

Biología reproductiva del asteroideo de mar profundo *Henricia abyssicola* en el Atlántico NE

Reproductive biology of the deep-sea asteroid *Henricia abyssicola* from the NE Atlantic Ocean

F Benítez-Villalobos^{1*}, JP Díaz-Martínez¹, PA Tyler²

¹ Universidad del Mar, Carretera a Zipolite Km 1.5, Puerto Ángel CP 70902, Oaxaca, México. * E-mail: fbv@angel.umar.mx

² School of Ocean and Earth Science, University of Southampton NOCS, Southampton SO143ZH, UK.

Resumen

Se determinó la biología reproductiva del asteroideo del Atlántico Norte *Henricia abyssicola* a partir de series de tiempos de muestras tomadas entre 1250 y 1900 m de profundidad en la Ensenada Marina Porcupine (Atlántico NE). Se determinaron la proporción de machos y hembras, el índice gonadosomático (IG), el índice de ciego pilórico (ICP), la fecundidad y la distribución de tallas de huevo y los resultados se corroboraron mediante examen histológico de las gónadas. *Henricia abyssicola* es un asteroideo gonocórico y la proporción de machos y hembras no difiere significativamente de la igualdad. La oogénesis es asincrónica. Los oocitos previtelogénicos crecen a una talla de ~230 µm antes de comenzar la vitelogenénesis. La talla máxima de oocitos fue ~970 µm. El volumen del ovario se encuentra principalmente ocupado por oocitos vitelogénicos grandes (400–500 µm) en cualquier tiempo. No hubo variación estacional en los valores de IG, ICP y fecundidad; sin embargo, hubo variaciones en la producción de oocitos vitelogénicos de *H. abyssicola* sobrepuesta en la reproducción continua. Se propone que *H. abyssicola* hace uso de la fuente de energía proporcionada por la deposición de fitodetrítus almacenándola en los oocitos en desarrollo y podría tener el beneficio de una larva planctotrófica facultativa.

Palabras clave: reproducción en invertebrados marinos, Asteroidea, biología de equinodermos, biología en mar profundo, Atlántico NE.

Abstract

The reproductive biology of the North Atlantic asteroid *Henricia abyssicola* is determined in time series samples taken from 1250 to 1900 m depth in the Porcupine Seabight (NE Atlantic). The male-female ratio, gonadosomatic index (GI), pyloric caecum index (PCI), fecundity and oocyte size distribution were determined and the results were corroborated by histological examination of the gonads. This species is a gonochoric asteroid and the male-female ratio did not differ significantly from the equality. Oogenesis was asynchronous. The previtellogenic oocytes grow to a size of ~230 µm before undergoing vitellogenesis. Maximum oocyte size was ~970 µm. The ovary volume was mainly occupied by large vitellogenic oocytes (400–500 µm) at any time. There were no seasonal variations in GI, PCI and fecundity. There were, however, variations in the production of vitellogenic oocytes of *H. abyssicola* superimposed on the continuous reproduction. We suggest that *H. abyssicola* makes use of the energy source provided by the deposition of phytodetritus by storing it in the developing oocytes and that it might have the benefit of a facultative planktotrophic larva.

Key words: marine invertebrate reproduction, Asteroidea, echinoderm biology, deep-sea biology, NE Atlantic.

Introducción

El examen detallado de la gametogénesis en una variedad de especies de asteroideos indica que existen dos métodos distintos de reproducción. Por un lado, el tamaño de los oocitos puede ser grande y la fecundidad baja, sin evidencia de estacionalidad, indicando desarrollo directo, lecitotrófico y posiblemente demersal (Tyler *et al.* 1982a). (Aunque Pearse *et al.* 1991 mostraron la existencia de formas de reproducción pelágica lecitotrófica en asteroideos Antárticos.) Por otra parte, el tamaño pequeño de los oocitos, la alta fecundidad y una aparente estacionalidad en la reproducción de las especies indica un desarrollo pelágico, planctotrófico (Tyler y Pain 1982a). Esta última estrategia se observa en una variedad de asteroideos de aguas someras, mientras que la presencia de oocitos

Introduction

Detailed examination of gametogenesis in a number of species of asteroids suggests that there are two distinct methods of reproduction. On the one hand, egg size may be large and fecundity low, with no evidence of seasonality, indicating direct, lecithotrophic, possibly demersal development (Tyler *et al.* 1982a). (Although for Antarctic asteroids Pearse *et al.* 1991 showed the presence of pelagic lecithotrophic modes of reproduction.) On the other hand, a small egg size, high fecundity and an apparent reproductive seasonality of the species suggest planktotrophic, pelagic development (Tyler and Pain 1982a). The last strategy is found in a variety of shallow-water asteroids, whilst large egg size and reduced fecundity is more common in deep-water species (Tyler *et al.* 1982a).

grandes y fecundidad reducida es más común en especies de mar profundo (Tyler *et al.* 1982a).

A pesar de que la aparente constancia del ambiente debajo de la termoclina permanente indicaba que no era posible esperar que allí ocurriera una reproducción de tipo estacional y algunos datos para especies de equinodermos (ofiuroides) en general soportaban esta suposición, a principios de la década de los ochenta se publicó una serie de artículos identificando reproducción estacional en varios equinodermos provenientes de muestras tomadas en series de tiempos entre 2200 y 2900 m de profundidad en Rockall Trough, en el Atlántico NE. Las especies que mostraban estacionalidad en la reproducción incluían a *Ophiura ljunmani* (Tyler y Gage 1980), *Plutonaster bifrons* (Tyler y Pain 1982a) y *Echinus affinis* (Tyler y Gage 1984). Posteriormente se ha demostrado que especies de otros filos de la zona batial del Atlántico NE exhiben una reproducción estacional (Van-Praët y Duchateau 1984, Harrison 1988, Van-Praët 1989). A principios de los años noventa se publicó un artículo mostrando la reproducción estacional en el asteroideo abisal *Dytaster grandis* en el Atlántico NE (Tyler *et al.* 1990).

El presente trabajo presenta el análisis del ciclo gametogénico de *Henricia abyssicola*, una especie de asteroideo perteneciente a la familia Echinasteridae, y que ha sido descrita como sinónima de *Henricia cylindrella* (Sladen) por Clark y Downey (1992). Esta especie se encuentra desde la parte norte de Rockall Trough hacia el sur hasta la Ensenada Marina Porcupine, al SW de Irlanda. Probablemente su distribución se extiende hasta Marruecos y las Islas Azores. Clark y Downey (1992) establecieron su distribución vertical entre 1015 y 1380 m de profundidad, pero Howell *et al.* (2002) demostraron un intervalo de profundidad para adultos de esta especie entre 1080 y 1910 m, siendo 1050–1150 m la profundidad de máxima abundancia.

Material y métodos

Los especímenes analizados en este trabajo pertenecen a la colección *Discovery* depositada en el National Oceanography Centre en Southampton (NOCS), Inglaterra. Este material fue recolectado en muestreos de series de tiempo entre 1979 y 1984 a una profundidad de 1250 a 1900 m en la Ensenada Marina Porcupine (Atlántico NE). Las muestras cubren diferentes meses del año, aunque no todas provienen del mismo año. Todas las muestras fueron recolectadas usando una red de arrastre de puertas (OTSB14). Los especímenes fueron fijados primero en formalina al 10% y después transferidos a alcohol al 70% para su preservación. Se considera que este método de fijación no tiene efectos en el análisis histológico, ya que ha sido ampliamente usado en estudios anteriores acerca de biología reproductiva de equinodermos (Scheibling 1981; Pain *et al.* 1982a, b; Tyler y Pain 1982a, b; Tyler *et al.* 1982 a, b; Tyler *et al.* 1990; Carvalho y Ventura 2002; Ramirez-Llodra *et al.* 2002) y no se ha reportado algún impacto en los tejidos de los especímenes.

Though the apparent constancy of the environment below the permanent thermocline suggested that seasonal reproduction would not be likely and, in general, data for deep-sea echinoderms (ophiuroids) supported this assumption, in the early 1980s a series of papers were published identifying seasonal reproduction in various echinoderms from a time series of samples taken from 2200 to 2900 m depth in the Rockall Trough, NE Atlantic Ocean. Species showing seasonality in reproduction include *Ophiura ljunmani* (Tyler and Gage 1980), *Plutonaster bifrons* (Tyler and Pain 1982a) and *Echinus affinis* (Tyler and Gage 1984). Subsequently, species of other phyla from the bathyal NE Atlantic have been shown to exhibit seasonal reproduction (Van-Praët and Duchateau 1984, Harrison 1988, Van-Praët 1989). In the early 1990s, a paper was published about seasonal reproduction in the abyssal asteroid *Dytaster grandis* from the NE Atlantic (Tyler *et al.* 1990).

This study presents the analysis of the gametogenic cycle of *Henricia abyssicola*, an asteroid species belonging to the family Echinasteridae and described as a synonym of *Henricia cylindrella* (Sladen) by Clark and Downey (1992). This species is found from the Northern Rockall Trough south to the Porcupine Seabight, SW of Ireland, and its distribution probably extends to Morocco and the Azores (Clark and Downey 1992). Its vertical distribution has been described between 1015 and 1380 m depth (Clark and Downey 1992), but Howell *et al.* (2002) found an adult depth range for this species of 1080 to 1910 m, with 1050–1150 m as the depth of maximum abundance.

Material and methods

The specimens used in this paper belong to the *Discovery* collection archived at the National Oceanography Centre in Southampton (NOCS), UK. This material was collected in time series samples between 1979 and 1984 from a depth of 1250 to 1900 m in the Porcupine Seabight (NE Atlantic). The samples cover different months of the year, although not all from the same year. All the samples were collected using a semi-balloon otter trawl (OTSB14). The specimens were first fixed in 10% formalin and then transferred to 70% alcohol for storage. We consider that this method of fixation has no effect on the histological analyses, since it has been widely used in former studies on the reproductive biology of echinoderms (Scheibling 1981; Pain *et al.* 1982a, b; Tyler and Pain 1982a, b; Tyler *et al.* 1982 a, b; Tyler *et al.* 1990; Carvalho and Ventura 2002; Ramirez-Llodra *et al.* 2002) and no impact on the specimen tissues has been reported.

The whole animals were damp-dried and weighed. The gonads and gut caeca of five arms were dissected out from 5 to 10 specimens per sample, by opening the oral side of the disc along each radius. Each organ was damp-dried and weighed separately.

The gonad index ($GW/TW \times 100$) and pyloric caecum index ($CW/TW \times 100$) were calculated for each individual

Los animales completos fueron secados y pesados. Las gónadas y ciegos pilóricos de cinco brazos de 5 a 10 especímenes por muestra fueron disectados mediante una incisión en la zona oral del disco a lo largo de cada radio. Cada órgano fue secado y pesado separadamente.

El índice gonadosomático ($PG/PT \times 100$) e índice de ciego pilórico ($PCP/PT \times 100$) fueron calculados para cada individuo a partir del peso total corporal y el peso de cada órgano. Los datos fueron sumados para cada muestra y se calculó la media y límite de confianza al 95%.

Las gónadas fueron disectadas y procesadas para histología. La ovogénesis y la espermatogénesis fueron descritas a partir de cortes histológicos. Al menos 100 oocitos por gónada que hubieran sido seccionados a través del núcleo fueron medidos (diámetro de Feret), usando el paquete de análisis de imágenes Matrox Rainbow Runner/SigmaScan Pro 4. Se construyeron diagramas de frecuencia de talla de oocitos para identificar posible evidencia de reproducción estacional. Para realizar la comparación de los datos de frecuencia de tallas de oocitos a partir de muestras de diferentes años, los datos fueron graficados en clases de 100 μm y como un solo año “compuesto”. Dos laminillas por macho fueron preparadas para identificar el estadio de desarrollo del esperma. De cada laminilla se midieron 50 espermatogonias, 50 espermatocitos y 50 espermatozoos y sus datos se promediaron.

Se calculó el volumen de los ovarios a una precisión de 0.001 mL mediante el método de desplazamiento de fluido, usando la variación del balance hidrostático de Mohr-Westphal (Scherle 1970). Posteriormente las gónadas fueron procesadas mediante el método de parafina, se cortaron en secciones de 7 μm de grosor al microtomo y se tiñeron con hematoxilina y eosina.

La fecundidad fue cuantificada como el número de oocitos vitelogénicos por hembra (fecundidad real), a partir del volumen medio de oocitos y el volumen del ovario en cada hembra. El volumen de los oocitos (OV) fue calculado suponiendo una forma esférica [$OV = (4 \times \pi \times R^3)/3$] y promediando. Se estimó el volumen del fluido gonadal que se solidifica durante la fijación a partir de 10 laminillas en 10 hembras, como ha sido propuesto por Ramirez-Llodra *et al.* (2002) y se concluyó que ocupa aproximadamente el 15% del volumen gonadal. Este porcentaje fue sustraído del volumen total de la gónada al hacer los cálculos.

La fecundidad se estimó mediante el siguiente cálculo:

$$F_{vo} = V_g/V_{vo} + (V_{pvo} \times P)$$

donde V_g es el volumen de la gónada, V_{pvo} es el volumen medio de un oocito previtelogénico, V_{vo} es el volumen medio de un oocito vitelogénico y P es la relación entre oocitos vitelogénicos y previtelogénicos: $P = N_{pvo}/N_{vo}$, donde N_{pvo} es el número de oocitos previtelogénicos contados en una submuestra de 100 oocitos por gónada y N_{vo} es el número de oocitos vitelogénicos contados en una submuestra de 100 oocitos por gónada.

from total body and organ weight. These data were summated for each sample and the mean and 95% confidence limits calculated.

The gonads were dissected and processed for histology. Oogenesis and spermatogenesis were described from sections. At least 100 oocytes per gonad, sectioned through the nucleus, were measured (Feret diameter) using the image analysis package Matrox Rainbow Runner/SigmaScan Pro 4. Oocyte size-frequency diagrams were constructed to identify evidence of seasonal reproduction. To compare the oocyte size-frequency data from different samples and from different years, the data were plotted into 100- μm classes and as a “composite” single year. Two slides per male were prepared to identify the developmental stage of sperm. From each slide, 50 spermatogonia, 50 spermatocytes and 50 spermatozoa were measured and the data averaged.

The ovary volumes were measured to the nearest 0.001 mL by the displacement of fluid method, using a variation of the hydrostatic balance of Mohr-Westphal (Scherle 1970). The gonads were processed to paraffin wax, sectioned at 7 μm and stained with haematoxylin and eosin.

Fecundity is quantified as the number of vitellogenic oocytes per female (actual fecundity), from the mean volume of oocytes and the volume of the ovary in each female. Oocyte volume (OV) is calculated assuming a spherical shape ($OV = (4 \times \pi \times R^3)/3$) and averaged. We estimated the volume of the gonadal fluid that solidifies during fixation from 10 slides in 10 females, as proposed by Ramirez-Llodra *et al.* (2002), and concluded that it occupies approximately 15% of the ovary. This percentage was extracted from the total gonad volume.

Fecundity was estimated as follows:

$$F_{vo} = V_g/V_{vo} + (V_{pvo} \times P)$$

where V_g is the volume of the gonad, V_{pvo} is the mean volume of a previtellogenic oocyte, V_{vo} is the mean volume of a vitellogenic oocyte and P is the ratio between previtellogenic and vitellogenic oocytes: $P = N_{pvo}/N_{vo}$, where N_{pvo} is the number of previtellogenic oocytes counted in a subsample of 100 oocytes per gonad and N_{vo} is the number of vitellogenic oocytes counted in a subsample of 100 oocytes per gonad.

Results

Henricia abyssicola is a gonochoric asteroid (table 1). The male-female ratio did not differ significantly from the equality ($\chi^2 = 0.77$, d.f. = 1, $P > 0.05$).

Gonad morphology

Gonads showed a similar external and internal gross morphology. There were five pairs of gonads per individual, one pair located in the proximal part of each arm. The gonads were located between the body wall and the stomach. Each pair of gonads was suspended in the coelom and attached to the

Tabla 1. Posición de las estaciones donde se recolectaron las muestras de *Henricia abyssicola*. Se presenta el número de machos y hembras.
Table 1. Position of the stations from where the samples of *Henricia abyssicola* were collected, showing the number of males and females.

Sample	Date (dd/mm/yr)	Position	Depth (m)	Total sample	Males	Females
50606 #2	06/07/79	50°40.8' N, 14°4.10' W	1120–1110	15	8	7
50709	16/10/79	46°23.5' N, 12°21.5' W	1260	18	10	8
50809	01/08/80	49°31.9' N, 12°9.70' W	1250	19	9	10
51023	09/05/81	49°30.1' N, 12°10.8' W	1260–1275	18	10	8
51403 #6	26/03/82	51°36.7' N, 12°59.6' W	1320–1330	17	8	9
52105	07/11/84	51°24.8' N, 12°46.1' W	1230–1250	18	7	11

Resultados

Henricia abyssicola es un asteroideo gonocórico (tabla 1). La proporción de machos con hembras no difiere significativamente de la igualdad ($\chi^2 = 0.77$, g.l. = 1, $P > 0.05$).

Morfología gonadal

Las gónadas mostraron en general una morfología interna y externa similar. Existen cinco pares de gónadas por individuo, cada par localizado en la parte proximal de cada brazo entre la pared corporal y el estómago. Cada par de gónadas se encuentra suspendido en el celoma y unido a la pared corporal mediante un gonoducto corto que se abre en un gonoporo, localizado en la intersección de la superficie dorsal del brazo y las placas laterales, a corta distancia del interrado. Los ovarios son racimos de color naranja brillante y los testículos son racimos de túbulos nodulares de color crema pálido.

Microscópicamente tanto ovarios como testículos mostraron la típica estructura de la pared gonadal de asteroideos (Walker 1974) con un saco externo y un saco interno separados por el seno perihemal (figs. 1, 2).

Oogénesis

Dentro de los ovarios las oogonias en crecimiento forraban el epitelio germinal. Las oogonias son las células más pequeñas (<50 μm) y presentan un núcleo grande que ocupa casi la mitad del diámetro de la célula. Los oocitos previtelogénicos se caracterizan por un núcleo central grande con un nucleolo excéntrico. El citoplasma es basófilo. Cuando los oocitos alcanzan un diámetro aproximado de 230 μm comienza la vitelogenénesis. Los oocitos vitelogénicos presentan un núcleo excéntrico y citoplasma acidófilo (fig 1). La talla máxima de los oocitos maduros fue aproximadamente 970 μm .

En machos el epitelio germinal produce una densa capa de espermatogonias con un diámetro de 3.3 μm aproximadamente (fig. 2). Las espermatogonias se desarrollan en espermatocitos que tienen alrededor de 2 μm de diámetro y conforme proliferan se desarrollan en colonettes como se observa en una

body wall by a short gonoduct opening at the gonopore located at the junction of the dorsal arm surface and lateral plates, a short distance from the interradius. The ovaries were bright orange tufts and the testes were tufts of pale-cream nodular tubules. Microscopically, both ovaries and testes showed the typical gonad wall structure of asterooids (Walker 1974), with an outer sac and an inner sac separated by the perihemal sinus (figs. 1, 2).

Oogenesis

Within the ovary, growing oogonia lined the germinal epithelium. Oogonia were the smallest cells (<50 μm) and they have a large nucleus that occupies almost half the diameter of the cell. Previtellogenic oocytes that usually remain in contact with the inner sac were characterized by a large central nucleus with an eccentric nucleolus (not in the centre of the nucleus). The cytoplasm is basophilic. At an oocyte diameter of approximately 230 μm vitellogenesis begins. Vitellogenic oocytes had an eccentric nucleus and acidophilic cytoplasm (fig 1). The maximum size of a mature oocyte was ~970 μm .

In males the germinal epithelium gives rise to a dense layer of spermatogonia of ~3.3 μm in diameter (fig. 2). The spermatogonia develop into spermatocytes that are ~2 μm in diameter and as these proliferate they develop into colonettes, as occurs in a variety of asteroid testes (Walker 1974, Tyler *et al.* 1982a, b). Spermatids differentiate from the apices of the colonettes and develop into spermatozoa (~1.5 μm). These accumulate as dense masses of mature gametes in the lumen of the testes (fig. 2).

Gonadosomatic index (GI)

The mean GI (\pm standard deviation) of *H. abyssicola* was 5.6 ± 1.5 ($n = 53$) for females and 4.9 ± 1.9 ($n = 52$) for males. There were annual peaks in GI in May and November. The May peak was followed by a marked drop in GI, probably indicating an important spawning period between June and July. The values started to increase in August. There were no samples from December to February, so it was not possible to describe the behaviour of GI after the November peak (fig. 3).

variedad de testículos de asteroideos (Walker 1974, Tyler *et al.* 1982). De los ápices de los colonetes se diferencian espermáticas que se desarrollan en espermatozoos (aproximadamente 1.5 μm) y éstos se acumulan como una densa masa de gametos maduros en el lumen de los testículos (fig. 2).

Índice gonadosomático (IG)

La media (\pm desviación estándar) del IG de *H. abyssicola* fue 5.6 ± 1.5 ($n = 53$) para hembras y 4.9 ± 1.9 ($n = 52$) para machos. Se observaron picos anuales en el IG en mayo y noviembre. El pico de mayo fue seguido por una marcada caída en los valores del IG, probablemente indicando un periodo importante de desove entre junio y julio. Los valores comienzan a incrementarse en agosto. No hubo muestreos de diciembre a febrero, por lo tanto no fue posible describir la conducta del IG después del pico de noviembre (fig. 3). El ANOVA mostró que las variaciones mensuales en el IG no fueron significativamente diferentes en hembras ni en machos ($F = 6.608$, g.l. = 5, $P > 0.05$ para hembras, y $F = 4.965$, g.l. = 5, $P > 0.05$ para machos), y el traslapo considerable de los límites de confianza al 95% sugiere que no existe sincronía en el desarrollo de los ovarios entre muestras.

Índice de ciego pilórico (ICP)

La media (\pm desviación estándar) del ICP de *H. abyssicola* fue 27.8 ± 10.3 ($n = 53$) para hembras y 24.1 ± 9.4 ($n = 52$) para machos. La tendencia de este índice fue similar a la del IG, mostrando los dos picos anuales ocurridos en mayo y noviembre, y el pico de mayo seguido por una marcada caída en los valores del índice (fig. 4). El ANOVA mostró que las variaciones mensuales del ICP para machos o hembras no fueron significativamente diferentes ($F = 4.965$, g.l. = 5, $P > 0.05$ para hembras, y $F = 3.682$, g.l. = 5, $P > 0.05$ para machos), por lo tanto no hay signos de un ciclo pilórico, indicando un almacenamiento continuo de nutrientes y una constante movilización de éstos hacia las gónadas a lo largo del año.

Fecundidad

La fecundidad real media de *H. abyssicola* fue 7400 ± 750 ($n = 53$) oocitos por hembra. No hubo diferencias significativas entre las muestras (ANOVA, $F = 5.318$, g.l. = 5, $P > 0.05$), indicando que esta especie tiene una producción relativamente constante de oocitos vitelogénicos a lo largo del año.

Distribución de las tallas de oocitos

La oogénesis en *H. abyssicola* fue asincrónica, con producción de oocitos vitelogénicos a lo largo del año y los individuos mostraron un intervalo amplio de desarrollo de los oocitos independientemente del periodo de muestreo (fig. 5). Existe un amplio intervalo de tallas de oocitos con una alta proporción (10–56%) de oocitos previtelogénicos ($\leq 200 \mu\text{m}$) con un pico

The ANOVA showed that monthly variations in GI were not significantly different in either females or males ($F = 6.608$, d.f. = 5, $P > 0.05$ for females, and $F = 4.965$, d.f. = 5, $P > 0.05$ for males), and the considerable overlap of the 95% confidence limits suggested that there was no synchrony of ovary development between samples.

Pyloric caecum index (PCI)

The mean PCI (\pm standard deviation) of *H. abyssicola* was 27.8 ± 10.3 ($n = 53$) for females and 24.1 ± 9.4 ($n = 52$) for males. The behaviour of this index was the same as that of GI, showing the two annual peaks in May and November, and the May peak followed by a marked drop in PCI (fig. 4). The ANOVA showed that monthly variations in PCI for males or females were not significantly different ($F = 4.965$, d.f. = 5, $P > 0.05$ for females, and $F = 3.682$, d.f. = 5, $P > 0.05$ for males); hence, there was no sign of a pyloric caecum cycle, suggesting a continuous storage of nutrients and their mobilization to the gonads throughout the year.

Fecundity

Mean actual fecundity of *H. abyssicola* was 7400 ± 750 ($n = 53$) oocytes per female. There were no significant differences between the samples (ANOVA, $F = 5.318$, d.f. = 5, $P > 0.05$), indicating that this species has a relatively constant egg production throughout the year.

Oocyte size-frequency distribution

Oogenesis in *H. abyssicola* was asynchronous, with production of vitellogenic oocytes throughout the year and individuals showing a broad range of oocyte development regardless of sampling period (fig. 5). There was a wide range of oocyte sizes and a large proportion (10–56%) of previtellogenic oocytes ($\leq 200 \mu\text{m}$) with a peak (56%) in July. The percentage of large vitellogenic oocytes, mainly in the 500- μm size range, showed a peak in May (20%), followed by the lowest values in July, probably indicating a spawning period between June and July, coinciding with the lowest values of GI. After that month the proportion of large vitellogenic oocytes showed a steady increase through August (6%), October (8%) and November (14%). In males, the testes had a continuous supply of spermatozoa throughout the year.

Discussion

Reproduction in deep-sea asteroids shows a wide variety of patterns (Madsen 1961; Pain *et al.* 1982a, b; Tyler and Pain 1982a, b; Tyler *et al.* 1982a–c, 1990, 1993). In most deep-sea species, gametogenesis is asynchronous, leading to a quasi-continuous production of a relatively small number of large eggs, suggesting lecithotrophic or direct development. On the other hand, a small number of deep-sea species have been found to produce a high number of small eggs in a seasonal

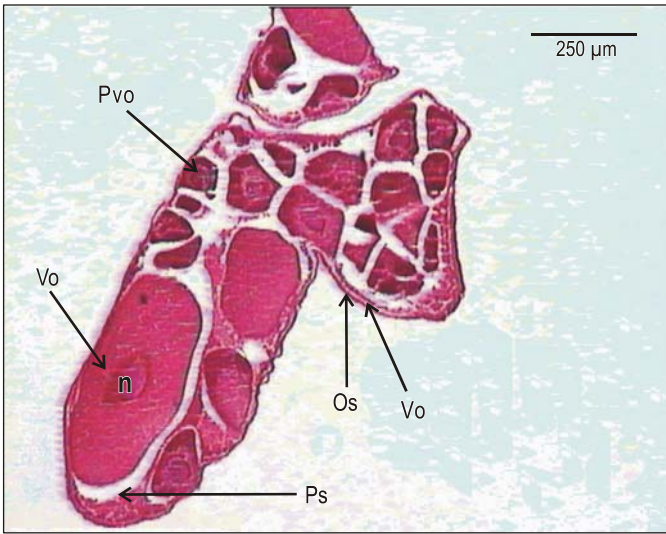


Figura 1. Corte histológico del ovario de una hembra adulta de *Henricia abyssicola* teñido con hematoxilina y eosina: is = saco interno, n = núcleo, os = saco externo, ps = seno perihemal, pvo = oocito previtelogénico y vo = oocito vitelogénico.

Figure 1. Light histology of an adult female ovary of *Henricia abyssicola* stained with haematoxylin and eosin: is = inner sac, n = nucleus, os = outer sac, ps = perihemal sinus, pvo = previtellogenic oocyte and vo = vitellogenic oocyte.

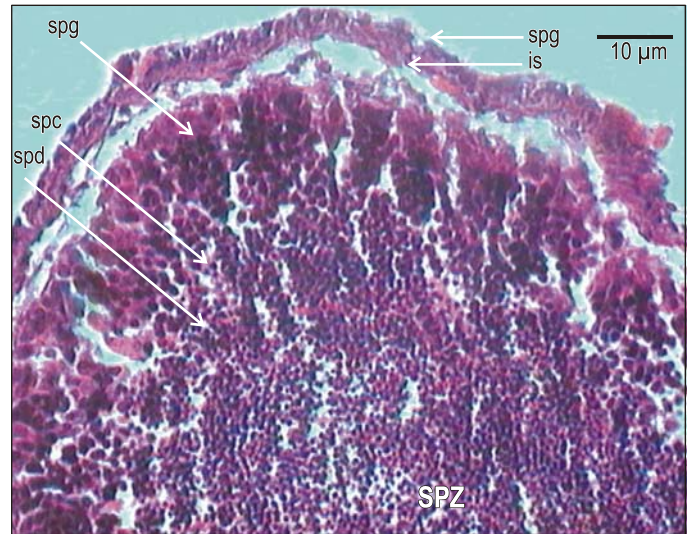


Figura 2. Corte histológico del testículo de un macho adulto de *Henricia abyssicola* teñido con hematoxilina y eosina: is = saco interno, os = saco externo, spc = espermatocitos, spd = espermátidas, spg = espermatogonias y spz = spermatozoos.

Figure 2. Light histology of an adult male testis of *Henricia abyssicola* stained with haematoxylin and eosin: is = inner sac, os = outer sac, spc = spermatocytes, spd = spermatids, spg = spermatogonia and spz = spermatozoa.

(56%) en julio. El porcentaje de oocitos vitelogénicos grandes, principalmente en el intervalo de clase de 500 μm, mostró un pico en mayo (20%) seguido por los valores más bajos en julio, probablemente indicando un periodo de desove entre junio y julio, lo cual coincidió con los valores más bajos del IG. Después de julio la proporción de oocitos vitelogénicos grandes mostró un incremento constante en agosto (6%), octubre (8%) y noviembre (14%). En los machos los testículos tuvieron un suministro constante de espermatozoides a lo largo del año.

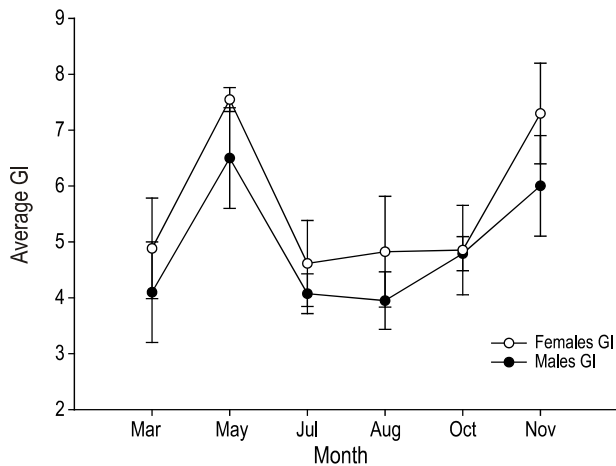


Figura 3. Valores medios del índice gonadosomático (GI) para hembras y machos de *Henricia abyssicola* a lo largo del periodo de muestreo.

Figure 3. Mean gonadosomatic index (GI) values for female and male *Henricia abyssicola* during the sampling period.

pattern. The seasonal reproduction of these asteroids seems to be closely related to the seasonal deposition of phytodetritus in the NE Atlantic (reviewed in Tyler 1988).

The gametogenic cycle of *H. abyssicola* resembles that of the confamilial species *Hymenaster membranaceus* and *H. gennaeus* (Pain *et al.* 1982b), and most of the asteroids studied from the NE Atlantic (Tyler and Pain 1982a, b; Tyler *et al.* 1990). Conversely, *Henricia abyssicola* also displays some differences when compared with the confamilial *Hymenaster*

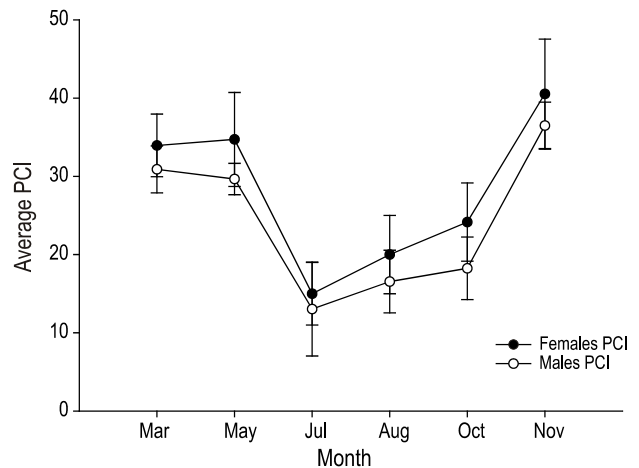


Figura 4. Valores medios del índice de ciego pilórico (PCI) para hembras y machos de *Henricia abyssicola* a lo largo del periodo de muestreo.

Figure 4. Mean pyloric caecum index (PCI) values for female and male *Henricia abyssicola* during the sampling period.

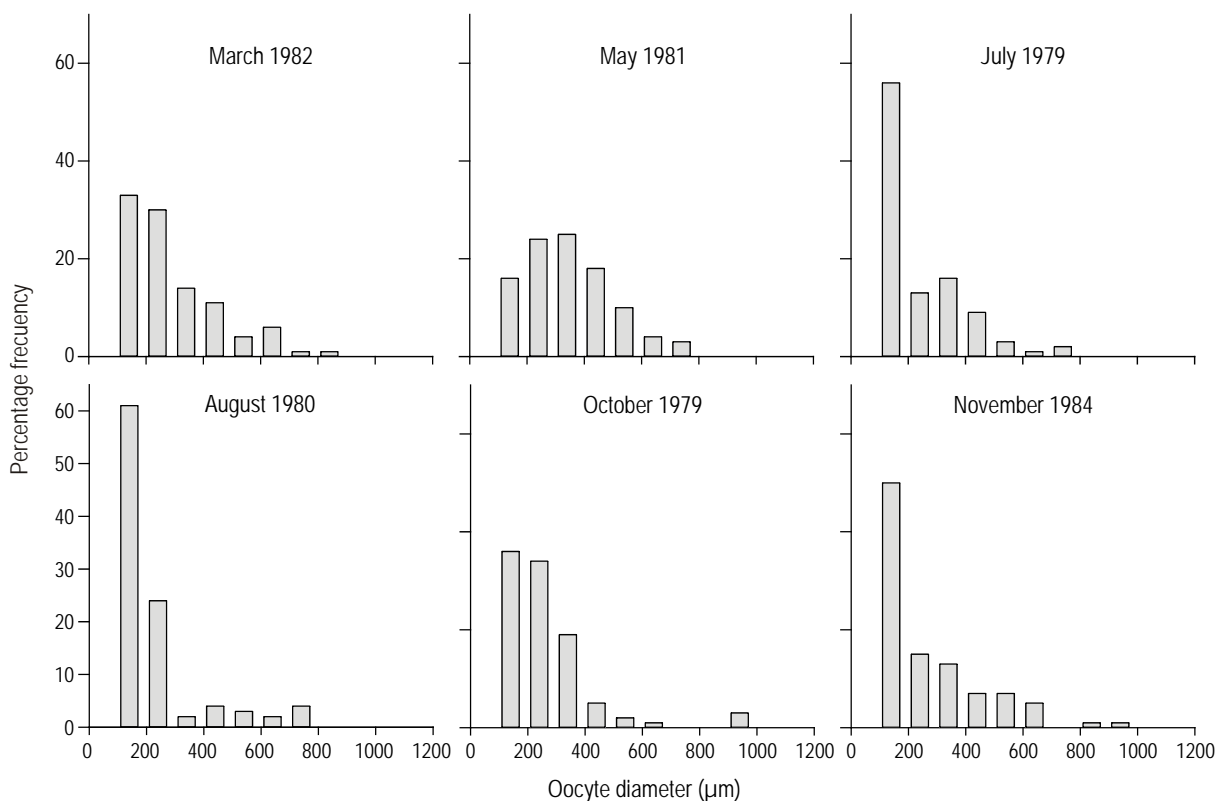


Figura 5. Distribución de la frecuencia de tallas para los datos compuestos de las muestras de *Henricia abyssicola* recolectadas entre 1979 y 1984.
Figure 5. Oocyte size-frequency distribution of the composite data for the samples of *Henricia abyssicola* collected between 1979 and 1984.

Discusión

La reproducción en asteroideos de mar profundo muestra una amplia variedad de patrones (Madsen 1961; Pain *et al.* 1982a, b; Tyler y Pain 1982a, b; Tyler *et al.* 1982a–c, 1990, 1993). En la mayoría de las especies de mar profundo la gametogénesis es asincrónica, conduciendo a una producción cuasicontinua de un número relativamente pequeño de oocitos grandes, lo cual indica un desarrollo lecitotrófico o directo. Por otra parte, se ha observado que unas cuantas especies de mar profundo producen un gran número de oocitos pequeños en un patrón estacional. La reproducción de estos asteroideos aparentemente está estrechamente relacionada con la deposición estacional de fitodetritus en el Atlántico NE (revisado por Tyler 1988).

El ciclo gametogénico de *H. abyssicola* es similar al de las especies confamiliares *Hymenaster membranaceus* y *H. gennaeus* (Pain *et al.* 1982b) y la mayoría de los asteroideos estudiados en el Atlántico NE (Tyler y Pain 1982a, b; Tyler *et al.* 1990). En contraste, *Henricia abyssicola* también exhibe algunas diferencias cuando se le compara con las confamiliares *Hymenaster membranaceus* y *H. gennaeus* y sus patrones reproductivos tienen algunas similitudes a la estrella de lodo *Ctenodiscus crispatus* (Paxillosida: Gonioplectinidae). Shick *et al.* (1981) observaron variaciones en la intensidad reproductiva de *C. crispatus* superpuestas en la reproducción continua. Esta

membranaceus and *H. gennaeus*, and its reproductive patterns have some similarities to the mud star *Ctenodiscus crispatus* (Paxillosida: Gonioplectinidae). Shick *et al.* (1981) found variations in the reproductive intensity of *C. crispatus* superimposed on the continuous reproduction. This species has asynchronous gametogenesis with at least some individuals reproducing at any time of the year, low fecundity, relatively large eggs (up to 400 µm) and a slight variability in the reproductive output among months superimposed on the continuous reproduction, with increasing intensity after the spring and autumn phytoplankton blooms.

Seasonal reproduction in the deep sea is interpreted as the production of a feeding larval stage, which occurs in the water column during the downward flux of phytodetritus. The detritus may act as an energy resource for the feeding larva, allowing optimum development and reducing larval mortality, but it may also increase the probability that the larva would relocate the adult habitat (Barker 1979, Tyler and Gage 1980, Tyler and Pain 1982, Tyler *et al.* 1990).

The Porcupine Seabight and Porcupine Abyssal Plane are subjected to deep mixing of the water column down to 500 m in winter. This mixing water allows for an enrichment of the surface waters with nutrients. Subsequently, there are significant seasonal changes in surface productivity leading to a strong pulse of phytodetritus to the seabed between April and September, following the phytoplankton spring bloom at the

especie presenta gametogénesis asincrónica con al menos algunos individuos reproduciéndose en cualquier estación del año, fecundidad baja, tamaño de huevo relativamente grande (hasta 400 μm) y una ligera variabilidad en el rendimiento reproductivo entre los meses, sobrepuesto en la reproducción continua e incrementado después de los florecimientos de fitoplancton de primavera y otoño.

En el mar profundo la reproducción estacional es interpretada como la producción de un estadio larval planctotrófico, el cual se encuentra presente en la columna de agua durante el periodo de flujo de fitodetrítus hacia el fondo. El detritus puede actuar como una fuente de energía para la larva en proceso de alimentación, permitiendo un desarrollo óptimo y reduciendo la mortalidad larval, pero también puede incrementar la probabilidad de que la larva reubique el hábitat de los adultos (Barker 1979, Tyler y Gage 1980, Tyler y Pain 1982, Tyler *et al.* 1990).

La Ensenada Marina Porcupine y la planicie abisal del mismo nombre están sujetas a una mezcla profunda de la columna de agua hasta unos 500 m de profundidad en invierno. Esta mezcla permite un enriquecimiento de las aguas superficiales con nutrientes. Subsecuentemente hay cambios estacionales significativos en la productividad de la superficie que conducen a un fuerte pulso de fitodetrítus hacia el fondo marino entre abril y septiembre siguiendo al florecimiento fitoplanctónico de primavera en la superficie (Rice *et al.* 1994). Debido a que el hundimiento rápido del fitodetrítus evita su completa utilización por planctótrofos pelágicos, el arribo de este material orgánico al fondo proporciona a las comunidades del mar profundo una fuente de alimento de alta calidad (Gooday y Turley 1990, Beaulieu y Smith 1998, Ginger *et al.* 2000).

La deposición de fitodetrítus en el fondo marino puede también proporcionar una fuente intermitente de alimento lábil para las estrellas adultas (Billet *et al.* 1983, Rice *et al.* 1986). Se propone, de acuerdo a las características reproductivas de *Henricia abyssicola*, que en esta especie los adultos hacen uso de la fuente energética representada por el fitodetrítus y los efectos se ven reflejados en los oocitos en desarrollo. Se observaron dos picos en los valores del IG en los meses de mayo y noviembre. Al pico de mayo siguió una disminución considerable en el IG, probablemente indicando un incremento importante en la liberación de gametos entre junio y julio. Algunos registros históricos del flujo descendente de fitodetrítus en la Planicie Abisal Porcupine indican que es entre mayo y agosto cuando el fitodetrítus alcanza el fondo marino a una profundidad aproximada de 3000 m (Lampitt *et al.* 2003) (fig. 6). Los valores de la fecundidad muestran la misma tendencia que el IG y el patrón de la proporción de tallas de oocitos a lo largo del año se asemeja de manera general al observado en especies de aguas someras que se reproducen estacionalmente. El porcentaje de oocitos vitelogénicos grandes, principalmente en el intervalo de clase de 500 μm , presenta un pico en mayo (20%), seguido por el valor más bajo en

surface (Rice *et al.* 1994). Since the rapid sinking of phytodetrítus prevents its complete utilization by pelagic grazers, the arrival of this organic material at the seabed provides deep-sea communities with a high-quality food resource (Gooday and Turley 1990, Beaulieu and Smith 1998, Ginger *et al.* 2000).

The deposition of phytodetrítus on the seabed may also provide a pulsed, labile food source for the adult sea star (Billet *et al.* 1983, Rice *et al.* 1986). We suggest, according to the reproductive characteristics of *Henricia abyssicola*, that the adults of this species make use of the energy source provided by the phytodetrítus and the effects are shown in the developing oocytes. Annual peaks in GI occurred in May and November. The May peak was followed by a marked drop in GI, probably indicating an importantly increased spawning period between June and July. Historical records of the downward flux of phytodetrítus in the Porcupine Abyssal Plain show that the phytodetrítus reaches the seabed between May and August at around 3000 m depth (Lampitt *et al.* 2003) (fig. 6). Fecundity values showed the same tendency as the GI and the behaviour of the oocyte size proportions throughout the year roughly resemble those found in seasonally reproducing species from shallow waters. The percentage of large vitellogenic oocytes, primarily in the 500- μm size classes, showed a peak in May (20%), followed by the lowest value in July (2%), when mainly previtellogenic oocytes occurred in the gonads.

Howell *et al.* (2002) defined the zone where *H. abyssicola* is found (700–1100 m depth) as the upper bathyal zone, and it is characterized by a rapid succession of species that show narrow total adult bathymetric ranges. The 1100 m boundary of this zone was associated with changes in the currents (McMahon *et al.* 1995, New and Smythe-Wright 2001). Flach *et al.* (1998) proposed that the variability in the currents has an effect on sediment transport, food supply and larval dispersal, and that it may affect the zonation of asteroids, particularly suspension-feeding species.

In the NE Atlantic, Lampitt *et al.* (2003) studied the downward flux of phytodetrítus in the Porcupine Abyssal Plain. They concluded that there is a strong seasonal signal in

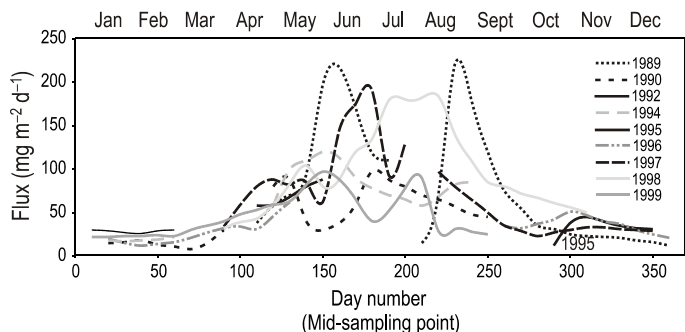


Figura 6. Flujo anual descendente de fitodetrítus en la Planicie Abisal Porcupine de 1989 a 1999 a 3000 m (tomado de Lampitt *et al.* 2003).

Figure 6. Annual downward flux of phytodetrítus in the Porcupine Abyssal Plain from 1989 to 1999 at 3000 m (taken from Lampitt *et al.* 2003).

julio (2%) cuando en las gónadas había principalmente oocitos previtelogénicos.

Howell *et al.* (2002) definieron la zona donde habita *H. abyssicola* (700–1100 m de profundidad) como la zona batial superior, que se caracteriza por una rápida sucesión de las especies, en las cuales se observan intervalos batimétricos totales estrechos de los adultos. El límite de los 1100 m en esta zona se encuentra asociado con cambios en las corrientes (McMahon *et al.* 1995, New y Smythe-Wright 2001). Flach *et al.* (1998) propusieron que la variabilidad en las corrientes tiene un efecto importante en el transporte de sedimento, el suministro de alimento y la dispersión de larvas, que afecta la zonación de asteroideos, particularmente de las especies suspensívoras.

Lampitt *et al.* (2003) realizaron estudios en el Atlántico NE acerca del flujo descendente de fitodetritus en la Planicie Abisal Porcupine, y concluyeron que existe una fuerte señal estacional en el flujo a 3000 m de profundidad relacionada con procesos en la superficie del océano y que los cambios importantes en la estructura de los ecosistemas béticos no se relacionan con variaciones en las cantidades, sino más bien con los cambios cualitativos en el material que se hunde. Cuatro especies de asteroideos que habitan esta zona (*Brisingella coronata*, *Henricia abyssicola*, *Poraniomorpha hispida rosea* y *Cheiraster sepius*) exhiben hábitos alimenticios similares, relacionados de forma directa o indirecta con la disponibilidad de material en suspensión (Pawson 1976, Rowe y Staresinic 1979, Jangoux 1982, Clark y Downey 1994). Por lo tanto, las especies de asteroideos que habitan esta zona básicamente son suspensívoras, aprovechando además las grandes agregaciones de organismos sésiles, especialmente esponjas. Aparentemente la disponibilidad de alimento y sus hábitos alimenticios tienen efecto en sus características reproductivas, mostrando una marcada tendencia a la estrategia oportunista descrita por Winemiller y Rose (1992). Estas especies poseen un tamaño corporal pequeño, fecundidad baja por evento de desove y reproducción no estacional (Benítez-Villalobos 2005), así como probablemente también múltiple frecuencia de desove, aunque el tamaño grande de huevo aparentemente sigue la tendencia general en aguas frías, para proporcionar a las larvas lecitotróficas energía suficiente para una probabilidad alta de supervivencia.

Existen invertebrados marinos que poseen larvas lecitotróficas que también son capaces de alimentarse de fitoplancton (Hadfield y Strathmann 1996). Un ejemplo de planctotrofia facultativa observada en un equinodermo es el equinoideo *Clypeaster subdepressus* (Emlet 1986), el cual posee una larva lecitotrófica que ingiere fitoplancton si éste se encuentra presente. La planctotrofia facultativa confiere flexibilidad a las especies en las cuales ocurre, permitiendo a las larvas metamorfizarse pronto después de la eclosión y tener reclutamiento en las poblaciones cercanas de adultos (Hadfield y Strathmann 1996). El incremento estacional en la disponibilidad de alimento en la zona batial de la Ensenada Marina Porcupine pudiera permitir a *H. abyssicola* tener una larva planctotrófica

la cual tomaría ventaja de dicho incremento, aunque probablemente la calidad del material que llega no permite a esta especie cambiar su estrategia reproductiva a estrictamente estacional y aún conserva la reproducción continua. Se requiere de más estudios en la biología larvaria de esta especie para comprobar lo que este artículo propone.

the flux at 3000 m related to upper ocean processes and that dramatic changes in the benthic ecosystem structure are not related to bulk flux variations but rather to qualitative changes in sinking material. Four asteroid species inhabiting this zone (*Brisingella coronata*, *Henricia abyssicola*, *Poraniomorpha hispida rosea* and *Cheiraster sepius*) exhibit similar feeding habits, directly or indirectly related to the availability of suspended material (Pawson 1976, Rowe and Staresinic 1979, Jangoux 1982, Clark and Downey 1994). Thus, the asteroid species inhabiting this zone are basically suspension feeders or small predators and take advantage of the large aggregations of sessile organisms, especially sponges. Apparently the availability of food and feeding habits have an effect on their reproductive traits, showing a high tendency towards the opportunistic strategy described by Winemiller and Rose (1992). They possess a small body size, low fecundity per spawning event and aseasonal reproduction (Benítez-Villalobos 2005), probably with multiple spawning frequency, although their large egg size apparently follows the general trend in cold waters in order to provide the lecitotrophic larvae with sufficient energy for a high survival probability.

There are marine invertebrates that have lecithotrophic larvae and are also able to feed on phytoplankton (Hadfield and Strathmann 1996). An example of facultative planktotrophy observed in an echinoderm is the echinoid *Clypeaster subdepressus* (Emlet 1986), which possesses a lecithotrophic larva that ingests phytoplankton if it is present. Facultative planktotrophy confers flexibility on species where it occurs, allowing larvae to metamorphose soon after hatching and recruit to nearby adult populations (Hadfield and Strathmann 1996). The seasonal increase in food availability in the bathyal zone of Porcupine Seabight might allow *H. abyssicola* to have a facultative planktotrophic larva, which would take advantage of this increase, though the quality of the sinking material probably does not let this species change its reproductive strategy to a strict seasonal breeder and it conserves the aseasonal mode of reproduction. More studies are needed on the larval biology of this species in order to confirm our suggestion.

facultativa, la cual tomaría ventaja de dicho incremento, aunque probablemente la calidad del material que llega no permite a esta especie cambiar su estrategia reproductiva a estrictamente estacional y aún conserva la reproducción continua. Se requiere de más estudios en la biología larvaria de esta especie para comprobar lo que este artículo propone.

Referencias

- Barker MF. 1979. Breeding and recruitment in a population of the New Zealand starfish *Stichaster australis* (Verrill). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 41: 195–211.
- Beaulieu SE, Smith KL. 1998. Phytodetritus entering the benthic boundary layer and aggregated on the sea floor in the abyssal NE Pacific: macro- and microscopic composition. *Deep-Sea Res II* 45: 781–815.

- Benítez-Villalobos F. 2005. Reproduction and larval biology of North Atlantic asteroids related to the invasion of the deep sea. PhD dissertation, University of Southampton, UK.
- Billett DSM, Lampitt RS, Rice AL, Mantoura RFC. 1983. Seasonal sedimentation of phytoplankton to the deep-sea benthos. *Nature* 302: 520–522.
- Carvalho ALPS, Ventura CRR. 2002. The reproductive cycle of *Asterina stellifera* (Möbius) (Echinodermata: Asteroidea) in the Cabo Frio region, southeastern Brazil. *Mar. Biol.* 141: 947–954.
- Clark AM, Downey ME. 1992. Starfishes of the Atlantic. Chapman & Hall, London.
- Emler RB. 1986. Facultative planktotrophy in the tropical echinoid *Clypeaster subdepressus* (Gray) (Clypeasteroidea: Echinoidea). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 95: 183–202.
- Flach E, Lavaleye M, deStigter H, Thomsen L. 1998. Feeding types of the benthic community and particle transport across the slope of a NW European continental margin (Goban Spur). *Prog. Oceanogr.* 42: 209–231.
- Ginger ML, Santos VLCS, Wolff GA. 2000. A preliminary investigation of the lipids of abyssal holothurians from the north-east Atlantic Ocean. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 80: 139–146.
- Gooday AJ, Turley CM. 1990. Responses by benthic organisms to inputs of organic material to the ocean floor: A review. *Philos. Trans. R. Soc. Lond.* 331: 119–138.
- Hadfield MG, Strathmann MF. 1996. Variability, flexibility and plasticity in life history of marine invertebrates. *Oceanol. Acta* 19: 323–334.
- Harrison K. 1988. Seasonal reproduction in deep-sea Crustacea (Isopoda: Asellota). *J. Nat. Hist.* 22: 175–197.
- Howell KL, Billett DSM, Tyler PA. 2002. Depth-related distribution and abundance of seastars (Echinodermata: Asteroidea) in the Porcupine Seabight and Porcupine Abyssal Plain, NE Atlantic. *Deep-Sea Res.* 49: 1901–1920.
- Jangoux M. 1982. Food and feeding mechanisms: Asteroidea. In: Jangoux M, Lawrence JM (eds.), *Echinoderm Nutrition*. A.A. Balkema Publ., Rotterdam, pp. 117–159.
- Lampitt RS, Popova EE, Totterdel IJ. 2003. Global distribution of downward particle flux from models and measurements. Do we believe any of them? *Joint Global Ocean Flux Study Rep.* 38: 54.
- Madsen FJ. 1961. The Porcellanasteridae. A monographic revision of an abyssal group of sea-stars. In: Wolff T (ed.), *Galathea Report. Scientific results of the Danish deep-sea expedition round the world, 1950–52*. Danish Science Press, Copenhagen, pp. 36–176.
- McMahon T, Raine R, Titov O, Boychuk S. 1995. Some oceanographic features of North-Eastern Atlantic waters west of Ireland. *ICES J. Mar. Sci.* 52: 221–232.
- New AL, Smythe-Wright D. 2001. Aspects of the circulation in the Rockall Trough. *Cont. Shelf Res.* 21: 777–810.
- Pain SL, Tyler PA, Gage JD. 1982a. The reproductive biology of the deep-sea asteroids *Benthopecten simplex* (Perrier), *Pectinaster filholi* Perrier, and *Pontaster tenuispinus* Duben and Koren (Phanerozoia: Benthopectinidae) from the Rockall Trough. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 65: 195–211.
- Pain SL, Tyler PA, Gage JD. 1982b. The reproductive biology of *Hymenaster membranaceus* from the Rockall Trough, northeast Atlantic Ocean, with notes on *Hymenaster gennaesus*. *Mar. Biol.* 70: 41–50.
- Pawson DL. 1976. Some aspects of the biology of deep-sea echinoderms. *Thalassia Jugoslav.* 12: 287–293.
- Pearse JS, McClintock JB, Bosch I. 1991. Reproduction of Antarctic benthic marine invertebrates: Tempos, modes, and timing. *Am. Zool.* 31: 65–80.
- Rice AL, Billett DSM, Fry J, John AWG, Lampitt RS, Mantoura RFC, Morris RJ. 1986. Seasonal deposition of phytodetritus to the deep-sea floor. *Proc. R. Soc. Edimb.* 88B: 265–279.
- Rice AL, Thurston MH, Bett BJ. 1994. The IOSDL DEEPSEAS programme: Introduction and photographic evidence for the presence of a seasonal input of phytodetritus at contrasting abyssal sites in the northeastern Atlantic. *Deep-Sea Res. A* 41: 1305–1320.
- Ramirez-Llodra E, Tyler PA, Billett DSM. 2002. Reproductive biology of porcellanasterid asteroids from three abyssal sites in the North-East Atlantic with contrasting food input. *Mar. Biol.* 140: 773–788.
- Rowe GT, Staresinic N. 1979. Sources of organic matter to the deep-sea benthos. *Ambio Spec. Rep.* 6: 19–23.
- Scheibling RE. 1981. The annual reproductive cycle of *Oreaster reticulatus* (L.) (Echinodermata: Asteroidea) and interpopulation differences in reproductive capacity. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 54: 39–54.
- Scherle W. 1970. A simple method for volumetry of organs in quantitative stereology. *Mikroskopie* 26: 57–60.
- Shick JM, Taylor WF, Lamb AN. 1981. Reproduction and genetic variation in the deposit feeding sea star *Ctenodiscus crispatus*. *Mar. Biol.* 63: 51–66.
- Tyler PA. 1988. Seasonality in the deep sea. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 26: 227–258.
- Tyler PA, Gage JD. 1980. Reproduction and growth in the deep-sea brittle star *Ophiura ljunghmani* (Lyman). *Oceanol. Acta* 3: 177–185.
- Tyler PA, Pain SL. 1982a. The reproductive biology of *Plutonaster bifrons*, *Dytaster insignis* and *Psilaster andromeda* (Asteroidea: Astropectinidae) from the Rockall Trough. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 62: 869–887.
- Tyler PA, Pain SL. 1982b. Observations of gametogenesis in the deep-sea asteroids *Paragonaster subtilis* and *Pseudarchaster parelii* (Phanerozoia: Goniasteridae). *Int. J. Inv. Rep.* 5: 296–272.
- Tyler PA, Gage JD. 1984. Seasonal reproduction of *Echinus affinis* (Echinodermata: Echinoidea) in the Rockall Trough, Northeast Atlantic Ocean. *Deep-Sea Res.* 31: 387–402.
- Tyler PA, Pain SL, Gage JD. 1982a. Gametogenic cycles in deep-sea phanerozoan asteroids. In: Lawrence JM (ed.), *International Echinoderms Conference, Tampa Bay*. AA Balkema, Rotterdam, pp. 431–434.
- Tyler PA, Pain SL, Gage JD. 1982b. The reproductive biology of the deep-sea asteroid *Bathybiaster vexillifer*. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 62: 57–69.
- Tyler PA, Grant A, Pain SL, Gage JD. 1982c. Is annual reproduction in deep-sea echinoderms a response to variability in their environment? *Nature* 300: 747–749.
- Tyler PA, Billett DSM, Gage JD. 1990. Seasonal reproduction in the sea stars *Dytaster grandis* from 4000 m in the Northeast Atlantic Ocean. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 70: 173–180.
- Tyler PA, Gage JD, Paterson GJL, Rice AL. 1993. Dietary constraints on reproductive periodicity in two sympatric deep-sea astropectinid sea stars. *Mar. Biol.* 115: 267–277.
- Van-Praët M. 1989. Reproduction in deep-sea anemones. *Proc. Fifth International Conference on Coelenterate Biology, Southampton, 1989*.
- Van-Praët M, Duchateau G. 1984. Mise en évidence chez une Actinie abyssale (*Paracalliactis stephensoni*) d'un cycle saisonnier de reproduction. *C.R. Hebd. Seances Acad. Sci. Paris* 299: 687–690.
- Walker CW. 1974. Studies on the reproductive system of seastars. I. The morphology and histology of the gonads of *Asterias vulgaris*. *Biol. Bull.* 147: 661–677.
- Winemiller K, Rose K. 1992. Patterns of life history diversification in North American fishes: Implications for population regulation. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49: 2196–2218.

Recibido en marzo de 2006;
aceptado en diciembre de 2006