

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

MÉMOIRE  
PRÉSENTÉ À  
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À CHICOUTIMI  
COMME EXIGENCE PARTIELLE  
DE LA MAÎTRISE EN PRODUCTIVITÉ AQUATIQUE

PAR  
YVES BOIVIN  
B. SC. BIOLOGIE

LE CYCLE DE REPRODUCTION D'UNE ÉTOILE DE MER  
COUVEUSE SUBARCTIQUE Leptasterias polaris

avril 1985



### Mise en garde/Advice

Afin de rendre accessible au plus grand nombre le résultat des travaux de recherche menés par ses étudiants gradués et dans l'esprit des règles qui régissent le dépôt et la diffusion des mémoires et thèses produits dans cette Institution, **l'Université du Québec à Chicoutimi (UQAC)** est fière de rendre accessible une version complète et gratuite de cette œuvre.

Motivated by a desire to make the results of its graduate students' research accessible to all, and in accordance with the rules governing the acceptance and diffusion of dissertations and theses in this Institution, the **Université du Québec à Chicoutimi (UQAC)** is proud to make a complete version of this work available at no cost to the reader.

L'auteur conserve néanmoins la propriété du droit d'auteur qui protège ce mémoire ou cette thèse. Ni le mémoire ou la thèse ni des extraits substantiels de ceux-ci ne peuvent être imprimés ou autrement reproduits sans son autorisation.

The author retains ownership of the copyright of this dissertation or thesis. Neither the dissertation or thesis, nor substantial extracts from it, may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

## RÉSUMÉ

Le cycle de reproduction d'une espèce d'étoile de mer couveuse, Leptasterias polaris (Müller et Troschel) de l'infralitoral de l'estuaire du St-Laurent (Québec) a été étudié. Ce comportement de couvaison a des implications sur la stratégie de reproduction, considérant qu'il impose aux femelles une période de jeûne.

Nous avons donc tenté de caractériser le cycle de reproduction de cette espèce par rapport à des variations critiques dans des paramètres liés à la reproduction; tels la variation du poids des organes (gonade et hépatopancréas) et les populations de classes de tailles des cellules germinales.

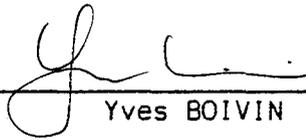
Chez le mâle et la femelle, on retrouve un cycle annuel de ponte, quoique l'amplitude de l'indice gonosomatique soit de 2 à 3 fois plus grand chez le mâle.

Cette faible amplitude chez les femelles est due au peu d'ovocytes (environ 4 000) produits chaque année. La ponte n'entraîne pas un lessivage des ovaires qui présentent une réserve importante d'ovocytes et où on ne retrouve pas l'évidence de phagocytose. Chez la population, l'émission des ovocytes s'étire généralement de septembre à décembre et est suivie d'une période de couvaison de 4 à 5 mois.

Chez le mâle, le début de l'émission des gamètes survient en septembre et se prolonge jusqu'en janvier. La synchronisation avec les femelles suggère une stimulation par un facteur exogène (température, phéromone).

L'indice hépatosomatique évolue de façon si irrégulière qu'on ne peut établir une corrélation avec les variations de l'indice gonosomatique, comme on retrouve chez d'autres espèces d'étoiles de mer. Mais on peut tout de même observer une tendance à la baisse lors du recrutement annuel des gamètes femelles.

Ainsi, L. polaris semble minimiser les pertes d'énergie en ne produisant que peu de gros oeufs (3 000 - 4 000) qui sont recrutés et subissent la maturation à partir d'un stade préexistant ayant déjà atteint un stade vitellogénique avancé. La ponte et la couvaison se manifestent en hiver, où l'investissement énergétique nécessaire pour les besoins métaboliques des couveuses sera à son minimum. De plus, les juvéniles étant libérées au printemps pourront profiter d'une part de la production et de la fixation maximale des microphytes benthiques, et d'autre part des larves des autres invertébrés ainsi que d'une température avantageuse pour la croissance.

  
Yves BOIVIN

  
Denis H. LARRIVEE

## REMERCIEMENTS

L'auteur tiens à profiter de l'occasion qui lui est donné pour remercier son directeur de mémoire, M. Denis H. Larrivée de l'Université du Québec à Chicoutimi, pour sa supervision durant les recherches ainsi que pour la patience qu'il a montré lors de la révision et la correction des textes, et le Dr. John H. Himmelman de l'Université Laval, pour ses commentaires très judicieux et ses corrections.

Les remerciements s'adressent aussi à M. Christian Harvey pour l'effort déployé lors de l'échantillonnage, de même qu'à Mlle Sylvie Marceau pour le travail ultrastructural et la transcription des textes.

Je m'en voudrais de passer sous silence la collaboration précieuse de Joan Moffat, Conrad Chrétien et Jean-Marc Gauthier, ainsi que l'organisme subventionnaire, en l'occurrence le Ministère des affaires indiennes et du Nord.

## TABLE DES MATIÈRES

	page
RÉSUMÉ.....	iii
REMERCIEMENTS.....	v
TABLE DES MATIÈRES.....	vi
LISTE DES FIGURES.....	viii
LISTE DES TABLEAUX.....	x
LISTE DES ABRÉVIATIONS.....	xi
CHAPITRE I : INTRODUCTION.....	1
1.1 Généralités.....	2
1.2 Revue de littérature.....	6
1.3 Objectifs de l'étude.....	17
CHAPITRE II : MATÉRIEL ET MÉTHODES.....	18
2.1 Collection et traitement des animaux.....	19
2.2 Dissection.....	21
2.3 Détermination des indices.....	22
2.4 Fixation des tissus pour les analyses en microscopie photonique.....	23
2.5 Procédure pour la microscopie électronique.....	24
2.6 Procédure de comptage et de mesure.....	25
CHAPITRE III : RÉSULTATS.....	27
3.1 Généralités.....	28
3.2 Indices des organes et histologie chez les mâles..	31
3.2.1 Indice gonadique (IGS).....	31
3.2.2 Histologie des testicules.....	33
3.2.3 Indice hépatosomatique (IHS).....	40
3.2.4 Histologie de l'hépatopancréas chez le mâle	40
3.3 Indices organiques et histologie pour les femelles	45
3.3.1 Indice gonosomatique .....	45
3.3.2 Histologie des ovaires.....	47
3.3.3 Indice hépatosomatique.....	54
3.3.4 Histologie de l'hépatopancréas chez la femelle.....	55

CHAPITRE IV : DISCUSSION.....	57
4.1 Le cycle de reproduction chez <u>L. polaris</u> .....	58
4.2 Régulation de la reproduction.....	65
4.3 Stratégie de reproduction.....	70
CHAPITRE V : CONCLUSION.....	73
BIBLIOGRAPHIE.....	76

## LISTE DES FIGURES

	page
Figure 1. Résumé des mécanismes de régulation de la reproduction chez les échinodermes marins (Giese et Pearse, 1974).....	16
Figure 2. Carte présentant la station d'échantillonnage de Les Escoumins.....	20
Figure 3. Données de température ( $^{\circ}\text{C}$ ) pour Les Escoumins au site d'échantillonnage à 10 m.....	30
Figure 4. Moyennes d'indices des organes (poids humide d'organe/poids humide total) et intervalles de confiance à 95%....	32
Figure 5. A. Représentation schématique de l'organisation ultra-structurale du testicule chez <u>L. polaris</u> .....	35
Figure 6. A. Distribution de fréquences d'épaisseurs de l'épithélium germinale des testicules B. Variations du pourcentage d'individus avec la lumière testiculaire pleine et vide de spermatozoïdes.....	37
Figure 7. Photographies en microscopie optique présentant le développement du testicule chez <u>L. polaris</u> (coloration Trichrome de Masson).....	39
Figure 8. Organisation structurale de l'hépatopancréas X 1,030.....	42
Figure 9. Détails de l'organisation ultrastructurale de l'hépatopancréas.....	43
Figure 10. Variations structurales de l'hépatopancréas chez le mâle ( <u>L. polaris</u> ) X 674.....	44
Figure 11. Moyennes d'indices des organes (poids humide d'organe/poids humide total) et intervalles de confiance à 95%....	46
Figure 12. A. Représentation schématique de l'organisation ultra-structurale de l'ovaire chez <u>L. polaris</u> .....	48
Figure 13. Distribution de fréquences de taille d'ovocytes.....	50

Figure 14. Photographies en microscopie optique présentant 3 stades de développement des ovaires chez <u>L. polaris</u> (coloration Trichrome de Masson).....	51
Figure 15. Variations structurales de l'hépatopancréas chez la femelle ( <u>L. polaris</u> ) X 674.....	56
Figure 16. Résumé des changements saisonniers dans la gonade et séquences des évènements de la reproduction.....	59

LISTE DES TABLEAUX

	page
Tableau 1. Tableau synoptique des études de reproduction chez les <u>Asteridea</u> selon Fenaux (1980-1981).....	7

## LISTE DES ABRÉVIATIONS

m = mètre

cm = centimètre

$\mu\text{m}$  = micromètre

nm = nanomètre

g = gramme

min = minute

h = heure

$^{\circ}\text{C}$  = degré Celcius

exp = expérimental

M = molaire

IGS = indice gonosomatique

IHS = indice hépatosomatique

CHAPITRE I

INTRODUCTION

## 1.1 GÉNÉRALITÉS

Leptasterias polaris Müller et Troschel, est une étoile de mer de la zone infralittorale avec une répartition arctique-boréale (Atlantique Nord). Du fait de ses habitudes particulières de couvaion décrites par Himmelman et al., (1982) qui dure de 4 à 5 mois (Emerson, 1973), la stratégie de reproduction prend davantage d'intérêt, la couvaion impliquant des phases de jeûne et de nutrition active qui sont susceptibles d'être d'une importance critique dans la régulation des processus de reproduction et plus particulièrement de ceux touchant la gamétogénèse.

Dans le cadre d'études sur la biologie de la reproduction, on peut considérer deux aspects, qui sont d'une part l'efficacité et le rythme de production des gamètes et d'autre part les liens qui existent entre la gamétogénèse, la ponte et les facteurs environnementaux exogènes qui imposent une périodicité (Sastry, 1975; Smith, 1971). La reproduction chez la plupart des échinodermes serait un phénomène cyclique (Chia, 1966a; Giese, 1959; Thorson, 1949). Ces nombreuses études ont montré que les échinodermes ont un cycle de reproduction bien défini avec des périodes de maturation sexuelle synchrones, pour des populations d'une espèce vivant dans la même aire géographique.

Pour Achituv et Delavault (1972) le cycle sexuel traduit l'évolution complète des gonades pendant un temps donné, depuis un état initial cytologiquement non-identifiable jusqu'à leur maturité. Giese

(1959) parle du cycle de reproduction comme d'une série d'évènements qui débute au temps de l'activation de l'épithélium germinale, à la prolifération cellulaire et à la gamétogénèse dans une gonade, pour passer à la ponte des gamètes, puis à une diminution de l'activité gonadique pour retourner à un niveau relatif de repos. On pourra donc parler de saison de reproduction ou de ponte comme d'une période où la majorité des individus libèrent le plus de gamètes, période qui est précédée par de grandes variations de l'état de développement des gonades (Fuji, 1960).

Les populations d'invertébrés marins ne se reproduisent généralement pas continuellement tout au long de l'année, mais plutôt durant une période très réduite. Ceci est vrai pour les espèces polaires, tempérées et même quelquefois tropicales chez qui on trouve cependant des patrons distinctifs. Au niveau d'une population la période de reproduction la plus courte est celle des organismes des régions polaires et la plus longue, celle des organismes des régions tropicales. Ainsi, Giese (1959) parle d'un cycle reproductif annuel pour les invertébrés marins de la zone tempérée.

Plus précisément, Thorson (1936) parle d'un développement des gonades durant l'hiver et de la ponte au printemps comme d'un patron caractéristique des invertébrés marins ayant une vie larvaire pélagique dans les mers froides.

Nous retrouvons trois types de stratégie de reproduction chez les invertébrés marins (Thorson, 1949; Smith, 1971):

1. Pondre beaucoup de petits oeufs libérés dans le plancton (planctophages).
2. Pondre de gros oeufs moins nombreux mais avec suffisamment de vitellus pour nourrir la larve jusqu'à la fixation benthique.
3. Pondre un faible nombre de gros oeufs couvés ou attachés au substrat.

Il est connu depuis longtemps que certains astéroïdes, répartis dans trois ordres, possèdent la caractéristique de couvrir les oeufs jusqu'à l'éclosion des larves, et parfois même les larves jusqu'au stade juvénile (Chia, 1966a). Les premières mentions de ce comportement proviennent de Sars (1846) chez Leptasterias mülleri (Forcipulata), et Henricia sanguinolenta (Spinulosa). Le troisième ordre présentant cette caractéristique est celui des Phanerozonida représenté par Archaster excubatus (Thomson, 1878). Actuellement nous connaissons près de 100 espèces qui présentent ce comportement. Aussi, dépendamment des espèces, une grande variété de modes de couvaison ont été décrits comme en fait foi une revue de littérature présentée par Himmelman et al., (1982). Il rapporte ainsi que le plus commun des modes est celui où la femelle maintient les embryons ou les larves sous la surface du disque comme chez L. pusilla, L. aequalis et L. hexactis. Cette position se présente généralement comme un soulèvement du disque pour former une poche retenue au substrat seulement par la partie distale des bras. Chez d'autres astéroïdes, les premières étapes du développement se font dans l'estomac (L. tenera et Granaster nutrix). D'autres espèces gardent leurs jeunes

sur la partie aborale comme chez Ctenodiscus crispatus et plusieurs espèces de Leptychaster. D'autres encore, possèdent des épines spécialisées pour former une chambre de couvaison (Odinella nutrix). Toujours selon Himmelman et al., le mode le plus spécialisé est celui où la surface aborale est protégée par une membrane de couvaison supradorsale, fréquente chez les Pterasteridae. Enfin, Himmelman et al. (1982) présente le mode de couvaison observé chez Leptasterias polaris laquelle enroule ses bras autour du disque pour former un genre de bouclier qui protège les jeunes attachés au substrat, comme c'est le cas pour L. ochotensis similispinis (Clark) (Kubo, 1951).

Le comportement de L. polaris implique par conséquent une stratégie de reproduction particulière. Comme toutes les espèces couveuses, L. polaris ne produira annuellement que très peu d'oeufs, entre 1000 et 3000 selon Himmelman et al., (1982), avec une grande quantité de vitellus. La production de cette quantité de gamètes pourrait représenter un investissement énergétique de beaucoup inférieur aux espèces possédant une ponte planctonique comme Asterias rubens, qui produisent quelques 2,500,000 oeufs (Smith, 1971). Cependant, cette stratégie suppose également que la femelle devra passer un certain temps dans la position de couvaison, et ce, sans se nourrir, ou très peu (Chia, 1966a, 1969; Smith, 1971; O'Brien, 1976; Worley et al., 1977). D'où l'élaboration d'une stratégie particulière qui tiendra compte de cette période de jeûne prolongée. Ce type de stratégie présente un intérêt de recherche certain pour l'approfondissement des connaissances sur les cycles de reproduction des invertébrés marins et leur régulation.

## 1.2 REVUE DE LITTERATURE SUR LA REPRODUCTION DES ASTERIDAE

On retrouve toute une série de travaux portant sur le cycle reproductif de différentes espèces d'étoiles de mer dont Fenaux (1980-1981) fait une excellente revue (tableau 1). Tous ces travaux sur la reproduction présentent des changements cycliques dans la taille et la maturité des gonades. L'utilisation d'un indice gonosomatique ( $\text{poids gonade humide} / \text{poids corps humide} \times 100$ ) donne une mesure intéressante de l'état de maturité des gonades (Giese, 1959). L'augmentation de l'indice impliquera une croissance annuelle double, celle due aux gamètes suite à la prolifération des gamètes elles-mêmes et celle due au stroma qui les contient (Jangoux et Van Impe, 1977). Chez plusieurs astéroïdes, et chez les échinoïdes, il n'y a pas de différence significative dans le patron de variation de l'indice gonosomatique entre mâle et femelle à n'importe lequel temps de l'année (Bennet et Giese, 1955). Tandis que chez d'autres la moyenne de l'indice gonosomatique mâle sera plus basse que celle de la femelle et au cours de la ponte présentera une diminution plus abrupte (Crump, 1971). Ainsi que plusieurs auteurs l'ont présenté, l'indice gonosomatique est sujet à des variations dans un même échantillon, dans un même endroit, et le tout dépendra de la taille, du sexe, de l'âge et de la saison (Farmanfarmian *et al.*, 1958; Pearse, 1965; Crump, 1971). Durant la période de l'accroissement gonadique, les animaux montrent un haut degré d'asynchronie qui sera mis en évidence par l'intervalle des limites de confiance (Smith, 1971; Barker, 1979).

Tableau 1 Tableau synoptique des études de reproduction chez les *Asteridea* selon Fenaux (1980-81)

<i>Asterias amurensis</i>	Indice gonadique, histologie des gonades	Kim, 1968
<i>Asterias forbesi</i>	Indice gonadique	Booolootian & Turner, 1966
<i>Asterias rubens</i>	% relatifs des différents stades de développements des gonades	Vevers, 1949
<i>Asterias vulgaris</i>	Indice gonadique	Jangoux & Vloeberg, 1973
<i>Coscinasterias calamaria</i>	Indice gonadique	Crump, 1971
<i>Leptasterias hexactis</i>	Indice gonadique	Chia, 1968
<i>Leptasterias pusilla</i>	Indice gonadique, étude histologique et autoradiogrammes des gonades	Smith, 1971
<i>Leptasterias tenera</i>	Etude histologique des gonades	Worley et al., 1977
<i>Pisaster brevispina</i>	Indice gonadique	Farmanfarmian et al., 1958
<i>Pisaster giganteus</i>	Indice gonadique	Greenfield et al. 1958
<i>Pisaster ochraceus</i>	Indice gonadique Indice gonadique, étude histologique des gonades	Greenfield et al. 1958 Mauzey, 1967
<i>Stichaster australis</i>	Etude histologique des gonades, polygones fréquences de tailles ovocytes	Barker, 1979
<i>Sclerasterias richardi</i>	Etude histologique des gonades	Falconetti et al. 1976
<i>Asterina burtoni</i>	Etude histologique des gonades	Achituv, 1973
<i>Asterina gibbosa</i>	Etude histologique des gonades	Delavault, 1960
<i>Patiria miniata</i>	Indice gonadique	Farmanfarmian et al., 1958

tableau 1 (suite)

---

<i>Patiriella regularis</i>	Indice gonadique, polygone de fréquence de taille des ovocytes	Crump, 1971
<i>Echinaster sepositus</i>	Etude histologique des gonades	Cognetti et Delavault, 1960
<i>Echinaster echinosporus</i>	Indice gonadique	Ferguson, 1974
<i>Luidia clathrata</i>	Indice gonadique, variations saisonnières des composantes biochimiques des gonades	Lawrence, 1973
<i>Odontaster validus</i>	Etude histologique des gonades, polygone de fréquence de tailles d'ovocytes	Pearse, 1965
<i>Oreaster hedemani</i>	Indice gonadique, variations des composants biochimiques des gonades	Rao, 1967

Le cycle reproductif est aussi clairement reflété par les changements histologiques dans les gonades comme l'ont montré Pearse (1965), Mauzey (1966), Crump (1971) et Worley et al.., (1977).

L'augmentation du poids gonadique peut être due en partie à l'augmentation d'eau dans la gonade mais surtout à une progression de la gamétogénèse (Greenfield et al.., 1958). Fuji (1960) parle de trois étapes de gamétogénèse; la saison de développement gonadique, la saison de ponte et enfin la saison léthargique de développement. D'une façon plus détaillée, Kim (1968) établit pour Asterias armurensis sept étapes de gamétogénèse qui débute au stade juvénile où on ne peut distinguer les sexes, suivi du stade folliculaire qui ne présente dans la gonade que des gonies, puis le stade de croissance hâtive qui verra la début de la présence des spermatocytes et des ovocytes, le stade de croissance secondaire qui conduira jusqu'à la formation des ovotides ou spermatides, le stade de pré-maturation où l'on assiste à la formation d'un nombre important de gamètes matures, le stade mature qui montre des gonades remplies de gamètes matures et enfin le stade épuisé (spent) où tout ce qui reste ne sont que des gamètes résiduelles.

Ce patron général des événements gamétogéniques peut s'observer chez la majorité des astéroïdes surtout dans le cas des mâles. Cependant chez des espèces comme Stichaster australis (Holland, 1967; Barker, 1979), L. tenera (Worley et al.., 1977), Benthopecten simplex, Pechinaster filtrolii, Pontaster tenuispinus (Pain et al.., 1982), les femelles n'amèneront pas les ovocytes jusqu'au stade de maturité, le

développement de l'ovocyte sera bloqué juste avant la division de maturation qui ne s'opèrera que lors de la ponte ou très peu de temps avant la ponte. De plus, pour certaines espèces comme L. hexactis (Chia, 1968b), L. pussilla (Smith, 1971), Asterina burtoni (Achituv, 1973), l'ovogénèse peut s'étirer sur une période de plus d'un an pouvant même aller jusqu'à 24 mois comme cela semble être le cas pour L. hexactis (Chia, 1968b). L'argumentation de Chia repose d'une part sur le fait que l'on peut retrouver 3 populations de cellules germinatives. Une première où les cellules possèdent une vésicule germinale en migration (III), une autre où les cellules sont en croissance rapide (II), et une dernière où les cellules sont dans une phase préméiotique à croissance lente (I). D'autre part durant la première moitié de l'année on retrouve dans la gonade des cellules germinatives du stade (I) et (II), tandis que durant la seconde moitié on ne retrouve que des cellules des stades I et III. Dans le cas de ces maturations prolongées la gonade se présente toujours avec une ou plusieurs populations d'ovocytes de différentes tailles. Smith (1971) présente le problème des multiples populations de gamètes selon trois interprétations: on peut penser que les ovocytes se développent tout au long de l'année ce qui implique que la période de ponte peut s'étirer sur l'année au complet comme c'est le cas pour Patiriella exigua et P. calcar (Lawson-Kerr et Anderson, 1978); ou que le développement s'opère sur toute l'année, mais que seulement les ovocytes qui se développent durant une période limitée spécifique croissent pour atteindre la maturité pendant que les autres seront phagocytés (Sclerasterias richard, Fèbre, 1981); ou enfin que les gamètes représentent des populations d'âges différents (L. pusilla, Smith, 1971).

La spermatogénèse est beaucoup moins variable et on peut utiliser les mêmes étapes que Kim (1968) pour caractériser le phénomène. Comme pour la femelle, on peut utiliser quatre critères qui permettent de différencier les étapes caractéristiques du cycle, qui sont: l'épaisseur de la paroi testiculaire, l'absence ou la plus ou moins grande abondance de gamètes en développement, l'apparition et l'importance relative de la quantité de spermatozoïdes et l'aspect de la lumière du testicule. Chez la plupart des astéroïdes, comme chez certains mollusques, la spermatogénèse est caractérisée par la formation de colonnettes de spermatocytes. Durant la division mitotique, les cellules germinatives s'agglomèrent les unes à la suite des autres pour former une rangée de cellules qui resteront dans cette position jusqu'à la libération du spermatozoïde dans la lumière du testicule. A l'intérieur d'une colonnette, on peut distinguer en microscopie électronique toutes les étapes de maturation du spermatocyte primaire jusqu'au spermatozoïde.

Il a été aussi observé que l'hépatopancréas présentait des variations cycliques. Chez quelques espèces, la taille de l'hépatopancréas varie de façon saisonnière, en relation avec la taille de l'étoile de mer (Barker, 1979). Les variations de l'indice hépatosomatique sont premièrement dues au rapport des cellules exocrines produites sur celles qui sont détruites (Ferguson, 1975). L'indice hépatosomatique varie aussi inversement avec l'indice gonosomatique, c'est le cas pour Stichaster australis (Barker, 1979), Asterias rubens (Oudejans et al., 1979), Pisaster ochraceus (Nimitz, 1971; Menge, 1975), Leptasterias pusilla (Smith, 1971), Oreaster hedemanni (Rao, 1966). Que l'indice gonosomatique

et l'indice hépatosomatique varie approximativement de façon inverse peut s'expliquer par l'utilisation de nutriments de réserve entreposés dans l'hépatopancréas, puis transférés dans la gonade pour la production des gamètes. Toutefois, dans certaines situations, cette relation inverse entre la gonade et l'hépatopancréas n'est pas évidente (Astrostole scabra, Town, 1980; Patiriella miniata, Farmanfarmian et al., 1958; Anderson, 1966; Pisaster giganteus, Farmanfarmian et al., 1958). On peut expliquer cette situations de différentes façons: ce peut être le cas où la nourriture est abondante toute l'année, ou encore, on peut penser que l'animal possède un régime alimentaire omnivore ou encore que l'activité physiologique de l'un et l'autre n'est pas directement reliée (Anderson, 1966). Quoiqu'il en soit, les variations du poids de l'hépatopancréas ne sont pas seulement attribuables à l'entreposage de matériel de réserve, mais aussi à l'assimilation de produits de digestion et à la sécrétion d'enzymes digestives.

D'autre part, la cinétique des organes de l'hépatopancréas dépend du temps de l'année et directement de leur composition chimique qui est par ordre décroissant de quantités: protéine, lipide, carbohydrate et acides aminés (Oudejans et al., 1979). Notons que la quantité d'eau y est généralement très importante.

Il existe un patron général dans la composition des constituants biochimiques de l'hépatopancréas et dans leurs changements cycliques. Ainsi, chez un individu immature, nous retrouverons des lipides et des protéines en grandes concentrations, et en réponse à la gamétogénèse et à

la maturation, nous verrons une diminution des lipides, des protéines et même des carbohydrates. Puis les lipides verront leur concentration augmenter de nouveau à la fin de la maturation pour diminuer à l'atteinte de l'état de maturité (Rao, 1966; Oudejans et al. ., 1979).

Suivant l'hypothèse du transfert du matériel organique de l'hépatopancréas vers les gonades que soutiennent plusieurs travaux, la gonade au repos verra la concentration en carbohydrates augmenter tout en maintenant un niveau constant de lipides. Avec le début de l'activité gonadique, la concentration de lipides va augmenter rapidement puis diminuer pour arriver à maturité avec une concentration de lipides et de carbohydrates à leurs valeurs minimales (Jangoux et Van Impe, 1977).

Dans certains cas, comme pour Ctenodiscus crispatus l'absence de variations biochimiques importantes dans l'ovaire s'explique par la présence de tous les stades de l'ovogénèse tout au long du cycle (Shick et al., 1981) ce qui a d'ailleurs mené à l'interprétation de la reproduction continue.

Comme la reproduction est une activité critique du cycle vital des invertébrés marins, l'activité de reproduction coïncide souvent avec le temps des conditions optimales pour les jeunes (Smith, 1971). Ainsi, le succès de survie et la sélection des organismes sont surtout reliés à la reproduction. Dans n'importe quel cycle reproductif, les stimuli sont tels que toute la population est prête en même temps pour la ponte (Smith, 1971)). Fenaux (1980-81) montre que les facteurs environnementaux

interviennent comme stimuli sur la croissance gonadique, sur la maturation et sur la ponte. Elle établit trois catégories de facteurs. Dans un premier temps, au niveau de la croissance gonadique, c'est la nutrition, ou plutôt la quantité et la qualité de la nutrition qui règlent le volume gonadique (Vevers, 1949; Mauzey, 1966; Sastry, 1968; Smith, 1971; Vadas, 1968; Crump, 1971; Gonor, 1973a; Lawrence, 1973; Worley et al., 1977; Himmelman, 1979; Town, 1980; Shick et al., 1981). Cette croissance ne dépend pas seulement de l'abondance, mais aussi de la qualité de la diète comme chez Astrostole scabra (Town, 1980). Dans un second temps, viennent les stimuli biologiques qui peuvent se présenter comme le déclenchement d'une ponte épidémique avec la présence de produits sexuels dans l'environnement, ou encore la manifestation d'une floraison phytoplanctonique (Thorson, 1946; Himmelman, 1975, 1978, 1979; Fèbre, 1981).

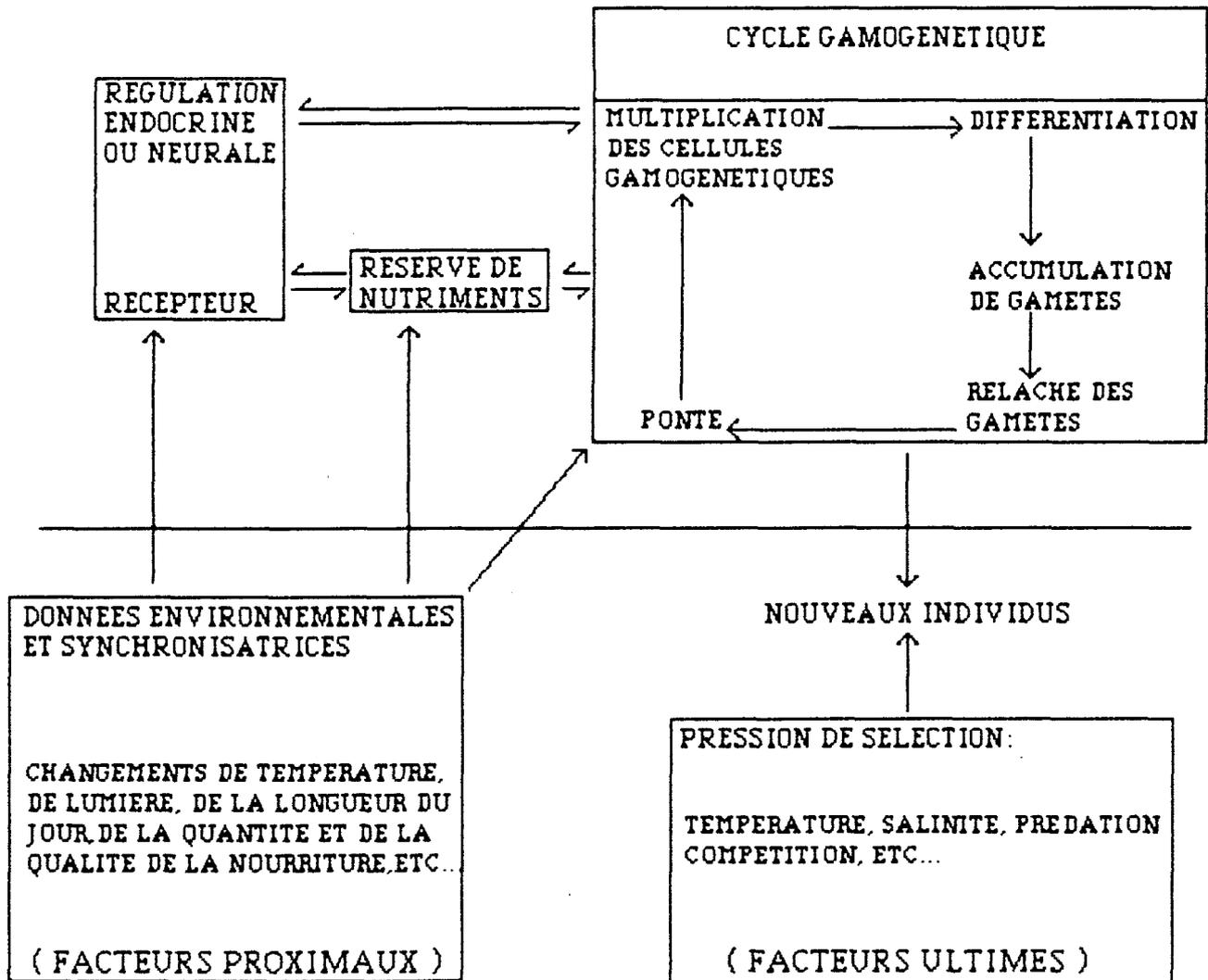
Et finalement, ce sont les facteurs physico-chimiques représentés surtout par la température qui peut avoir des effets sur la nourriture disponible, le métabolisme, donc sur la croissance (Giese, 1959). Fuji (1960) suggère la température comme facteur de déclenchement de la ponte, non comme l'atteinte d'un seuil de température définie pour provoquer la ponte mais plutôt comme d'un écart de température à l'intérieur duquel la ponte est possible. Smith (1971) parle de la température comme facteur d'inhibition ou de ralentissement de la nutrition. D'autres, comme Himmelman (1979), trouvent une inconsistance entre la température et la ponte comme chez le genre de chiton Mopalia. Un autre facteur influençant la reproduction serait la photopériode selon

Booolootian (1963) et Holland (1967).

Ces facteurs du milieu influencent et synchronisent le cycle reproductif par leur intervention au niveau d'autres facteurs intrinsèques. On pense principalement au cycle de synthèse et de relâche de produits de neurosécrétion. Aussi, avec l'activation de la gamétogénèse commence l'activité neurosécrétoire (Sastry, 1975). Les expériences de Kanatani (1964) et de Chaet (1959, 1960, 1961, 1962, 1964a,b,c,d, 1966a,b) montrent la pertinence de produits de neurosécrétion en tant que facteurs de maturation et de déclenchement de la ponte, et certains parlent même de l'action combinée de plusieurs substances (Smith, 1971; Kishimoto, Hirai et Kanatani, 1981; Yamada et Hirai, 1984).

Donc les événements gamogénétiques sont contrôlés par des facteurs endogènes, mais la synchronisation des individus est probablement coordonnée par un ou des facteurs externes (Chaet & McConnaughy, 1959; Himmelman, 1979). Giese et Pearse (1974) présentent une figure résumant très bien le cadre théorique des mécanismes de régulation de la reproduction (figure 1).

# ENVIRONNEMENT INTERNE



# ENVIRONNEMENT EXTERNE

Figure 1 Résumé des mécanismes de régulation de la reproduction chez les échinodermes marins ( Giese et Pearse, 1974 ).

### 1.3 OBJECTIFS DE L'ÉTUDE

Cette étude vise à définir et à examiner le cycle de reproduction chez Leptasterias polaris, tenant compte de son comportement spécial de couvaion. Ce comportement pose certaines questions en ce qui concerne:

- a) l'évolution de la gamétogénèse en terme de temps et de production,
- b) l'investissement de la femelle couveuse pour la nutrition et la croissance,
- c) et enfin les stratégies particulières utilisées par L. polaris dans son cycle de reproduction.

L'analyse des transformations cycliques des gonades, comme l'ont montrée un grand nombre de chercheurs, nous donnera l'information de base du cycle. De plus l'étude parallèle de l'évolution de l'hépatopancréas devrait contribuer à éclairer certains aspects énergétiques liés à la reproduction.

Pour mieux comprendre les aspects de régulation, l'analyse des changements morphométriques de la gonade nous apportera des détails sur la cinétique du recrutement gamétique et son ampleur.

CHAPITRE II  
MATÉRIEL ET MÉTHODES

## 2.1 COLLECTION ET TRAITEMENT DES ANIMAUX.

Les peuplements de L. polaris de la côte nord de l'estuaire du St-Laurent présentent plusieurs attraits pour la recherche. La proximité des sites et la facilité relative d'échantillonnage font de ceux-ci des objets privilégiés d'investigation. Le site se présente comme une baie aux berges rocheuses (granitiques) avec une forte pente, situé au sud-ouest de la localité de Les Escoumins. L'anse à la Barque ( $48^{\circ} 19' 05''$  N,  $69^{\circ} 24' 53''$  O) (figure 2) supporte une population abondante de Leptasterias polaris.

Tous les individus ont été prélevés en plongée entre 5 et 15 m dans une zone de  $2000 \text{ m}^2$  que l'on couvrait avec un mouvement de va-et-vient sur 20 m de large et près de 100 m de long. Les individus les plus gros étaient toujours dans la zone la plus profonde. Après avoir vérifié graphiquement (taille de l'adulte vs poids de la gonade) la taille moyenne de maturité sexuelle, tous les individus de taille supérieure à 10 cm ont été retenus, et leurs poids variaient entre 26 et 192 g avec une valeur moyenne de 100 g.

Trente individus étaient récoltés approximativement à tous les 15 jours durant la période critique de reproduction (septembre-mai) et mensuellement pour le reste de l'année, entre septembre 81 et février 83. Les dates exactes de prélèvements dépendaient de la marée et des conditions météorologiques ainsi que des conditions de glace durant les mois d'hiver. Les spécimens étaient récoltés à la surface des roches qui

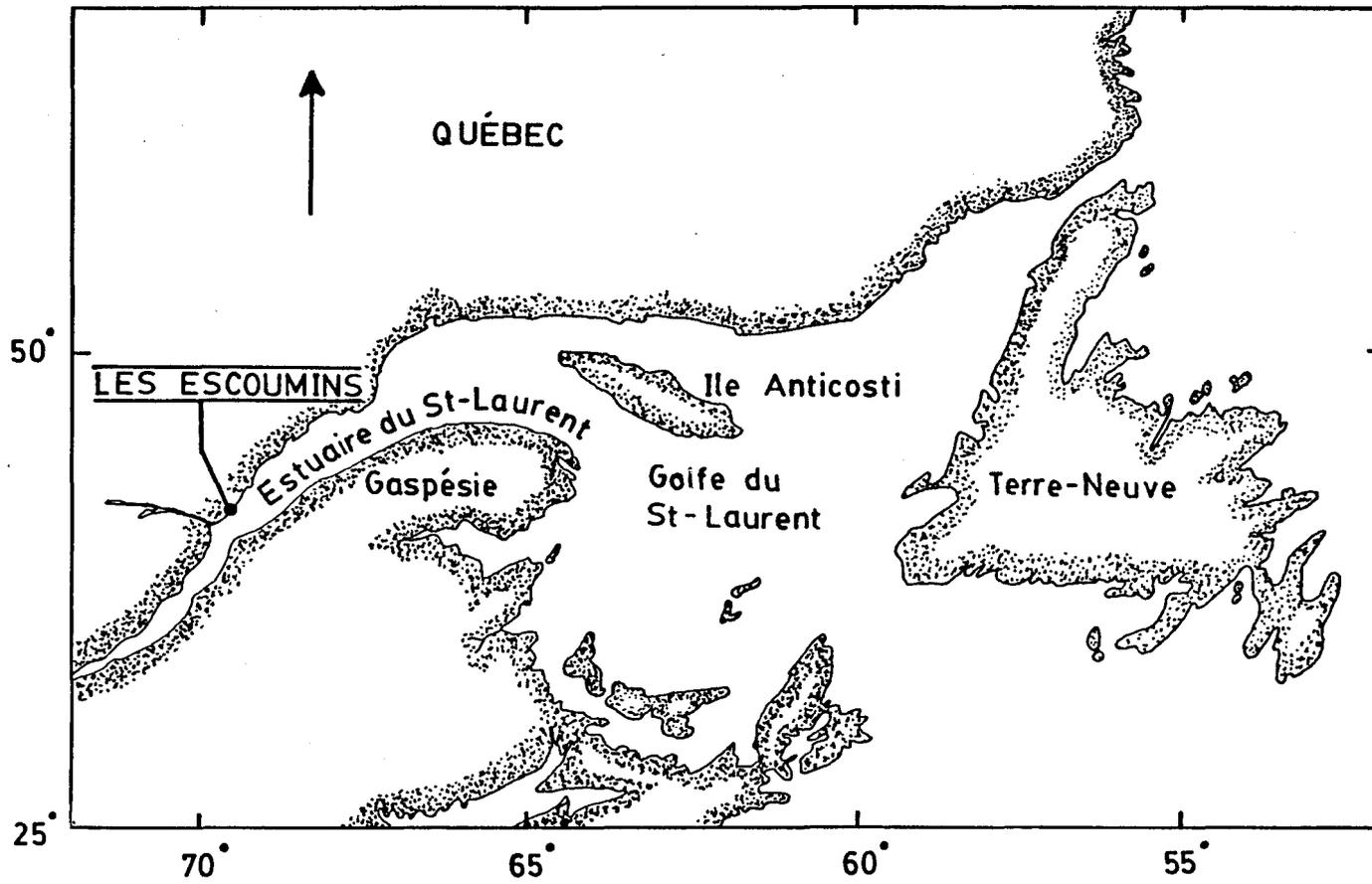


Figure 2. Carte représentant la station d'échantillonnage de Les Escoumins

tapissent le fond, dans les lits de moules (Mytilus edulis L.) et de phalades rugueuses (Zirphaea crispata L.). Une fois prélevés, les organismes conservés au froid dans l'eau de mer étaient ramenés au laboratoire, puis entreposés dans des aquariums d'eau de mer naturelle à 2<sup>0</sup> C pour une durée de 2 à 3 jours précédant la dissection.

## 2.2 DISSECTION

L'anatomie interne de Leptasterias polaris est très semblable à celle décrite pour la plupart des Asteridae. La dissection de Leptasterias polaris se fait ainsi: la partie ventrale orale des individus est séparée du reste du corps par des incisions latérales de part et d'autres de chaque bras. L'incision débute à l'interrayon vers l'extrémité du rayon, et ce le plus près possible de la partie orale pour éviter d'endommager les organes. Les gonades sont ensuite enlevées après avoir sectionné le gonoducte avec une paire de ciseaux fins, puis l'hépatopancreas est prélevé en sectionnant les mésentères qui attachent le caecum à la partie aborale et en coupant les canaux pyloriques. Les pesées du caecum et des gonades sont effectuées en les plaçant sur du papier buvard pour une période de 5 min de façon à laisser égoutter l'eau de surface (5 min est le temps requis pour que le poids de l'organe se stabilise), puis en les pesant sur une balance Mettler PC 440 (+0.005g). Suite à la pesée, une partie de l'organe est fixée dans la formaline 10 % dans l'eau de mer tandis qu'une autre partie est séchée à l'étuve à 60<sup>0</sup> C pendant 25 h pour déterminer le pourcentage d'eau dans l'organe.

### 2.3 DÉTERMINATION DES INDICES

Plusieurs méthodes ont été utilisées pour obtenir un indice de la variation cyclique des organes des invertébrés marins. Toutes sont basées sur des variations relatives qui sont comparables les unes aux autres. La méthode des indices permet de soustraire l'effet de la taille d'un individu de l'estimation de la taille relative des gonades et ainsi comparer des individus de tailles différentes mais ayant un niveau de maturité sexuelle comparable. La plus importante considération pour la méthode des rapports est que le cycle ne peut être déterminé que s'il y a une synchronie chez les individus d'un peuplement donné.

Les méthodes de détermination des indices comprennent la mesure du poids d'un organe ou d'un tissu par rapport au poids total humide de l'animal (Takanaka, 1958), le volume d'un organe sur le poids humide total de l'animal (Giese *et al.*, 1957), le poids relatif d'un organe par rapport au poids éviscéré de l'animal (Pearse, 1964, 1966, 1968), le rapport du volume de l'organe au diamètre du corps (Lewis, 1958) ou au volume du corps (Fuji, 1960). Gonor (1973) utilise le rapport des poids secs des organes au poids sec du corps dans le but d'éliminer l'effet de la variation de la quantité d'eau dans les tissus.

Pour cette étude, la méthode choisie est celle du rapport du poids humide des organes (5 min sur le papier buvard) (Magniez, 1983) au poids humide total de l'animal (15 min sur le buvard) (Crump, 1971; Himmelman, 1980). L'analyse des poids secs des organes nous a permis de

démontrer qu'il n'y a pas de variations significatives de la quantité d'eau dans les tissus au cours du cycle annuel.

#### 2.4 FIXATION DES TISSUS POUR LES ANALYSES EN MICROSCOPIE PHOTONIQUE

Vingt cinq animaux ont été conséquemment disséqués à chaque échantillonnage et une partie du caecum pylorique et des gonades de chaque individu a été fixée à la formaline/eau de mer 10 % (Jalbert et al., 1982; Pain et al., 1982). L'eau de mer est utilisée dans la solution de fixation pour prévenir des effets de dilatation dus à la formaline comme il a été rapporté à plusieurs occasions pour la fixation des organismes marins (Holland, 1964, 1967).

Subséquentement à la fixation, les tissus sont lavés à l'eau courante pendant 30 min, suivi d'une déshydratation avec des bains d'alcool progressifs. L'infiltration à la paraffine débute avec des bains de xylène suivie de bains de xylène/paraffine (50/50) et enfin des bains de paraffine (Tissue Prep) à 57<sup>0</sup> C.

Après avoir été enrobés à la paraffine, les organes sont coupés à l'aide d'un microtome à main de type Leitz 1512, pour obtenir des coupes du tissu de 7 um d'épaisseur, approximativement au centre de la gonade. Nous avons rencontré de grandes difficultés à obtenir une bonne hydratation dans les cas où les ovaires contiennent des oeufs avec de

grandes quantités de vitellus. Dans ces cas, les tissus gonadiques sont trop fragiles pour être coupés et s'effritent au contact de la lame du microtome. Pour résoudre ce problème crucial, nous avons choisi de faire tremper les blocs de paraffine dans un bain d'eau distillée pour une période de 15 à 30 min avant de faire des coupes (Worley et al., 1977). Les coupes ainsi obtenues montrent des oeufs avec beaucoup de vitellus et des gonades qui apparaissent intactes.

Ces coupes sont ensuite montées sur lames puis colorées selon la méthode standard du Trichrome de Masson (Gabe, 1968) choisie pour ses excellentes qualités de coloration topographique, ainsi qu'avec la technique de Himes et Moriber (1958) sélectionnée pour ses qualités histochimiques générales.

## 2.5 PROCÉDURE POUR LA MICROSCOPIE ÉLECTRONIQUE

Pour obtenir des informations sur l'ultrastructure, de petits fragments de gonade et de caecum (mâle et femelle) ont été fixés dans la glutaraldéhyde 3.5 % (température de la pièce) dans l'eau de mer pendant environ 5 h. Les tissus ont été ensuite placés dans du tampon cacodylate 0.2 M à pH 7.2 (3 lavages) pendant 30 min, déshydratés dans une série de concentrations croissantes d'éthanol, transférés dans l'oxyde de propylène, puis finalement enrobés dans l'épon 812, alors que certains ont été enrobés directement dans le Spurr après la déshydratation.

Des sections minces ont été coupées sur un ultramicrotome Reichert OM u2 à des épaisseurs variant de 90 à 150 nm. Les coupes sont ensuite contrastées avec de l'acétate d'uranyl dans l'éthanol 95 % pendant 20 min, suivie par un traitement au citrate de plomb pendant 6 min, (méthode de Reynolds), et examinées avec un microscope électronique Philips EM 201.

## 2.6 PROCÉDURE DE COMPTAGE ET DE MESURE

Comme l'a montré Gonor (1972) pour compléter adéquatement l'étude du cycle reproductif via la variation de l'indice gonosomatique, il faut utiliser une étude histologique. Ici, les résultats sont basés sur l'observation de 7 à 18 individus de chaque sexe pour chacun des échantillonnages effectués.

De même, pour nous permettre de mieux suivre l'évolution de la gamétogénèse et de la comparer avec les variations dans le cycle de l'indice gonosomatique, la fréquence des tailles des cellules germinatives femelles est estimée par le mesurage et le comptage de toutes les cellules germinatives femelles (20 à 80 par section) ayant été sectionnées à travers le nucléole (Pearse et Giese, 1966; Crump, 1971; Gonor, 1973; Baker, 1979; Shick et al., 1981; Pain et al., 1982). Les résultats sont ensuite regroupés en classe de taille entre 0 et 800  $\mu\text{m}$  avec un incrément de 100  $\mu\text{m}$ . Le choix du nombre de classes est motivé par la trop petite taille des échantillons de cellules pour justifier un

nombre de classes plus grand (dilution de l'information) et parce qu'à 100  $\mu\text{m}$  de diamètre, on peut observer le début de la gamétogénèse nucléaire qui est une étape facilement perceptible en microscopie optique. Ensuite pour chaque classe de taille on calcule le pourcentage de cellules représentant cette classe.

En ce qui concerne l'étude histologique des mâles, une section de gonade de chacun des individus est examinée. Les individus avec des gonades vides et ceux avec des gonades pleines sont rapportés en pourcentage. Une étude plus poussée des gonades mâles consiste à mesurer à trois endroits l'épithélium germinal soit près du spermiducte, approximativement au centre et à l'extrémité de la dite gonade. Pour chaque individu, une valeur moyenne est calculée qui représente l'épaisseur épithéliale moyenne.

CHAPITRE III

RÉSULTATS

### 3.1 GÉNÉRALITÉS

A l'intérieur de la zone d'étude, nous retrouvons 2 espèces de Leptasterias; L. polaris et L. groenlandica. Les différences morphologiques nous évitent toute confusion possible, L. polaris étant une étoile de mer à 6 bras généralement beige à brun allant jusqu'au rouge, pouvant atteindre 30 cm, tandis que L. groenlandica n'excède pas 6 cm, de couleur bleu-violacée et ne possède que 5 bras. Leptasterias polaris ne présente pas de dimorphisme sexuel autant par sa taille (ce qu'une étude statistique a montré, (Boivin non publié) que par sa forme. En fait, il n'est possible de distinguer les sexes dans le milieu que durant la période de couvaion où l'on retrouvera les femelles dans la position caractéristique de couvaion à la surface des roches (Himmelman et al., 1982).

Les limites présentées par Grainger (1966) restreignent la distribution de L. polaris au détroit de Belle-Ile alors qu'en réalité on retrouve des individus jusqu'au niveau de Tadoussac dans l'estuaire du St-Laurent. On retrouve même L. polaris sur la rive sud du St-Laurent. La température à Les Escoumins montre de grandes variations. Ceci nous est apparu comme le facteur le plus critique; en aquarium, cette espèce tolère mal des températures qui atteignent 13<sup>0</sup> C. Tout de même, il était possible de voir, lors des grandes marées, des individus dans les cuvettes intertidales où la température de l'eau augmente considérablement. Hormis ces considérations, un suivi de la température montre que L. polaris peut facilement supporter des écarts de température

passant de  $-1.5^{\circ}\text{C}$  au mois de février à  $10^{\circ}\text{C}$  durant les mois d'été (figure 3). A noter que durant les mois d'été, où la température est la plus élevée, les étoiles de mer ne semblent pas affectées, et la majorité des individus paraissent s'alimenter normalement.

La distribution des étoiles de mer est à peu près homogène, celle-ci étant affectée plus particulièrement par le substrat (Philippe Jalbert, en préparation) qui reste sensiblement le même pour la zone échantillonnée.

La fréquence d'alimentation semble aller des moules bleues (Mytilus edulis L.), à la grande pholade (Zirphaea crispata L.) et aux buccins communs (Buccinum undatum L.). Mais Leptasterias polaris semble très opportuniste car il nous a été donné de voir des étoiles s'alimenter de différents petits mollusques, d'oursins verts (Strongylocentrotus droebachiensis O.F. Müller), de pêche de mer (Halocynthia pyriformis Rathke) et même à l'occasion de poissons morts. Nous n'avons jamais vu de cas de canibalisme comme rapporté pour L. aequalis (Smith, 1971).

Comme nous avons noté précédemment, les étoiles de mer sélectionnent préférentiellement les substrats rocheux pour la ponte et la couvaison. Seulement les femelles couvent les oeufs, ce qu'une vérification en février 1983 nous a montré. Mais contrairement à l'étoile de mer L. pusilla (Smith, 1971) et L. hexactis (Chia, 1966a), quand on enlève l'étoile de sur sa ponte elle ne reprend pas la position de couvaison. Ceci fut suggéré par le suivi d'une ponte en aquarium et en

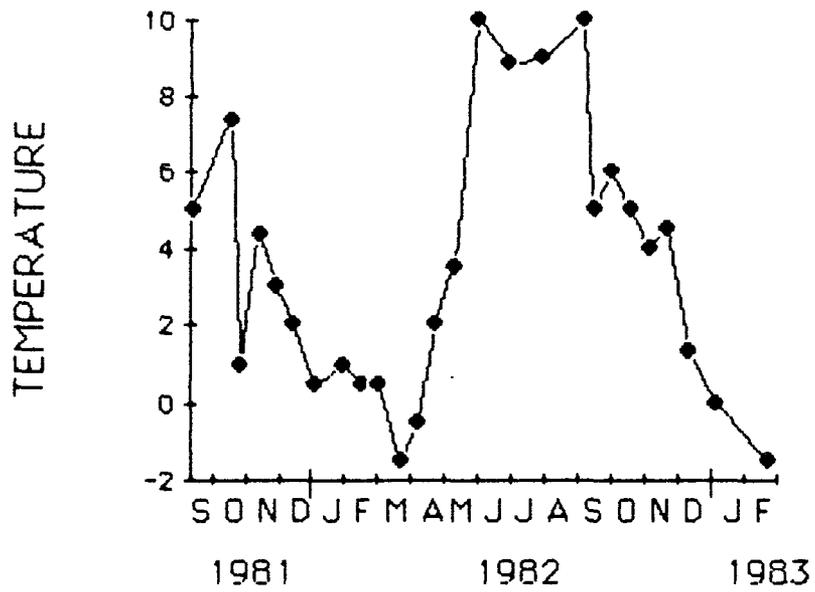


Figure 3. Données de température ( C ) pour les Escoumins au site d'échantillonnage à 10 m ( ces données sont ponctuelles et correspondent à chacun des échantillonnages ).

milieu naturel alors que lorsqu'on enlève la femelle de sur son nid, elle n'y revient pas.

En disséquant Leptasterias nous avons pu observer des cas de parasitisme (Dendrogaster sp.). Ceux-ci n'ont pas été utilisés pour l'analyse du cycle de reproduction. Une étude sectorielle a été faite sur Dendrogaster (Larrivée et Boivin en préparation).

### 3.2 INDICE DES ORGANES ET HISTOLOGIE CHEZ LES MALES.

#### 3.2.1 Indice gonosomatique (IGS)

Le patron de variation de l'IGS suggère six phases particulières réparties sur les 18 mois d'échantillonnage (figure 4). Ainsi, on observe entre septembre 1981 et janvier 1982 une chute spectaculaire et significative de l'IGS ( $t_{exp} = 18.35 > t_{\alpha=0.05} = 2.16$ ). Suite à cette diminution, on retrouve une période qui s'étend de janvier à juin 1982, où un test de comparaison des moyennes (méthode d'analyse des variances) montre des variations irrégulières significatives mais toujours basses ( $F_{exp} = 3.63 > F_{\alpha=0.05} = 2.63$ ). Les variations se présentent sous la forme de deux pics d'augmentation et de diminution de l'indice pour revenir à la fin juin à une valeur relativement basse. La pente générale de cette portion du graphique est positive ce qui montre une tendance de l'IGS à augmenter.

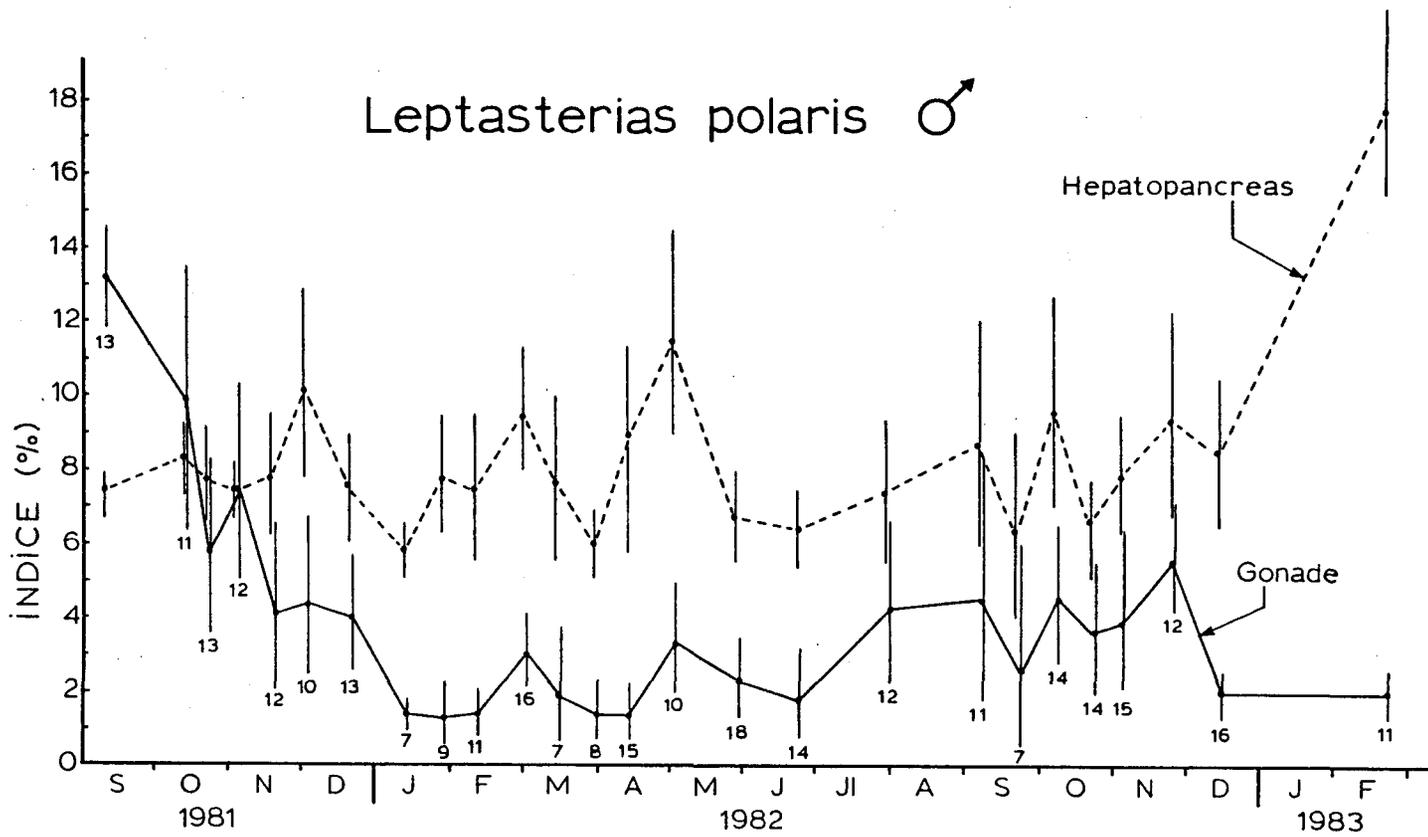


Figure 4. Moyennes d'indices des organes (poids humide d'organe/poids humide total) et intervalles de confiance à 95%. Le nombre associé à chacun des traits verticaux représente la taille de l'échantillon.

A partir du mois de juin 1982, la taille du testicule augmente significativement ( $t_{exp} = 1.94 > t_{\alpha=0.05} = 1.77$ ) jusqu'à un pic en novembre 1982. A remarquer la grande différence que l'on retrouve entre les valeurs d'indice pour septembre 1981 et septembre 1982, alors que les valeurs respectives sont 13.2 et 5.7, soit une différence de près de 57 %. Même si l'IGS de novembre est un peu supérieur à celui de septembre 1982, cette différence n'est pas significative. Par la suite nous verrons l'IGS diminuer de nouveau significativement ( $t_{exp} = 8.61 > t_{\alpha=0.05} = 1.96$ ) entre novembre et décembre 1982. Un dernier échantillon en février 1983 montre qu'il n'y a pas de variations significatives de l'IGS entre les échantillons de décembre 1982 et février 1983.

### 3.2.2 Histologie des testicules

Même si l'indice gonosomatique donne quelques informations sur la synchronisation de la ponte avec la croissance gonadique, il ne donne que peu d'information sur la gamétogénèse. Un examen microscopique de la présence de spermatozoïdes dans la lumière gonadique et de la variation de l'épaisseur de l'épithélium germinale nous offre un meilleur éclairage sur ces événements. On peut distinguer:

0-40 microns: - pré-ponte avec un épithélium réduit et le lumen gonadique rempli de spermatozoïdes matures.

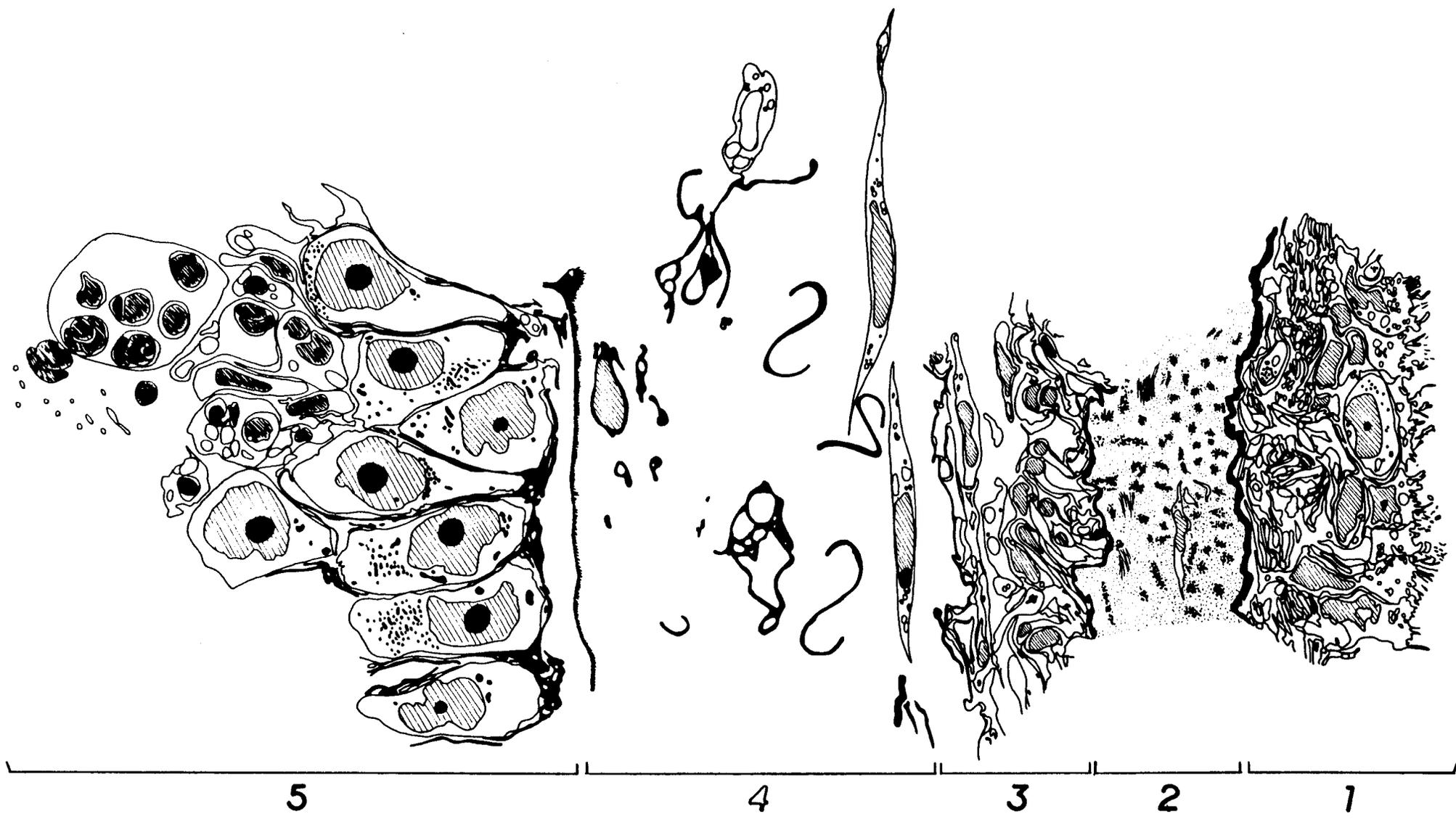
- post-ponte avec un épithélium réduit et le lumen gonadique complètement vide.
- >40 microns: - spermatogénèse.

#### - Anatomie des testicules

Les testicules de L. polaris se présentent structurellement de la même manière que chez les autres astéroïdes. On trouve normalement 12 testicules dans un individu à raison de 2 par bras, avec chacun un spermiducte qui débouche dans un gonopore situé en position latéro-ventrale à chacun des angles interradiaux. Après la ponte et durant une certaine période, les testicules ne sont pas très discernables.

#### - Cycle de la spermatogénèse

Une étude en microscopie électronique nous révèle l'organisation structurale du stroma et de l'épithélium germinale chez le mâle (figure 5). Dans les jours suivants la diminution de l'IGS, l'épaisseur de l'épithélium germinale est réduite de près de 90% de son épaisseur maximale. Structuralement, l'épithélium germinale est réduit à une mince couche de cellules germinales, les spermatogonies (figure 5B-C).



A.

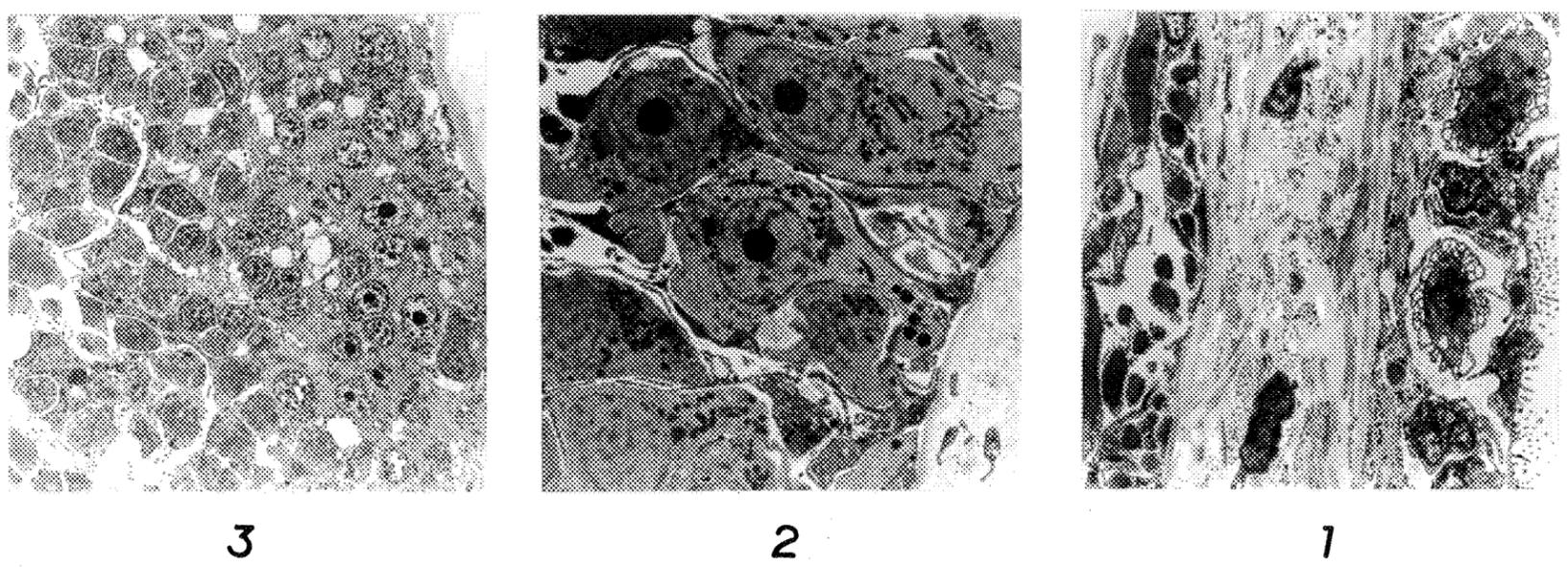
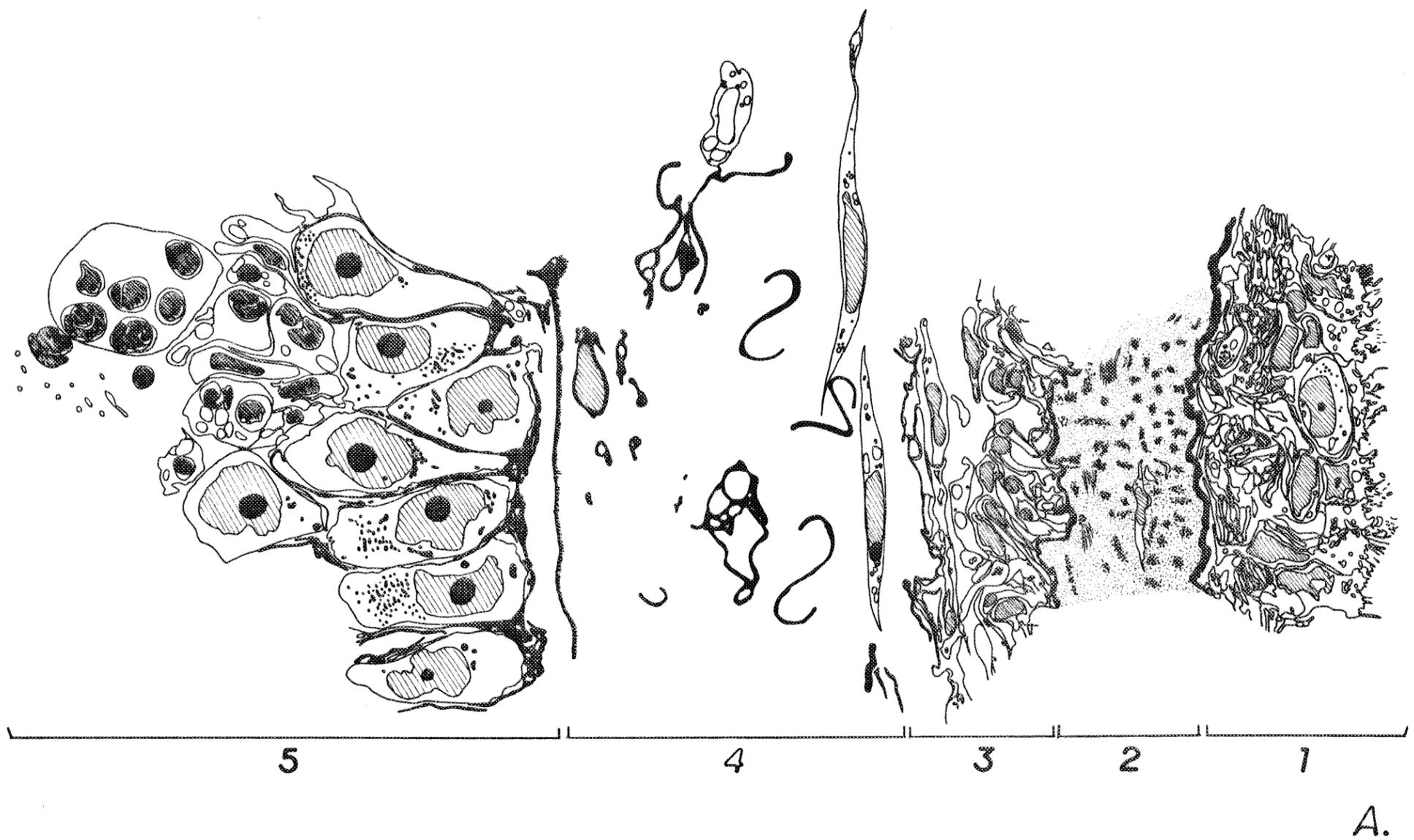


Figure 5. A. Représentation schématique de l'organisation ultrastructurale du testicule chez *L. polaris* montrant les 5 couches: 1, épithélium viscéral; 2, couche de tissu conjonctif; 3, sinus coelomique; 4, système hémal; 5, épithélium germinale.

B. 1. Détails de la paroi testiculaire jusqu'au système hémal X 3705  
 2. Détails du système hémal et de l'épithélium germinale (spermatogonies) X 5662  
 3. Détails de l'épithélium germinale (spermatogonies et spermatocytes) X 3705

C'est ainsi qu'en septembre 1981, la majorité des individus mâles possèdent un épithélium germinale réduit, soit près de 80 % (figure 6). A ce stade, l'épithélium n'excède pas 40  $\mu\text{m}$  en épaisseur. En octobre 1981 et novembre 1981, 100 % des mâles ont un épithélium dont l'épaisseur ne dépasse pas 40  $\mu\text{m}$ . C'est donc dire que durant cette période tous les individus sont prêts à la ponte ou ont déjà pondu.

En décembre avec la fin de la période active de ponte, on assiste à une augmentation de l'activité gamogénétique, qui se répercute dans les polygones de fréquences par une augmentation de la fréquence des individus ayant un épithélium épais (figure 6). A partir de ce moment et jusqu'en avril, on peut croire que l'activité gamogénétique est stable, à quelques exceptions près. En avril et au début mai, près de 80 % des individus échantillonnés avaient un épithélium germinale dont l'épaisseur variait entre 80 et 120  $\mu\text{m}$ . A ce point, les polygones indiquent une chute de la fréquence des individus ayant un épithélium épais qui se traduit par une accélération de la libération des spermatozoïdes dans la lumière testiculaire.

Vers septembre-octobre, tous les individus ont un épithélium germinale mince (0-40  $\mu\text{m}$ ), ce qui correspond à la période pré-ponte. Suivra la période de ponte (octobre-décembre) où l'on verra la fréquence des individus avec un épithélium épais augmenter (figure 6).

On peut établir une relation entre l'épaisseur de l'épithélium et la quantité de spermatozoïdes dans le lumen testiculaire (figure 6).

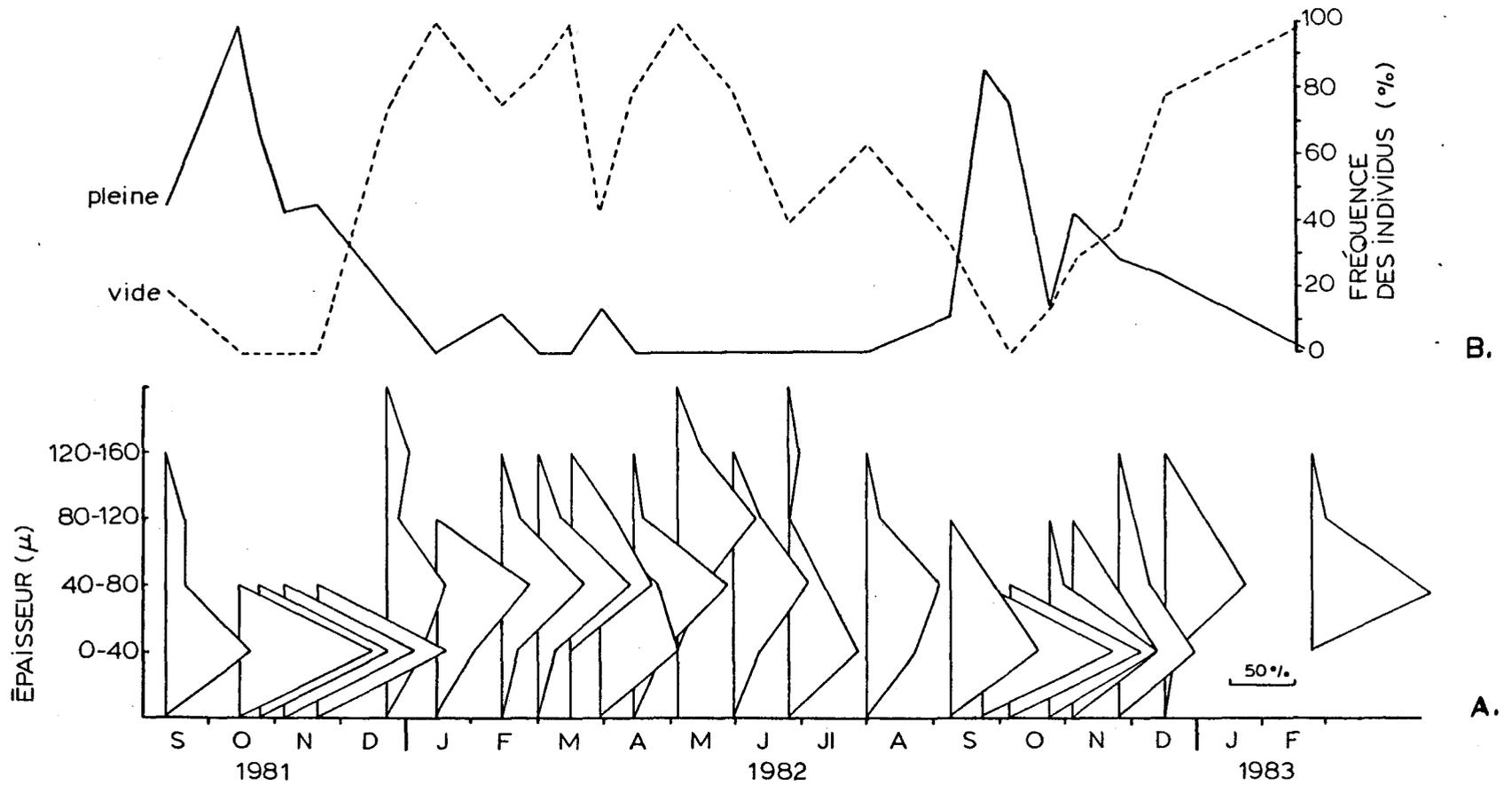


Figure 6. A) Distribution des fréquences d'épaisseurs de l'épithélium germinal des testicules  
 B) Variations du pourcentage d'individus avec la lumière testiculaire pleine et vide de spermatozoïdes

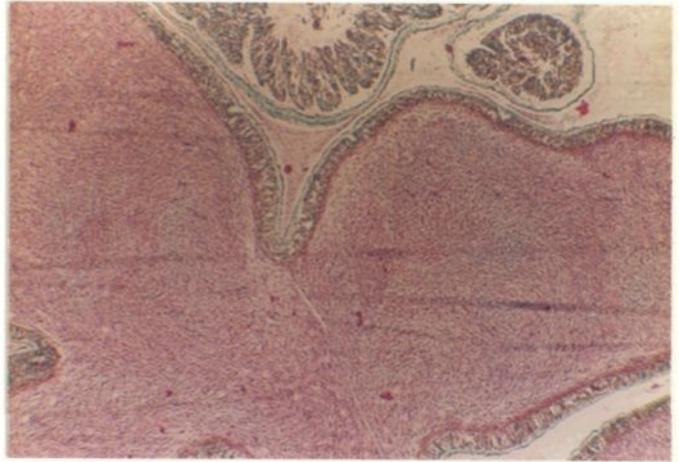
On voit que le pourcentage d'individus avec le lumen rempli de spermatozoïdes passe de 100 % en octobre, alors que tous les épithéliums germinaux se trouvent de 0 et 40  $\mu\text{m}$ , à 0 % en janvier où 80 % des individus ont une épaisseur germinale dépassant 60  $\mu\text{m}$ . De janvier à juillet, nous n'observons pas de spermatozoïdes. Le pourcentage d'individus avec une grande quantité de spermatozoïdes augmentera pour atteindre 87 % à la fin septembre, ce qui est un excellent indicatif de l'activité gamogénétique. Et finalement avec le retour de la période de ponte, le pourcentage d'individus avec le lumen rempli de spermatozoïdes diminuera pour atteindre 22 % au mois de décembre et 0 % en février.

L'épaisseur de l'épithélium germinal des testicules suit donc une variation ou modulation au cours du cycle et révèle des corrélations positives avec la variation de l'indice gonosomatique (figures 4, 6).

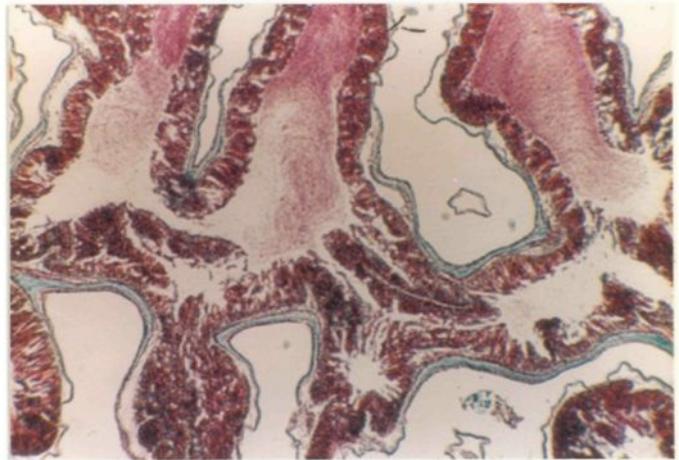
Ainsi, quand un individu débute sa gamétogénèse, son épithélium s'épaissit pour atteindre un maximum de 160  $\mu\text{m}$  d'épaisseur (figure 7B). Puis commence la libération des gamètes matures (spermatozoïdes) dans la cavité gonadique ce qui entraîne une diminution de l'épaisseur. A la fin du processus, elle atteindra 5 à 10  $\mu\text{m}$  (figure 7A). Alors la gonade sera remplie de spermatozoïdes, ce qui marquera la fin de la spermatogénèse.

Une fois la ponte terminée, l'épithélium germinal demeurera mince pour une période de temps très courte (figure 7C) (à peine 1 mois). Et tout de suite après la ponte, l'épithélium recommencera à s'épaissir.

- A. Testicule mature avec la lumière remplie de spermatozoïdes X 118  
IGS : 16.3



- B. Testicule en spermatogénèse avec peu de spermatozoïdes dans la lumière et un épithélium germinale épais (120  $\mu\text{m}$ ) X 118  
IGS : 3.7



- C. Testicule après la ponte avec la paroi gonadique épaisse X 118  
IGS : 2.1

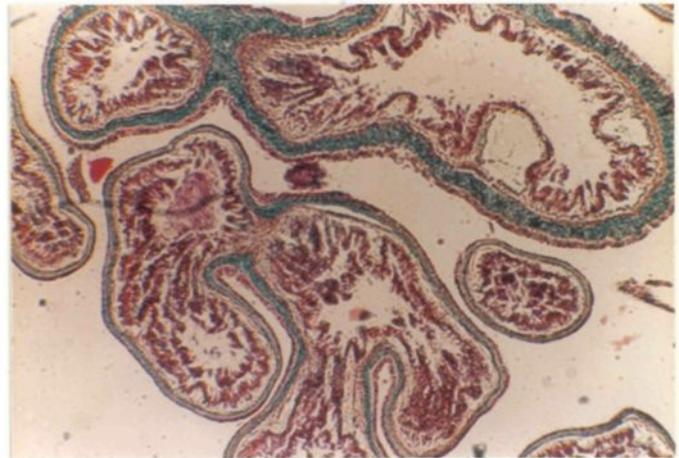


Figure 7. Photographie en microscopie optique présentant 3 étapes de la spermatogénèse chez L. polaris (coloration Trichrome de Masson)

### 3.2.3 Indice hépatosomatique (IHS)

L'indice hépatosomatique chez le mâle ne semble pas montrer de phénomène cyclique de fluctuation du poids de l'organe (figure 4). On assiste plutôt à des augmentations et des diminutions irrégulières tout au cours de la période couverte par l'échantillonnage. Ces oscillations montrent des différences significatives ( $F_{exp} = 6.25 > F_{\alpha=0.05} = 1.52$ ).

### 3.2.4 Histologie de l'hépatopancréas chez le mâle.

Il a été noté plus haut que l'indice hépatosomatique présente au cours de l'année des oscillations irrégulières qui sont cependant statistiquement significatives. Il y a donc peu de corrélation avec l'indice gonosomatique. On peut supposer que le mâle chez Leptasterias se nourrit durant toute l'année selon des rythmes qui sont déterminés par les besoins de l'animal, l'accessibilité des proies, le temps de digestion, et peut être certains facteurs physico-chimiques ou biotiques. En supposant que l'alimentation favorise l'augmentation de l'indice hépatosomatique en permettant une accumulation de substances de réserve et que l'alimentation se manifeste en tout temps de l'année au hasard de l'accessibilité, nous ne pourrions observer que peu de variations dans l'indice hépatosomatique chez le mâle. Or, il n'en est pas ainsi. Il faut donc supposer que les relations entre l'alimentation et l'indice hépatosomatique ne sont pas simples. A cet égard, l'étude histologique de l'hépatopancréas chez le mâle nous présente des caractéristiques liées à

l'indice organosomatique (figure 8). Structuralement on peut observer deux zones principales dans l'organisation de l'hépatopancreas: une zone interne marquée de nombreux cils qui s'étend de la lumière de l'hépatopancreas jusqu'à, et incluant, une zone d'alignement nucléaire et de vésicules ou pigments sombres. A partir de cette zone, la deuxième zone présente une aire plus claire souvent marquée de grosses vésicules claires. Une étude en microscopie électronique nous a permis de mieux identifier la structure de base de l'hépatopancreas (figure 9). Cette organisation suggère la captation de matériel exogène par la structure en brosse et cellules allongées de la zone I et la transformation progressive de ces matériaux par les cellules de la zone II. Il est évident qu'une étude plus détaillée serait nécessaire pour caractériser la cinétique des changements observés au niveau de l'hépatopancreas. Quoiqu'il en soit, il est tout de même possible de caractériser les différences histologiques qui distinguent un indice hépatosomatique fort et un indice hépatosomatique faible chez le mâle (figure 10). Nous pouvons aussi noter que lorsque IHS est fort (12.2) la bordure en brosse (interne) est relativement uniforme et la région pigmentée et nucléaire tend à se rapprocher de la lumière, si l'on compare à un indice plus faible (9.7). Enfin, à un indice très faible (4), la bordure interne tend à se fragmenter et la zone pigmentée à se rapprocher de la surface externe. C'est dans la zone II cependant que les différences sont les plus marquées. Cette zone marquée par la présence de nombreux espaces de sécrétion (vésicules claires) lorsque les indices HS sont forts, tend à disparaître en grande partie pour des indices hépatosomatiques moins forts ou très faibles comme rapporté pour L. hexactis (Chia, 1968) et L.

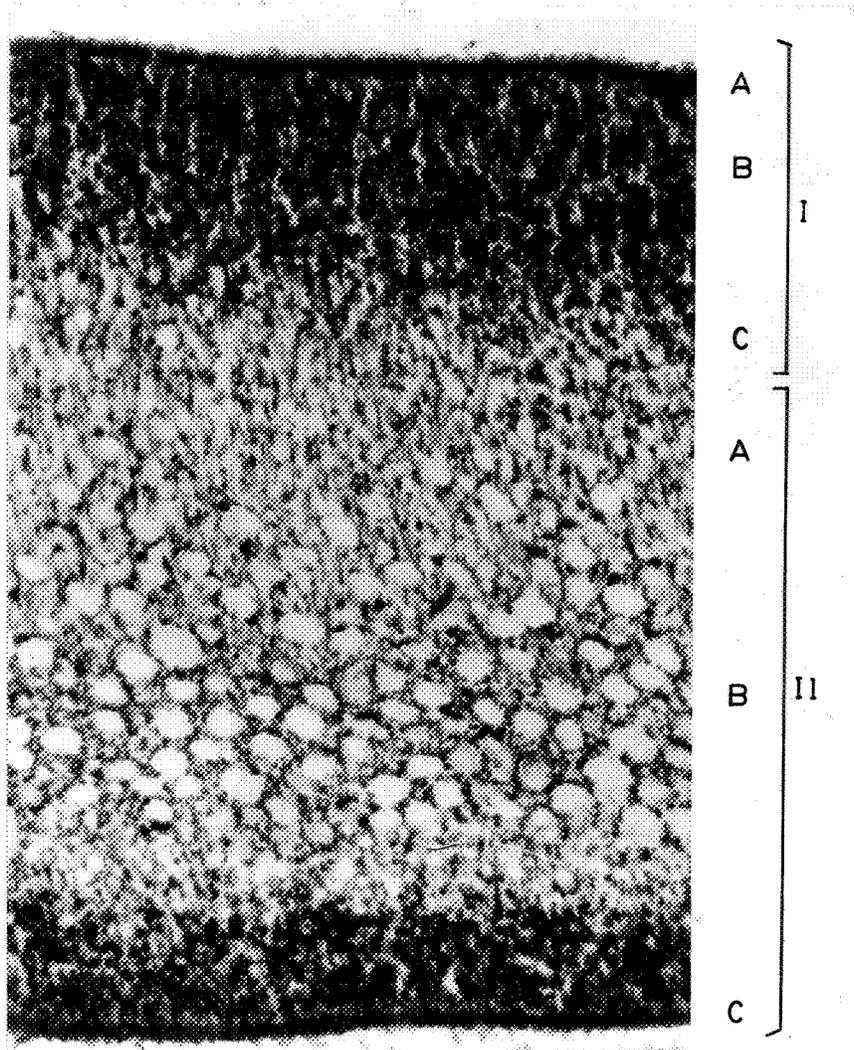


Figure 8. Organisation structurale de l'hépatopancréas  
 X 1,030  
 I. Partie interne: A.partie épithéliale  
                   B.zone des grains de zymogènes  
                   C.zone intermédiaire  
 II. Partie externe: A.zone des canaux  
                       B.zone des vésicules  
                       C.partie épithéliale externe

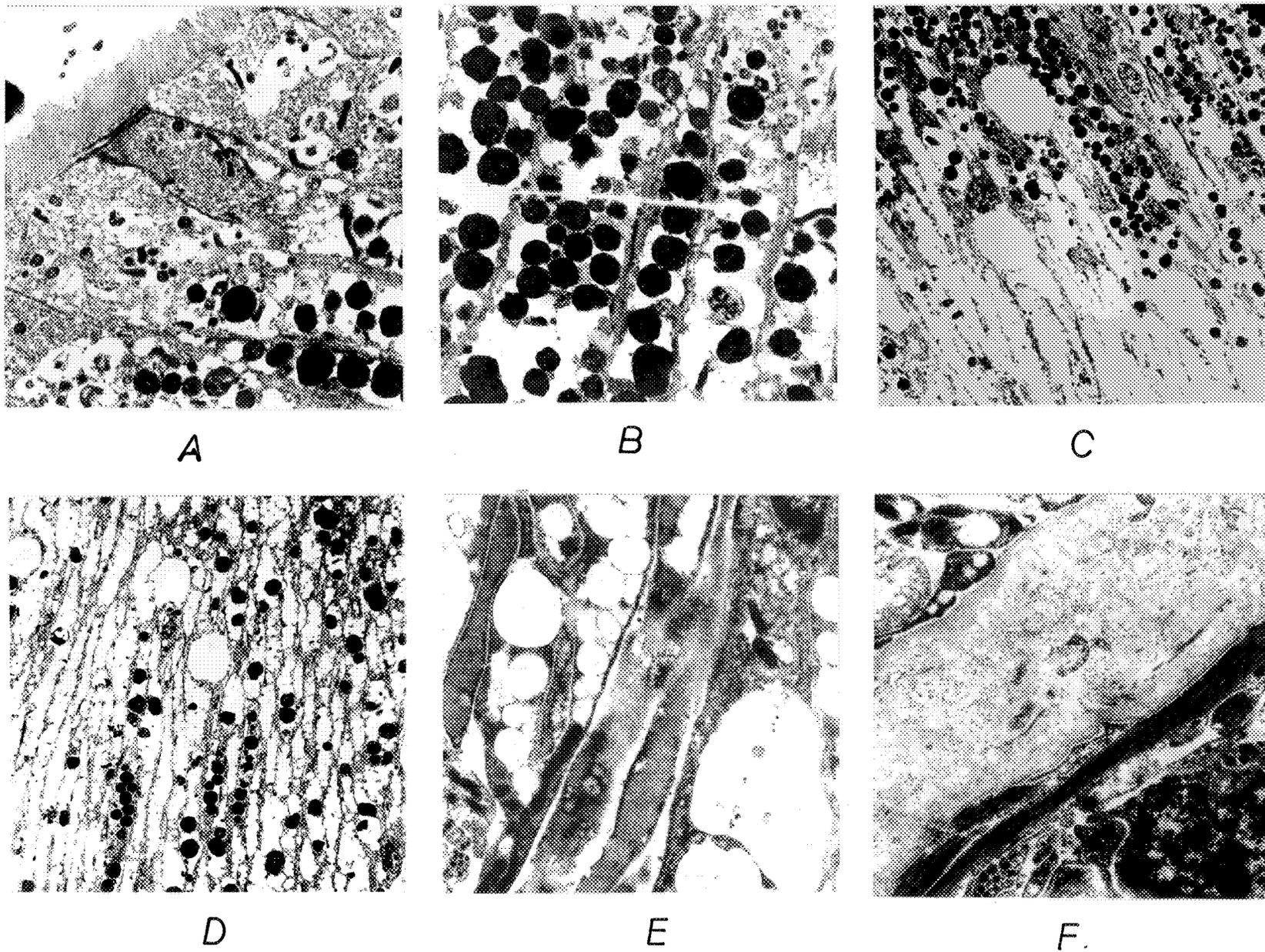


Figure 9. Détails de l'organisation ultrastructurale de l'hépatopancreas  
 A. Zone épithéliale de la partie interne avec sa bordure en brosse. X 1786  
 B. Zone des grains de zymogène. X 5662  
 C. Zone de transition de la partie interne. X 1786  
 D. zone des canaux située dans la partie externe. X 1786  
 E. Zone des vésicules. X 12160  
 F. Partie épithéliale externe. X 5662

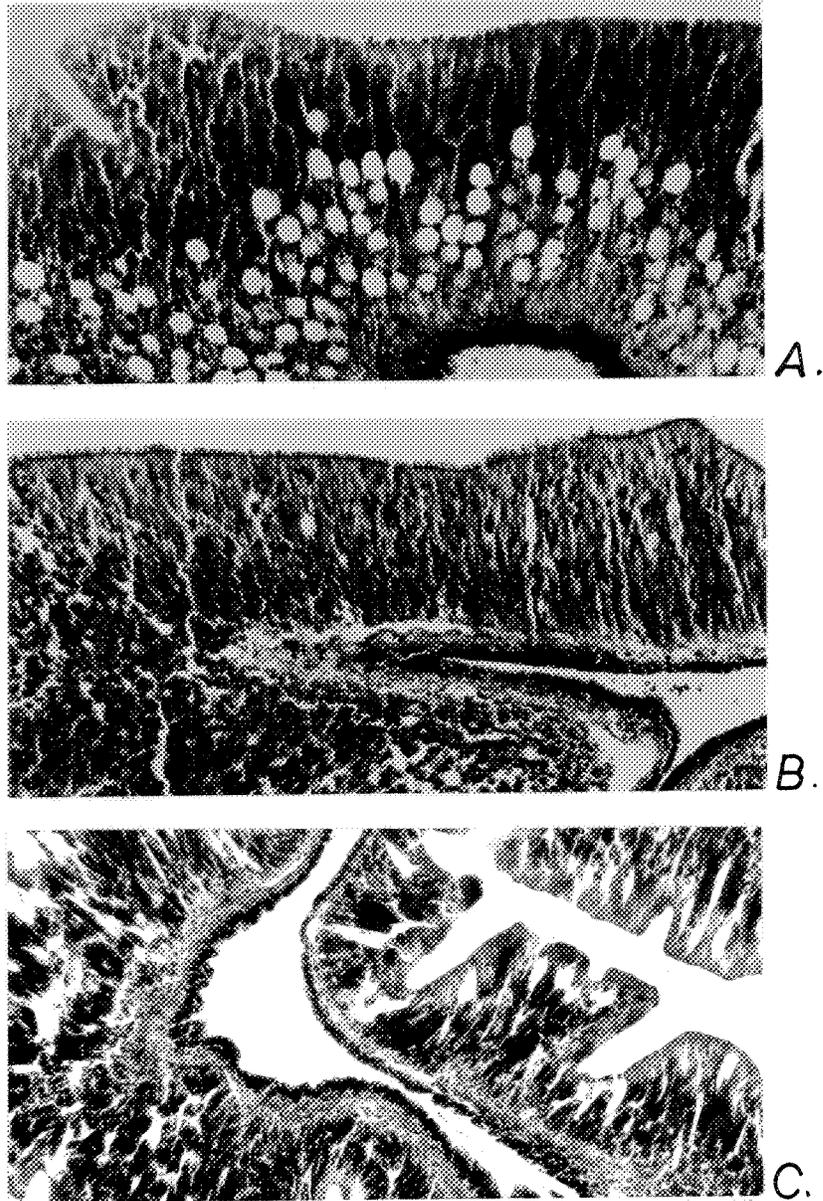


Figure 10. Variations structurales de l'hépatopancreas chez le mâle (L. polaris) X 674

- A. Indice hépatosomatique fort: 12.1  
Vésicules en grand nombre dans la partie II.
- B. Indice hépatosomatique moyen: 9.7  
Vésicules presque absentes dans la partie II.
- C. Indice hépatosomatique faible: 3.2  
Vésicules absentes, partie II résorbée.

pusilla (Smith, 1971). Nous ne pouvons actuellement attribuer un rôle précis en relation avec le cycle gonadique à ces transformations hépatopancréatiques.

### 3.3 INDICES ORGANIQUES ET HISTOLOGIE POUR LES FEMELLES.

#### 3.3.1 Indice gonosomatique (IGS)

Les variations de l'indice gonosomatique suggèrent un patron annuel comme on le retrouve chez les mâles, même si l'amplitude de ces variations est plus faible (figure 11).

Dans le détail, l'évolution de l'IGS présente une diminution significative ( $t_{exp} = 5.14 > t_{\alpha=0.05} = 2.201$ ) entre septembre 1981 et novembre 1981. Au début, cette diminution est non significative, mais correspond aux premières observations de femelles en couvaision. Par la suite, entre octobre et novembre, celle-ci s'accroît. Entre novembre 1981 et juin 1982, il n'y a pas de variations significatives de l'IGS ( $F_{exp} = 0.89 < F_{\alpha=0.05} = 1.79$ ). Après juin 1982, s'insère une augmentation significative de l'IGS ( $t_{exp} = 3.4 > t_{\alpha=0.05} = 2.069$ ) jusqu'à un pic en septembre. Ensuite entre septembre 1982 et novembre 1982, on peut percevoir une tendance de l'IGS à la diminution. Cette diminution serait significative seulement en décembre ( $t_{exp} = 3.85 > t_{\alpha=0.05} = 2.093$ ). Reste la période entre décembre 1982 et février 1983, où aucune variation significative de l'indice n'est

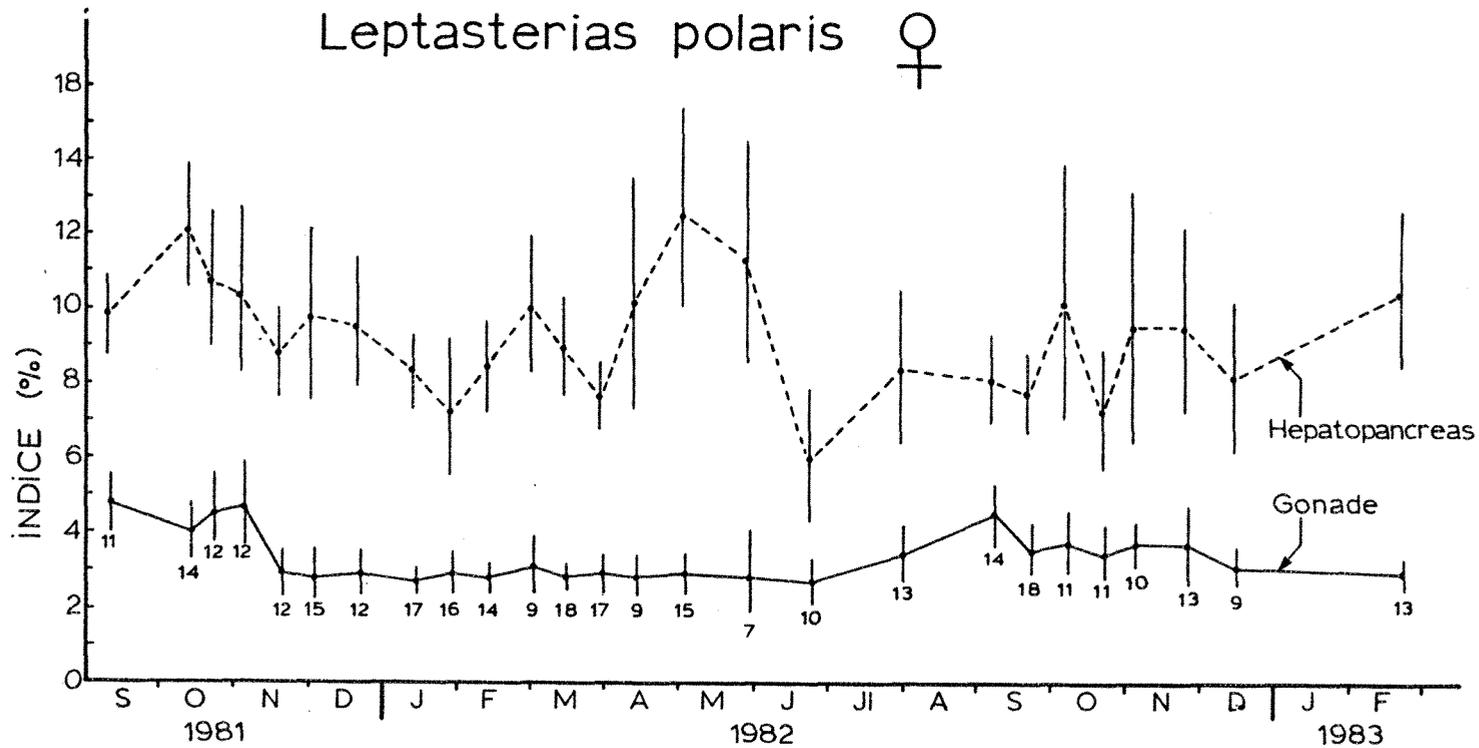


Figure 11. Moyennes d'indice des organes (poids humide d'organe/poids humide total) et intervalles de confiance à 95%. Le nombre associé à chacun des traits verticaux représente la taille de l'échantillon.

observable comme c'est le cas chez le mâle.

### 3.3.2 Histologie des ovaires

#### - Ovogénèse

Le nombre et la disposition des ovaires et des autres structures génitales sont les mêmes que chez le mâle. Les ovaires apparaissent granuleux avec une mince paroi gonadique qui laisse voir des ovocytes remplis de vitellus donnant à la gonade un aspect caractéristique de couleur orangée.

Il est possible de trouver des ovaires de tailles différentes dans un même animal, mais généralement tous les ovaires sont au même stade développemental chez un même individu.

La structure de la paroi ovarienne correspond à celle trouvée chez la plupart des asteridaea; A. gibbosa, O. validus (Pearse, 1964), L. hexactis (Chia, 1964). Particulièrement en ce qui concerne la couche germinale, on y retrouve deux types principaux de cellules: les cellules germinales elles-mêmes (ovogonies, ovocytes) et les cellules accessoires (Schoenmakers et al., 1981; Chenot, 1892). Une étude au microscope électronique nous a permis de visualiser l'organisation du stroma et de l'épithélium germinale de l'ovaire (figure 12).

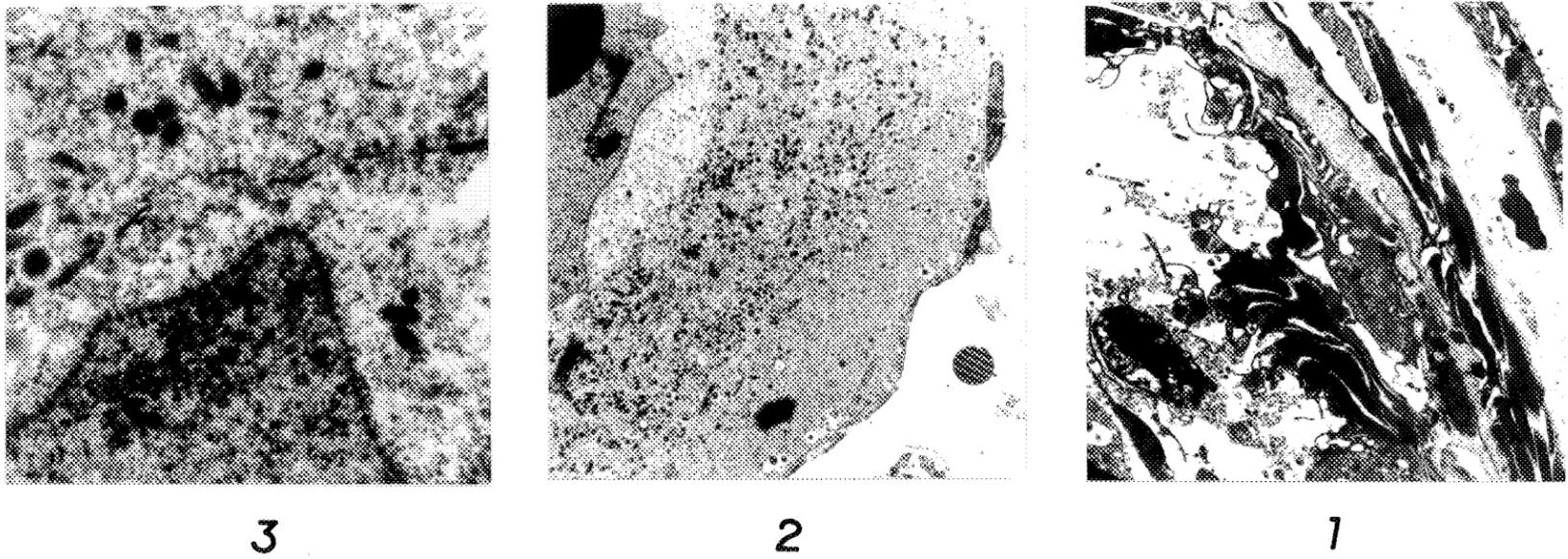
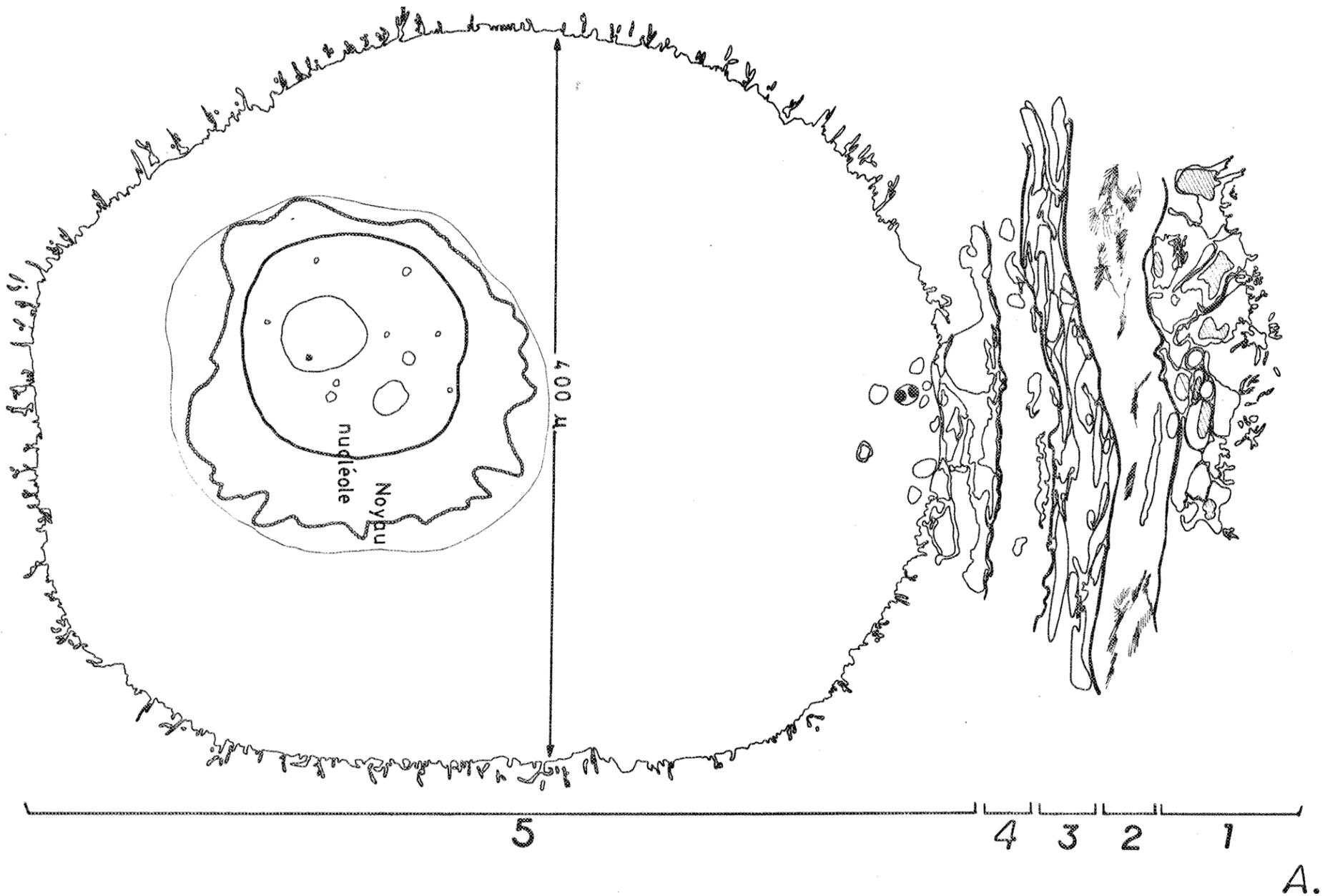
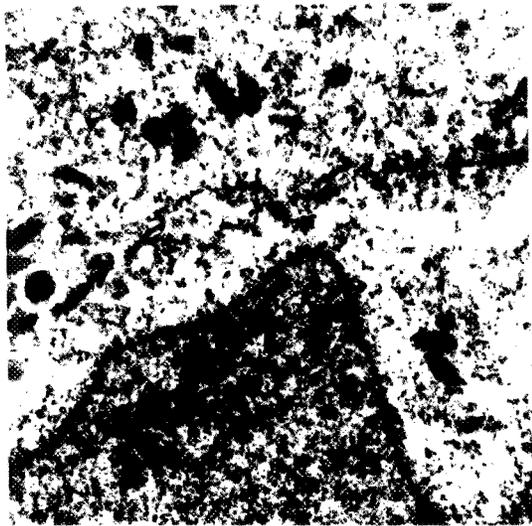
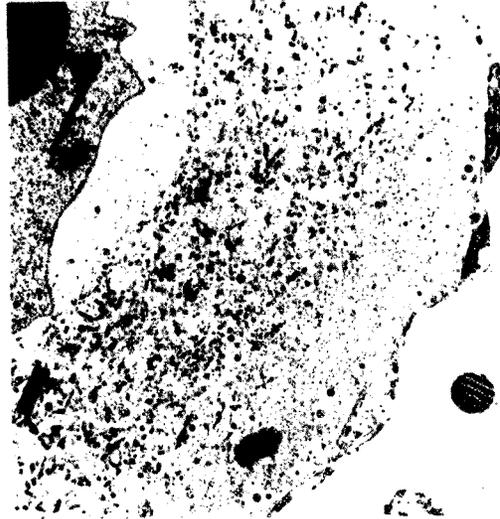


Figure 12. A. Représentation schématique de l'organisation ultrastructurale de l'ovaire chez *L. polaris* montrant les 5 couches: 1, épithélium viscéral; 2, couche de tissu conjonctif; 3, sinus coelomique; 4, système hémal; 5, épithélium germinatif.

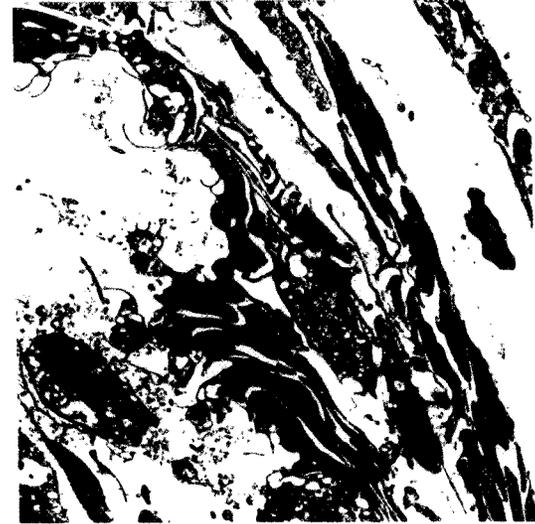
- B. 1. Détails de la paroi ovarienne jusqu'au système hémal X 3705  
 2. Détails d'un ovocyte de  $400 \mu\text{m}$  X 2546  
 3. Détails de la membrane nucléaire d'un ovocyte avec le début de la vitellogénèse nucléaire X 16644



3



2



1

B.

- Figure 12. A. Représentation schématique de l'organisation ultrastructurale de l'ovaire chez L. polaris montrant les 5 couches: 1, épithélium viscéral; 2, couche de tissu conjonctif; 3, sinus coelomique; 4, système hémal; 5, épithélium germinale.
- B. 1. Détails de la paroi ovarienne jusqu'au système hémal X 3705  
2. Détails d'un ovocyte de  $400 \mu\text{m}$  X 2546  
3. Détails de la membrane nucléaire d'un ovocyte avec le début de la vitellogénèse nucléaire X 16644

- Analyse des diamètres des cellules germinatives.

Les méthodes stéréologiques (morphométrie quantitative) donnent généralement des résultats plus valables. Leptasterias présente cependant un cas particulier. L'analyse de l'ovogénèse révèle en effet que durant toute la période d'ovogénèse, les cellules germinatives conservent le nucléole. Ce ne serait qu'un peu avant la ponte ou à la ponte ou après la ponte que disparaîtrait le nucléole. Quant à la valeur des diamètres, la méthode employée ici donne une évaluation relative et non absolue du diamètre. Pour déterminer l'évolution des gamètes dans un cycle annuel ceci est suffisant.

En étudiant la variation de la taille des cellules germinatives en fonction du temps, on peut noter que l'évolution annuelle des polygones de fréquence suit de façon grossière les variations de l'indice gonosomatique (figure 13). Ainsi, au mois de septembre, on retrouve des ovocytes de toutes les tailles, soit de 10 à 800  $\mu\text{m}$  (figure 14A). Toutefois, un très faible pourcentage d'ovocytes de 600  $\mu\text{m}$  et plus sont disponibles dans la gonade, soit de 3 à 4 %. La même répartition prévaut jusqu'en décembre, période de l'année où les ovocytes de 600  $\mu\text{m}$  et plus sont disparus de la gonade (figure 14C). Ceci coïncide, comme le montre le cycle de l'indice gonosomatique avec la fin de la ponte. Ce qui nous porte à croire que les cellules germinales chez L. polaris sont recrutées pour la ponte quand ils ont atteint la taille d'environ 600  $\mu\text{m}$ . Alors ils seraient réceptifs à la croissance terminale pré-ponte.

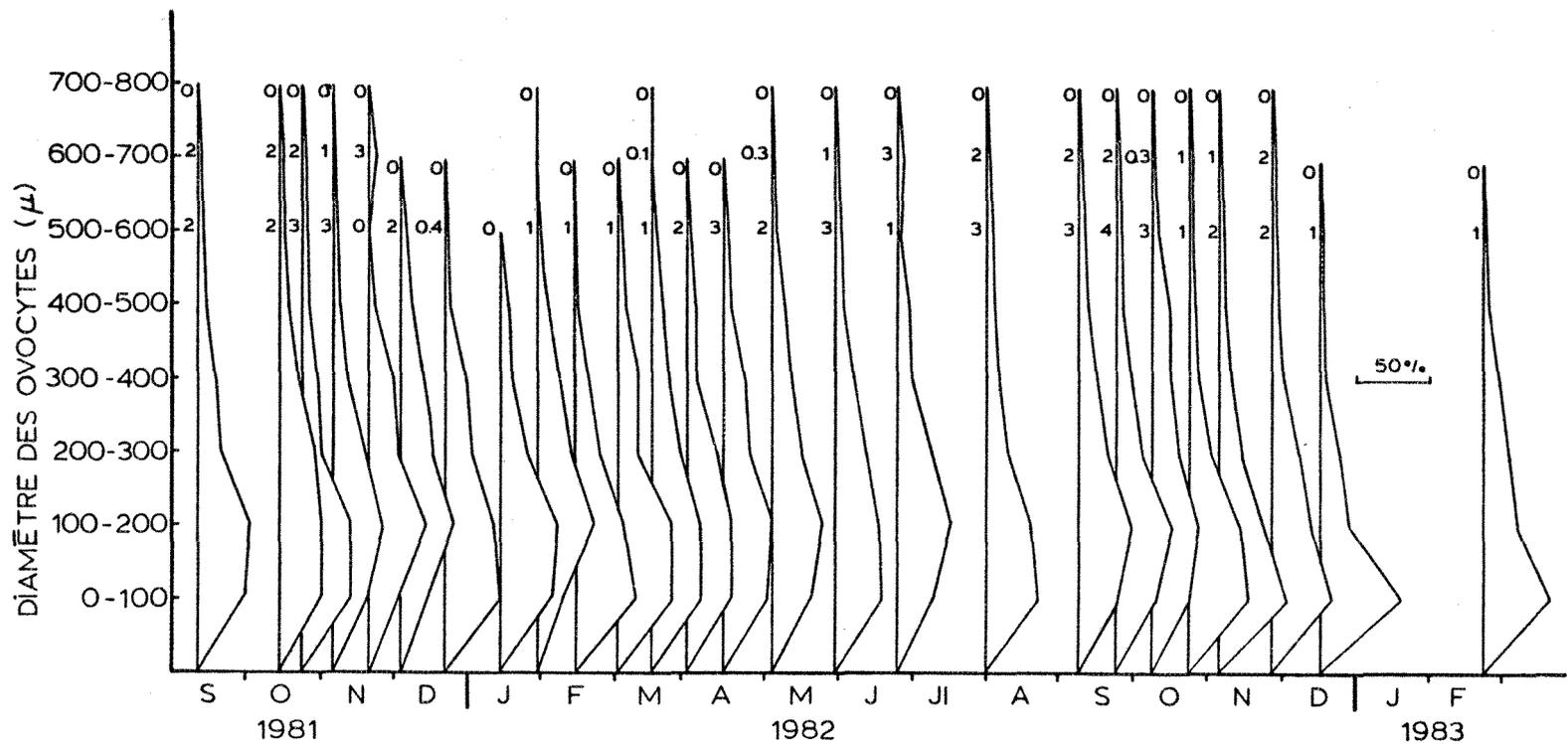
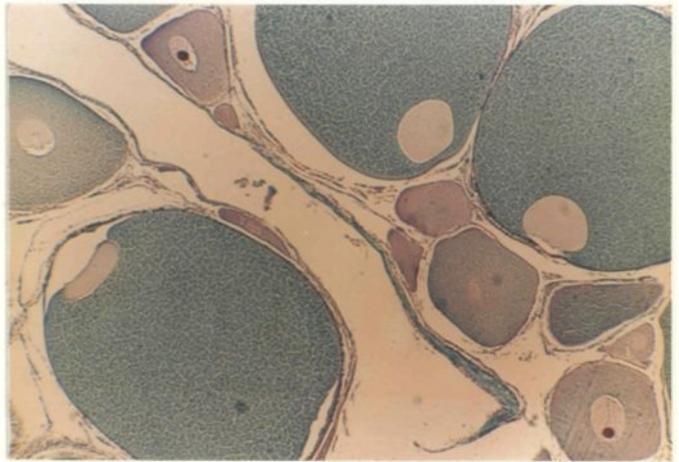
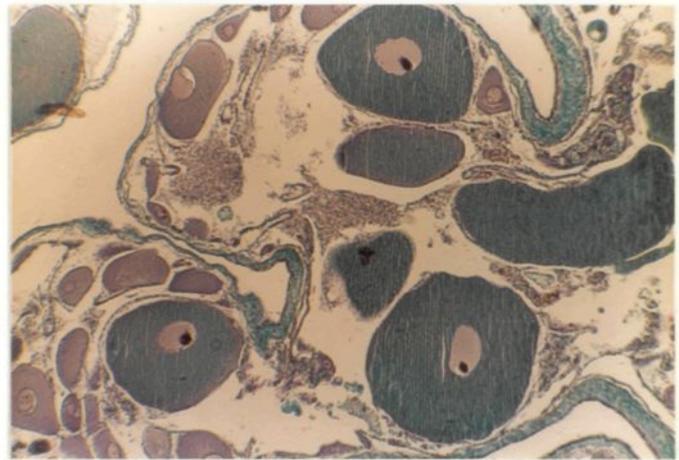


Figure 13. Distribution des fréquences de taille d'ovocyte. Les nombres associés à chaque polygone représentent le pourcentage d'ovocytes au niveau indiqué.

- A. Ovaire mature avec des ovocytes de 600  $\mu\text{m}$  et plus  
X 118  
IGS : 5.2



- B. Ovaire avec des ovocytes de diamètre inférieur à 600  $\mu\text{m}$  (vitellogénèse)  
X 118  
IGS : 2.5



- C. Ovaire après la ponte  
X 118  
IGS : 2.1

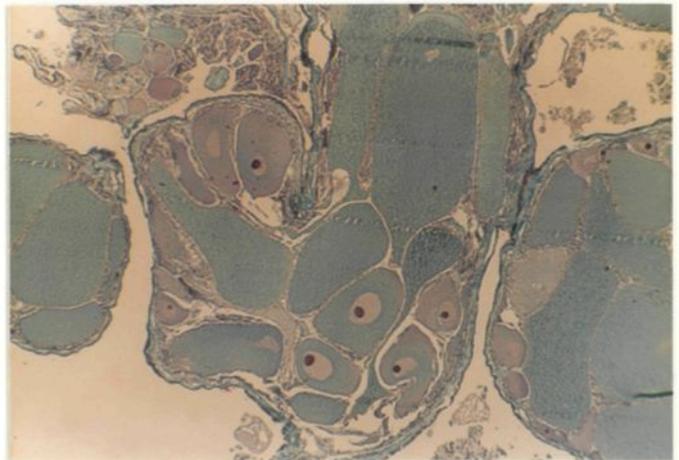


Figure 14. Photographies en microscopie optique présentant 3 stades de développement des ovaires chez L. polaris (coloration Trichrome de Masson)

A partir du début décembre, on ne trouvera plus d'ovocytes de 600  $\mu\text{m}$  et plus dans la gonade. Il faudra attendre jusqu'en mai pour pouvoir retrouver un certain pourcentage (1%) de la population de cellules germinales d'au moins 600  $\mu\text{m}$  (figure 14B). Ce pourcentage ira en s'accroissant jusqu'à 3 ou 4 % de la quantité totale de cellules dans la gonade au mois de juin. Cette proportion restera constante jusqu'en décembre 1982 qui marque la fin de la ponte (seconde année d'échantillonnage) (figure 11).

Leptasterias polaris présente une remarquable stabilité par rapport à la présence de population de cellules germinales dans les ovaires durant toute l'année et par rapport à la faible variation du poids de cet organe. Fait intéressant à noter, la forme des polygones de fréquences de tailles des cellules germinales pour la période couverte, ne se présente pas comme chez plusieurs invertébrés où l'on retrouve une représentation bimodale caractéristique des périodes de prolifération, de maturation et de pré-ponte. Chez L. polaris, seulement 2 polygones présentent une forme légèrement bimodale, ceux du 21 novembre 1981 et du 24 juin 1982. Les autres sont exclusivement unimodales du fait de l'absence d'accumulation d'un grand nombre de gros ovocytes. Aussi, comme ces deux exceptions sont à des endroits bien différents dans le cycle et qu'ils ne sont pas répétitifs, on peut croire qu'ils sont dûs à des variations de l'échantillonnage.

Chez Leptasterias polaris, l'épithélium germinale de l'ovaire supporte des groupes de cellules (figures 12, 14) organisées sous forme

de grappes. C'est à l'intérieur de ces grappes que la cellule germinale se développera jusqu'à l'ovocyte I, ce que nous nommons la phase générative préméiotique. Le diamètre de la cellule peut avoir jusqu'à 100  $\mu\text{m}$ . La cellule germinative abordera la prochaine étape, c'est-à-dire la phase végétative de la prophase en se détachant du groupe cellulaire. La vitellogénèse qui débute à ce moment se prolongera jusqu'à ce que la cellule ait atteint à peu près 600  $\mu\text{m}$ . Cette période est marquée par des replis nombreux de la membrane nucléaire, une zone périnucléaire claire et de nombreux pores nucléaires. L'activité nucléolaire est maximale. Le cytoplasme se remplit de vésicules sombres (denses aux électrons). Cette période de développement dure au moins un an et peut-être plus. L'étape qui suit, semble être marquée par une activité moins grande du nucléole, mais par une élaboration de vésicules plus claires localisées plutôt à la périphérie. Cette étape se déroule durant à peu près trois mois.

On peut donc distinguer au moins quatre étapes d'ovogénèse dans l'élaboration des cellules germinales. Une période de divisions mitotiques pour générer les ovogonies II. Cette période est suivie d'une transformation de la cellule germinale qui marque une certaine croissance (le diamètre cellulaire passe d'à peu près 20 à 100  $\mu\text{m}$ ). Nous ne connaissons pas la durée de ces deux premières étapes, mais elles ne durent sans doute pas plus de 4 ou 5 mois.

Une troisième étape qui porte la cellule d'à peu près 100  $\mu\text{m}$  de diamètre à 600  $\mu\text{m}$ , et qui correspond à la phase végétative de la prophase I, est beaucoup plus longue puisqu'elle dure plus d'un an. Enfin, une

quatrième étape, qui correspond au recrutement annuel, permettant aux cellules de 600  $\mu\text{m}$  environ d'atteindre un diamètre de ponte de 600 à 800  $\mu\text{m}$ . Nous ne pouvons affirmer d'une façon catégorique que le recrutement annuel ne se fasse en partie sur des cellules de moins de 600  $\mu\text{m}$ . Cependant, nous basant sur le pourcentage de cellules recrutées par rapport à la situation globale, nous pouvons constater qu'il y a à peu près 3 à 4 % de cellules de 600  $\mu\text{m}$  au début de la quatrième étape, ce qui correspond au nombre de cellules recrutées pour la ponte annuelle. On peut penser que chacune de ces 4 étapes correspond à des mécanismes de régulation du cycle de reproduction.

### 3.3.3 Indice hépatosomatique femelle (IHS)

Chez L. polaris, cet organe ne présente pas de variations cycliques annuelles de son poids. Les fluctuations de l'indice hépatosomatique (figure 11) laissent voir que les ondulations du tracé ne semblent pas correspondre à un patron annuel cyclique. Un test statistique montre que ces variations erratiques sont significativement différentes ( $F_{\text{exp}} = 2.67 > F_{\alpha=0.05} = 1.97$ ) entre septembre 1981 et juin 1982. De juillet à décembre 1982 les changements ne sont pas significatifs.

Comme chez le mâle, on ne peut corréler les variations erratiques significatives de la variation du poids de l'hépatopancréas avec celle des gonades. Mais en regroupant les données pour obtenir une

valeur mensuelle moyenne, on peut détecter des tendances dans les variations de l'hépatopancréas pour les femelles. Suivant ces tendances, nous observons une diminution entre octobre 81 et janvier 82, puis une remontée entre janvier et mai 82. De mai à juin, nous notons une descente très abrupte, puis une remontée faible jusqu'en août. Après cette date, l'organe semble assez stable, ne présentant pas de variations de son poids.

La même analyse chez les mâles ne révèle aucune tendance.

#### 3.3.4 Histologie de l'hépatopancréas chez la femelle

Histologiquement les différences chez l'hépatopancréas femelle entre un IHS fort et un IHS faible sont comparables à ce que l'on retrouve chez le mâle (voir 3.2.4 et figure 15). On peut observer cependant que chez la femelle l'hépatopancréas tend à présenter des valeurs d'indice plus fortes et suggérer que ces valeurs plus fortes sont liées à la présence plus abondante des vésicules claires. Chez la femelle, l'IHS présente deux périodes: entre septembre 1981 et juin 1982, les variations sont significativement différentes. De juillet à décembre 1982, les variations ne sont pas significatives. Or la première période couvre en bonne partie la période de jeûne. Il est donc permis de penser que cette période met en branle des processus de transformation et d'échange entre les compartiments organiques.

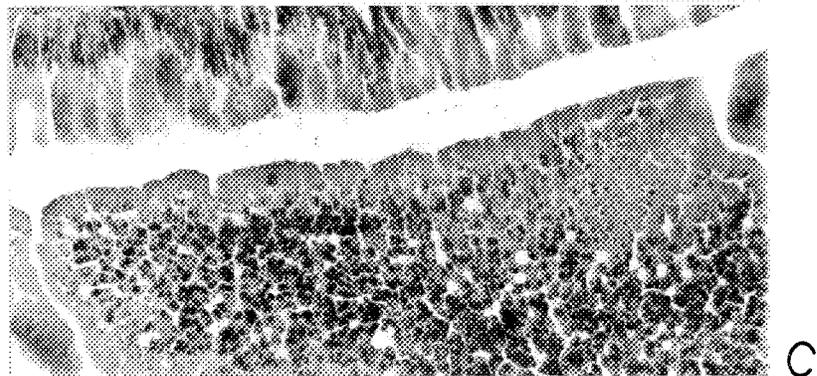
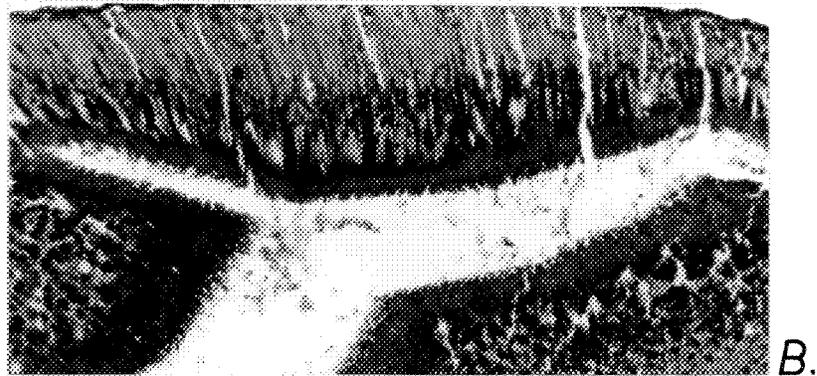
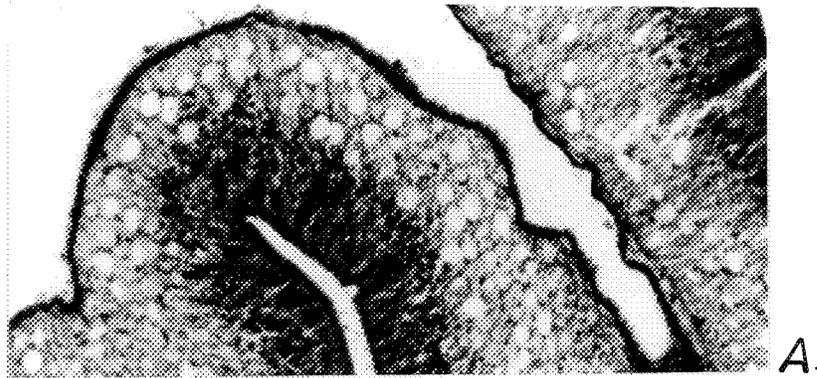


Figure 15. Variations structurales de l'hépatopancréas chez la femelle (*L. polaris*) X 674

- A. Indice hépatosomatique fort: 18.9  
Vésicules en grand nombre dans la partie II
- B. Indice hépatosomatique moyen: 7.7  
Vésicules presque absentes dans la partie II.
- C. Indice hépatosomatique faible: 4.6  
Vésicules absentes, partie II résorbée.

CHAPITRE IV

DISCUSSION

#### 4.1 Le cycle de reproduction chez *L. polaris*

Comme chez un grand nombre d'astéridae, *L. polaris* présente un cycle de reproduction annuel (figure 16). Chez les individus des deux sexes on distingue des inflexions de la courbe de l'indice gonosomatique qui sont le reflet de l'activité gamétogénique et de la libération des gamètes. Quoique ces événements coïncident dans le temps pour les mâles et les femelles, on observe tout de même des variations considérables d'amplitude entre les deux, contrairement à ce que l'on retrouve chez des espèces non-couveuses comme *Oreaster hedemanni* (Rao, 1965), *Asterias amurensis* (Kim, 1968), *Patiriella regularis* (Crump, 1971) *Asterias rubens* (Jangoux et Vloebergh, 1973), *Astrostole scabra* (Town, 1980), *Ctenodiscus crispatus* (Shick et al, 1981) .

Chez les mâles, on observe la libération des spermatozoïdes à partir de septembre jusqu'en janvier avec une augmentation d'activité en décembre et janvier où les testicules se vident complètement. On verra alors une diminution de la taille des testicules qui peut représenter 90% du poids de l'organe. Ceci correspond à une variation d'amplitude d'un facteur de 2 à 3 fois supérieur à ce que l'on retrouve chez les femelles, tel que rapporté par Smith (1971) pour *L. pusilla*, où la taille de l'ovaire ne varie presque pas comparativement à celle du testicule. En mai débute la spermatogénèse qui subit une accélération en août et septembre. La spermatogénèse ne présentant pas les mêmes problèmes que

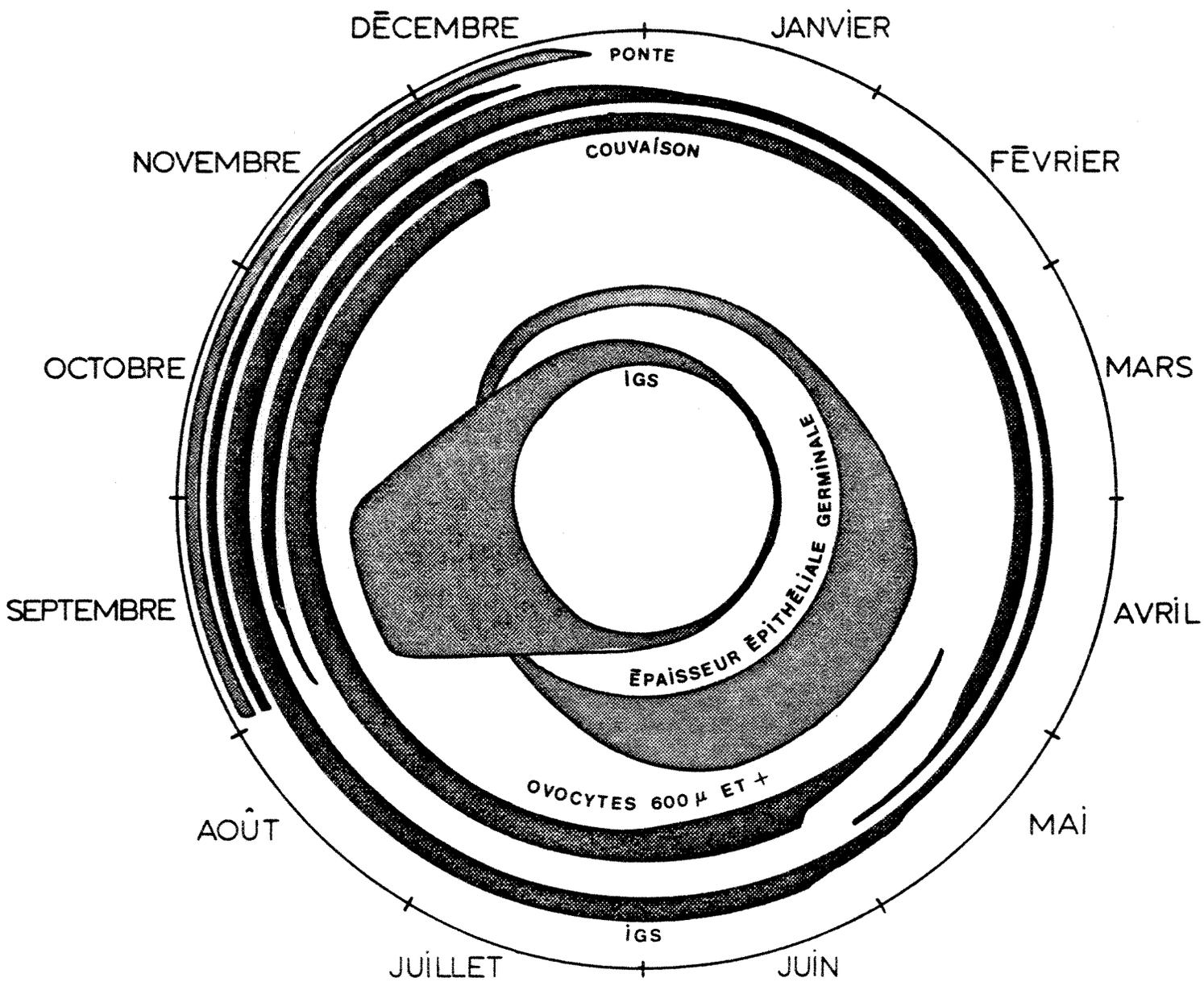


Figure 16. Résumé des changements saisonniers dans les gonades et séquence des événements de la reproduction

gris=.....mâle      noir=.....femelle

l'ovogénèse en ce qu'elle n'implique pas l'élaboration de substances de réserve, son déroulement est cependant marqué de périodes de prolifération (spermatogonies), de division réductionnelle (spermatocytes I et II), de transformations cytoplasmiques (spermatides) et de maturation pour former les spermatozoïdes. Si on lie la croissance de l'épithélium germinatif surtout à la multiplication des spermatogonies (formation de colonnettes) et à la transformation cytoplasmique, la division réductionnelle est elle, relativement rapide, si l'on en juge par le manque d'accumulation des spermatocytes (Raven, 1961). Morphologiquement nous pouvons distinguer quatre périodes majeures dans la spermatogénèse, soit une période de prolifération des spermatogonies qui dure à peu près 3 mois, une période de transformation cytoplasmique qui dure à peu près 4 mois, une période de maturation pour former des spermatozoïdes qui dure à peu près 3 mois et une période de recouvrement qui dure à peu près 2 mois. Ainsi les processus impliqués dans le développement du testicule assurent une coordination qui synchronise le recrutement par des étapes d'organisation (recouvrement, prolifération et transformation) et de préparation (maturation en spermatozoïdes). La première étape est relativement longue et la deuxième très courte tel qu'il a été démontré chez l'oursin Stylocidaris affinis (Holland, 1967).

Nous pouvons constater une différence dans l'effort de reproduction de 57% moindre en 1982, comparativement à 1981 chez L. polaris. Le recrutement de gamètes mâles présente donc des variations d'une année à l'autre et même d'un endroit à l'autre (Pearse, 1965).

Comme il a été observé chez Asterias rubens (Oudejans et al., 1979), Pisaster ochraceus (Nimitz, 1971; Menge, 1975) ou Oreaster hendemanni (Rao, 1966), les mâles ne montrent pas de corrélation entre les variations du poids de la gonade et celui de l'hépatopancréas.

Pour les femelles, la ponte s'insère dans le cycle entre septembre et décembre, l'activité étant plus forte vers le mois de décembre. Lors de la ponte une quantité d'oeufs (600 à 800  $\mu\text{m}$  de diamètre) relativement faible (3000 - 4000) sont pondus, ce qui représente environ 3 à 4% de la population de cellules germinatives. Cette faible quantité d'oeufs pondus explique les variations peu importantes que subit le poids des ovaires au moment de la ponte. De plus, les ovocytes de taille inférieure à 600  $\mu\text{m}$  qui restent dans la gonade, comme ils ne sont pas phagocytés, atténuent d'avantage la variation de l'IGS lors de la libération des gamètes.

Avec l'émission des gamètes, débute la couvaison qui dure 4 à 5 mois dans l'estuaire du St-Laurent comme Emerson (1973) l'a observé pour la côte de Terre-Neuve. Durant cette période, la femelle reste sur le nid et jeûne jusqu'à la libération des juvéniles, ce qui a été aussi observé chez toutes les espèces couveuses qui gardent les larves sur la partie orale, telles; L. pusilla (Smith, 1971), L. tenera (Worley et al., 1977) et L. hexactis (Chia, 1968).

En mai, avant même que la couvaison n'arrive à son terme, on observe une activité d'ovogénèse, plus particulièrement liée à la

croissance ou maturation qui amènera les ovocytes de moins de 600  $\mu\text{m}$  à des tailles supérieures pour constituer le recrutement annuel. Cela représente, à ce stade, environ 1% de la population totale des ovocytes et augmentera jusqu'à 3 ou 4% dès juin.

Le recrutement des ovocytes est marqué par des étapes qui apparaissent critiques au point de vue de la régulation:

a) C'est d'abord le passage de la phase générative préméiotique à la phase végétative de l'ovocyte. Ce passage semble s'opérer annuellement.

b) C'est ensuite la durée de la phase végétative. Il est évident que celle-ci se déroule sur plus d'un an comme pour L. hexactis (Chia, 1968), L. tenera (Worley et al., 1977), L. pusilla (Smith, 1971) et Asterina burtoni (Achituv, 1973). Si l'on se fie strictement au transfert instantané des cellules de 100 à 600  $\mu\text{m}$  de diamètres dans la catégorie de 600  $\mu\text{m}$  de diamètre et plus, ce transfert n'implique pas plus de 10% de ce réservoir et peut-être beaucoup moins s'il y a recrutement à partir des populations de 100  $\mu\text{m}$  et moins. En supposant qu'il n'y a pas de perte, ce qui semble être le cas puisque nous n'avons jamais observé de dégénération des cellules germinales, ni de phagocytose, nous pourrions alors argumenter que la phase végétative puisse durer 10 ans ou plus.

c) Ce sont, de façon plus importante, les transformations qui s'opèrent pour amener les cellules de moins de 600  $\mu\text{m}$  à former les cellules de 600 à 800  $\mu\text{m}$  pour le recrutement annuel. Ces processus se font de façon assez rapide (2 mois) si l'on en juge par l'apparition soudaine de ces cellules en mai. Des processus de maturation peuvent s'y

dérouler pour expliquer que ces cellules de 600  $\mu\text{m}$  et plus ne seront utilisées qu'au mois de septembre suivant. De plus, nous avons observé que la cellule atteignant 600  $\mu\text{m}$  et plus de diamètre semble posséder tous les caractères d'un ovocyte en phase terminale de développement avec sa vésicule germinative et son nucléole comme il a été observé chez Amphiura chiajei (Fenaux, 1970) et L. tenera (Worley et al, 1977).

Il semblerait qu'en dépit du faible niveau d'alimentation, une décision se fasse dès le mois d'avril pour le recrutement de la population de cellules germinatives qui doivent être utilisées pour la ponte de septembre. Conséquemment, il est possible que, comme chez L. hexactis (Chia, 1967), certaines femelles en couvaision puissent débiter la croissance terminale des ovocytes en l'absence de nourriture. Ainsi, la dépense énergétique pour la femelle à ce temps de l'année se situerait à trois niveaux: le métabolisme, le soin aux jeunes et la croissance des ovocytes. Il semblerait que même soumises à un jeûne forcé, les étoiles de mer privilégient naturellement la gamétogénèse (Joan Moffat, communication personnelle) (Mauzey, 1966; Chia, 1969; Ferguson, 1975). Harrold et Pearse (1980) ont présenté une argumentation contraire pour le cas de Pisaster giganteus.

Contrairement à ce que l'on peut observer chez les individus mâles, chez les femelles, les variations de moyennes mensuelles du poids de l'hépatopancréas, montrent des tendances qui semblent être liées à l'activité de reproduction. Durant la couvaision, le poids de l'hépatopancréas

tend à diminuer ce qui impliquerait le transfert de matériaux pour compenser le jeûne comme chez Pisaster ochraceus (Chia, 1969; Nimitz, 1971). Après la couvaison et avec le retour progressif à l'alimentation de la population (février-mai) on assiste à une augmentation de l'indice hépatosomatique. Finalement, quand survient la croissance rapide des ovocytes (mai-juin), le poids de l'hépatopancréas diminue rapidement pour ensuite augmenter légèrement jusqu'à la ponte. La diminution brusque couplée à la croissance des ovocytes suggère le transfert de matériel de l'hépatopancréas vers la gonade comme il a été rapporté chez un grand nombre d'étoiles de mer, L. pusilla (Smith, 1971), A. rubens (Oudejans et al., 1979) et P. ochraceus (Nimitz, 1971; Menge, 1975).

#### 4.2 Régulation de la reproduction

L'émission des spermatozoïdes n'a pu être observée directement, mais elle devrait être synchronisée avec l'émission des ovocytes par la femelle pour assurer une fécondation maximale. Ce que d'ailleurs confirme le début de la diminution de l'indice gonosomatique, la faible épaisseur de l'épithélium germinale et le pourcentage d'individu ayant la lumière testiculaire vide de spermatozoïdes. De la même manière, la disparition des ovocytes de 600  $\mu\text{m}$  et plus dans les ovaires nous indique très clairement le début de la ponte. Aussi, l'observation des premières femelles en couvaision donne une excellente indication du début du phénomène de ponte. La ponte, chez la femelle, c'est l'aboutissement d'un processus de recrutement de cellules germinales qui représentent annuellement 3 à 4 % de la population totale. Cette ponte se manifeste au sein de la population sur une période de 2 à 3 mois impliquant peut-être la recherche et la préparation d'un substrat adéquat pour déposer les oeufs comme chez le gastéropode Buccinum undatum (Martel, en préparation), la congrégation mâle(s) - femelle(s) pour la fécondation des oeufs (Smith, 1971; Barker, 1979) et la durée de cette rencontre. Celle-ci est probablement très courte étant donné que nous n'avons jamais pu l'observer ou qu'elle se produit pendant la nuit.

Comme l'a proposé Chia (1968) pour L. hexactis, chez L. polaris, on trouve une période latente avec des ovocytes prêts à la ponte qui dure de 4 à 5 mois, ce qui suggère que la ponte requière un stimulus externe adéquat pour être déclenchée. On peut éliminer le rôle de la photopériode

dans le déclenchement de la ponte en considérant le décalage qui existe entre les populations de Terre-Neuve (Emerson, 1973) et de Les Escoumins pour la même espèce, étant donné que le cycle circadien est à peu près le même pour les 2 endroits. Le modèle proposé comme facteur de déclenchement de la ponte pour L. polaris tiendrait de l'action inductrice et combinée de plusieurs facteurs. La synchronisation gamétogénétique entre les deux sexes étant très grande, on peut penser que ceux-ci subissent les mêmes influences. Ainsi tout nous porte à croire que la photopériode puisse synchroniser des phénomènes internes (Holland, 1967; Gonor, 1973; Himmelman, 1977) tel la production de neurohormones capables d'induire la maturation finale (Chaet, 1961, 1962 1964a,b).

Cependant, la température, de même que l'aggrégation des individus seraient les facteurs exogènes les plus probables pour la stimulation de la ponte (Smith, 1971; O'Brien, 1976; Bowmer, 1982). Si on se réfère aux relevés de température enregistrés lors de l'échantillonnage, ils montrent que pour les deux années la ponte survient approximativement au milieu de la diminution automnale de température de l'eau, ce qui suggère qu'on devrait plutôt penser à une régulation fondée sur un écart de température plutôt que liée exclusivement à l'atteinte d'une température spécifique (Fuji, 1960). Généralement, c'est une température spécifique qui est considérée comme régulateur de la ponte (Pearse et Giese, 1966; Smith, 1971). A les Escoumins, comme la ponte s'étire sur 3 à 4 mois, on peut exclure les processus de ponte épidémique. Les phénomènes liés au comportement de reproduction (agrégation, contact, phéromone) représentent des éléments importants pour le succès de la fécondation et

pourraient même être responsables du déclenchement de la ponte en supposant que l'aggrégation soit provoquée par un autre facteur exogène (température) ou non.

Aussitôt les oeufs libérés, la femelle débute la couvaison. Le contact avec les oeufs pourrait déclencher ce comportement chez L. polaris comme il a été rapporté chez L. hexactis (Chia, 1968). A quelques reprises, nous avons pu noter que le comportement de couvaison peut être interrompu en déplaçant la femelle de sur les oeufs. De cette façon, la femelle quitte le nid comme il a été possible de l'observer dans le milieu et en aquarium. Ces résultats ne correspondent pas à ce que l'on a observé chez L. hexactis (Chia, 1968). On pourrait expliquer cette différence par le type de couvaison employé chez chacune de ces deux espèces; l'un (L. polaris) étant simplement le recouvrement de la ponte et l'autre (L. hexactis) étant la formation d'une chambre de couvaison. Ainsi le contact avec les embryons serait lié obligatoirement à l'adhésion stable au site chez L. polaris.

Après les 4 ou 5 mois que dure la couvaison, les juvéniles sont libérés par les femelles couveuses, ce qui correspond au temps de l'année où on assiste au réchauffement de la température de l'eau (9 - 10 C) ce qui pourrait être un stimulus adéquat pour la relâche des jeunes. Les données de Emerson (1973) pour Terre-Neuve semble aller dans le même sens. Cette hypothèse peut être renforcée par le fait que Himmelman et al. (1982) rapporte l'observation d'individus en couvaison en juillet par 30 m de fond où la température reste basse plus longtemps qu'en surface.

Si l'on tient compte des femelles qui ont débuté la couvaison en septembre, la relâche des juvéniles surviendrait (après 4 à 5 mois) en décembre ou janvier. Aussi devons nous tenir compte du stade de développement des embryons comme facteur de libération. On peut tentativement suggérer que le développement des embryons pondus en septembre soit très lent étant ralenti par la température et que d'une certaine façon le stade de développement règle la période de libération de juvéniles, ou encore un effet combiné des deux phénomènes. On peut croire que pour L. polaris la libération des juvéniles correspond avec l'apparition des conditions optimales printanières alors que la température est généralement assez élevée (9 - 10°C en mai) et que la disponibilité de la nourriture pour les étoiles juvéniles ira en augmentant. Toutefois, on se doit de considérer le stade de développement des embryons comme condition primordiale à la libération des juvéniles. Ceci expliquerait probablement mieux le décalage qui existe pour la même espèce entre l'estuaire et la côte de Terre-Neuve où la couvaison finit en juillet (Emerson, 1973), et même dans un endroit donné pour des profondeurs différentes. Ainsi qu'il a été rapporté pour certaines espèces comme L. hexactis (Menge, 1975), l'apparition des juvéniles correspond à la disponibilité de la nourriture. Smith (1971) propose que la reproduction dépend de la libération des jeunes dans des conditions optimales (température, nourriture).

En mai, on assiste au début de la gamétogénèse (spermatogénèse et ovogénèse). Le phénomène est plus abrupt chez les femelles, ce qui suggère une stimulation exogène. On peut suggérer l'action de deux

paramètres possibles:

a) La température a été rapportée pour plusieurs espèces comme étant un facteur critique pour la gamétogénèse, comme chez l'ophiure Amphiura filiformis (Bowmer, 1982). Chez L. polaris, le mois de mai correspond à l'augmentation printanière de la température. Cette augmentation pourrait correspondre au facteur de stimulation de la gamétogénèse.

b) La température est un facteur critique qui influence la gamétogénèse mais il est improbable qu'elle soit un facteur unique et suffisant (Town, 1980). L'alimentation ou le niveau des réserves alimentaires couplée avec une élévation de la température procure à la gamétogénèse tous les éléments primordiaux pour sa réalisation (Sastry, 1975; Gonor, 1973).

On retrouve donc ces 2 conditions réunies en mai pour l'estuaire du St-Laurent. L. polaris peut donc compter sur une température près de la température moyenne estivale (9 -10 C) et des conditions d'alimentation qui vont s'améliorant. Plus spécialement chez la femelle, on peut voir une diminution de la taille de l'hépatopancréas durant cette période qui porte à penser à un transfert de nutriments vers la gonade. Chez le mâle, la nutrition continuant durant la période hivernale, il peut compter directement sur l'alimentation pour sa croissance gonadique. La quantité et la qualité de l'alimentation influençant le volume du développement gonadique (Vadas, 1968; Gonor, 1973; Lawrence, 1975; Worley et al., 1977; Himmelman, 1979), ceci pourrait expliquer la différence dans la production des gamètes qui est de 57 % en poids inférieure en

1982 par rapport à 1981.

#### 4.3 Stratégie de reproduction

Il apparaît donc que la reproduction chez L. polaris favorise une conservation de l'énergie non seulement en terme d'investissement métabolique mais aussi par rapport au succès de production en ce sens d'assurer la survie maximale pour les juvéniles. Au niveau de la ponte, le fait que chez L. polaris la ponte aie lieu à l'automne alors que la métabolisme va en diminuant et que la majeure partie de la croissance des ovocytes d'une ponte donnée se fasse plus d'un an avant que ne se présente la ponte (assurant ainsi l'entreposage de cellules intermédiaires) contribuent à la diminution de la dépense énergétique globale et à la garantie d'une production annuelle indépendante des variations du milieu. De la même manière, la relâche d'un faible nombre de gros oeufs suppose un investissement moindre comme il a été argumenté par Jangoux et Van Impe (1977) pour A. rubens et une survie supérieure comme il a été rapporté par Menge (1975) pour L. hexactis. Chez le mâle, l'investissement énergétique pour la production des gamètes hypothèque moins l'organisme que chez les femelles en considérant qu'il n'y a pas élaboration de substances de réserve et que les mâles puissent se nourrir toute l'année (Menge, 1975). En effet, chez L. polaris, le mâle n'étant pas impliqué dans la couvaison, il lui est possible de s'alimenter toute l'année.

La femelle reste sur ses oeufs pour 4 à 5 mois. On connaît mal les relations qui existent entre les femelles et les embryons qu'elles couvent. La restriction énergétique se manifeste ici, surtout par le jeûne imposé par la présence continue de la femelle sur le site de couvaison. De plus, il faut considérer le développement de cellules germinales dont le diamètre est supérieur à 600  $\mu\text{m}$  vers la fin de la période de couvaison. Nous pourrions suggérer en examinant les changements au niveau de la gonade et de l'hépatopancréas, que ceci reflète un changement de métabolisme restreints jusqu'alors par la basse température de l'eau, et l'utilisation de réserves à partir d'un autre organe comme l'hépatopancréas.

La couvaison est évidemment un processus critique au point de vue énergétique. Probablement, le développement des ovocytes sur plus d'un an est lié de quelques façons au fait que la femelle puisse rester si longtemps sur la ponte. Ce que la nouvelle population gagne au point de vue de la survie la femelle le perd quant à sa croissance et sa reproduction puisque son niveau d'alimentation est très bas même si son métabolisme est probablement à son minimum durant la couvaison. La couvaison impose donc des contraintes qui doivent appeler des stratégies. Nous croyons que le fait de compter sur le réservoir de cellules que constitue la population de cellules de diamètres entre 100 et 600  $\mu\text{m}$  constitue une stratégie pour assurer un recrutement annuel tout en étirant la dépense énergétique sur une plus longue période. Finalement, la libération des juvéniles en mai constitue une autre stratégie pouvant maximiser le succès du recrutement en leurs procurant des conditions

maximales à la libération (température, disponibilité de la nourriture)  
(Gonor, 1949).

CHAPITRE V

CONCLUSION

La population que l'on retrouve à Les Escoumins révèle donc un cycle de reproduction avec une ponte automnale démontrée très clairement par la diminution de l'indice gonosomatique, la disparition des ovocytes de 600  $\mu\text{m}$  et plus pour les femelles ainsi que l'évacuation des spermatozoïdes chez les mâles.

A la fin de la ponte, les femelles couvent pour une période de 4 à 5 mois, tandis que les mâles peuvent continuer à s'alimenter. En mai, on assiste chez les individus des deux sexes à l'activation de la gamétogénèse qui mènera à la production de gamètes pour la ponte qui peut débiter au mois de septembre.

Le recrutement annuel d'ovocytes (600  $\mu\text{m}$  et plus) représente 3 à 4 % de la quantité totale des cellules germinales dans les ovaires. Ce stock de cellules restant intact, on peut croire que la maturation qui mène à l'ovocyte II pourrait prendre plusieurs années (jusqu'à 10 ans).

Chez les mâles, il n'y a pas de corrélation entre les variations des indices hépatosomatique et gonosomatique. Chez la femelle par contre on peut détecter des tendances de l'IHS à diminuer durant la couvaison, à augmenter après la couvaison (été) et à diminuer à nouveau avec la maturation finale que subissent les ovocytes pour constituer le recrutement annuel. Les tendances de variations du poids de l'hépatopancréas pourraient indiquer un transfert de nutriments de l'hépatopancréas vers la gonade.

Il a donc été possible d'établir que L. polaris présente un cycle de reproduction annuel avec des phases de gamétogénèse très synchrones qui constituent autant de mécanismes de régulation. Cette régulation s'établit aussi en regard d'un coût énergétique qui peut être important chez les femelles couveuses. Dépenses énergétiques qui pourraient être comblées par le transfert de nutriments ainsi qu'on le retrouve chez un grand nombre d'espèces comme par exemple L. pusilla (Smith, 1971), A. rubens (Oudejans et al ., 1979).

Nous suggérons que la ponte et la couvaison se déroulant au temps le plus froid (hiver) alors que le métabolisme est à son plus bas niveau compense, en partie tout au moins, pour le désavantage énergétique que pourrait subir la femelle.

Une analyse de la dynamique des changements dans les ovocytes donnerait une meilleure perception de l'hypothèse de maturation sur 2 ou plusieurs années. Ces mécanismes demeurent tout de même une stratégie appropriée pour couvrir les variations des conditions ambiantes du milieu en assurant d'une façon stable un recrutement annuel.

## BIBLIOGRAPHIE

- Achituv, Y., 1969.-- Studies on the reproduction and distribution of Asterina burtoni and A. waga in the Red Sea and the eastern Mediterranean. *Israel J. Zool.*, 18:329-342.
- , 1971.-- Dendrogaster asterinae sp., an ascothoradid (Cirrropedia) parasite of the starfish Asterina burtoni of the gulf of Eilat. *Crustaceana.*, 21:1-4.
- , 1973.-- The genital cycle of Asterina burtoni Gray (Asteroidae) from the gulf of Eilat, Red Sea. *Cah. Biol. mar.*, tome XV:547-553.
- Achituv, Y. et R. Delavault, 1972.-- Nouvelle recherche sur l'hermaphroditisme de Fromia ghardagana Mrtzn (Echinoderme, Astéride). *Cah. Biol. mar.*, XIII:433-442.
- Anderson, J.M., 1953.-- Pyloric caeca of Asterias forbesi, structure and fonction. *Biol. Bull.*, 105:47-61.
- , 1954.-- Studies on the cardiac stomach of the starfish Asterias forbesi. *Biol. Bull.*, 117:157-173.
- , 1960.-- Histological studies on the digestive system of a starfish, Henricia, with note on the tiedermann's pouches in starfishes. *Biol. Bull.*, 119:371-398.
- , 1963.-- Aspects of digestive physiology among echinoderms. *Proc. Int. Cong. Zool.*, 3:124-133
- , 1966.-- Aspects of nutritional physiology, in *Physiology of echinodermata*, ed. R.A. Boolootian, John Wiley & Son, New-York, 822 p.
- Arvy, L., 1950.-- Données histologiques sur l'ovogénèse chez Dentalium entale Deshayes. *Arch. biol.*, 61:187-196.
- Barker, M.F., 1979.-- Breeding and recruitment in the population of the New-Zeland starfish Stichaster australis (Verrill). *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 41:195-211.
- Barker, M.F. et D. Nichols, 1983.-- Reproduction, recruitment and juvenile ecology of the starfish, Asterias rubens and Marthasterias glacialis. *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, 63:745-765.
- Bennett, J. et A.C. Giese, 1955.-- The annual reproductive and nutritional cycles of two western sea urchins. *Biol. Bull.*, 109:226-237.
- Boolootian, R.A., 1963.-- Reproductive physiology of echinoderms. *Proc. Int. Cong. Zool.*, 3:130-147.

- Boobootian, R.A., 1965.-- The reproductive cycles of Arbacia punctulata and Strongylocentrotus droebachiensis. *Oceanis*, 129: 399-400.
- Bowmer, T., 1982.-- Reproduction in Amphiura filiformis (Echinodermata: Ophiuroidea): Seasonality in gonad development. *Mar. Biol.*, 69: 281-290.
- Bruslé, J., 1969a.-- Les cycles génitaux d'Asterina gibbosa P. *Cah. biol. mar.*, 10:271-287.
- b.-- Sexualité d'Asterina gibbosa, asteridé hermaphrodite des côtes de Marseille. *Mar. Biol.*, 3:276-281.
- Burrows, R.B., 1936.-- Further observations on parasitism in the starfish. *Science*, 84:329.
- Chaet, A.B., 1959.-- Physiological activity of nerve extracts. *Biol. Bull.*, 117:407.
- ,1960.-- A method for obtaining gametes from Asterias forbesi. *Biol. Bull.*, 119:292.
- ,1961.-- Further studies on the gamete "shedding substance" from radial nerve. *Biol. Bull.*, 121:385-386.
- ,1962.-- Role of gamete-shedding substance from starfish nerves. *Am. Zool.*, 2:54.
- ,1964a.-- Shedding substance and sheddibin from the nerve of starfish, Patiria miniata. *Am. Zool.*, 4:407.
- ,1964b.-- The shedding substance activity of starfish nerves. *Texas Reports on biol. an Med.*, 22:204.
- ,1964c.-- The shedding substance of starfish nerve, it's function and micro-essay. *Fed. Am. soc. exp. Biol.*, 23:204.
- ,1964d.-- A mecanism for obtaining mature gametes from starfishs. *Biol. Bull.*, 126:8-13.
- ,1966a.-- The gamete-shedding substances of starfishs: A physiological-biochemical study. *Am. Zool.*, 6:263-271.
- ,1966b.-- Neurochemical control of gamete release in starfish. *Biol. Bull.*, 130:43-58.
- Chaet, A.B. and M. Mc Connaughy, 1959.-- Physiological activity of nerve extracts. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Holes*, 117:407-408.
- Chatlyne, L.B., 1969.-- A histological study of oogenesis in the sea urchins, Strongylocentrotus purpuratus. *Biol. Bull.* 136: 167-184.

- Chia, F.S., 1966a.-- Brooding behavior of a six-rayed starfish, Leptasterias hexactis . Biol. Bull., 130:304-315.
- ,1966b.-- The development of two brooding sea-star, Henricia leviuscula and Leptasterias hexactis . Am. Zool., 6:331-332.
- ,1968a.-- The embryology of a brooding starfish, Lepstaterias hexactis . Acta Zoologica., 49:321-364.
- ,1968b.-- Some observations on the development and cyclic changes of the oocytes in a brooding starfish, Leptasterias hexactis . Proc. Zool. Soc. London, 154:453-461.
- ,1969.-- Histology of the pyloric caeca and its changes during brooding and starvation in a starfish, Leptasterias hexactis . Biol. Bull., 136:185-192.
- Cocanour, B. et K. Allen, 1967.-- The breeding cycles of a sand dollar and a sea urchin. Comp. Biochem. Physiol., 20:327-331.
- Cognetti, G., 1960.-- Recherches sur la sexualité d'Echinaster sepositus . Cah. biol. mar., 1:421-432.
- ,1962.-- La sexualité des astérides. Cah. biol. mar., 3:157-182.
- Crump, R.G., 1971.-- Annual reproductive cycles in three geographically separated populations of Patiriella regularis, a common New-Zeland asteroid. J. exp. mar. Biol. Ecol., 7:137-162.
- Dehn, D.F., 1982.-- The effect of food and temperature on reproduction in Luidia clathrata (Asteroidea). Proceeding International Echinoderms Conference, Tampa Bay, 457-463.
- Emerson, J.C., 1977.-- Larval development of the sea-star, Lepstasterias polaris, with particular reference to the optic cushion and ocelli. Scanning Electron Microscopy. 2:631-638.
- Emerson, I.P., 1973.-- Aspects of the biology and local distribution of seas-stars inhabiting a sloped, rocky bottom in Logy Bay, Newfoundland. Thèse de maîtrise. Memorial University of Newfoundland. St-John's, Newfoundland. 302 p.
- Falk-Peterson, I.B. et J.R. Sargent, 1982.-- Reproduction of asteroids from Balsfjorden, Northern Norway: Analyses of lipids in the gonads of Ctenodiscus crispatus, Asterias linckei and Pteraster militaris . Mar. Biol., 69:291-298.
- Farmanfarmaian, A., A.C. Giese, R.A. Boolootian et J. Bennett, 1958.-- Annual reproductive cycles in four species of West Coast starfishes. J. exp. Zoology, 138:358-367.

- Febvre, M., D. Fredj-Reygrobellet et G. Fredj. 1981. -- Reproduction sexuée d'une astérie fissipare, Sclerasterias richardi (Perrier, 1882). Inter. J. Invert. Repro., 3:197-208.
- Fenaux, L., 1968.-- Maturation des gonades et cycle saisonnier des larves chez A. lixula, P. lividus et D. microtuberculatus à Ville Franche-sur-mer. Vie et milieu., 19A:1-52.
- ,1970.-- Maturation of the gonads and seasonal cycle of the planktonic larvae of the ophiuroid Amphiura chiajei Forbes. Biol. Bull., 138:262-271.
- ,1972.-- Evolution saisonnière des gonades chez l'Ophiure Ophioderma longicauda (Retzius), Ophiuroidea. Int. Revue Ges. Hydrobiol., 57:257-262.
- Fenaux, L., G. Malara et R. Charra, 1975.-- Effets d'un jeûne de courte durée sur les principaux constituants biochimiques de l'oursin Arbacia lixula. I. Stade de repos sexuel. Mar. Biol., 30: 239-244.
- Fenaux. L., G. Malara, C. Cellario, R. Charra et I. Palazzoli, 1977.-- Evolution des constituants biochimiques des principaux compartiments de l'oursin Arbacia lixula (L.) au cours d'un cycle sexuel et effet d'un jeûne de courte durée au cours de la maturation sexuelle. J. exp. mar. Biol. Ecol., 28:17-30.
- Fenaux, L., 1980-81.-- Cycles saisonniers de reproduction et de croissance larvaire chez les échinodermes. Oceanis., 6:277-307.
- Ferguson, J.C., 1975.-- Fatty acid and carbohydrate storage in the annual reproductive cycle of Echinaster. Comp. Biochem. Physiol., 52A: 585-590.
- Frazer, A., J. Gomez, E. B. Hartwick, et M.J. Smith, 1981.-- Observations on the reproduction and development of Pisaster ochraceus (Brandt). Can. J. Zool., 59:1700-1707.
- Fuji, A., 1960.-- Studies on the biology of the sea urchin III. Reproductive cycle of two sea urchins, Strongylocentrotus nudus and S. intermedius, in Southern Hokkaido. Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 11:49-57.
- Gabe, M., 1968.-- Techniques histologiques. Masson . Paris. 113 p.
- Giese, A., 1959.-- Comparative physiology: annual reproductive cycles of marine invertebrates. A. Rev. Physiol., 21:547-577.
- Giese, A.C., R. Boolootian, A. Farmanfarmian, L. Greenfield and J. Bennett,. 1957.-- Reproductive cycles in some West Coast echinoderms. Anat. Rec., 123:554-555.

- Giese, A. et J.S. Pearse., 1974.-- Reproduction of marine invertebrates.. Academic Press. New-York, 546 p.
- Gonor, J.J., 1972.-- Gonad growth in the sea urchins, Strongylocentrotus purpuratus (Stimpson) (Echinodermata: Echinodea) and the assumptions of the gonad index methods. J. exp. mar Biol. Ecol., 10:89-103.
- ,1973a.-- Reproductive cycles in Oregon populations of the echinoid, Strongylocentrotus purpuratus (Stimpson). I. Annual gonad growth and ovarian gametogenic cycles. J. exp. mar. Biol. Ecol., 12:45-64.
- ,1973b.-- Reproductive cycles in oregon populations of echinoid Strongylocentrotus purpuratus (Stimpson). II. Seasonal changes in oocytes growth and in abundance of gametogenic stages in the ovary. J. exp. mar. Biol. Ecol., 12:65-78.
- Grainger, E.H., 1966.-- Sea stars (Echinodermata: asteroidea) of arctic North America. Fish. Res. Board Canada No. Bull., 152, 66 p.
- Greefield, L., A. C. Giese, A. Farmanfarmanian et R.A. Boolootian, 1958.-- Cyclic biochemical changes in several echinoderms. J. exp. Zool., 139:507-524.
- Grygier, M.J., 1981.-- A representative of the genus Dendrogaster (Cirripedia: Ascothoracica) Parasitic in an antarctic starfish. Antarc. Res. series. Vol. 32.
- Harrold, C. et J.S. Pearse, 1980.-- Allocation of pyloric caecum reserves in fed and starved sea stars, Pisaster giganteus (Stimpson): somatic maintenance comes before reproduction. J. exp. mar. Biol. Ecol., 48:169-183.
- Hendler, C. et D.R. Franz, 1982.-- The biology of a brooding seastar Leptasterias tenera, in Block Island Sound. Biol. Bull., 162: 273-289.
- Hickman, J.L., 1959.-- Dendrogaster tasmaniensis sp. Nov. (Ascothoracida) from the seastar Allostichaster polyplax (Müller and Troschel). Parasitology, 49:316-329.
- Himes, M et Moriber, L.G., 1956.-- A triple stain for deoxyribonucleic acid, polysaccharides and proteins. Stain Tech., 31:67.
- Himmelman, J.H., 1975.-- Phytoplankton as a stimulus for spawning in three marine invertebrates. J. exp. mar. Biol. Ecol., 20:199-214.
- ,1978.-- Reproductive cycle of the green sea urchin, Strongylocentrotus droebachiensis. Can. J. Zool., 56:1828-1836.

- Himmelman, J.H., 1979.-- Factors regulating the reproductive cycles of two northeast Pacific chitons, Tonicella lineata and T. insignis. Mar. Biol., 50:215-225.
- ,1980.-- Reproductive cycle patterns in the chiton genus Mopolia (Polyplacophora). Nautilus, 94:39-49.
- Himmelman, J.H., Y. Lavergne, A. Cardinal, G. Martel et P. Jalbert, 1982.-- Brooding behavior of the northern sea star Leptasterias polaris. Mar. Biol., 68:235-240.
- Holland, N.D., 1964.-- Cell proliferation in post-embryonic specimens of the purple sea urchin (Strongylocentrotus purpuratus): An autoradiographic study employing tritiated thymidine. Doctoral Dissertation, Stanford University.
- Holland, N.D., 1967.-- Gametogenesis during the annual reproductive cycle in a cidaroid sea urchin (Stylocidaris affinis). Biol. Bull., 133:578-590.
- Holland, N.D., J.C. Grimmer et H. Riubota, 1975.-- Gonadal development during the annual reproductive cycle of Comanthus japonica (Echinodermata, crinoidea). Biol. Bull., 148:219-242.
- Jalbert, P., D. Larrivée et J.H. Himmelman, 1982.-- Reproductive cycle of the mottled red chiton (Tonicella marmorea) in the St-Lawrence estuary, Quebec. Naturaliste can., 109:33-37.
- Jangoux, M. et M. Vloebergh, 1973.-- Contribution à l'étude du cycle annuel de reproduction d'une population d'Asterias rubens (Echinodermata, Asteroidea) du littoral belge. Netherlands J. Sea Res., 6:389-408.
- Jangoux, M. et E. Van Impe, 1977.-- The annual pyloric cycle of Asterias rubens L. (Echinodermata, Asteroidea). J. exp. mar. Biol. Ecol., 30:165-184.
- Kanatani, H., 1964.-- Spawning of starfish. Action of gamete-shedding substance obtained from radial nerves. Science., 146:1177-1179.
- Karnovsky, M.L., S.S. Jeffrey, M.S. Thompson and H.W. Deane, 1955.-- A chemical and histochemical study of the lipides of the pyloric caecum of the starfish, Asterias forbesi. J. Biophys. Biochem. Cyt., 1:173-182.
- Kim, Y.S., 1968.-- Histological observations of the annual changes in the gonad of the starfish, Asterias amurensis Lüken. Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 19:97-108.
- Kishimoto, T., S. Hirai et H. Kanatani, 1981.-- Role of germinal material in producing maturation-promoting factor in starfish oocytes. Develop. Biol., 81:177-181.

- Kubo, K., 1951.-- Some observations on the development of the sea-star, Leptasterias ochotensis similispinis (Clark). J. Fac. Hokkaido Univ. Ser. 6, Zool., 10:97-105.
- Lawrence, J.M., 1973.-- Level, content and caloric equivalents of the lipid, carbohydrate, and protein in the body components of Luidia clathrata (Echinodermata: Asteroidea: Platyasterida) in Tampa Bay. J. exp. mar. Biol. Ecol., 11:263-274.
- Lawrence, J.M. et P. Lane, 1982.-- The utilization of nutrients by post-metamorphic echinoderms. In: Echinoderm nutrition. M. Jangoux & J.M. Lawrence editors. Balkema publishers Rotterdam. 1982.
- Lawson-Kerr, C. et D.J. Anderson, 1978.-- Reproduction, spawning and development of the starfish Patiriella exigua (Lamarck) (Asteroidea: Asterinidae) and some comparisons with P. calcar (Lamarck). Aust. J. Mar. Freshwater Res., 29:45-53.
- Lewis, J.B., 1958.-- The biology of the tropical sea urchin, Tripneustes asculentus (Leske) in Barbados, British West Indies. Can. J. Zool., 36:607-621.
- Magniez, P., 1983.-- Reproductive cycle of the brooding echinoid Abatus cordatus (Echinodermata) in Kerguelen (Antarctic Ocean): changes in the organ indices, biochemical composition and caloric content of the gonads. Mar. Biol. 74:55-64.
- Mauzey, K.P., 1966.-- Feeding behavior and reproductive cycle of Pisaster ochraceus. Biol. Bull., 131:127-144.
- Menge, B.A., 1974.-- Effect of wave action and competition on brooding and reproductive effort in the seastar, Leptasterias hexactis. Ecology, 55:84-93.
- , 1975.-- Brood or broadcast? The adaptive significance of different reproductive strategies in two intertidal sea stars Leptasterias hexactis and Pisaster ochraceus. Mar. Biol., 31: 87-100.
- Moody, W.J. et J.B. Lansman, 1983.-- Developmental regulation of  $Ca^{++}$  and  $K^+$  currents during hormone-induced maturation of starfish oocytes. Proc. Natl. Acad. Sci. USA., 80:3096-3100.
- Nimitz, M.A., 1971.-- Histological study of gut nutrient reserves in relation to reproduction and nutrition in the sea stars, Pisaster ochraceus and Patiria miniata. Biol. Bull., 140: 461-481.
- O'Brien, F.X., 1976.-- Some adaptations of the seastar, Leptasterias littoralis (Stimpson) to life in the intertidal zone. Thalassia Juhoslavica, 12:237-243.

- Okada, M. Yô K., 1925.-- Contribution à l'étude des cirripèdes ascothoraciques. I Note sur le Dendrogaster arborescens Le Roi, établissement d'un nouveau genre. Bulletin du Musée d'histoires naturelles de Paris., 31:364-371.
- Oudejans, R.C.H.M. et I. Van der Sluis, 1979.-- Changes in biochemical composition of the ovaries of the seastar Asterias rubens during its annual reproductive cycle. Mar. Biol., 50:255-261.
- Oudejans, R.C.H.M., I. Van der Sluis et A.J. Van der Plas, 1979.-- Changes in biochemical composition of the pyloric caeca of female seastars, Asterias rubens, during their annual reproductive cycle. Mar. Biol., 53:231-238.
- Pain, S.L., P.A. Tyler et J.D. Gage, 1982.-- The reproductive biology of the deep-sea asteroids Benthopecten simplex (Perrier), Pectinaster filholi Perrier, and Pontaster tenuispinus Dübén & Koren (Phanerozoia: Benthopectinidae) from the rockall trough. J. mar. Biol. Ass. U. K., 65:195-211.
- Pearse, J.S., 1964.-- Reproductive periodicities in several contrasting populations of Odontaster validus (Koehler), a common Antarctic Asteroid. Doctoral Dissertation, Stanford University.
- , 1965.-- Reproductive periodicities in several contrasting populations of Odontaster validus Roehler, a common Antarctic Asteroid. Biol. Antarctic Seas II, Antarctic Res. Ser., 5:39-85.
- , 1966.-- Antarctic asteroid Odontaster validus. Constancy of reproductive periodicities. Science, 152:1763-1764.
- , 1968.-- Patterns of reproductive periodicities in four species of Indo-Pacific echinoderms. Proc. Ind. Acad. Sci., 67: 247-279.
- Pearse, I.S. et A.C. Giese, 1966.-- Food, reproduction and organic constitution of the common Antarctic echinoid Sterachinus neumayeri (Meissner). Biol. Bull., 130:387-401.
- Rao, K.S., 1965.-- Reproductive cycle of Oreaster hendemanni in relation to chemical composition of the gonad. Current Science, 34:87-88.
- , 1966.-- Reproductive and nutritional cycles of Oreaster hendemanni (Lütken). J. mar. biol. Ass. India, 8:254-272.
- Raven, C.P., 1961.-- Oogenesis: the storage of developmental information. International Series of Monographs on Pures and Applied Biology, Pergamon Press, New-York, 274 p.
- Rokop, F.J., 1974.-- Reproductive pattern in the deep sea benthos Science, 186:743-745.

- Sars, M., 1846.-- Beobachtungen über die Entwicklung der Seesterne .  
Fauna Lilloralis Norvegiae, 1:47-62.
- Sastry, A.N., 1968.-- The relationship among food, temperature and gonad development of the bay scallops Aequipecten irraclians (Lamark).  
Physiol. Zool., 41:44-53.
- Sastry, A.N., 1975.-- Physiology and ecology of reproduction in marine invertebrates. pp. 279-299. In F.J. Vejnberg (ed.) Physiological ecology of estuarine organism. University of South Carolina Press Columbia S.C.
- Schoenmakers, H.J.N., P.H.J.M. Colenbrander, J. Peute et P.G.W.J. Van Oordt, 1981.-- Anatomy of the ovaries of the starfish Asterias rubens (Echinodermata). A histological and ultrastructural study. Cell Tissue Res., 217:577-597.
- Shick, J.M., W.F. Taylor et A.N. Lamb, 1981.-- Reproduction and genetic variation in the deposit-feeding sea star Ctenodiscus crispatus Mar. Biol., 63:51-66.
- Shirley, T.C. et W.C. Stickle, 1982.-- Responses of Leptasterias hexactis (Echinodermata: Asteroidea) to low salinity. I. Survival, Activity, feeding, growth and Absorption Efficiency. Mar. Biol., 69:147-154.
- Smith, G.H., 1936.-- A gonad parasite of starfish. Science, 84:157.
- Smith, J.E., 1968.-- "Torrey Canyon" pollution and marine life. Report by the Plymouth Laboratories of the Marine Biological Association of United Kingdom, Cambridge University Press. 196 p.
- Smith, R.H., 1971.-- Reproductive biology of a brooding seastar, L. pusilla, in Monterey Bay region. Ph. D. Dissertation. Stanford University, 214 pp.
- Stowell, R.E., 1945.-- Feulgen reaction for thymonucleic acid. Stain technology, 20:45.
- Takanaka, Y., 1958.-- Seasonal changes occurring in the gonad of Stichopus japonicus . Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 9:29-36.
- Thomson, W., 1878.-- Notice of peculiarities in the mode of propagation of certain echinoderms of the southern sea. J. Linn. Soc. London Zool., 13:55-78.
- Thorson, G., 1934.-- On the reproduction and larval stages of the brittle stars Ophiecten sericeum (Forbes) and Ophiura robusta (Ayres) in east Greenland. Meddelelser OM Greeland, 100:4.
- Thorson, G., 1936.-- The larval development, growth and metabolism of arctic marine bottom invertebrates. Meddelelser OM Greeland. 100: 1-55.

- Thorson, G., 1949.-- Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biol. Review*, 25:1-45.
- Town, J.C., 1980.-- Mouvement, morphology, reproductive periodicity and some factors affecting gonad production in the seastar *Astrostale scabra* *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 44:111-132.
- Tyler, P.A., 1977.-- Seasonal variation and ecology of gametogenesis in the genus *Ophiura* from the Bristol Channel. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 30:185-197.
- Tyler, P.A. et J.D. Gage, 1980.-- Reproduction and growth of the deep-sea brittlestar *Ophiura linnmani*. *Oceanologica Acta*, 3:177-185.
- Tyler, P.A. et J.D. Gage, 1984.-- The reproductive biology of echinothuroid and cidarid sea-urchins from the deep rockall trough north-east Atlantic ocean. *Mar. Biol.*, 1:63-74.
- Vadas, R.L., 1968.-- The ecology of Agarum and the kelp bed community . Ph. D. Thesis, University of Washington, Seattle.
- Vevers, H.G., 1949.-- The biology of *Asterias rubens* L. growth and reproduction. *J. mar. biol. Ass. U. K.* 28:165-187.
- Vevers, H.G., M.A. Phil, 1951.-- The biology of *Asterias rubens* L. II Parasitization of the gonads by the ciliate *orchitophrya stellarum* cépède. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 29:619-624.
- Walker, C.W., 1974.-- Studies on the reproductive systems of sea-stars. II. The morphology and histology of the gonad of *Asterias vulgaris* . *Biol. Bull.*, 147:661-677.
- Williams, G.C., 1966.-- Natural selection, the cost of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *Am. nat.*, 100:687-690.
- Worley, E.R., D.R. Franz et G. Hendler, 1977.-- Seasonal patterns of gametogenesis in a north Atlantic brooding asteroid, *Leptasterias tenera* . *Biol. Bull.*, 153:237-253.
- Yamada, H. et S. Hirai, 1984.-- Role of contents of the germinal vesicle in male pronuclear development and cleavage of starfish oocytes. *Develop. growth and Differ.*, 26:479-487.