

**Reproduction de l'espèce *Cucumaria frondosa*
dans l'estuaire du Saint-Laurent, Canada****par Jean-François Hamel et Annie Mercier
Québec (Canada)**

Jean-François Hamel (Société d'exploration et de valorisation de l'environnement — SEVE, 90 Notre-Dame Est, Rimouski (Québec) Canada G5L 1Z6) et Annie Mercier (Département d'océanographie, Université du Québec, 310 allée des Ursulines, Rimouski (Québec), Canada G5L 3A1) présentent ci-après leurs travaux de recherche sur la reproduction de *Cucumaria frondosa* dans l'estuaire du Saint-Laurent (Canada).

Résumé

Nous présentons ci-après un certain nombre d'observations et d'analyses sur l'activité de reproduction de l'holothurie commerciale *Cucumaria frondosa* collectées dans l'estuaire inférieur du Saint-Laurent à l'est du Canada. Le suivi des observations sur le milieu ambiant tend à montrer que la rapide élévation du taux de concentration en chlorophylle A au début du printemps (en 1992 et 1993) déclenche l'activité de ponte chez les individus mâles et femelles. Un suivi plus attentif de cette activité pendant une période déterminée, (quelques heures à intervalles plus rapprochés) montre que les mâles émettent leurs gamètes en premier, au lever du soleil et à marée basse, lorsque la concentration en chlorophylle A baisse et que la température augmente rapidement. La ponte des femelles intervient peu après et semble être déclenchée par la présence de sperme dans la colonne d'eau. Ces résultats indiquent une corrélation entre ponte et environnement souvent plus complexe que ne le laisse supposer le suivi à très grande échelle.

Introduction

L'espèce choisie pour cette expérience, *Cucumaria frondosa*, est une holothurie de grande taille, commune sur le littoral, et particulièrement abondante sur les fonds rocheux de la côte est du Canada et des États-Unis d'Amérique. Atteignant des densités supérieures à cinq individus au m² et des biomasses parfois égales à 15 kg par m², cette holothurie est bien répartie à tous les niveaux de profondeur des eaux du littoral.

Nombreux sont les auteurs qui se sont penchés sur la question très controversée des facteurs susceptibles de déclencher la ponte spontanée chez les holothuries. La température (Tanaka, 1958; Conand, 1993), le bloom phytoplanctonique (Cameron et Fankboner, 1986; Hamel et al., 1993), l'intensité lumineuse (Conand, 1982; Cameron et Fankboner, 1986) et la salinité (Krishnaswamy et Krishnan, 1967) font partie des facteurs le plus souvent cités.

Des observations effectuées sur la ponte de *Cucumaria frondosa* ont montré une activité reproductrice entre avril et mai dans la baie de Passamaquoddy dans le Nouveau Brunswick (Lacalli, 1981), de février à mai à Terre-Neuve

(Coady, 1973), en mars dans la Mer du Nord, en juillet dans les eaux plus arctiques (Runnström & Runnström, 1919) et fin mars/début avril le long de la côte du Maine (Jordan, 1972). Dans tous les cas, les auteurs ont émis l'hypothèse que la ponte avait été déclenchée par le bloom phytoplanctonique, notamment Coady (1973) et Jordan (1972).

Toutes ces études se fondent sur la déduction ou l'observation directe de la ponte au cours de l'échantillonnage réalisé sur une longue durée, en notant la présence de larves ou en suivant le cycle histologique de la gonade. L'importance des intervalles séparant les échantillons ne permet cependant de fournir qu'une approximation du moment de la ponte et des facteurs qui l'auraient déclenchée. Dans la présente étude, nous avons suivi toutes les phases de la saison de reproduction pendant deux ans en prélevant des échantillons à intervalles rapprochés et en établissant des corrélations avec les facteurs liés à l'environnement. L'acte de ponte a été observé heure par heure dans le milieu sous-marin en incluant les plus légères variations des conditions ambiantes sur le site d'étude pour permettre d'augmenter la précision des données de corrélation.

Matériel et méthodes***Abondance des individus en phase de pré-ponte et post-ponte***

Juste avant la période de frai, équipés de matériel de plongée autonome, nous avons décompté le nombre d'individus susceptibles de participer à l'activité reproductrice en mai 1991, 1992 et 1993 aux Escoumins dans l'est du Canada (figure 1). Les observations ont été effectuées sur trois échantillons de 180 à 200 individus des deux sexes selon un mode de collecte aléatoire à environ 15 mètres de profondeur (là où existaient les plus fortes concentrations d'holothuries). Chaque individu a été déséqué et le degré de maturité de sa gonade déterminé par le pourcentage de gamètes mûrs présents dans la gonade. Les tubules les plus gros correspondant à ceux qui sont impliqués dans l'activité de reproduction de l'année en cours (Hamel et al., 1993 pour *Psolus fabricii*, observation person-

nelle effectuée lors de la phase préliminaire du travail de recherche), nous avons estimé qu'un individu était sur le point de pondre lorsque les plus grands des tubules étaient complètement distendus au stade de maturité.

Nous avons prélevé divers échantillons équivalents d'holothuries sur le même site quelques jours après la ponte et déterminé le pourcentage d'individus émettant leurs gamètes par rapport au nombre total récolté *in situ*. Nous avons estimé que la ponte avait effectivement eu lieu lorsque la gonade ne contenait plus de tubules gonadiques mûrs mais une abondance de très petits tubules rétrécis. Le nombre des individus récoltés sur le site ne représentant qu'un infime pourcentage de la population, les prélèvements que nous y avons effectué ont eu une incidence quasiment nulle sur le milieu.

Variations saisonnières des facteurs liés à l'environnement en fonction de la saison de reproduction (analyse du milieu ambiant)

Des échantillons de 30 individus mâles et femelles ont été récoltés une ou deux fois par mois pour déterminer le moment de la ponte et le facteur qui déclencherait ce processus. Les taux de concentra-

tion en chlorophylle A ont été mesurés chaque semaine à partir de trois échantillons (de 8 litres d'eau chacun) prélevés chaque semaine à 15 mètres de profondeur à marée haute.

Nous avons isolé le pigment sur deux sous-échantillons de 50 ml par filtrage dans des filtres Whatman GF/C et extraction immédiate par immersion dans une solution d'acétone à 90° pendant 24 heures avant d'évaluer la concentration par la méthode spectrométrique de Yentsch et Menzel (1963).

A 15 mètres de profondeur, la température a été relevée par trois thermographes Peabody Ryan. Les données sur le ruissellement des eaux douces collectées pour quatre rivières (Montmorency, Batiscan, Sainte-Anne et Chaudière) nous ont été fournies par le ministère de l'environnement du Canada (services de climatologie).

Suivi des observations sur la ponte (analyse biologique)

La phase de l'émission de gamètes a été suivie pendant l'été 1992 lors d'une série de plongées avec bouteilles. Sur le site retenu pour cet essai (Les Escoumins, estuaire du Saint-Laurent, au Canada,

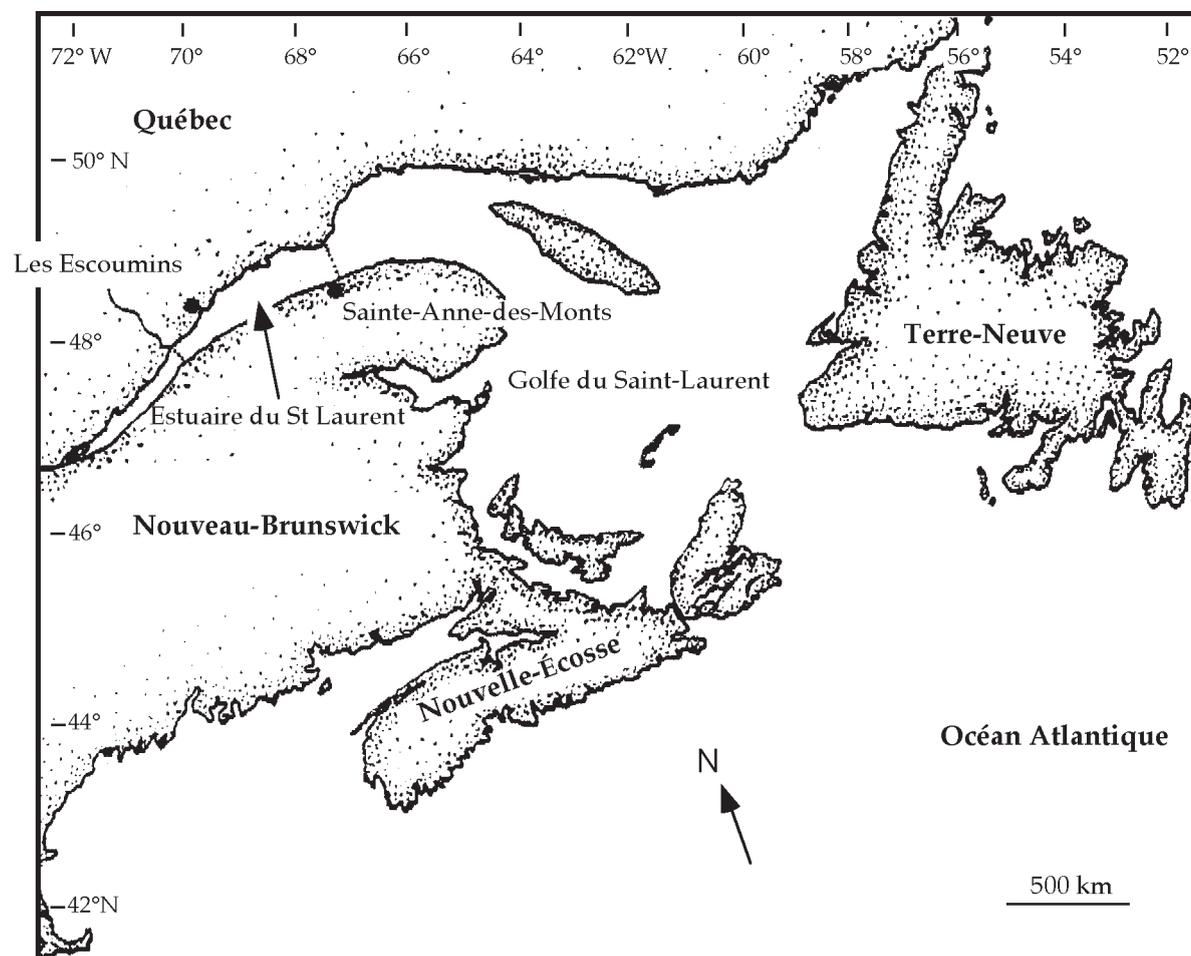


Figure 1 : Carte de la côte est du Canada montrant le site étudié

voir figure 1), les populations d'holothuries atteignent leur densité maximale à des profondeurs de 10 à 15 mètres. Elles sont quasiment absentes aux plus grandes profondeurs (au-delà de 15 m de fond) et peu représentées dans les hauts-fonds où les substrats de sable et de vase découragent toute colonisation (données non publiées). Bien concentrées et localisées, elles ont donc été plus faciles à étudier pendant la période de ponte. Cet essai a été conduit avec l'aide d'une équipe de 24 plongeurs accompagnés par les skippers des embarcations de plongée.

Après plusieurs jours de plongée pour reconnaître le terrain, le site a été placé sous surveillance constante afin de déceler tout signe précurseur de la phase de ponte. A partir du 16 juin, par équipes de deux, les plongeurs ont assuré une surveillance constante de jour comme de nuit. Au cours de leurs plongées, ils ont relevé heure par heure les paramètres suivants : la vitesse et la direction du courant, avec un courantomètre à ogive; la direction du flux par rapport au littoral, par adjonction de bleu de méthylène à la colonne d'eau entre 10 et 15 mètres de profondeur; la température de l'eau à proximité des holothuries, en utilisant un thermomètre électronique; la visibilité sous-marine, à l'aide d'un disque Secchi.

Des échantillons d'eau de mer ont aussi été prélevés à partir de l'une des embarcations de plongée, pour en évaluer ultérieurement la teneur en chlorophylle A. Un éclairage artificiel a été utilisé la nuit pour maintenir la visibilité dans le milieu sous-marin. Le niveau de la marée a été établi selon les tables des marées canadiennes pour cette région (service hydrographique du ministère des pêches et des océans du Canada). Les données sur la vitesse et la direction du vent ont été obtenues auprès du service de la faune et de l'environnement du Québec (gouvernement du Québec).

Aux premiers signes de ponte, la surveillance s'est renforcée et plusieurs types de collecte de données ont été mis en place. Organisées par groupes pouvant compter jusqu'à 10 plongeurs, les plongées se sont succédées pendant 50 heures d'affilée jusqu'à la fin de la phase de ponte. Chaque plongeur restait au maximum 35 mn dans l'eau et plongeait à intervalles de 3 ou 4 heures ou davantage. La plupart des mesures furent effectuées au-dessus de 10 mètres (seuls quelques plongeurs durent descendre jusqu'à 15 mètres). À chaque plongée, nous notions régulièrement le pourcentage de mâles et de femelles émettant leurs gamètes entre 10 à 15 mètres de profondeur le long d'un transect parallèle au littoral.

Les résultats sont présentés pour les mâles et les femelles en tant que pourcentage d'individus ayant effectivement pondu (nombre d'individus par m²)

sur un échantillon de 350 holothuries observées heure par heure.

Résultats

Effet des variations liées à l'environnement sur la ponte (analyse du milieu ambiant)

Au début de l'été 1993 (juin), les températures ont régulièrement oscillé autour de 7°C, des pointes de 8 à 10,5°C ayant pu être observées par moments. Cette période correspondait aussi à la saison de reproduction au cours de laquelle les observations ont été effectuées de la mi-mai à la mi-juin 1993.

Les concentrations en chlorophylle A au début de l'expérience (mai 1992) variaient de 0,5 à 1 mg par m³. Fortement accrues à la mi-juin 1992, leur valeur maximale atteignit même 6 mg par m³ dénotant la présence d'une importante biomasse de phytoplancton. Débutant brusquement à la même époque, l'activité de ponte se poursuivait avec intensité jusqu'en août malgré une certaine instabilité des concentrations pigmentaires qui chutaient parfois de leurs valeurs les plus élevées (7 mg/m³) à des valeurs oscillant de 1 à 2,2 mg/m³.

Effet des variations liées à l'environnement sur la ponte (analyse biologique)

L'activité de reproduction des mâles débuta tôt le 17 juin à 5 heures du matin (fig. 2). Seuls quelques mâles isolés commencèrent alors à émettre leurs gamètes dans l'eau. Sept heures plus tard, le pourcentage d'individus en pleine activité de ponte avait augmenté et représentait 5 pour cent des 300 observations réalisées. Cependant, le phénomène ne s'étendit au reste de la population que vers 14 heures, heure à laquelle l'émission de gamètes concernait 65 pour cent des mâles, le record étant observé à 15 heures (83%).

L'activité de ponte des femelles débuta à 14 heures lorsque de nombreux individus isolés commencèrent à émettre des ovocytes. Les premières émissions de gamètes par des femelles isolées furent toujours observées à proximité (moins de 5 m) d'une émission de gamètes mâles. L'activité de ponte maximale des femelles (87% de la population) suivit une chute de l'activité reproductrice des mâles dont moins de 32 pour cent continuaient à émettre des gamètes à 17 heures. Une heure plus tard (à 18 h environ), le pourcentage de femelles continuant à pondre était descendu à moins de 12 pour cent (figure 2). Observée sur un petit nombre d'individus mâles et femelles, l'activité de ponte s'est poursuivie jusqu'à 7 heures le lendemain matin (18 juin) et n'a plus été constatée, par la suite, sur aucun individu au cours des plongées effectuées pendant les 10 heures suivantes sur le site.

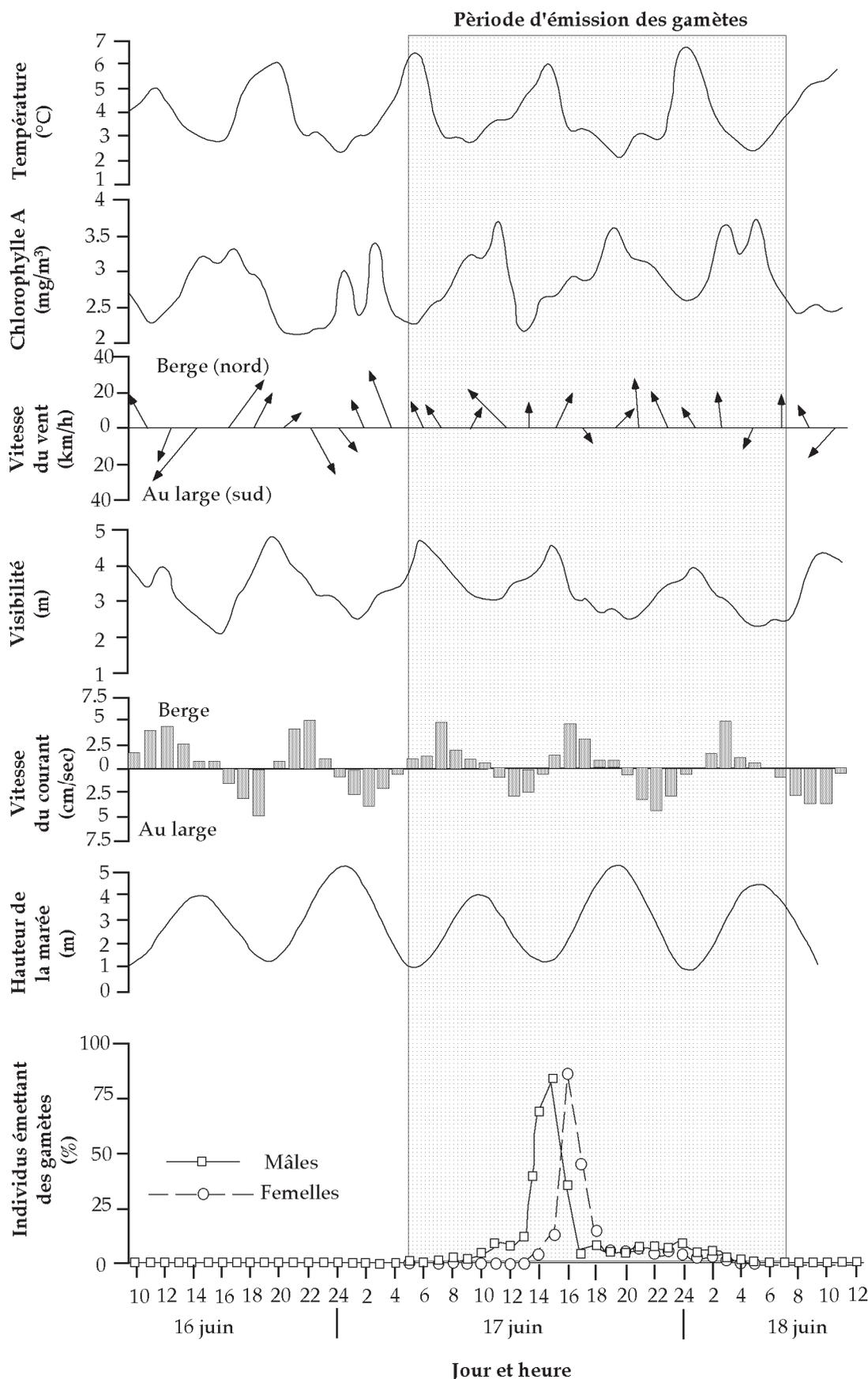


Figure 2 : *Cucumaria frondosa*. Évolution de la température de l'eau, de la concentration en chlorophylle A, de la vitesse du vent, de la visibilité sous l'eau, de la direction et de la vitesse du courant et de la hauteur de la marée en fonction de l'heure de la journée, sur le site des Escoumins.

Fondée sur 300 observations par heure, la proportion d'individus mâles et femelles en période d'activité de ponte est aussi indiquée. Toutes les mesures ont été prises entre le 16 et le 18 juin 1992.

Les données recueillies sur l'oscillation des marées *in situ* (figure 2) montrent que les premières émissions de gamètes par des individus mâles et femelles sont survenues à marée basse étaie et ont été déclenchées pour les deux sexes à une vitesse de courant minimum (0,5 à 1,5 cm par seconde). En même temps, la visibilité sous-marine était maximale (atteignant environ 4,7 mètres) et associée à une nette diminution de la concentration en chlorophylle A (figure 2).

L'émission de gamètes mâles a commencé au lever du jour (5 h) à mesure que la température de l'eau augmentait rapidement, passant de 3° à 7°C en moins de deux heures. La ponte d'ovocytes s'est aussi déclenchée alors que la visibilité s'améliorait et atteignait rapidement 3,6 mètres et que la température passait de 3° à 6°C en 2 heures 30. Les taux de concentration en chlorophylle A étaient descendus à leur valeur minimale (environ 2,5 mg/m³).

La période de plus forte activité d'émission de gamètes (7 heures après la première, observée sur un individu isolé), impliquant le plus grand nombre d'individus mâles, a été observée à marée basse, moment correspondant aussi aux taux de concentration les plus faibles en chlorophylle A. Par contre, la période de plus grande intensité de ponte chez les femelles a coïncidé avec le début de la marée montante lorsque la vitesse du courant était passée de 0,5 à plus de 4 cm par seconde et que diminuaient en même temps rapidement, tant la visibilité que la température de l'eau dans le milieu sous-marin.

Pendant la période d'activité reproductrice de l'un comme de l'autre sexe, le vent de force variable (5 à 35 km/h) soufflait de façon relativement constante en direction de la côte suivant une orientation nord-nord-ouest (figure 2).

Pourcentage d'individus participant à l'activité de ponte

Pendant l'été 1991, 1992 et 1993, les pourcentages d'individus mâles et femelles prêts à pondre et de ceux qui étaient effectivement impliqués dans cette activité coïncidaient à peu de choses près. Les prélèvements effectués ont permis d'observer des valeurs maximales d'individus prêts à pondre (atteignant 85% pour les mâles et 84% pour les femelles) quelques jours avant le début de l'activité reproductrice.

Quelques jours plus tard, les données que nous avons pu recueillir nous ont permis de constater que la grande majorité des individus avait effectivement participé à la ponte, étant donné que moins de 14 pour cent d'entre eux (mâles et femelles confondus) possédaient encore des tubules gonadiques au stade de maturité.

Discussion

Nombreuses sont les espèces d'échinodermes caractérisées par des actes de ponte qui s'étendent sur une longue période mais dont la saison de reproduction peut être raccourcie lorsque les conditions du milieu ne sont favorables que pendant un court laps de temps (Giese & Kanatani, 1987; Chia & Walker, 1991; Pearse & Cameron, 1991).

Dans l'estuaire du Saint-Laurent, nous avons pu observer que plus de 80 pour cent des individus prêts à pondre l'avaient fait juste après la plus grande activité de reproduction observée sur ce site (à une semaine d'intervalle), dénotant ainsi vraisemblablement que les conditions nécessaires à l'instauration d'une longue saison de reproduction n'étaient pas réunies. Par contre, Jordan (1972) et Coady (1973) avaient signalé que la saison de reproduction de *Cucumaria frondosa* s'étalait sur une période d'un mois à Terre-Neuve et le long de la côte du Maine.

La brève durée de bloom phytoplanctonique et de la saison chaude peut en partie expliquer la variabilité constatée sur ce site par rapport à d'autres sites d'étude de *C. frondosa*. Il est très courant de constater que la durée de la saison de reproduction des invertébrés marins varie en fonction de la latitude et d'observer cette même tendance sur d'autres échinodermes (Giese & Kanatani, 1987).

Les caractéristiques des périodes de ponte observées en de nombreux sites d'étude de *C. frondosa* sont aussi affectées d'une grande variabilité. Survenant en juillet aux latitudes les plus élevées, une activité de ponte a pu être observée en mars aux latitudes plus méridionales. Dans l'estuaire du Saint-Laurent, elle a débuté lorsque la stratification de la colonne d'eau était bien établie et que les eaux s'étaient réchauffées en surface.

Ces conditions apparurent en même temps que se tarissait brusquement l'apport des eaux douces de ruissellement. L'allongement progressif de la durée du jour jusqu'à environ 15 heures diurnes par 24 heures coïncida aussi avec une augmentation de la production primaire. Extrêmement variable à cette époque de l'année, la température qui oscillait selon une amplitude supérieure à 7°C par jour ne semble pas avoir été le facteur stimulant la ponte de *C. frondosa* (figure 2). Le fait que l'activité de ponte ait été largement précédée et suivie d'une augmentation progressive de la durée du jour, rend moins probable l'existence d'une relation de cause à effet entre la durée du jour et le frai.

Toutefois, l'activité de ponte des individus mâles et des femelles en 1992 et 1993 coïncidait avec un très fort accroissement de la production primaire

comme le démontra l'élévation substantielle des taux de concentration en chlorophylle A. Simultanément, la présence de cellules phytoplanctoniques en plus grandes quantités était observée dans l'appareil digestif d'holothuries prélevées à des fins d'analyse (données non publiées), laissant entendre avec quasi-certitude que le phytoplancton avait déclenché l'activité de ponte de *Cucumaria frondosa*. Starr et al. (1990, 1992, 1993) en avaient déjà fait la démonstration avec l'oursin de mer *Strongylocentrotus droebachiensis* et Hamel et al. (1993) avaient émis cette même hypothèse pour l'holothurie *Psolus fabricii* sur le même site d'étude. Dans le cas de *C. frondosa*, Jordan (1972) et Coady (1973) avaient aussi relevé que le phytoplancton pouvait déclencher la ponte.

En outre, les saisons de reproduction, variables selon les sites, juillet pour la région arctique (Runnström & Runnström, 1919), mi-juin pour la présente étude, mai-juin à Terre-Neuve (Coady, 1973) et avril-mai le long de la côte de la Nouvelle-Angleterre (Jordan, 1972), permettent de supposer que la production primaire joue un rôle important dans le déclenchement de la ponte. Le bloom phytoplanctonique est plus précoce dans les eaux qui sont situées à des latitudes moins élevées que celles de l'arctique.

Les observations plus détaillées qui furent réalisées sur la ponte de *Cucumaria frondosa* nous montrèrent cependant que la corrélation entre la ponte et les conditions du milieu ambiant n'était pas aussi simple que le laissaient entendre les données antérieures (figure 2). En fait, les premières manifestations de l'activité de ponte se produisent chez l'individu mâle — information que n'avaient pas décelée les corrélations réalisées à partir des observations sur le milieu ambiant. Ce même phénomène a pu également être observé pour d'autres espèces d'holothuries par McEuen (1988).

L'activité de ponte des femelles *C. frondosa* débuta beaucoup plus tard (figure 2). Plus précisément, les premières manifestations d'émission de gamètes mâles par quelques individus isolés coïncidèrent avec des conditions de marées basses, de courants très faibles, de chute des taux de concentration en chlorophylle A et d'élévation radicale de la température au lever du soleil (figure 2).

Loin de se cantonner dans les zones où les premières émissions de gamètes s'étaient manifestées, l'activité de ponte prit rapidement un caractère extensif. Il semblerait donc que les conditions liées à l'environnement n'aient pas eu le même effet de stimulation pour tous les individus mâles de la population. Par contre, dans la population mâle, l'activité de ponte aurait pris un caractère extensif par suite de l'effet direct du sperme ou des phéromones émis lors de l'émission de gamètes, selon l'hypothèse formulée antérieurement par Pearse et al. (1991).

mones émis lors de l'émission de gamètes, selon l'hypothèse formulée antérieurement par Pearse et al. (1991).

Chez les femelles aussi, la ponte commence chez quelques individus isolés. En outre, les intervalles séparant la ponte par les femelles de celle des mâles permettent de supposer que les femelles ont été stimulées par le sperme et non directement par les facteurs liés au milieu ambiant.

La ponte généralisée ou épidémique, qui se propage d'individu à individu, pourrait jouer un rôle dans le synchronisme de l'apparition du phénomène dans les populations d'holothuries. On a démontré expérimentalement que le sperme stimulait la ponte de certaines espèces telles que l'oursin *Strongylocentrotus droebachiensis* (Starr et al., 1992), l'étoile de mer *Leptasterias polaris* (Hamel & Mercier, 1995) ainsi que, d'après l'hypothèse émise par Young et al. (1992), l'oursin *Stylocidaris lineata*.

Reste cependant la question de savoir ce qui déclenche la ponte chez des individus isolés qui sont les premiers à émettre leurs gamètes. Malgré l'apparente corrélation qu'ont pu établir avec le phytoplancton les observations et analyses effectuées sur le milieu ambiant, des essais en laboratoire sur des individus mâles et femelles de l'espèce *C. frondosa* ayant atteint la maturité sexuelle (Hamel & Mercier, données non publiées) ont montré que la stimulation des espèces de phytoplancton présentes sur le site d'étude pendant la saison de reproduction n'avait eu aucun effet sur l'activité de ponte.

Il semble que la ponte soit déclenchée par l'augmentation progressive de la température et une brusque variation de l'intensité lumineuse. Les conditions qui s'y apparentent le plus sur le terrain sont celles que l'on rencontre au lever du soleil, à un moment qui se trouve correspondre au début de l'activité de ponte de *C. frondosa*. En examinant de façon plus détaillée l'effet des fluctuations des facteurs liés à l'environnement sur la biologie de l'holothurie, on a pu déterminer que si, pour de nombreuses espèces, le phytoplancton constituait le facteur de stimulation de la ponte, cette corrélation était moins évidente dans le cas de *C. frondosa* ou, en tout cas, était plus complexe que ne le laissaient supposer les observations portant sur le milieu ambiant (figure 2).

Toutes ces constatations tendent à démontrer l'effet de synergie de nombreux facteurs tels que le niveau des marées, les échanges entre individus au sein des populations d'holothuries (sperme ou phéromones), les courants, la température, l'heure de la journée et la biomasse phytoplanctonique.

Bibliographie

- Cameron, J. L. & P. V. Fankboner (1986). Reproductive biology of the commercial sea cucumber *Parastichopus californicus* (Stimpson) (Echinodermata: Holothuroidea). I. Reproductive periodicity and spawning behavior. *Can. J. Zool.* 64: 168–175.
- Chia, F.-S. & C. W. Walker (1991). *Echinodermata: Asteroidea*. In: Giese, A. C., J. S. Pearse, V. B. Pearse (eds.). *Reproduction of marine invertebrates, Echinoderms and Lophophorates*, Boxwood Press, California, pp. 301–353.
- Coady, L. W. (1973). Aspects of the reproductive biology of *Cucumaria frondosa* (Gunnerus, 1770) and *Psolus fabricii* (Duben et Koren, 1846) (Echinodermata: Holothuroidea) in the shallow waters of the Avalon Peninsula, Newfoundland. M. Sc. thesis, University Memorial, Newfoundland, Canada. 110 p.
- Conand, C. (1982). Reproductive cycle and biometric relations in a population of *Actinopyga echinites* (Echinodermata: Holothuroidea) from the lagoon of New Caledonia, western tropical Pacific. In: Lawrence, J. M. (ed.) *Proceedings of the International Conference on Echinoderms*, Tampa Bay, A. A. Balkema, Rotterdam. pp. 437–442.
- Conand, C. (1993). Reproductive biology of the characteristic holothurians from the major communities of the New Caledonia lagoon. *Mar. Biol.*, 116: 439–450.
- Giese, A. C. & H. Kanatani (1987). Maturation and spawning. In: Giese A. C., J. S. Pearse & V. B. Pearse (eds.). *Reproduction of marine invertebrates, general aspects: seeking unity and diversity*. Volume IX, Blackwell Scientific Publications and The Boxwood Press, California. pp. 251–329.
- Hamel, J.-F., J. H. Himmelman & L. Dufresne (1993). Gametogenesis and spawning of the sea cucumber *Psolus fabricii*. *Biol. Bull.* 184: 125–143.
- Hamel, J.-F. & A. Mercier (1995). Prespawning, spawning behavior and development of the brooding starfish *Leptasterias polaris*. *Biol. Bull.* 188: (in press, February issue).
- Jordan, A. J. (1972). On the ecology and behavior of *Cucumaria frondosa* (Echinodermata: Holothuroidea) at Lamoine Beach, Maine. Ph.D. Thesis, University of Maine, Orono. 74 p.
- Krishnaswamy, S. & S. Krishnan (1967). A report of reproductive cycle of the holothurian *Holothuria scabra* Jaeger. *Curr. Sci.* 36: 155–156.
- Lacalli, T. (1981). Annual spawning cycles and planktonic larvae of benthic invertebrates from Passamaquoddy Bay, New Brunswick. *Can. J. Zool.* 59: 433–440.
- McEuen, F. S. (1988). Spawning behaviors of the northeast Pacific sea cucumbers (Holothuroidea: Echinodermata). *Mar. Biol.* 98: 565–585.
- Pearse, J. S. & R. A. Cameron (1991). Echinodermata: Echinoidea. In: Giese, A. C., J. S. Pearse & V. B. Pearse (eds.). *Reproduction of marine invertebrates, Echinoderms and Lophophorates*. Boxwood Press, California, pp. 513–662.
- Pearse, J. S. & C. W. Walker (1986). Photoperiodic regulation of gametogenesis in a North Atlantic sea star, *Asterias vulgaris*. *Int. J. Invert. Reprod. Develop.* 9: 71–77.
- Runnström, J. & S. Runnström (1919). Über die Entwicklung von *Cucumaria frondosa* Gunnerus und *Psolus phantapus* Strussenfeld. *Bergens Museums Aabok* 5: 1–100.
- Starr, M., J. H. Himmelman & J.-C. Therriault (1990). Direct coupling of marine invertebrates spawning with phytoplankton blooms. *Science* 247: 1071–1074.
- Starr, M., J. H. Himmelman & J.-C. Therriault (1992). Isolation and properties of a substance from the diatom *Phaeodactylum tricorutum* which induces spawning in the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 79: 275–287.
- Starr, M., J. H. Himmelman & J.-C. Therriault (1993). Environmental control of green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis*, spawning in the St Lawrence Estuary. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 50: 894–901.
- Tanaka, Y. (1958). Seasonal changes occurring in the gonad of *Stichopus japonicus*. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* 9: 29–36.
- Yentsch, S. S. & D. W. Menzel (1963). A method for determination of phytoplankton chlorophyll a phaeophytin by fluorescence. *Deep-Sea Res.* 10: 221–231.
- Young, C. M., P. A. Tyler, J. L. Cameron & S. G. Rumrill (1992). Seasonal breeding aggregations in low-density populations of the bathyal echinoid *Stylocidaris lineata*. *Mar. Biol.* 113: 603–612.

