

## Bazı Knidli Türlerinde Bulunan Biyodüzenleyici Moleküller

\*Figen Esin Kayhan<sup>1</sup>, Mehmet Nezih Muşlu<sup>1</sup>, Nazan Deniz Koç<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Marmara Üniversitesi, Fen Edebiyat Fakültesi, Biyoloji Bölümü, Zooloji Anabilim Dalı, Göztepe Kampüsü, Göztepe, 34722, İstanbul

<sup>2</sup>Sakarya Üniversitesi, Fen Edebiyat Fakültesi, Biyoloji Bölümü, Zooloji Anabilim Dalı, Esentepe Kampüsü, Serdivan, 54187, Sakarya

\*E mail: fekayhan@mynet.com

**Abstract:** *Bioregulator molecules presented in some cnidarian species.* Bioregulator molecules which were present in all invertebrates, and some of them have played some hormonal roles. Cnidarians (sea anemones, corals, hydra, and jellyfish) shows a widened diversity in terms of morphological, physiological and ecological. Chemical bioregulator molecules and endocrine-like functions has not been studied in cnidarians, but some vertebrate hormones have been identified in some cnidarian tissues. This review will also improve understanding of how cnidarians respond to some bioregulator molecules and will provide a basis to investigate of effects on physiological and physical development of some cnidarians.

**Key Words:** Cnidarians, Bioregulator molecules, Endocrine-like compounds.

**Özet:** Bütün omurgasız canlılarda bulunan biyodüzenleyici moleküller bazı hormonal roller oynarlar. Knidiller (deniz laleleri, mercanlar, hidraller ve denizanaları) morfolojik, fizyolojik ve ekolojik anlamda geniş çeşitlilik gösteren bir gruptur. Knidillerde kimyasal biyodüzenleyici moleküller ve endokrin benzeri fonksiyonlar fazla bilinmemekle birlikte bazı omurgalı hormonları knidli dokularında tespit edilmiştir. Bu derlemede, biyodüzenleyici moleküllerin, bazı knidli türlerinin fizyolojik ve fiziksel gelişimlerinde ne tip etkiler meydana getirdiği irdelenecektir.

**Anahtar Kelimeler:** Knidiller, Biyodüzenleyici moleküller, Hormon benzeri bileşikler.

### Giriş

Sesil yaşayan ya da serbest yüzen gerçek çok hücrelilerden olan Knidliler, embriyolarında iki belirgin hücre tabakası içerirler ve sinir hücreleri ile bağlantılı çalışan ilk gerçek doku sistemi de bu canlı grubunda bulunur. Knidlilerin denizlerde yaşayan on bin kadar türü vardır. Tatlı sularda ise pek az türü bulunur (Erdem ve diğ., 2005). Knidlilerdeki sinyal oluşumu yöntemlerinin tanımlanması, diğer bazı organizmalardaki sinyal oluşturan moleküllerin işlevlerini anlamak için yeni bakış açılarının geliştirilmesine yardımcı olacaktır. Çünkü knidlilerde endokrin sistem ve dolaşım sistemi yoktur. Bu durumda söz konusu canlılarda biyodüzenlemenin neye göre gerçekleşeceği konusu gerçekten ilginçtir. Son zamanlarda ilkel çok hücreli canlıların gelişimlerini ve biyodüzenlemelerini sağlayan mekanizmaları daha iyi anlamak amacıyla birçok araştırma yapılmaktadır (Ancil, 2000). Knidlilerdeki endokrin benzeri biyodüzenlemenin iyice anlaşılması, bu canlıların doğal ortamlarında uygulanabilecek koruma programlarının etkilerini arttırmak için de gereklidir.

Omurgalı türler hormonal sinyalizasyonu etkin bir biçimde kullanır. Özelleşmiş hücre ve organlarda, pek çok sistemde aktif görev yapan yüzlerce farklı biyodüzenleyici molekül ve hormon salgılanarak hedef doku ve organlardaki fizyolojik süreç düzenlenir. Birçok omurgasız canlıda da farklı bazı endokrin-benzeri bezler vardır ve bunlar işlevsel anlamda omurgalılarınkine benzer özellikler gösterirler. Örneğin, böceklerde endokrin salgılar üzerine yapılmış pek çok araştırma mevcuttur (Karlson, 1996; Klowden, 2003; Swevers ve latrou, 2003).

Knidliler, çok hücreli canlılar ve omurgasız türler içinde, ilk gerçek çok hücreli canlılar olarak kabul edilirler. Binlerce farklı tür içermelerine rağmen knidlilerde endokrin-benzeri biyodüzenleme hakkında çok az bilgi vardır. Knidlilerin hücreleri organ veya sistem olarak düzenlenmezler, fakat belirli oranda doku olarak birleşir. Örneğin, knidlilerdeki ektoderm sinir ağı, omurgalı canlılardaki sinir sistemi ile büyük ölçüde benzer fonksiyon gösterir. Knidliler kimyasal sinapslar içerirler ve biyolojik kökenli aminler ve peptidlerin kullanımını kapsayan sinir iletileri oluştururlar. Çünkü knidlilerdeki sinir ağı; sinyal molekülleriyle, biyodüzenlemeyle ve belli ölçüde çevresindeki diğer hayvanlarla ilişkili olduğu düşünülen farklı bir nörokimyasal yapılaşmadır. Aynı zamanda knidlilerde çeşitli potansiyel sinyal molekülleri de tanımlanmıştır (Galliot ve Schmid, 2002; Tarrant ve diğ., 2003). Knidlilerde bulunan salgı hücreleri difüzyon yolu ile de işlev görebilir. Knidlilerde tanımlanan bu kısıtlı ve basit sayılabilecek yapılaşmanın ve bu yapılaşmada görev alan bileşiklerin pek çoğunun hareket mekanizması henüz bilinmemektedir (Lafont ve Mathieu, 2007).

Omurgalı hormonları olarak bilinen, aynı zamanda knidlilerin de yapısında bulunan bazı bileşikler, knidlilerde ya biyolojik olarak aktiftir ya da benzer fonksiyon gösterme özelliğindedir. Bu bileşikler Tablo-1'de gösterilmektedir. Tabloda adı geçen bileşik ve hormonların, knidli ve diğer bazı omurgasızlardaki varlığı ve biyolojik aktiviteleri belirtilmiştir. Bir bileşiğin veya hormonun işlevinin ortaya çıkartılmamış olması ya da diğer knidliler üzerindeki etkilerinin henüz araştırılmamış olması gibi durumlarda, diğer bazı omurgasızlardaki oluşum ve aktiviteler listelenmiştir.

**Tablo 1.** Bazı omurgasız türlerinde bulunan bazı fizyolojik bileşikler ve biyodüzenleyici moleküller (Tarrant ve diğ., 2004).

Bileşik	Knidlilerde ve bazı omurgasızlarda biyodüzenleyici moleküller ve aktiviteleri
Melatonin	Melatonin ve diğer indolaminler knidlilerde ve dinoflagellatlarda aktif
Tirotropin salgılatıcı hormon Gonadotropin salgılatıcı hormon	Bilinmiyor Hidranın tomurcuk fonksiyonunda etkili değil
Somatostatin	Hidralarda tespit edilmemiş. Eklembacaklılarda, yumuşakçalarda ve yassıkurtlarda immunolojik testlerle tespit edilmiş
Kortikotropin salgılatıcı faktör	Bilinmiyor. Böceklerde kortikotropin salgılatıcı faktör benzeri peptidler tespit edilmiş
Somatotropin salgılatıcı faktör	Bilinmiyor
Büyüme hormonu	Bilinmiyor
Prolaktin	Bilinmiyor. Bazı Ascidian'larda tespit edilmiş
Tiroid uyarıcı hormon Folikül uyarıcı hormon Lutein hormon	Bazı deniz anemonlarında glikoprotein yapıda benzerlik gösteren reseptörlerin varlığı biliniyor.
İnsülin benzeri bileşikler	Knidillerin sindirim sistemlerinde insülin benzeri etki yapan bazı moleküller bulunmuş. Bazı yumuşakça, böcek ve nematod'da ise moleküler teknikler sayesinde insülin benzeri bileşikler belirlenmiş.
Kalsitonin	Bilinmiyor. Bazı yumuşakça ve kabuklu türlerinde immunolojik olarak belirlenmiş.
Anjiyotensin	Bilinmiyor. Angiotensin benzeri moleküller kabuklu ve annelidlerde aktif olarak bulunuyor.
Paratiroid hormon (PTH)	Bilinmiyor. In vitro deneylerde, knidlilerce üretilen palitoksin tarafından inhibe edildiği bildirilmiş.
Kalsitriol	Gorgonianlarda ve kabuklularda immunolojik testlerle tespit edilmiş.
Aldosteron	Bilinmiyor.
Kortisol	Yumuşakça ve kabukluların dokularında tespit edilmiş.
Estriol	Bilinmiyor. Estriol benzeri bir molekül mavi yengeçlerde bulunmuş.
Triyodotironin (T <sub>3</sub> ), Tiroksin (T <sub>4</sub> )	lyotlu organik bileşikler bazı knidlilerde belirlenmiş. İskelet yapımında ve başkalaşım sırasında yardımcı moleküller olarak biliniyor.
Norepinefrin	Knidliler, katekolaminleri içerir ve sentezleyebilir. Hatta fazlası düzensiz, prematüre başkalaşıma sebep olur.

Knidlilerde, omurgalılarınkine çok benzer ve/veya omurgalılarla aynı yapıda olan bazı biyodüzenleyici moleküller bulunmaktadır. Fakat bu biyodüzenleyici moleküller görevlerini her zaman aynı metabolik yolları kullanarak yerine getirmezler. Örneğin bazı moleküller, omurgalı hormonlarından farklı olmasına rağmen benzer yollardan işlev görebilirler. Yapılan bazı araştırmalarda, bazı özel terpenoidler ve doymamış yağ asitleri, Yumuşak mercan (Alyconacea) ve Taş mercanda (Scleractinia) sperm hareketlendirici olarak rapor edilmişlerdir (Tarrant ve diğ., 2003; Twan ve diğ., 2003).

Omurgalılarda üreme organlarının ve gametlerin gelişmesi gibi üreme modelleri, endokrin sistem içindeki

biyokimyasal bir sinyal ağı tarafından koordine ve kontrol edilir. Knidli üremesini düzenleyen moleküller ve biyokimyasal sinyallerin mekanizması ise henüz tam olarak açıklığa kavuşmamıştır (Hutchinson, 2002). Knidliler çoğalmak ve nesillerini sürdürmek amacıyla eşeysiz olarak üreyebilen canlılardır. Aslında birçok tür için eşeysiz üreme en yaygın görülen üreme tipidir (McLachlan, 2001). Knidlilerde kuluçka larvaları, yumurtlama, gonokorizm ile eş zamanlı ve ardıl hermafroditizm gibi eşeysiz üreme tipleri görülmektedir. Hermafrodit tür olan *Acropora millepora* (Şekil 1) mercanında AmDM1 geninin çıkartıldığı bir araştırmaya (Miller ve diğ., 2003) göre söz konusu gen, diğer hayvanların cinsiyetlerinin belirlenmesinde önemli bir role sahip domain proteinlerinin benzer proteinleri olarak bilinmektedir. Hermafrodit taksonların, gonokorik taksonlara karşı gelişmelerinde *Acropora millepora* AmDM1 geninin ve diğer proteinlerin oynadıkları rol ise henüz bilinmemektedir (Galliot ve Schmid, 2002; Miller ve diğ., 2003). Mercanların yumurtlamaları ve gametogenezini belirleyen su sıcaklığı, fotoperiyot, ay ışığının aydınlatması ve med-cezir dalgalanmaları gibi çevresel sinyallerin etkisindeki yumurta gelişimi ya da yumurtlama gibi fizyolojik yanıtların biyokimyasal olarak nasıl uyum içinde gerçekleştiği henüz bilinmemektedir (Rinkevich, 1996; Tremblay ve diğ., 2004).

**Şekil 1.** *Acropora millepora* (www.ultimatereef.net/.../acropora17.jpg)

Steroidler, omurgalı ve omurgasız pek çok canlıda bulunan kolesterol türevi maddelerdir ve canlıların hemostazını ve gelişim fizyolojisini düzenler (Lafont ve Mathieu, 2007). Steroidler, genellikle DNA'daki bilgiye bağlı olarak hedef genlerin kopyalanması işlemini düzenleyen çekirdek reseptör gen ailesi içindeki özel hücre içi reseptör proteinlerine bağlı olarak çalışırlar. Omurgalılarda üreme ve gelişmenin sürekliliğinde pek çok hormon aktif görev alır. Knidlilerde bu hormonlar ve benzer sinyaller bulunmamasına rağmen adı geçen birçok olay gözlemlenmektedir (Goldberg ve diğ., 1993; Garrido ve diğ., 2000; Gorbman ve diğ., 2003).

Gonadotropin salgılatıcı hormonlar (GnSH), omurgalı ve protokordatlarda sıkça rastlanan peptid hormon ailesini oluştururlar. Omurgalıları arasında GnSH'ler, gonadotropinlerin

salgılanmasını tetiklerler (Gibble ve Baer, 2003; Severin ve diğ., 2003; Tarrant ve diğ., 2003; Zhang ve diğ., 2003). GnSH'lar ayrıca vücudun her yerinde nörotransmitter ve hormon gibi çalışırlar. Sentetik GnSH'lar yumuşakçalarda yumurtlamayı ve gametlerin oluşumunu tetikleyebileceği tespit edilmiştir. GnSH immuno yanıt bileşikleri *Renilla koellikeri* (Şekil 2) ve *Nematostella vectensis*' gibi (Şekil 3) iki mercan türünde belirlenmişse de, knidillerdeki GnSH benzeri bileşiklerin fizyolojik rolü henüz tam olarak tanımlanamamıştır (Tremblay ve diğ., 2004). Knidillerdeki gonadotropinlerin varlığı ve işlevlerinin, steroid hormonlar ve GnSH ile olan bağlantısı da hala incelenen bir araştırma konusudur (Goldberg ve diğ.,1993; Anctil, 2000; Twan ve diğ., 2003; Tarrant ve diğ., 2004).



Şekil 2. *Renilla koellikeri* (week.divebums.com/2007/Jun04-2007/index.html)



Şekil 3. *Nematostella vectensis* (www.healthebay.org/news/2003/09\_17\_redtide.asp)

Knidillerde farklı türden sterollere de rastlanmıştır. Steroller birçok knidlinin hücrelerinde var olan simbiyotik dinoflagellatlar tarafından da üretilmektedir. İmmunoassay yöntemi sayesinde bazı anthozoonlarda omurgalı cinsiyet

steroidleri bulunmuşsa da birçok knidli türünde sterollerin görevi henüz aydınlatılamamıştır. Hermafrodit bir taş mercan olan *Montipora capitata*'da (Şekil 4) estradiol ve estrone miktarları yılın belli zamanlarına göre mevsimsel farklılıklar göstermektedir. Estradiol en yüksek değerini Haziran ve Temmuz aylarındaki yumurtlama döneminden önce Şubat ve Mart aylarında gösterirken, estrone Nisan ayında maksimuma ulaşmaktadır (Tarrant, 2004). *Euphyllia ancora* (Şekil 5) mercanı en yüksek estradiol, estradiol glukuronit ve testosteron glukuronit düzeylerini yumurtlama ayları süresince gösterir. Öte yandan, *Renilla koellikeri*'nin yumurtlamadan önce yüksek estradiol değerine sahip olduğu belirlenmiştir. *Renilla koellikeri*'de estradiol miktarında belirlenen en üst değer, dişilerin dokularında erkeklere oranla daha yüksek seviyede olduğu tespit edilmiştir (Rueda ve diğ., 2001; Twan ve diğ., 2003).



Şekil 4. *Montipora capitata* (www.recif-france.com/Database/Acroporidae.htm)



Şekil 5. *Euphyllia ancora* (frontpage.simnet.is/dna/photo.htm)

Estradiol, testosteron ve progesteron, bazı yumuşak mercan türlerinin dokularında da bulunmuştur. *Sinularia polydactyla*' da (Şekil 6) steroid yoğunluğu cinsiyete bağlı zamansal değişiklikler gösterir ve yumurtlama dönemi testosteron yoğunluğundaki ani düşüş takip eder. Dişiler



yumurtlamadan sonra progesteron yoğunluğunda da düşüş yaşarlar. Yapılan tüm bu çalışmalar, cinsiyet steroidlerinin mercanların gamet oluşumunda ve yumurtlamalarında görevleri olabileceğini göstermektedir (Slattery ve diğ., 1999; Terakado, 2001; Hardeland ve Poeggeler, 2003). Mercanların yumurtlama dönemlerinde ve öncesinde deniz suyundaki östrojen hormonu seviyesinin ölçülmesi, östrojenin yumurtlamaya olan etkisine bir diğer kanıt olarak belirtilmiştir (Lafont ve Mathieu, 2007).



Şekil 6. *Sinularia polydactyla* (www.fimnh.ufl.edu/.../Pages/Image31.html)

Melatonin ve serotonin, omurgalı türlerde epifiz bezi tarafından salgılanan triptofanlardan türeyen indolaminlerdir (Reiter, 1991). Melatonin sentezi karanlıkta yükselir, aydınlıkta ise azalır. Bu özelliğinin uzantısında melatonin, omurgalılarda biy ritmi düzenlemek için kullanılır ve kimyasal oluşumlu karanlık habercisi olarak rol oynar. Eksojen melatoninin deniz anemonlarında oral disk gelişiminde rol oynadığı belirtilmiştir (Tsang ve diğ., 1997). *Renilla koellikeri*' de gün içinde melatoninin üst seviyelere çıktığı görülmesi de, yıllık periyotta cinsel olgunluğun ilk evresinde melatonin düzeyinde yükselme görülebilir (Hardeland ve Poeggeler, 2003). Melatonin aynı zamanda knidillerle simbiyotik yaşayan *Gonyaulax polyedra* dinoflagellatları tarafından da sentezlenir, serotonin ise hidrozoa larvalarının başkalaşımında rol oynar (Reiter, 1991). *Renilla koellikeri*' de yumurtlamayı tetikleyen serotoninidir. Dolayısıyla serotonin sentezinin engellenmesi başkalaşımı engelleyebilir. Bu durum biyokimyasal mesajlara biyolojik bir yanıt verilebilmesinin iyi bir örneğidir (McCauley, 1997). Monoiodotirozin, diiodotirozin ve tiroksini de içeren iyotlu organik bileşiklerin knidillerdeki varlığı 1896'dan beri bilinmektedir. Triiodotirozin ise knidli türlerinde bulunamamıştır. İyotlu bileşiklerin *Aurelia*'da başkalaşımı ve strobilasyonu (enine boğumlanma) tetikledikleri görülmüştür (Hobmayer ve diğ., 2000).

İyotlu bileşikler omurgalılarda mineralizasyon ve demineralizasyonda da önem taşır ve bazı omurgasız canlıların iskeletlerinin oluşumuna yardımcı olur (Hobmayer ve diğ., 2000). *Aurelia*'da eksojen tiroksin statolitlerin oluşumunu engeller. İyotlu organik bileşikler ayrıca gorgonian iskeletlerinde, skleroblastlarda, polip epitellerinde ve

gorgonianların spiküllerinde yoğun bir şekilde bulunmaktadır (Finnerty ve diğ., 2003; Ryan ve Finnerty, 2003).

Biyolojik araştırmalar için kullanılan omurgasız model organizmaların fizyolojilerini anlamak amacıyla gösterilen çabalar knidli türleri ile ilgili bazı fizyolojik ipuçlarını da verebilmektedir. Yapılan araştırmalardan elde edilen veriler, karşılaştırmalı bir yaklaşımla, birçok omurgasız organizma için söz konusu olan bilgi eksikliklerini kapatmak için kullanılacaktır. Endokrin benzeri sinyal oluşumlarının tanımlanması, biyodüzenleyici moleküller ve knidillerdeki biyodüzenleme yöntemleri gelecekte yapılacak ekofizyolojik çalışmalar için de temel oluşturabilir.

### Kaynakça

- Antcl, M. 2000. Evidence for gonadotropin-releasing hormone-like peptides in a cnidarian nervous system. *General and Comparative Endocrinology*, 119: 317–328.
- Erdem, Ü., N. Başusta, C. Türeli. 2005. *Su Omurgasızları*. Nobel Yayın Dağıtım. İstanbul. ISBN: 975-591-818-3
- Finnerty, J.Q., D. Paulson, P. Burton, K. Pang, M.Q. Martindale. 2003. Early evolution of a homeobox gene: The parahox gene *Gsx* in the Cnidaria and the Bilateria. *Evolution & Development*, 5: 331–345.
- Galliot, B., V. Schmid. 2002. Cnidarians as a model system for understanding evolution and regeneration. *International Journal of Developmental Biology*, 46: 39–48.
- Garrido, L., E. Zubia, M.J. Ortega, J. Savla. 2000. Isolation and structure elucidation of new cytotoxic steroids from the gorgonian *Leptogorgia sarmentosa*. *Steroids*, 65: 85–88.
- Gibble, R., K.N. Baer. 2003. Effects of 4-nonylphenol on sexual maturation in *Daphnia magna*. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 70: 315–321.
- Goldberg, J.I., R. Garofalo, C.J. Price, J.P. Chang. 1993. Presence and biological activity of a GnRH-like factor in the nervous system of *Helisoma trivolvis*. *The Journal of Comparative Neurology*, 336: 571–582.
- Gorbman, A., A. Whiteley, S. Kavanaugh. 2003. Pheromonal stimulation of spawning release of gametes by gonadotropin releasing hormone in the chiton, *Mopalia* sp. *General and Comparative Endocrinology*, 131: 62–65.
- Hardeland, R., B. Poeggeler. 2003. Non-vertebrate melatonin. *Journal of Pineal Research*, 34: 233–241. doi: 10.1034/j.1600-079X.2003.02941.x
- Hobmayer, B., F., Rentzsch, K. Kuhn, C.M. Happel, C.C. Laue, P. Snyder, U. Rothbacher, T.W. Holstein. 2000. WNT signalling molecules act in axis formation in the diploblastic metazoan *Hydra*. *Nature*, 407:186–189.
- Hutchinson, T.H. 2002. Reproductive and developmental effects of endocrine disrupters in invertebrates: In vitro and in vivo approaches. *Toxicology Letters*, 131:75–81.
- Karlson, P. 1996. On the hormonal control of insect metamorphosis. A historical review. *International Journal of Developmental Biology*, 40: 93–96.
- Klowden, M.J., (2003). Contributions of insect research toward our understanding of neurosecretion. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 53:101–114.
- Lafont, R., M. Mathieu. 2007. Steroids in aquatic invertebrates. *Ecotoxicology*, 16:109-130.
- McCauley, D.W. 1997. Serotonin plays an early role in the metamorphosis of the hydrozoan *Phialidium gregarium*. *Developmental Biology*, 190:229–240.
- McLachlan, J.A. 2001. Environmental signaling: What embryos and evolution teach us about endocrine disrupting chemicals. *Endocrine Reviews*, 22: 319–341.
- Miller, S.M., D.C. Hayward, T.A. Bunch, D.J. Miller, E.E. Ball, V. J. Bardwell, D. Zarkower, D.L. Brower. 2003. A DM domain protein from a coral, *Acropora millepora*, homologous to proteins important for sex determination. *Evolution and Development*, 5: 251–258.

- Reiter, R.J. 1991. Melatonin: The chemical expression of darkness. *Molecular and Cellular Endocrinology*, 79:
- Rinkevich, B. 1996. Do reproduction and regeneration in damaged corals compete for energy allocation? *Marine Ecology Progress Series*, 143: 297–302.
- Rueda, A., E. Zubia, M.J. Ortega, J. Savla. 2001. Structure and cytotoxicity of new polyhydroxylated sterols from the Caribbean gorgonian *Plexaurella grisea*. *Steroids*, 66: 897–904.
- Ryan, J.F., J.R. Finnerty. 2003. CnidBase: The cnidarian evolutionary genomics database. *Nucleic Acids Research*, 31:159–163.
- Severin, G.F., G. Welzl, I. Jüttner, G. Pfister, K.W. Schramm. 2003. Effects of nonylphenol on zooplankton in aquatic microcosmos. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 22: 2733–2738.
- Slattery, M., G.A. Hines, J. Starmer, V.J. Paul. 1999. Chemical signals in gametogenesis, spawning, and larval settlement and defense of the soft coral *Sinularia polydactyla*. *Coral Reefs*, 18: 75–84.
- Swevers, L., K. Iatrou. 2003. The Ecdysone regulatory cascade and ovarian development in lepidopteran insects: Insights from the silkworm paradigm. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 33:1285–1297.
- Tarrant, A.M., M.J. Atkinson, S. Atkinson. 2004. Effects of steroidal estrogens on coral growth and reproduction. *Marine Ecology Progress Series*, 269: 121–129.
- Tarrant, A.M., C.H. Blomquist, P.H. Lima, M.J. Atkinson, S. Atkinson. 2003. Metabolism of estrogens and androgens by scleractinian corals. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 136B: 473–485
- Terakado, K. 2001. Induction of gamete release by gonadotropin releasing hormone in a protochordate, *Ciona intestinalis*. *General and Comparative Endocrinology*, 124: 277–284.
- Tremblay, M.E., J. Henry, M. Anctil. 2004. Spawning and gamete follicle rupture in the cnidarian *Renilla koellikeri*: Effects of putative neurohormones. *General and Comparative Endocrinology*, 137: 9–18.
- Tsang, W.H., N.J. McGaughey, Y.H. Wong, J.T.Y. Wong. 1997. Melatonin and 5-methoxytryptamine induced muscular contraction in sea anemones. *The Journal of Experimental Zoology*, 279:201–207. doi:10.1002/(SICI)1097
- Twan, W.H., J.S. Hwang, C.F. Chang. 2003. Sex steroids in scleractinian coral, *Euphyllia ancora*: Implication in mass spawning. *Biology of Reproduction*, 68: 2255–2260.
- [www.ultimatereef.net/.../acropora17.jpg](http://www.ultimatereef.net/.../acropora17.jpg)
- [week.divebums.com/2007/Jun04-2007/index.html](http://week.divebums.com/2007/Jun04-2007/index.html)
- [www.recif-france.com/Database/Acroporidae.htm](http://www.recif-france.com/Database/Acroporidae.htm)
- [www.flmnh.ufl.edu/.../Pages/Image31.html](http://www.flmnh.ufl.edu/.../Pages/Image31.html)
- [www.healthebay.org/news/2003/09\\_17\\_redtide.asp](http://www.healthebay.org/news/2003/09_17_redtide.asp)
- Zhang, L., R. Gibble, K.N. Baer. 2003. The effects of 4-nonylphenol and ethanol on acute toxicity, embryo development, and reproduction in *Daphnia magna*. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 55: 330–337.