

La ultraestructura de espermatozoides y su valor en la sistemática de Scleractinia (Cnidaria: Anthozoa)

S.C.C. Steiner

Institute for Tropical Marine Ecology, Worcester, N.Y. 12197-0430, U.S.A.

(Rec. 25-VII-1997. Rev. 25-II-1998. Acep. 5-V-1998)

Abstract: The value of sperm ultrastructure in scleractinian systematics was reviewed and reevaluated with the first information about *Montastraea cavernosa* and *Eusmilia fastigiata*. While it is possible to identify and distinguish higher taxonomic groups such as the order Scleractinia and the sub-order Archaeocoeniina based on sperm morphology, limitations exist in lower taxa of other sub-orders. For example, species from different families or genera that share the same sexual character (hermaphroditic or dioecious) are very similar in their sperm morphology. This was reconfirmed by the ultrastructural examination of *M. cavernosa* which has a sperm type only found in dioecious species and which does not resemble the spermatozoa of its hermaphroditic congener *M. faveolata*. It is suggested that *E. fastigiata* is dioecious based on its sperm type which was found to be the same as that of *M. cavernosa*.

Key words: Scleractinia, spermatozoa, systematics, *Montastraea cavernosa*, *Eusmilia fastigiata*.

Inicialmente, la filogenia de los escleractinios fue reconstruida a partir de las características del exoesqueleto de carbonato de calcio producido por estos animales. La forma de crecimiento de las colonias y los detalles morfológicos de los cálices son las principales características usadas en estos estudios. Este método culminó en trabajos como el de Wells (1956) que presenta un árbol filogenético de los escleractinios y que fue el más usado en las últimas décadas. Entre los tejidos blandos, los nematocistos y los espermatozoides son los que tienen suficiente complejidad estructural para ser utilizados en comparaciones sistemáticas. Schmidt y Zissler (1979) fueron los primeros en estudiar la ultraestructura de los espermatozoides para reconstruir la filogenia de la Clase Anthozoa confirmando los resultados de trabajos anteriores, con base en la ultraestructura de nematocistos (Schmidt 1972). Aunque hasta entonces no se había hecho un estudio extenso de los

espermatozoides del orden Scleractinia, era probable que los espermatozoides también tuvieran características celulares que fueran una herramienta para la sistemática y filogenia de corales, como en otros metazoarios (Wirth 1984). Harrison (1985, 1988) fue el primero en comparar la espermio-morfología de escleractinios en Australia, mientras que Steiner (1991, 1993) investigó escleractinios del Caribe. El único estudio sobre especies del Pacífico oriental fue hecho por Steiner y Cortés (1996).

La complejidad y diversidad estructural de los espermatozoides de escleractinios descrita por Harrison (1988) y Steiner (1993) muestra que existen más de un tipo de espermatozoide. Se distinguen por las proporciones de la cabeza y la parte central, la forma del núcleo, y por la presencia y el arreglo de organelas. Cada tipo de espermatozoide podría representar un taxón distinto. Sin embargo, la morfología del espermatozoide no solo es influida por la genética

como también por el modo reproductivo (Afzelius 1979), y la reproducción sexual de escleractinios es muy diversa. Existen especies hermafroditas y otras dióicas, y especies con fertilización externa y otras con fertilización interna (Fadlallah 1983, Harrison y Wallace 1990). Para determinar el valor de la ultraestructura de espermatozoides en la sistemática, fue necesario buscar co-ocurrencias de ciertos tipos de espermatozoides con ciertos tipos de sexualidad o grupos taxonómicos bien definidos. Los principales resultados fueron: 1) Espermatozoides de especies hermafroditas pueden ser distinguidos de los de especies dióicas por la morfología de sus núcleos (Harrison 1985, Steiner 1991). Especies hermafroditas tienen núcleos ovoídes, pentagonales o en forma de bala, mientras que especies dióicas tienen núcleos cónicos caracterizados por su punta electrono-translúcida. Además, los espermatozoides de especies hermafroditas muestran una mayor diversidad estructural que los de especies dióicas. De las 47 especies de coral examinadas por microscopía electrónica de transmisión, 16 son dióicas y con solo una excepción tienen el mismo tipo de espermatozoide (Steiner y Cortés 1996), independientemente de su relación taxonómica. Esto indica que la sexualidad tiene cierta influencia sobre la ultraestructura de espermatozoides en corales y que es difícil identificar algunos taxa bajos por su espermio - morfología. Alternativamente, existe la posibilidad de determinar la sexualidad de una especie según la morfología de sus espermatozoides. 2) La más clara identidad taxonómica es aparente en el suborden Archaeocoeniina, incluyendo Acroporidae, Astrocoeniidae y Pocilloporidae, comparado a otros subórdenes de los escleractinios (Steiner y Cortés 1996). La morfología de espermatozoides de Archaeocoeniina no ocurre en otros grupos. 3) *Siderastrea siderea* tiene espermatozoides con núcleos esféricos (Steiner 1991) que no se han visto en otros representantes de Siderastreaeidae o Fungiina, ni en otros subgéneros. Esto indica que tal vez *Siderastrea* merece estar en un taxón fuera de los Fungiina, como han sugerido Roniewicz y Morycowa (1993).

En esta publicación se presenta la ultraes-

tructura de *Montastraea cavernosa* (Linnaeus 1767), Faviidae, que es dioica (Szmant 1986, 1991) y de *Eusmilia fastigiata* (Pallas 1766), Caryophylliidae, con una sexualidad desconocida. *M. cavernosa* libera espermia y óvulos al ambiente marino donde se realiza la fertilización. Su congénere *M. faveolata* (Ellis y Solander 1786), también tiene una fertilización externa pero es hermafrodita (Szmant 1986, Weil y Knowlton 1994) y caracterizado por espermatozoides con núcleos cónicos (Steiner 1991; ver nota en p. 134).

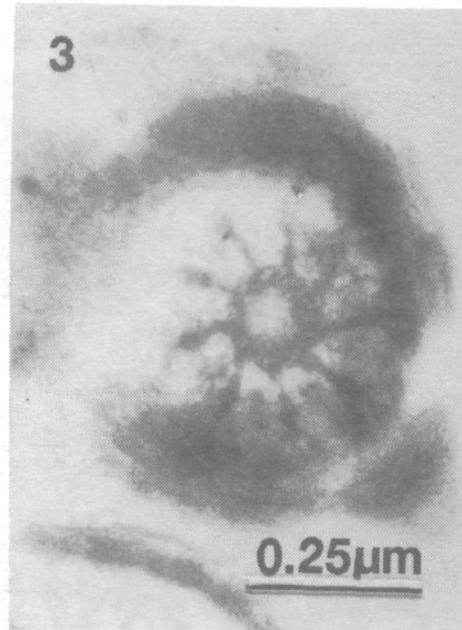
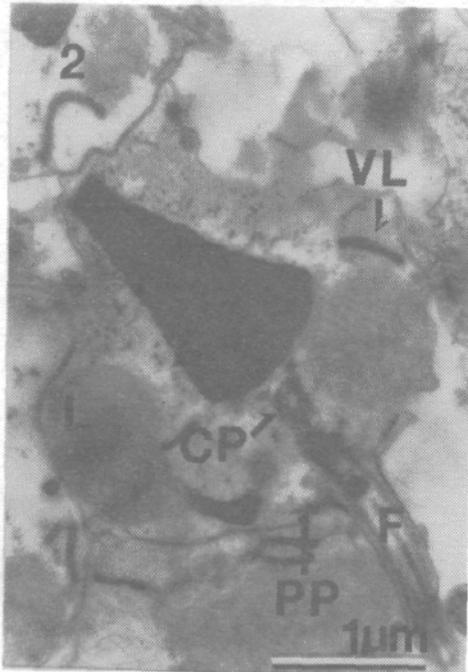
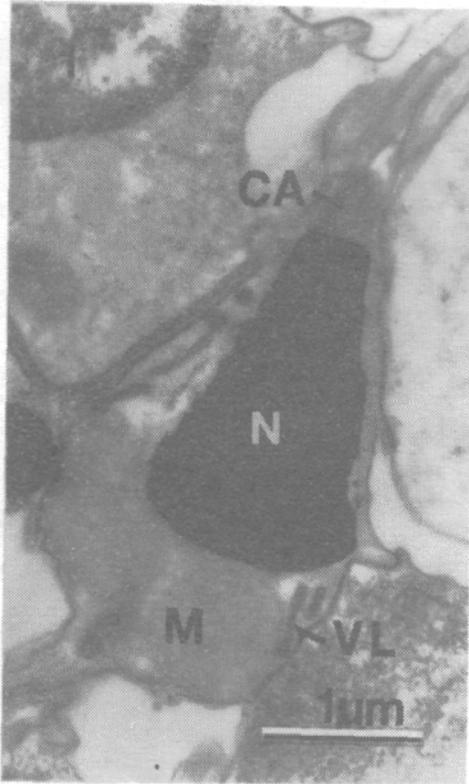
De *E. fastigiata* se sabe que el desove se realiza a través de un poro apical en sus tentáculos (Steiner 1995). Con los nuevos datos ultraestructurales se evalúa si la espermio-morfología del género *Montastraea* es taxono-específica, aumentando su valor en la sistemática de Faviidae, o si es más influida por la sexualidad de sus especies. Además, se presenta una indicación en cuanto al tipo de sexualidad de *E. fastigiata* con base en la estructura de sus espermatozoides.

MATERIALES Y MÉTODOS

Muestras de *M. cavernosa* y de *E. fastigiata* proveniente del Archipiélago de San Blas, Panamá, fueron recolectadas en agosto, 1993. El tiempo de la colecta fue elegido según los ciclos reproductivos de *M. cavernosa* de Puerto Rico descritos por Szmant (1986, 1991). Aunque el ciclo reproductivo de *E. fastigiata* es desconocido, también se recolectaron muestras de esta especie durante el mismo tiempo.

Muestras de *M. cavernosa* con aproximadamente 3 cm² de tejido y pólipos enteros de *E. fastigiata* se fijaron en 3% glutaraldehído por 2-3 h antes de extraer las gónadas que subsecuentemente fueron conservadas en amortiguador de fosfato para el transporte al laboratorio. Allí las gónadas fueron preparadas para microscopía electrónica según Steiner (1991).

Secciones de tejido, de 65-70 nm de grueso, preparadas con un ultra-microtomo, fueron teñidas con acetato de uranilo (30min) y citrato de plomo (5 min) y examinadas con un micros-

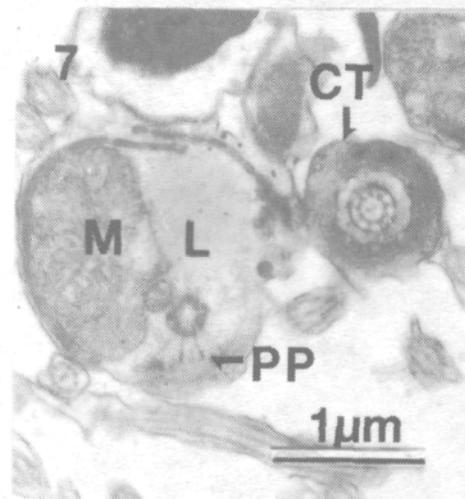
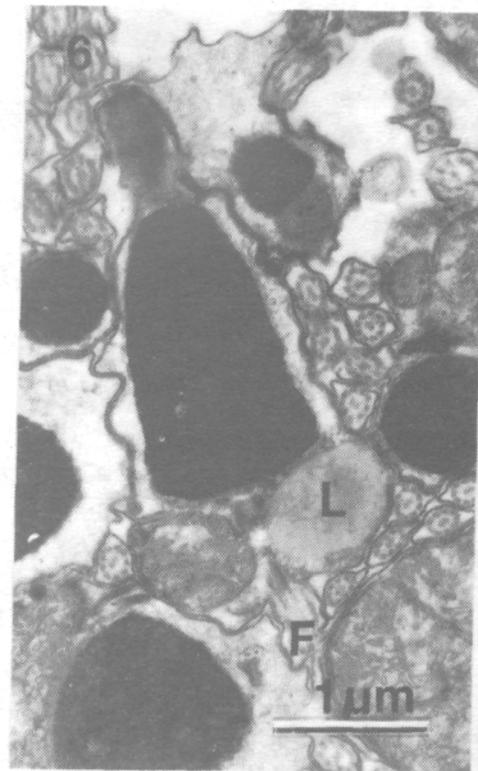
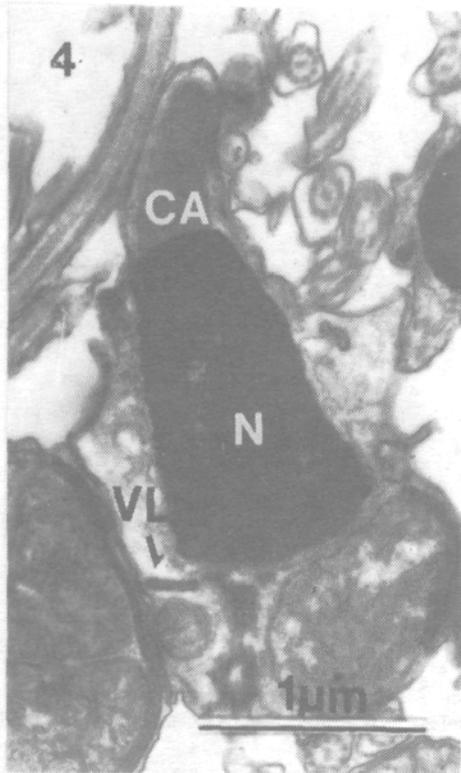


Figs. 1-3. Espermatozoides de *M. cavernosa*. Fig. 1 y 2 secciones sagitales mostrando capa apical CA, complejo centriolar CC, centriolo distal CD, centriolo proximal CP, flagelo F, vesícula de lípido L, mitocondrias M, núcleo N, proceso pericentriolar PP, vesícula lamelar VL. Fig. 3 sección transversal de centriolo distal con procesos pericentriolares.

cópio electrónico de transmisión. Las principales características que se analizaron en los espermatozoides fueron: la morfología, el tamaño y el arreglo de organelas como el núcleo, el complejo centriolar, las mitocondrias, las vesículas lamelares y las vesículas de lípidos. Finalmente, se junto la información existente sobre los espermatozoides de escleractinios para determinar co-ocurrencias de estructuras y taxa específicos o de estructuras y características reproductivas.

RESULTADOS

Los espermatozoides de *M. cavernosa* y *E. fastigiata* tienen el mismo tipo de diseño. Este tiene la forma de un cono con una altura de aproximadamente 4.5 μ m y un diámetro de aproximadamente 2 μ m en su base (Fig. 1, 4 y 6). El núcleo tiene material electrono-translú-



Figs. 4-7. Espermatozoides de *E. fastigiata*. Fig. 4-5 Secciones sagitales de espermatozoides de *E. fastigiata*. Simbología igual que en Fig. 1-3. Fig. 7 Sección transversal de la parte central y la parte proximal de un flagelo.

cido en su parte apical (capa apical) y es aproximadamente 3 μ m de alto con una base de aproximadamente 1.5 μ m de diámetro. (1 y 4). Con un mínimo de citoplasma rodeando el núcleo, la forma del núcleo dicta la forma del resto de la célula.

La base del núcleo tiene una depresión o fosa. A esta depresión llega un proceso proveniente del centriolo proximal, así conectando el complejo centriolar con el núcleo (Fig. 2 y 5). El centriolo proximal por su parte está conectado con el centriolo distal por una estructura fibrilar. El complejo centriolar se encuentra en una posición de eje longitudinal en el espermatozoide. Procesos peri-centriolares conectan la base del centriolo distal con la membrana interior de la célula. Estos procesos se dividen dicotómicamente hacia las membranas (Fig. 2, 3 y 7). La base del flagelo es rodeada por un cuello terminal de membranas de la célula (Fig. 5 y 6). Las mitocondrias, parcialmente fusionadas, que se encuentran entre el complejo centriolar y la membrana del espermatozoide, llenan la parte central de la célula junto con una vesícula de lípido (0.3 μ m diámetro) y el complejo centriolar (Fig. 2, 6 y 7). Yuxtapuestas al interior de la membrana de la célula se encuentran lamelas, que encierran las organelas de la parte central del espermatozoide (Fig. 1, 2, 4 y 7).

DISCUSIÓN

Espermatozoides en *Montastraea* (Faviiidae): El tipo de espermatozoide descrito aquí para *M. cavernosa* se distingue por la presencia de una capa apical, mitocondrias fusionadas y una vesícula de lípido (Fig. 8). Este conjunto fue descrito para otros representantes de los Faviiidae como *Diploastrea heliopora* (Harrison, 1986) y *Cladocora caespitosa* (Schmidt y Zissler, 1979). Todas estas especies son dióicas. Subsecuentemente, la morfología de los espermatozoides parece estar más influida por su sexualidad que por su pertenencia a un género específico. Esto es demostrado por el hecho que espermatozoides del congénere hermafrodita *M. faveolata* descritos por Steiner (1991),

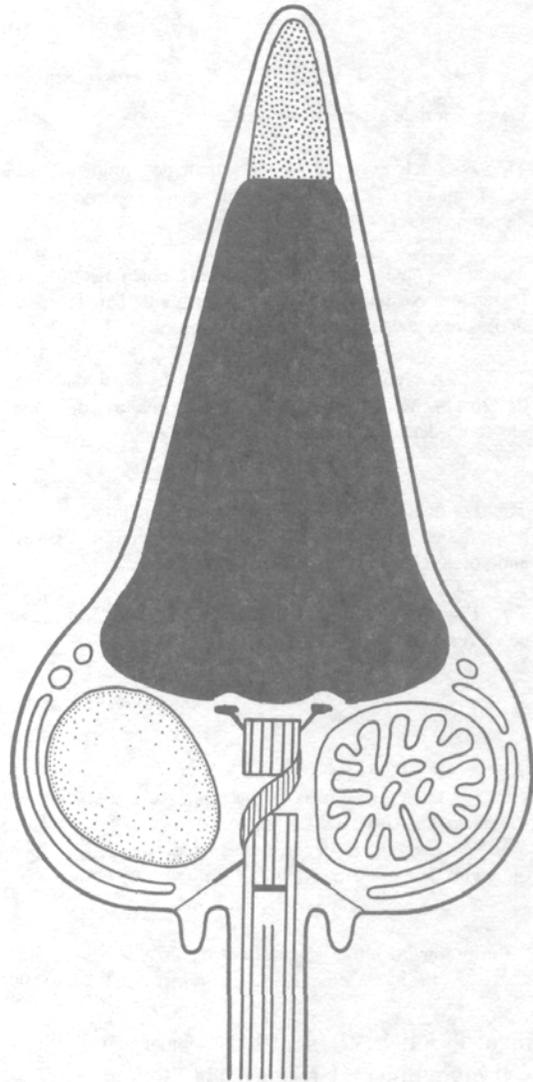


Fig. 8. Arreglo de organelas en espermatozoides de *M. cavernosa* y *E. fastigiata*

son diferente a los de *M. cavernosa*. Entonces no es posible identificar el género *Montastraea* de otros Faviiidae, solo con base en la presencia, la forma y el arreglo de organelas de sus espermatozoides.

Esta limitación persiste a través de varias familias y subórdenes. El tipo de espermatozoide descrito para *M. cavernosa* (tipo E en Cuadro 1) también ocurre en Agariciidae y Fungiidae, suborden Fungiina (Harrison 1988, Steiner y Cortés 1996); Rhizangiidae, Faviina (Sz-

CUADRO 1

Tipos de espermatozoides según el arreglo de organelas

Descripción de espermatozoide	Especies
Tipo A - núcleo esférico, vesículas apicales, mitocondrias separadas, una capa de lamelas electrónicas rodeando organelas de parte central	<i>Porites astreoides</i> , <i>Favia fragum</i> ⁴
Tipo B - núcleo esférico, vesículas apicales, mitocondrias fusionadas, vesículas de lípido, una capa de lamelas electrónicas rodeando organelas de parte central	<i>Siderastrea sidera</i> ⁴
Tipo C - núcleo pentagonal, mitocondrias separadas, vesículas de lípido tamaño variable, varias capas de vesículas electrónicas rodeando la base del núcleo	<i>Caulastrea furcata</i> , <i>Favia abdita</i> , <i>Goniastrea favulus</i> , <i>G. aspera</i> , <i>Platygyra daedala</i> , <i>Pectinia alcornis</i> , <i>Mycidium elephantotus</i> , <i>Galaxea fascicularis</i> ³ , <i>Diploria strigosa</i> , <i>Mussa angulosa</i> ⁴
Tipo D - núcleo pentagonal, mitocondrias fusionadas, vesículas pequeñas de lípido, una capa de vesículas electrónicas rodeando organelas de parte central	<i>Montastraea faveolata</i> , <i>M. franksi</i> ^{4,6}
Tipo E - núcleo cónico con capa apical, mitocondrias fusionadas, vesículas de lípido, una capa de vesículas electrónicas rodeando organelas de parte central	<i>Cladocora caespitosa</i> ¹ , <i>Astrangia danae</i> ² , <i>Fungia fungites</i> , <i>F. scabra</i> , <i>Diploastrea heliopora</i> , <i>Goniopora lobata</i> , <i>Euphyllia divisa</i> , <i>Physogyra lichtensteini</i> , <i>Turbinaria peltata</i> , <i>T. mesenterina</i> , <i>T. bifrons</i> , <i>Heteropsammia cochlea</i> ³ , <i>Dendrogyra cylindrus</i> ⁴ , <i>Pavona gigantea</i> ⁵ , <i>Montastraea cavrenosa</i> , <i>Eusmilia fastigiata</i> ⁶
Tipo F - núcleo en forma de bala, con capa apical en algunos <i>Acropora</i> de Australia, mitocondrias fusionadas, vesículas de lípido, varias capas de vesículas electrónicas rodeando organelas de parte central	<i>Acropora latistellata</i> , <i>A. tenuis</i> , <i>A. formosa</i> , <i>A. hyacinthus</i> , <i>A. valida</i> , <i>A. digitifera</i> , <i>A. millepora</i> , <i>A. pulchra</i> , <i>A. nobilis</i> , <i>A. microphthalma</i> , <i>A. alseyi</i> , <i>A. longicyanthus</i> , <i>A. florida</i> , <i>Montipora digitata</i> , <i>M. angulata</i> ³ , <i>Acropora cervicornis</i> ⁴ , <i>Pocillopora damicornis</i> ⁵

La información ultraestructural es de las siguientes fuentes: ¹Schmidt y Zissler (1979), ²Szmant-Froelich *et al.* (1980), ³Harrison (1988), ⁴Steiner (1993), ⁵Steiner and Cortés (1996), ⁶Steiner (este estudio).

mant-Froelich *et al.* 1980); Caryophylliidae, Caryophylliina (Harrison 1988, Steiner este estudio); Meandrinidae, Meandriina (Steiner 1993) y Dendrophylliidae, Dendrophylliina (Harrison 1988). Con la excepción de *E. fastigiata* se conoce la sexualidad de estas especies y todas son dióicas (Cuadro 2).

Espermatozoides en *Eusmilia* (Caryophylliidae): Como único miembro de su género no es posible elucidar que fuerte es la identidad de este grupo en términos espermio-morfológicos. Las especies dióicas *Euphyllia divisa* y *Physogyra lichtensteini*, ambas Caryophylliidae, examinadas por Harrison (1988), comparten el mismo tipo de espermatozoide con *E. fastigiata*. Se sugiere que *E. fastigiata*

también es dióica porque su tipo de espermatozoide solo se ha encontrado en especies dióicas (Cuadro 2).

El valor de los espermatozoides para la sistemática de Scleractinia: Con los nuevos datos de *M. cavernosa* se reconfirma que corales dióicos de diferentes familias y subórdenes tienen espermatozoides similares. Los corales hermafroditas tienen varios tipos de espermatozoides pero, con la excepción de espermatozoides de Pocilloporidae y Acroporidae, Archaeocoeniina, tampoco representan familias ni subórdenes distintos. A menos que la sexualidad misma tenga valor en la sistemática (Charnov 1982 y Harrison 1986), con la metodología utilizada aquí, los espermatozoides sirven de ca-

racterísticas diagnósticas solo para altos niveles taxonómicos. Posiblemente se puede distinguir taxa bajos usando morfometría detallada. Sin embargo, sería muy difícil asegurar que diferentes investigadores produzcan datos comparables. El procesamiento de muestras para la microscopía electrónica de transmisión incorpora varias fuentes de error afectando las dimensiones de las estructuras examinadas.

A pesar de sus limitaciones, el estudio de los espermatozoides de escleractinios ha ofrecido las siguientes visiones sobre la sistemática de este grupo; 1) Simapomorfias de Corallimorpharia y Scleractinia confirman la cercana relación filogenética de estos ordenes (Schmidt y Zissler 1979). 2) Los escleractinios mantienen una identidad espermo-morfológica que sugiere que son monofiléticos (compare Schmidt y Zissler 1979, Harrison 1988, Steiner 1993, Veron *et al.* 1996). 3) El subórden mejor definido es Archaeocoeniina con espermatozoides sinapomórficos en Acroporidae y Pocilloporidae. 4) Las familias mejor definidas son Acroporidae, Pocilloporidae y Dendrophylliidae (vea Harrison 1988, Steiner 1993, Steiner y Cortés 1996). 5) La ocurrencia de ciertos tipos de espermatozoides en varias familias de Fungiina, Faviina, Caryophylliina y Dendrophylliina puede ser interpretado como la indicación de una relación cercana entre estos grupos. 6) Grupos con una afiliación mal definida como Siderastreidae y Poritidae (Veron *et al.* 1996) tienen espermatozoides anómalas. Esto apoya la necesidad de estudios adicionales para clarificar la posición o pertenencia de estos taxa y la validez del grupo Faviina en su presente composición, como han sugerido Veron *et al.* (1996).

En fin, ninguna característica morfológica por si misma es suficiente para elucidar la sistemática de los escleractinios (Lang 1984). Junto con los datos clásicos sobre el esqueleto (Wells 1956), estructuras celulares de nematocistos (Pires y Pitombo 1992), datos moleculares (Knowlton *et al.* 1992, Veron *et al.* 1996), datos reproductivos (Szmant 1986), experimentos de hibridización (Miller y Babcock 1997) y los estudios de comportamiento (Lang

CUADRO 2

Número de especies examinadas en cada familia, sus características reproductivas y el tipo de espermatozoide (letras según Cuadro 1)

	HFE	HFI	DFE	DFI
ARCHAEOCOENIINA				
Acroporidae	15 F	-	-	-
Pocilloporidae	2 F	-	-	-
Astrocoeniidae	-	-	-	-
FUNGIINA				
Siderastreidae	-	-	1 B	-
Agariciidae	-	-	1 E	1 E
Micrabaciidae	-	-	-	-
Fungiacyanthidae	-	-	-	-
Fungiidae	-	-	-	2E
FAVIINA				
Anthemiphyllidae	-	-	-	-
Rhizangiidae	-	-	1 E	-
Pectiniidae	2 C	-	-	-
Mussidae	1 C	-	-	-
Faviidae	7 C, 2 D	1 A	3 E	-
Trachyphyllidae	-	-	-	-
CARYOPHYLLIINA				
Caryophylliidae	-	-	-	-
Parasimiliidae	-	-	-	-
Turbinoliidae	-	-	-	-
Cuyniidae	-	-	-	-
MEANDRIINA				
Oculinidae	-	-	-	-
Meandrinidae	-	-	1 E	-
PORITIINA				
Poritidae	-	1 A	-	1E
DENDROPHYLLIINA				
Dendrophylliidae	-	-	4E	-

La información sobre el modo reproductivo de las especies, es de los mismos autores mencionados en el Cuadro 1. HFE hermafrodita con fertilización externa, HFI hermafrodita con fertilización interna, DFE dióico con fertilización externa, DFI dióico con fertilización interna. Galaxea fascicularis tiene una sexualidad con hembras y pseudohermafroditas (Harrison 1988) y no está incluida en esta lista

1973, Weil y Knowlton 1994), los espermatozoides son una parte complementaria de un análisis multi-característico que es el único modo de descifrar la sistemática y filogenia de los escleractinios. Este tipo de investigación no solo tienen importancia en la ciencia pura, sino que indirectamente es esencial para el monitoreo del estado de arrecifes coralinos. Sin una sistemática clara y una taxonomía bien definida, documentaciones sobre la diversidad y abundancia de "especies" tienen poco valor.

NOTA

1 Tres morfos de *Montastrea annularis* (Goreau, 1959) fueron reintroducidos como las especies *Montastraea annularis* (Ellis y Solander, 1786), *M. faveolata* (Ellis y Solander, 1786) y *M. franksi* (Gregory, 1895) con la ortografía original del género por Weil y Knowlton (1994). Todas las muestras de *Montastrea annularis* examinadas en Steiner (1991) son del morfo "massive" en Van Veghel y Bak (1993) y sinonimizado con *Montastraea faveolata* en Weil y Knowlton (1994). Estudios del autor, no publicados, de *Montastraea franksi* han revelado que no aparecen diferencias mayores entre los espermatozoides de *M. franksi* y *M. faveolata*.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco la invitación al Smithsonian Tropical Research Institute de N. Knowlton y la cooperación de J. Christy, R. Robertson, U. Stober y L. Weight durante mis investigaciones en Panamá. W. Klepal generosamente ofreció el uso del laboratorio de microscopía electrónica en el Departamento de Zoología de la Universidad de Viena para la finalización de este proyecto. Las revisiones críticas de J. Cortés mejoraron mucho el manuscrito.

RESUMEN

Se revisó y reevaluó el valor de la ultraestructura de espermatozoides para la sistemática de los escleractinios con la primera información sobre *Montastraea cavernosa* y *Eusmilia fastigiata*. Es posible identificar y distinguir grupos taxonómicos mayores como el orden Scleractinia y el suborden Archaeocoeniina con base en la morfología de los espermatozoides pero existen limitaciones en grupos taxonómicos menores de otros subórdenes entre los corales. Así persiste una gran similaridad entre los espermatozoides de especies perteneciendo a diferentes familias o géneros pero con una sexualidad común (hermafrodita o dióica). Esto es reconfirmado a través del examen ultraestructural de *M. cavernosa* que comparte el mismo tipo morfológico de espermatozoide con otras especies dióicas, y que es diferente a los espermatozoides de su congénere hermafrodita *M. faveolata*. Se sugiere que la sexualidad de *E. fastigiata* es dióica porque tiene el mismo tipo de espermatozoide encontrado en *M. cavernosa*.

REFERENCIAS

- Afzelius, B.A. 1979. Sperm structure in relation to phylogeny in lower metazoa. p. 234-256. In Fawcett D.W. & J.M. Bedford (eds). The Spermatozoon, Urban & Schwarzenberg, Baltimore.
- Charnov, E.L. 1982. The theory of sex allocation. Princeton University. New Jersey. 355 p.
- Fadlallah, Y.H. 1983. Sexual reproduction, developmental and larval biology in scleractinian corals. Coral Reefs 2:129-150.
- Harrison, P.L. 1985. Sexual characteristics of scleractinian corals: Systematical and evolutionary implications. Proc. 5th Int. Coral Reef Cong., Tahiti, 4:337-342.
- Harrison, P.L. 1988. Comparative ultrastructure of scleractinian spermatozoa and its evolutionary implications. Ph.D. Doctoral Thesis, James Cook University of North Queensland, Townsville.
- Goreau, T. F. 1959. The ecology of Jamaican coral reefs I. Species composition and zonation. Ecology 40: 67-90.
- Harrison, P.L. & C.C. Wallace. 1990. Reproduction, dispersal and recruitment of scleractinian corals, pp133-207. In Z. Dubinzy (ed) Ecosystems of the World 25. Coral Reefs. Elsevier Science Publishers, Amsterdam.
- Knowlton, N., E. Weil, L. Weigh & H.M. Guzmán. 1992. Sibling species in *Montastraea annularis*, coral bleaching and the coral climate record. Science 225:330-333.
- Lang, J. 1973. Interspecific aggression by scleractinian corals. 2. Why the race is not only to the swift. Bull. Mar. Sci. 23:260-279.
- Lang, J. 1984. Whatever works: The variable importance of skeletal and non-skeletal characters in scleractinian taxonomy. Paleontogr. Am. 54:18-44.
- Miller, K. & R. Babcock. 1997. Conflicting morphological and reproductive species boundaries in the coral genus *Platygyra*. Biol. Bull. 192:98-110.
- Pires, D.O. & F.B. Pitombo. 1992. Cnidaria of the Brazilian Mussidae (Cnidaria:Scleractinia) and their value in taxonomy. Bull. Mar. Sci. 51:231-144.
- Roniewicz, M. & E. Morycowa. 1993. Evolution of the Scleractinia in the light of microstructural data. Cour. Forsch. Inst. Senckenberg 164:233-240
- Schmidt, H. 1972. Die Nesselkapseln der Anthozoen und ihre Bedeutung für die phylogenetische Sytematik. Helgol. Wiss. Meeresunters. 23:422-458.
- Schmidt, H. & D. Zissler. 1979. Die Spermien der Anthozoen und ihre phylogenetische Bedeutung. Zoologica 44(129):1-98.

- Steiner, S.C.C. 1991. Sperm morphology of scleractinians from the Caribbean: 131-135. En: Williams R.B., Cornelius P.F.S., Hughes R.G., Robson E.A. (eds) *Coelenterate Biology, recent research on Cnidaria and Ctenophora*, Kluwer, Dordrecht.
- Steiner, S.C.C. 1993. Comparative ultrastructural studies on scleractinian spermatozoa (Cnidaria, Anthozoa). *Zoomorphology* 113:129-136.
- Steiner, S.C.C. 1995. Spawning in scleractinian corals from Puerto Rico (West Indies). *Bull. Mar. Sci.* 56:900-902.
- Steiner, S.C.C. & J. Cortés 1996. Spermatozoan ultrastructure of scleractinian corals from the eastern Pacific: Pocilloporidae and Agariciidae. *Coral Reefs* 15:143-147.
- Szmant, A.M. 1986. Reproductive ecology of Caribbean reef corals. *Coral Reefs* 5:43-54.
- Szmant, A.M. 1991. Sexual reproduction by Caribbean reef corals *Montastrea annularis* and *M. cavernosa*. *Mar Ecol. Prog. Ser.* 74:13-24.
- Szmant-Froelich, A., P. Yevich & M.E.Q. Pilson. 1980. Gametogenesis and early development of the temperate coral *Astrangia danae* (Anthozoa: Scleractinia). *Biol. Bull.* 158:257-265.
- Van Veghel, M.L.J. & R.P.M. Bak. 1993. Intraspecific variation of a dominant reef building coral *Montastrea annularis*: genetic, behavioral and morphometric aspects. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 92:225-265.
- Veron, J.E.N., D.M. Odorico, C.A. Chen & D.J. Miller. 1996. Reassessing evolutionary relationships of scleractinian corals. *Coral Reefs* 15:1-9.
- Weil, E. & N. Knowlton. 1993. A multi-character analysis of the Caribbean coral *Montastraea annularis* (Ellis & Solander 1786) and its two sibling species *M. faveolata* (Ellis & Solander, 1786) and *M. franksi* (Gregory, 1895). *Bull. Mar. Sci.* 55:151-175.
- Wells, J. 1956. Scleractinia. En Moore R.C. (ed) *Treatise on Invertebrate Paleontology*, 328-444. In Pt. F. Coelenterata. Geol. Soc. America, Univ. of Kansas, Lawrence.
- Wirth, U. 1984. Die Struktur der Metazoen-Spermien und ihre Bedeutung für die Phylogenie. *Verh. naturwiss. Ver. Hamburgo*, 27:295-372.