kruskar-Wallis test, correzione di Montecarlo per campioni poco numerosi, $p < 0.001$), mostrando una correlazione negativa con la temperatura (figura 7). In *L. pruvoti* la densità di popolazione era omogenea tra le popolazioni (Kruskar-Wallis test, correzione di Montecarlo per campioni poco numerosi, $p > 0.05$) con un valore medio di $N = 10155 \text{ N m}^{-2}$ (ES = 1317), $G = 2030 \text{ g m}^{-2}$ (ES = 232) $P = 15.4\%$ (ES = 1.4).

Discussione

La differenza rilevata tra le due specie nella relazione tra densità scheletrica e dimensioni del polipo potrebbe essere interpretata in termini di rapporto tra calcificazione ed estensione lineare. All'aumentare delle dimensioni, i polipi di *Balanophyllia europaea* presentano una diminuzione progressiva del tasso di estensione lineare [10] e del tasso di calcificazione (dati non pubblicati; in preparazione). La diminuzione parallela di questi due tassi è in grado di mantenere la densità scheletrica tra valori medi di $0.001\text{-}0.002 \text{ g mm}^{-3}$ indipendentemente dalle dimensioni del polipo, in 4 delle 6 popolazioni studiate (Genova-Portofino, Calafuria, Elba, Scilla). Nelle popolazioni di Palinuro e Pantelleria, il tasso di calcificazione diminuisce meno rapidamente del tasso di estensione lineare (dati non pubblicati), determinando la correlazione positiva rilevata tra densità scheletrica e dimensioni del polipo. In *Leptopsammia pruvoti*, come descritto in diversi altri coralli solitari [7, 10], verosimilmente il tasso di estensione lineare diminuisce all'aumentare delle dimensioni del polipo. La diminuzione della densità scheletrica all'aumentare delle dimensioni del polipo potrebbe essere dovuta ad un decremento del tasso di calcificazione superiore a quello del tasso di estensione lineare. Si stanno pianificando ulteriori studi sui tassi di accrescimento di questa specie mediante tecniche radiologiche e misurazioni sul campo, per chiarire la relazione tra densità scheletrica e dimensione dei polipi.

La differenza nel rapporto biometrico tra gli assi del disco orale riscontrata tra le due specie potrebbe essere correlata allo stress da sedimentazione. La sedimentazione può esercitare diversi effetti negativi sui coralli, impedendo la crescita e la calcificazione [14], interferendo con la respirazione, il nutrimento e la fotosintesi [15], danneggiando i tessuti del polipo [16], abbassando la fecondità e interferendo col pro-

cesso di colonizzazione del substrato [17]. I coralli possono adottare diverse strategie per prevenire questi effetti negativi, ad esempio comportamenti di espulsione del sedimento o forme di crescita resistenti. La forma ovoidale del disco orale è una di queste forme di resistenza, in quanto diminuisce l'area soggetta a sedimentazione e favorisce l'eliminazione del sedimento dalla superficie del polipo [13]. La relazione allometrica tra larghezza e lunghezza del polipo riscontrata in *B. europaea*, determinante una progressiva ovalizzazione del disco orale, potrebbe prevenire i danni causati dalla sedimentazione, che altrimenti occorrerebbero all'aumentare delle dimensioni del polipo [10]. I polipi di *L. pruvoti*, caratterizzati da una progressiva circolarizzazione del disco orale, non necessitano di strategie di resistenza alla sedimentazione, in quanto colonizzano le volte di grotte e anfratti con il polo orale orientato verso il basso.

Le correlazioni tra variabili ambientali e parametri biometrici mostrano un'influenza maggiore della temperatura rispetto all'irradiazione in entrambe le specie. Il fatto che quest'influenza sia molto più marcata in *B. europaea*, specie zooxantellata, rispetto a *L. pruvoti*, specie azooxantellata, suggerisce che l'effetto della temperatura sui parametri biometrici sia mediato dagli effetti della temperatura sulla fotosintesi delle alghe simbionti di *B. europaea*. Nei coralli zooxantellati la fotosintesi favorisce la calcificazione [18] ed entrambi i processi hanno una temperatura ottimale [8, 18]. In *B. europaea*, il forte decremento della densità scheletrica, all'aumentare della temperatura del mare, dipende dall'attenuazione del tasso di calcificazione (dati non pubblicati, in preparazione) che potrebbe derivare da un'inibizione del processo fotosintetico a temperature elevate. In *L. pruvoti*, il debole effetto della temperatura sulla densità scheletrica dipenderebbe dall'assenza delle zooxantelle e quindi del collegamento tra fotosintesi e calcificazione.

La distribuzione spaziale degli adulti è influenzata dal numero di individui prodotti per atto riproduttivo («*offspring*») e dalla capacità di dispersione [19]. Teoricamente, una bassa fecondità associata ad un'elevata capacità di dispersione larvale dovrebbero determinare una bassa densità ecologica delle popolazioni. Al contrario, un'elevata fecondità associata ad una limitata capacità di dispersione larvale comporterebbero un'elevata densità locale delle popolazioni [10]. Nei coralli simbiotici una porzione significativa dell'energia necessaria alla gametogenesi e allo sviluppo embrionale e larvale è fornito dai fotosintati

prodotti dalle zooxantelle [20]. La bassa densità di popolazione in *B. europaea* rispetto a *L. pruvoti* dipenderebbe dalla minore fecondità dei polipi e dalla maggiore capacità di dispersione delle sue larve [10, 11]. Il decremento della densità di popolazione di *B. europaea* all'aumentare della temperatura potrebbe dipendere da una diminuzione della fecondità dei polipi, conseguente ad un decremento dell'efficienza fotosintetica delle zooxantelle simbionti a temperature superiori a quelle ottimali [18], comportante minori risorse energetiche per la gametogenesi [20]. *L. pruvoti*, non avvalendosi del supporto trofico derivante dalla fotosintesi, manterrebbe la densità di popolazione intorno al valore medio rilevato indipendentemente dalla temperatura. Ulteriori studi sulla biologia riproduttiva delle due specie in diverse popolazioni situate lungo un gradiente latitudinale potrebbero chiarire il rapporto tra fecondità dei polipi e temperatura del mare.

Ringraziamenti

Desideriamo ringraziare L. Bortolazzi, M. Ghelia, G. Neto, L. Tomesani, per la preziosa assistenza subacquea nella raccolta dei campioni. I diving center Centro Immersioni Pantelleria, Il Pesciolino, Polo Sub, Sub Maldives, hanno fornito assistenza logistica sul campo nelle stazioni di campionamento. Bologna Scuba Team e Scientific Diving School hanno collaborato alle attività subacquee. Il Marine Science Group (<http://www.marinesciencegroup.org>) ha fornito il supporto scientifico, tecnico e logistico. H.R. Lasker, J. Bilewitch e N. Kirk (State University of New York at Buffalo), hanno fornito preziosi commenti che hanno migliorato la stesura definitiva di questo articolo. La ricerca è stata finanziata dall'Associazione dei Tour Operator Italiani (ASTOI), da Marine & Freshwater Science Group Association (<http://www.msgassociation.net>), dalla donazione Canziani e dal Ministero dell'Istruzione, dell'Università e della Ricerca (MIUR). Gli esperimenti sono conformi alla legislatura italiana corrente.

Bibliografia

- [1] J. A. Kleypas, J. W. McManus, L.A.B. Menez, *Am. Zool.* 1999, 39: 146.
- [2] D. W. Kinsey, P. J. Davies, Carbon turnover calcification and growth in coral reefs. In *Biogeochemical Cycling of Mineral Forming Elements*. Elsevier Press. Amsterdam: 1979.
- [3] R. W. Grigg, *Coral Reefs* 1982, 1: 29.
- [4] J.P. Carricart-Ganivet, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2004, 302: 249.
- [5] R.E. Dodge, G.W. Brass, *Bull. Mar. Sci.* 1984, 34: 288.
- [6] R.W. Grigg, *Proc. 4th Int. Coral Reef Symp.* 1981, 1: 687.
- [7] S. Goffredo, N.E. Chadwick-Furman, *Mar. Biol.* 2003, 142: 411.
- [8] S.A. Howe, A.T. Marshall, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2002, 275: 63.
- [9] H. Zibrowius, *Mem. Inst. Oceanogr. (Monaco)* 1980, 11: 1.
- [10] S. Goffredo, G. Mattioli, F. Zaccanti, *Coral Reefs* 2004, 23: 433.
- [11] S. Goffredo, S. Arnone, F. Zaccanti, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2002, 229: 83.
- [12] S. Goffredo, J. Radeti?, V. Airi, F. Zaccanti, *Mar. Biol.* 2005, 147: 485.
- [13] B.W. Hoeksema, *Neth. J. Zool.* 1991, 41: 112.
- [14] D.K. Hubbard, *Coral Reefs* 1986, 5: 117.
- [15] G.J. Telesnicki, W.M. Goldberg, *Bull. Mar. Sci.* 1995, 57: 527.
- [16] C.S. Rogers, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1990, 62: 185.
- [17] F.T. Te, *Coral Reefs* 1992, 11: 131.
- [18] F.A. Al-Horani, *Sci. Mar.* 2005, 69: 347.
- [19] T.P. Hughes, A.H. Baird, E.A. Dinsdale, N.A. Moltschanowskyj, M.S. Pratchett, J.E. Tanner, B.L. Willis, *Ecology* 2000, 81: 2241.
- [20] B. Rinkevich, *Mar. Biol.* 1989, 101: 259.