

TINGKAH LAKU MEMIJAH KARANG *Acropora nobilis* DAN *Pocillopora verrucosa* DI TERUMBU KARANG TROPIS PULAU BARRANGLOMPO, MAKASSAR

Spawning behaviour of *Acropora nobilis* and *Pocillopora verrucosa* in coral reefs of Barranglompo Island, Makassar

Chair Rani¹ & Jamaluddin Jompa²

^{1,2}Fakultas Ilmu Kelautan dan Perikanan Unhas, Makassar

Diterima: 19 Oktober 2005; Disetujui: 12 November 2005

ABSTRACT

Some studies have explored coral sexual reproduction behaviour, but not such studies being reported from Indonesia. This research was intended to investigate the spawning behaviour of *Acropora nobilis* and *Pocillopora verrucosa* at Barranglompo Island, Makassar. Divergences were made at night to record spawning behaviour directly (*in situ* observation) through one moon cycle. The results showed that both species were known as simultaneously hermaphrodite spawners, however they performed different spawning behaviour. *A. nobilis* released its gametes in one package of egg-sperm bundles, whereas *P. verrucosa* released freely and separately between eggs and sperms in 3 patterns: (i) polyp which solely released sperms; (ii) polyp which solely released eggs; and (iii) polyp which released both sperms and eggs.

Keywords: spawning behaviour, *Acropora nobilis*, *Pocillopora verrucosa*, Barranglompo Island

PENDAHULUAN

Pemijahan masal tahunan karang skleraktinia, seperti yang terpantau di Great Barrier Reef (GBR) adalah suatu fenomena alam yang spektakuler; meliputi 130 spesies yang berpijah secara bersamaan dalam beberapa hari setelah purnama di akhir musim semi dan tercatat lebih dari 30 spesies memijah pada jam dan malam yang sama dalam suatu lokasi (Babcock *et al.*, 1986; Willis *et al.*, 1985). Pemijahan multispesies karang di daerah tropik untuk pertamakalinya dilaporkan dari Singapura (Guest *et al.*, 2002) dan menunjukkan bahwa fenomena yang luar biasa ini menjadi suatu ciri dari terumbu karang tropik dengan fluktuasi lingkungan yang kecil (Baird and Babcock, 2000; Guest *et al.*, 2002).

Tingkah laku pemijahan pada karang memperlihatkan suatu variasi baik antara kelompok spesies maupun antara karang yang memiliki cara reproduksi yang berbeda. Khusus untuk karang yang *brooding* (mengerami), informasi mengenai tingkah laku reproduksinya masih sedikit (Harrison and Wallace, 1990). Sementara informasi yang banyak dikumpulkan berasal dari spesies karang yang memijah (*spawning*) seperti yang dilaporkan oleh Babcock *et al.* (1986) pada pemijahan masal karang di GBR yang memperlihatkan keragaman dalam tingkah laku reproduksinya.

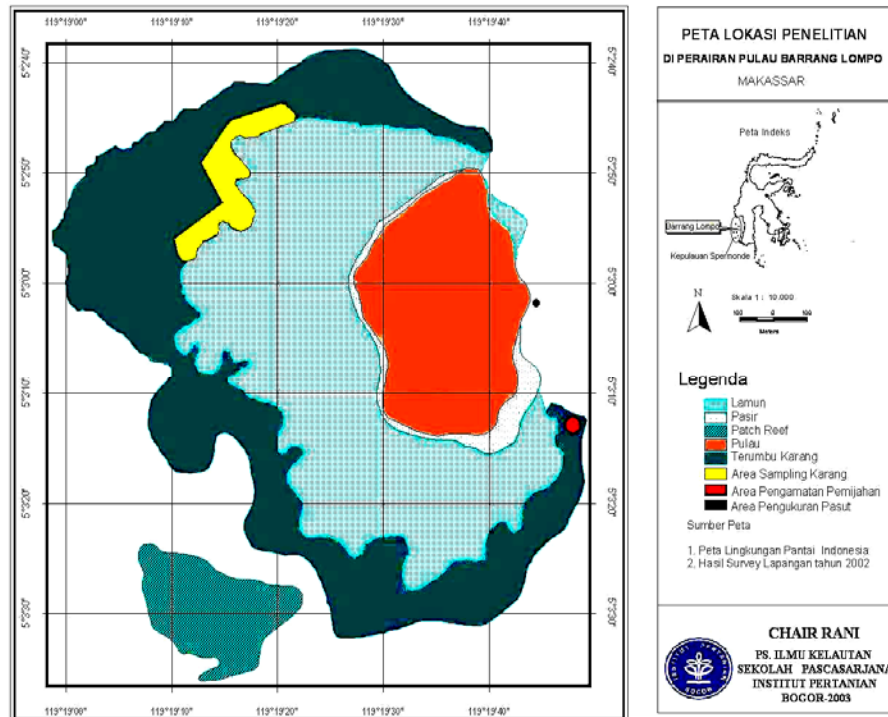
¹Contact person: Dr. Ir. Chair Rani, MSi.
Jurusan Ilmu Kelautan, Fakultas Ilmu Kelautan dan Perikanan, Universitas Hasanuddin
Jl. Perintis Kemerdekaan Km 10 Tamalanrea, Makassar 90245
Telp/fax. (0411) 587 000; e-mail: erickch_rani@yahoo.com

Informasi mengenai tingkah laku reproduksi karang di Indonesia ataupun di Asia Tenggara belum pernah dilaporkan. Oleh karena itu penelitian ini dirancang untuk mengetahui tingkah laku reproduksi karang-karang yang bereproduksi dengan cara memijah (*spawning*), yaitu pada jenis *Acropora nobilis* dan *Pocillopora verrucosa* sehingga menambah khasanah ilmu pengetahuan tentang tingkah laku reproduksi.

METODE PENELITIAN

Waktu dan Tempat

Pengamatan tingkah laku dalam pemijahan dilakukan secara *in situ* di sebelah tenggara Pulau Barranglompo, Kepulauan Spermonde, Makassar (Gambar 1). Pengamatan *in situ* dilakukan menurut penanggalan bulan (Qomariah) yang dilakukan menurut fase bulan selama satu siklus bulan, yaitu dari 14 Januari sampai 14 Februari 2002.



Gambar 1. Lokasi penelitian dan daerah pengamatan *in situ* di terumbu karang Pulau Barranglompo, Kepulauan Spermonde, Makassar.

Prosedur Penelitian

Pengamatan dilakukan pada beberapa titik lokasi yang sudah ditentukan. Sebanyak 8-10 koloni karang dari tiap spesies dikumpulkan pada suatu tempat dengan kedalaman 4-5 m yang terletak di sebelah tenggara pulau (Gambar 1). Koloni-koloni karang yang dikumpulkan berasal dari sekitar perairan terumbu karang Pulau Barranglompo pada kedalaman 2-4 m yang diambil dengan menggunakan palu dan pahat. Koloni-koloni tersebut langsung diangkut menuju tempat pengamatan *in situ* dengan menggunakan bak penampungan dari plastik yang dilengkapi dengan

aerator. Koloni yang digunakan dalam pengamatan ini adalah koloni yang utuh dan sehat. Koloni tersebut diberi tanda dengan lempengan plastik yang diikatkan pada cabang karang dengan kawat baja dan diaklimatisasi selama kurang lebih 1 bulan.

Pengamatan dilakukan dengan penyelaman malam hari, sesaat setelah matahari terbenam. Penyelaman ini dilakukan selama 1 siklus bulan dengan 4 fase bulan (3-4 hari sebelum dan sesudahnya untuk setiap fase bulan). Perubahan yang diamati yaitu gerakan polip (kontraksi polip), waktu yang dibutuhkan polip untuk mengeluarkan gamet secara berurutan, dan kondisi gamet setelah dikeluarkan dalam kolom air. Contoh telur karang yang telah dikeluarkan diambil dengan plankton net untuk diukur diameternya.

Analisis Data

Data yang dikumpulkan baik kualitatif dan kuantitatif dikelompokkan menurut spesies karang dan dianalisis secara deskriptif. Hasil pengamatan tingkah laku pemijahan dikelompokkan ke dalam 3 tipe umum menurut petunjuk Babcock *et al.* (1986), yaitu:

- a. Tipe I: Kemasan gamet secara perlahan (lambat) dilepaskan melalui mulut polip yang berlangsung pada seluruh koloni selama periode 5-50 menit. Pada koloni hermafrodit, telur dan sperma dalam setiap polip terbungkus dalam satu atau lebih kemasan telur-sperma yang kompak;
- b. Tipe II: Gamet disemprotkan dari mulut polip melalui kontraksi yang cepat dan meliputi sebagian atau seluruh koloni setelah mengalami suatu periode persiapan yang singkat. Proses ini berulang sekali atau beberapa kali dalam suatu rangkaian yang cepat. Gamet disemprotkan dalam 2 bentuk, yaitu sebagai kemasan telur-sperma atau secara terpisah sebagai kumpulan telur dan sperma;
- c. Tipe III: Gamet baik yang diperas keluar atau disemprotkan dengan keras oleh polip terlihat mengapung secara pasif di luar celah mulut.

HASIL DAN PEMBAHASAN

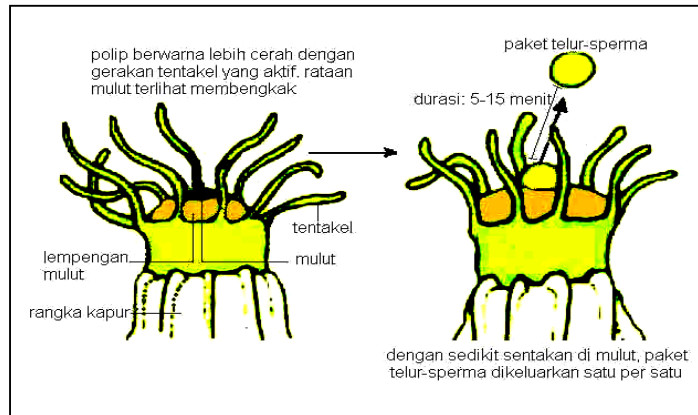
Acropora nobilis

Tingkah laku dalam memijah dari kedua jenis karang berhasil dipantau selama penyelaman malam. Terdapat pola yang berbeda dalam pelepasan gamet untuk setiap jenis karang yang diamati.

Jenis *A. nobilis* mengeluarkan gametnya dalam bentuk kemasan (paket) yang berwarna putih dan umumnya putih kekuning-kuningan. Kemasan atau diistilahkan dengan buntelan (*bundles*) tersebut memiliki ukuran berkisar 1,0-1,7 mm dengan rata-rata $1,39 \pm 0,06$ mm (n:52). Buntelan ini berisi sejumlah telur dengan warna bervariasi dari kuning, jingga sampai merah marun yang tertanam dalam massa sperma. Jumlah telur dari setiap buntelan berkisar 5-13 butir dengan rata-rata $8,66 \pm 0,69$ butir (n:38). Adapun ukuran sel telur dari sampel sebanyak 46 butir berkisar 289-785 μm dengan rata-rata sebesar $416,59 \pm 24,06$ μm .

Ketika akan berlangsung pemijahan, polip-polip yang mengandung gamet matang dan siap memijah berwarna lebih cerah (abu-abu kemerah-merahan) dan kontraksi otot pada tentakel lebih aktif dibandingkan malam-malam sebelumnya. Kemasan telur-sperma dilepaskan melalui mulut polip dengan sedikit sentakan dan selanjutnya kemasan gamet tersebut secara perlahan

bergerak ke permukaan. Sebelum kemasannya tersebut di lepas, di sekitar rataan mulut (*oral disc*) dari suatu polip terlihat membengkak, karena rongga mulut dipenuhi oleh gamet dan aktivitas pengemasan gamet sedang berlangsung dalam rongga mulut (Gambar 2). Catatan waktu (durasi) yang dibutuhkan dalam pelepasan setiap kemasannya telur-sperma berkisar 5-15 menit dengan rataan 9,1±1,27 menit (n:20) (Tabel 1).



Gambar 2. Ilustrasi tingkah laku memijah (pelepasan gamet) karang *Acropora nobilis*.

Tabel 1. Karakter dan tipe tingkah laku memijah karang *Acropora nobilis*.

Bentuk Gamet	Cara Pelepasan Gamet	Durasi Pelepasan Gamet (menit)				Warna Polip dan Gerakan Tentakel	Tipe*
		Kisaran	Rataan	2SE	n		
Dilepaskan dalam bentuk kemasannya telur-sperma (buntelan)	Kemasannya telur-sperma dilepaskan dengan sedikit sentakan pada mulut polip	5 – 15	9,1	1,27	20	Berwarna lebih cerah (abu-abu kemerah-merahan) dan gerakan tentakel yang aktif	I

Ket.: *) Pembagian tipe tingkah laku berpijah menurut Babcock *et al.* (1986).

Pengamatan secara visual juga dilakukan terhadap sinkronitas polip dalam melepaskan gamet pada pelbagai bagian cabang. Polip pada bagian tengah cabang terlihat mengeluarkan gamet yang relatif lebih massal daripada polip bagian apikal dan basal. Pada bagian ujung cabang, polip apikal tidak pernah teramati melepaskan gamet (steril), hanya polip bagian bawah (sekitar 1-2 cm dari ujung cabang) teramati melepaskan gamet, itupun hanya beberapa polip.

Cara reproduksi karang *A. nobilis* yang bersifat pemijah hermafrodit (*spawning hermaphrodite*) merupakan tipe umum dari karang skleraktinia (Harrison and Wallace, 1990; Richmond and Hunter, 1990; Richmond, 1997). Pengemasan gamet (telur dan sperma) dalam satu paket merupakan salah satu strategi reproduksi. Buntelan gamet tersebut akan memberi daya apung positif sehingga dengan cepat bergerak ke permukaan perairan. Paket ini kemudian pecah beberapa saat setelah mencapai permukaan perairan dan melepaskan telur dan sperma secara bebas di kolom air sehingga terjadi akumulasi gamet. Menurut Babcock *et al.* (1986) dan Hayashibara *et al.* (1997), akumulasi gamet atau terkonsentrasinya gamet pada permukaan perairan akan meningkatkan laju pembuahan.

Dalam penelitian ini setiap kemasannya telur-sperma mengandung jumlah telur yang berkisar 5-13 butir dengan warna bervariasi dari merah muda sampai marun, hasil ini tidak jauh berbeda

dengan 4 jenis *Acropora* (*A. hyacinthus*, *A. nasuta*, *A. florida* dan *A. secale*) yang mengandung 4–17 telur yang berwarna jingga sampai merah muda (Hayashibara *et al.*, 1997). Menurut Babcock *et al.* (1986), sebelum terpisahnya telur dan sperma tidak ada indikasi terjadinya pembuahan. Tanda pertama terjadinya pembuahan pada telur tidak teramati kira-kira 2,5 jam setelah pemijahan.

Pelepasan gamet secara bersamaan melalui suatu paket memberi kesempatan yang luas untuk terjadinya pembuahan sendiri (*self fertilization*) bagi gamet-gamet yang memang dapat terbuahi sendiri. Seperti yang teramati pada *A. tenuis* di Guam, didapatkan 100% embrio yang berkembang dari telur-telur hasil pembuahan sendiri (Richmond and Hunter, 1990). Namun penelitian laboratorium dengan gamet dari koloni yang sama dan dari koloni yang berbeda memperlihatkan suatu kisaran yang luas untuk pembuahan sendiri. *Montipora* merupakan jenis yang sama sekali tidak melakukan pembuahan sendiri (*self sterile colonies*), *A. tenuis* dan *Goniastrea aspera* keberhasilannya dalam pembuahan sendiri relatif rendah (1,5–16,0%), dan pada *G. favulus* mengalami sebagian dengan pembuahan sendiri, yaitu 26–89% (Heyward and Babcock, 1986).

Jadi dapat dinyatakan bahwa telur dari genus karang *Acropora* dapat terbuahi oleh sperma baik yang berasal dari koloni yang sama (pembuahan sendiri) maupun dari koloni yang berbeda (pembuahan silang). Dari hasil penelitian, tampaknya pembuahan sendiri diduga memiliki kecenderungan yang lebih dominan dengan mempertimbangkan cara pelepasan gamet yang dikemas dalam satu paket (memberikan peluang yang besar untuk terjadinya pembuahan sendiri) dan adanya bukti bahwa embrio dapat berkembang melalui pembuahan sendiri. Hal lainnya yang menguatkan bahwa pembuahan sendiri lebih dominan pada jenis ini, yaitu teori yang mengatakan bahwa rasio testis:ovarium yang lebih rendah menghasilkan pembuahan sendiri yang lebih tinggi (Sakai *et al.*, 2000) seperti yang teramati secara histologi dalam penelitian ini yang menunjukkan secara kualitatif bahwa volume testis jauh lebih kecil dari volume telur (rasio T/O: rendah). Namun demikian, dengan pertimbangan derajat sinkronitas koloni dalam pelepasan gamet yang tinggi terutama dalam pemijahan bulan gelap, maka tidak menutup kemungkinan pembuahan silang juga berperan besar dalam proses reproduksi pada jenis karang ini. Sebagai contoh karang *A. tenuis* embrionya dapat berkembang melalui kedua cara pembuahan tersebut, meskipun pembuahan sendiri menghasilkan jumlah embrio yang relatif lebih rendah.

Beberapa penemuan terkini, membawa pemikiran bahwa peristiwa hibridisasi mungkin suatu peristiwa umum pada karang skleraktinia (Veron, 1995). Penelitian oleh Willis *et al.* (1997) membuktikan bahwa 10 dari 12 spesies *Acropora* dapat mengalami hibridisasi meskipun frekuensi kejadiannya relatif kecil (0,3–49,0%). Jenis yang tingkat keberhasilan hibridisasinya tertinggi ditemukan antara jenis *A. millepora*, *A. pulchra* dan *A. selago*. Dari ke-12 jenis tersebut, pembuahan sendiri (dalam spesies) tampak masih dominan dengan tingkat keberhasilan berkisar 49–99%.

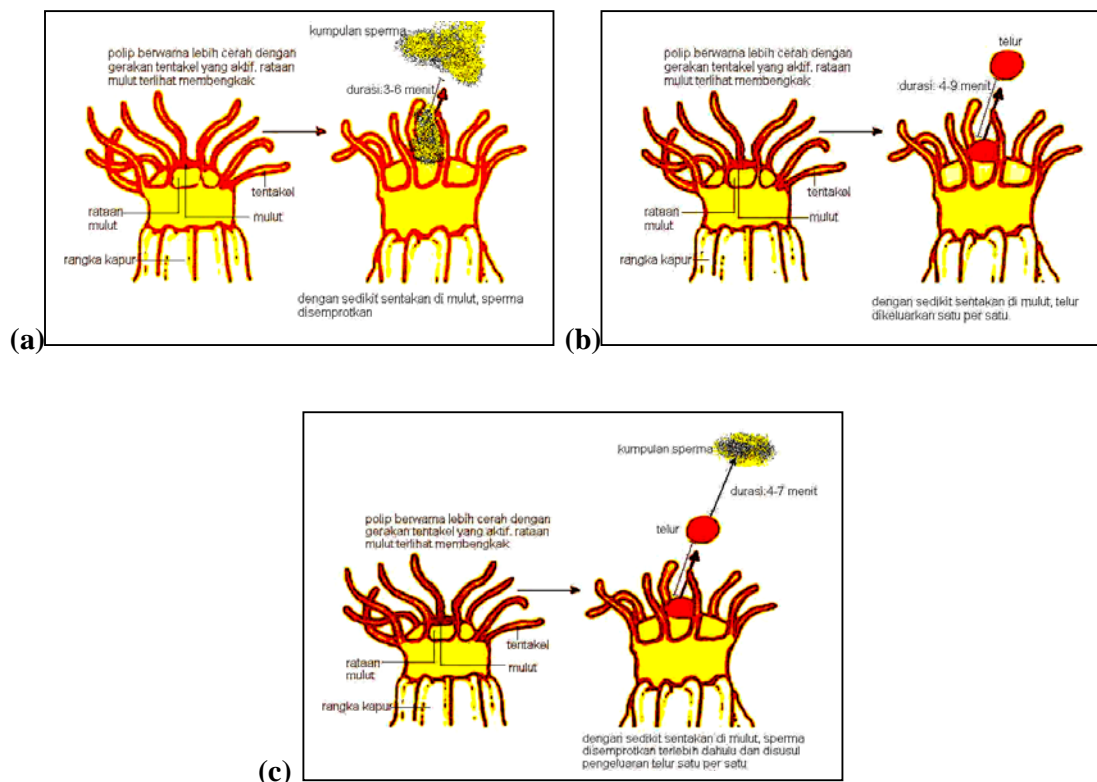
Belum jelasnya proses pembuahan yang dominan pada karang *A. nobilis* dan juga karang-karang tropik lainnya yang memiliki tingkah laku berpijah yang sama (gamet dipijahkan dalam bentuk paket telur-sperma) memberikan peluang yang besar untuk penelitian-penelitian ke depan.

Pocillopora verrucosa

Karang *P. verrucosa* terlihat memiliki pola yang berbeda dari *A. nobilis*, yaitu gamet-gamet tidak dilepaskan dalam bentuk kemasan atau buntelan tetapi dilepaskan secara terpisah dan bebas di kolom air. Telur yang dilepaskan bervariasi dalam warna dari merah muda sampai marun dengan ukuran berkisar 48,54–114,00 μm dan rata-rata $81,03 \pm 5,31 \mu\text{m}$ (n:36).

Malam-malam sesaat sebelum berlangsungnya pemijahan, warna polip juga terlihat lebih cerah (kuning kemerah-merahan) dan terlihat pembengkakan di sekitar mulut polip dengan gerakan tentakel yang lebih aktif. Pada saat pemijahan, telur dikeluarkan melalui mulut polip dengan sedikit sentakan dan selanjutnya telur-telur tersebut mengapung dan bergerak ke permukaan air, sedangkan sperma yang dipancarkan oleh mulut polip berwarna putih dengan selang waktu tertentu dan terlihat massa sperma yang telah disemprotkan dalam kolom air membentuk kumpulan yang menyerupai awan. Secara visual juga teramati bahwa polip bagian tengah lebih sinkron melepaskan gamet dibandingkan dengan bagian apikal atau basal cabang.

Tingkah laku yang menarik dari polip-polip yang memijah pada suatu koloni *P. verrucosa*, yaitu teramatinya 3 pola aktivitas polip dalam pelepasan gamet: (i) polip yang hanya menyemprotkan massa sperma dengan durasi antara aktivitas penyemprotan tersebut berkisar 3–6 menit (rata-rata: $4,17 \pm 0,40$ menit; n:18), (ii) polip yang hanya mengeluarkan telur-telur dengan durasi setiap pelepasan telur berkisar 4–9 menit (rata-rata: $6,43 \pm 0,50$ menit; n: 23), dan (iii) polip yang mengeluarkan sperma dan telur (Gambar 3). Polip-polip ini terlihat mengeluarkan massa sperma terlebih dahulu, kemudian disusul oleh telur. Durasi pelepasan sperma-telur yang tercatat berkisar 4–7 menit (rata-rata: $5,33 \pm 0,50$ menit; n: 15) (Tabel 2). Dari ketiga macam pola pelepasan gamet tersebut, pola yang terakhir (ke-iii) terlihat lebih umum.



Gambar 3. Ilustrasi ragam pola tingkah laku dari polip *Pocillopora verrucosa* dalam pemijahan: (a) pelepasan sperma; (b) pelepasan telur; dan (c) pelepasan telur-sperma.

Tabel 2. Karakter dan tipe tingkah laku reproduksi karang *Pocillopora verrucosa*.

Bentuk Gamet	Cara Pelepasan Gamet	Durasi Pelepasan Gamet (menit)				Warna Polip dan Gerakan Tentakel	Tipe ^a
		Kisaran	Rataan	2SE	n		
Telur dan atau sperma dilepaskan secara terpisah dan bebas dalam kolom air	Telur dilepas dengan sedikit sentakan pada mulut polip dan sperma dikeluarkan dgn cara disemprot	Polip Tipe I : hanya sperma				Berwarna lebih cerah (kuning kemerah-merahan) dan gerakan tentakel yang aktif	II
		3-6	4,17	0,40	18		
		Polip Tipe II : hanya telur					
		4-9	6,43	0,50	23		
		Polip Tipe III : sperma-telur					
		4-7	5,33	0,50	15		

Ket.: ^{a)} Pembagian tipe tingkah laku berpijah menurut Babcock *et al.* (1986).

Pada jenis karang *P. verrucosa*, meskipun memiliki tipe yang sama dengan *A. nobilis*, yaitu sebagai pemijah yang hermafrodit, namun terlihat berbeda dalam cara melepaskan gametnya (gamet dilepaskan secara bebas dan terpisah antara telur dan sperma) dengan 3 tipe tingkah laku polip dalam pelepasan gamet (telur saja, sperma saja dan telur dan sperma). Tingkah laku dari karang ini terlebih dahulu melepaskan spermanya dan kemudian disusul oleh telur sehingga terdapat peluang yang besar untuk pembuahan silang, meskipun tidak menutup kemungkinan terjadinya pembuahan sendiri dengan pertimbangan kurang sinkronnya pelepasan gamet antara koloni ketika malam-malam pemijahan. Hipotesis lain yang juga bisa mendukung, bahwa jenis ini cenderung melakukan pembuahan silang, yaitu fakta yang menunjukkan bahwa karang ini merupakan jenis pionir, tersebar luas pada semua mintakat terumbu karang dan tahan terhadap berbagai situasi yang mengalami tekanan (Austin *et al.*, 1980; Sorokin, 1993). Menurut Richmond (1997), kontribusi genetik dari dua induk ketika sebuah sel telur dibuahi oleh sperma akan memberikan tambahan keragaman genetik dalam populasi yang mengarah kepada peningkatan kelangsungan hidup suatu spesies, dan sebaliknya bagi suatu populasi yang tidak memiliki keragaman genetik, maka populasi tersebut sangat peka terhadap perubahan dalam komponen-komponen biologi dan fisik lingkungan oleh suatu peristiwa seperti El Niño, predasi dan penyakit. Jadi dapat dinyatakan bahwa kelangsungan hidup ataupun daya adaptasi yang tinggi dapat dihasilkan oleh keragaman genetik yang tinggi dan merupakan ekspresi atau sumbangan dari hadirnya pembuahan silang. Bukti lain yang mendukung bahwa pembuahan silang mungkin lebih dominan dalam proses pembuahan jenis ini, adalah ukuran atau volume testis yang jauh lebih besar daripada sel telur. Menurut Szmant (1986), produksi sperma yang lebih banyak dapat diinterpretasikan sebagai usaha untuk meningkatkan pembuahan silang.

KESIMPULAN

Kedua jenis karang *Acropora nobilis* dan *Pocillopora verrucosa* bersifat pemijah yang hermafrodit simultan (*broadcast spawning simultaneous hermaphrodite*), namun memiliki tipe tingkah laku berpijah yang berbeda. Karang *A. nobilis* melepaskan gametnya dalam satu paket buntelan telur-sperma (*egg-sperm bundles*), sedangkan karang *P. verrucosa* melepaskan gametnya secara bebas dan terpisah antara telur dan sperma dengan 3 macam pola.

DAFTAR PUSTAKA

- Austin, A. D., S. A. Austin & P. F. Sale. 1980. Community structure of the fauna associated with the coral *Pocillopora damicornis* (L.) on the Great Barrier Reef. **Aust. J. Mar. Freshwater Res.**, **31**: 163–174.
- Babcock, R. C., G. D. Bull, P. L. Harrison, A. J. Heyward, J. K. Oliver, C. C. Wallace & B. L. Willis. 1986. Synchronous spawnings of 105 scleractinian coral species on the Great Barrier Reef. **Mar. Biol.**, **90**: 379–394.
- Baird, A. H. & R. C. Babcock. 2000. Morphological differences among three species of newly settled pocilloporid coral recruits. **Coral Reefs**, **19**: 179–183.
- Guest, J. R., L. M. Chou, A. H. Baird & B. P. L. Goh. 2002. Multispecific, synchronous coral spawning in Singapore. **Coral Reefs**, **21**: 422–423.
- Harrison, P. L. & C. C. Wallace. 1990. Reproduction, dispersal and recruitment of scleractinian corals. *In*: **Coral Reefs: Ecosystems of the World 25** (Ed.: Dubinsky). Elsevier, Amsterdam–Oxford–New York–Tokyo. Pp. 132–207.
- Hayashibara, T., S. Ohike & Y. Kakinuma. 1997. Embryonic and larval development and planula metamorphosis of four gamete-spawning *Acropora* (Anthozoa, Scleractinia). **Proc. 8th Int. Coral Reef Symp.**, **2**: 1231–1236.
- Heyward, A. J. & R. C. Babcock. 1986. Self- and cross-fertilization in scleractinian corals. **Mar. Biol.**, **90**: 191–195.
- Richmond, R. H. & C. L. Hunter. 1990. Reproduction and recruitment of corals: comparisons among the Caribbean, the Tropical Pacific, and the Red Sea. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, **60**: 185–203.
- Richmond, R. H. 1997. Reproduction and recruitment in corals: Critical links in the persistence of reefs. *In*: **Life and Death of Coral Reefs** (Ed.: C. Birkeland). Chapman & Hall, New York. Pp. 175–197.
- Sakai, K., K. Shinjo & C. Hayashi. 2000. Sex allocation in scleractinian corals. *In*: **Int. Coral Reef Symp., Japan**. Science and Technology Agency–The Nippon Foundation–JAMSTEK, Tokyo. Pp. 5 (Abstract).
- Sorokin, Y. I. 1993. **Coral Reef Ecology**. **Ecological Studies 102**. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, Germany.
- Szmant, A. M. 1986. Reproductive ecology of Caribbean reef corals. **Coral Reefs**, **5**: 43–54.
- Veron, J. E. N. 1995. **Corals: In Space and Time (Biogeography and Evolution of the Scleractinia)**. UNSW Press, Sydney.
- Willis, B. L., R. C. Babcock, P. L. Harrison & T. K. Oliver. 1985. Patterns in the mass spawning of corals on the Great Barrier Reef from 1981 to 1984. **Proc. 5th Int. Coral Reef Cong., Tahiti**, **4**: 343–348.
- Willis, B. L., R. C. Babcock, P. L. Harrison & C. C. Wallace. 1997. Experimental hybridization and breeding incompatibilities within the mating system of mass spawning reef corals. **Coral Reefs**, **16**: S53–65.