

56912

ÉTUDE PRÉLIMINAIRE, MORPHOLOGIQUE ET HISTOLOGIQUE, DE L'APPAREIL GÉNITAL MALE DE *NEROPHIS LUMBRICIFORMIS* (TÉLÉOSTÉENS SYNGNATHIDÉS).

par

J.-P. Guyomarc'h

Laboratoire de Biologie animale, Faculté des Sciences de Brest.

Résumé

Une description détaillée de la gonade est donnée chez le mâle de *Nerophis* : morphologie générale et description des différents types de cellules germinales. Elle est suivie d'une étude particulière des cellules somatiques afin d'en préciser la structure et le rôle. Deux types morphologiques et fonctionnels différents sont décrits.

Introduction

La spermatogenèse est fort bien connue chez beaucoup de Téléostéens. Parmi de nombreux travaux la décrivant, ceux réalisés chez la Perche (Turner, 1919), *Gambusia* (Geiser, 1924), *Lebistes* (Vaupel, 1929), *Gasterosteus aculeatus* (Craig-Bennet, 1931), *Tilapia* (Dadzie, 1969 ; Hyder, 1969), m'ont donné de précieuses informations quant à la cytologie et l'évolution des cellules germinales. Cependant, rares sont les auteurs qui se sont intéressés aux Syngnathidés. La plupart des travaux existant à ce sujet, antérieurs à 1930, sont très généraux et ne font jamais référence à *Nerophis lumbriciformis*. L'incubation des œufs par le mâle a souvent été le point de départ de ces études. Les seules données relatives à la spermatogenèse des Syngnathidés sont celles de Boisseau (1967). Le présent travail, essentiellement descriptif, est l'introduction à l'étude de l'activité sexuelle mâle de *Nerophis lumbriciformis* au cours de l'année et, plus précisément, à l'étude de la spermatogenèse.

Nerophis lumbriciformis (Pennant, 1776), dont la taille adulte oscille entre 90 et 150 mm, est un petit Syngnathidé qui abonde en toutes saisons sur les côtes de la Manche occidentale, dans la zone intertidale. Tous les animaux étudiés ont été récoltés à Roscoff.

Morphologie

L'appareil génital mâle comprend deux testicules blanchâtres, en relation chacun avec un canal déférent rectiligne (Planche I, 1). La gonade mesure en moyenne 7 à 15 mm de long pour des individus de

60 à 120 mm, et pèse 0,5 à 4 mg. L'ensemble ne présente pas de variations de poids ou de forme décelables au cours de l'année.

Les testicules sont des organes cylindriques, mesurant environ 1 à 2 mm de long pour 0,5 à 1 mm de diamètre. Ils sont généralement décalés l'un par rapport à l'autre, le testicule gauche étant généralement plus antérieur. Chacun d'eux est suspendu à la paroi ventrale de la vessie natatoire par une longue expansion mésorchiale suspensorielle. La partie postérieure du testicule communique, par un court étranglement, avec le canal déférent. Le testicule est recouvert d'une tunique conjonctive externe dense et vascularisée, infiltrée progressivement de l'extérieur vers l'intérieur, de fibres musculaires. Cette première couche est doublée d'une lame conjonctive qui envoie des prolongements vers la lumière, délimitant ainsi des lobules (Planche I, 2). Cet ensemble est relativement important en comparaison de l'espace occupé par l'épithélium germinatif qui tapisse les lobules. Le nombre de lobules par testicule est relativement faible. Il est d'environ 78 (+ ou — 12) par testicule chez les animaux sexuellement mûrs.

Les deux canaux déférents sont également retenus à la paroi dorsale de la cavité générale par des expansions péritonéales. Ils se rejoignent dans leur partie postérieure avant de s'ouvrir dans le cloaque. On peut, en effet, parler ici de cloaque, car l'orifice génital, de même que l'orifice urinaire, débouche dans la partie terminale du tube digestif, juste en avant de l'anus. Chaque canal déférent, situé dans le prolongement du testicule, est entouré d'une tunique conjonctive doublée intérieurement d'un épithélium glandulaire. Cette tunique conjonctive émet, vers l'intérieur, des cloisons longitudinales et incomplètes qui compartimentent la lumière (Planche I, 3). La paroi conjonctive subit des variations importantes en épaisseur au cours de la spermatogénèse. De 12 à 15 μ au début, cette épaisseur diminue jusqu'à 3 à 4 μ avant le frai. L'épithélium glandulaire comprend deux parties distinctes :

- une assise génératrice de cellules aplatis bordant la couche conjonctive ;
- une zone d'intense prolifération cellulaire vers la lumière. L'ensemble de cet épithélium est aussi sujet à des fluctuations importantes en épaisseur au cours du cycle spermatogénétique.

Disposée le long de la gonade droite et située ventralement sur la droite de celle-ci, on voit une vessie urinaire allongée, à l'aspect translucide et terminée en pointe. Elle débouche dans le cloaque, indépendamment de l'orifice génital. Le rein, organe pair, est situé sur le plafond de la cavité générale et communique avec le cloaque par deux uretères courts et grèles.

APPAREIL GÉNITAL MÂLE

L'importance de l'épithélium germinatif qui tapisse les lobules varie de façon très perceptible au cours d'un cycle sexuel. Nous y avons rencontré, en quantités variables, selon les périodes considérées

du cycle, tous les stades de cellules germinales, depuis les spermatogonies-souches jusqu'aux spermatozoïdes (1). Par ailleurs, les cellules germinales sont accompagnées par des cellules somatiques de types morphologiques différents. Ces cellules sont également présentes dans le canal déférent et leur évolution est en phase avec celle des cellules germinales.

I. - Les cellules germinales

Les spermatogonies sont toujours présentes dans le testicule et leur importance relative varie de 30 à 60 p. 100 de l'ensemble des stades présents. Elles sont généralement ovales et très rarement sphériques. Certaines de ces cellules sont ordinairement aplatis contre la paroi des lobules. Leur grand diamètre nucléaire est de 12μ ($\pm 0,8$), leur petit diamètre de 6μ ($\pm 0,5$). Leur noyau, allongé, fortement colorable par le réactif de Schiff, présente de très fines granulations ordonnées en réseau au sein duquel un gros nucléole est généralement visible.

Ces spermatogonies, probablement des spermatogonies-souches, donnent naissance, après mitose, à une génération de cellules plus petites dont le noyau, à granulations marquées, possède deux ou trois nucléoles. Les spermatogonies-filles finales sont de grande taille et leur noyau possède d'épaisses granulations unies par un fin réseau de chromatine, rayonnant à partir des nucléoles. Le nombre de nucléoles est généralement assez élevé pour ces cellules, quatre à cinq en moyenne, et peut atteindre six. Ces cellules sont présentes en grandes quantités dans les lobules au début du cycle sexuel ; pendant la période de repos sexuel, de septembre à décembre, les spermatogonies-souches sont assez nombreuses.

Fréquemment, chez les Téléostéens, une spermatogonie-souche est accompagnée d'une cellule de Sertoli dont le noyau reste à l'interphase, alors que la gonie présente un certain nombre de mitoses successives. Les spermatogonies-filles restent associées à la cellule de Sertoli et l'ensemble constitue un cyste, au sein duquel les divisions mitotiques et méiotiques sont synchrones.

Chez *Nerophis*, des spermatogonies de stades différents, même aux stades finaux, peuvent être isolées dans la masse des cellules germinales. Mais parfois, il est possible d'observer des regroupements en cystes parfaitement constitués ; l'évolution des spermatogonies en cystes est donc possible mais n'est, pour aucun individu, générale. Ces cystes, enveloppés par une cellule nourricière, comportent 2, 3, 4, 6 et au maximum 7 spermatogonies (Planche I, 4).

L'étude cytologique des spermatogonies-filles ne permet pas, à elle seule, d'en dissocier les différents types. Aussi est-il nécessaire d'envisager d'autres critères d'identification, par exemple la caryomé-

(1) Les différents fixateurs utilisés sont : le Bouin Duboscq et le Bouin Hollande, le formol salé en solution neutralisée, le Carnoy. Les préparations sont colorées par les réactions suivantes : hémalun éosine de Masson ; trichrome de Masson ; acide périodique Schiff - bleu de toluidine (procédé Mac Manus, 1946, d'après Lison) - coloration de fond à l'hématoxyline de Groat - réaction nucléaire de Feulgen (d'après Lison, 1960 et Deitch, 1967). Cette coloration nucléaire est complétée par une coloration cytoplasmique par le bleu de Heidenhain, le vert lumière ou l'orange G.

trie. Ainsi, les noyaux des spermatogonies-filles ont été mesurés chez huit individus pris à des périodes différentes du cycle sexuel. Seules, les sections de noyaux réalisées dans la plus grande longueur et présentant un ou plusieurs nucléoles, ont été retenues. Pour chaque noyau, le grand et le petit diamètre nucléaires ont été mesurés et la surface de la section calculée, en l'assimilant à une ellipse. En établissant

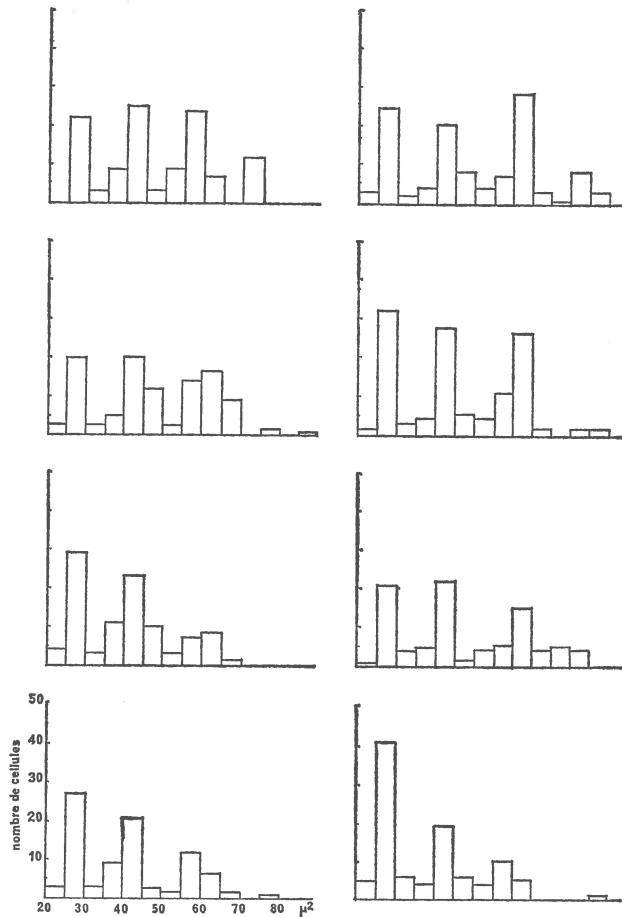
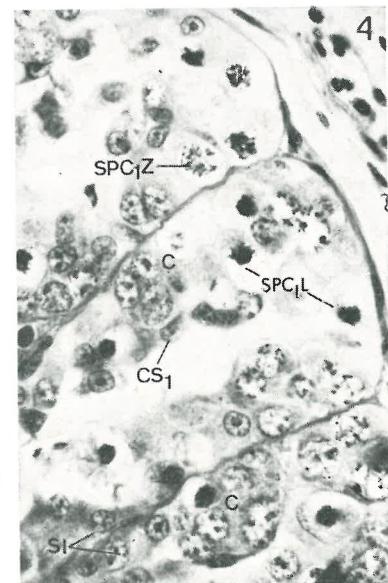
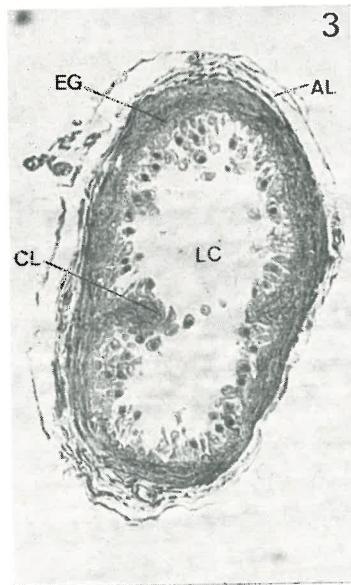
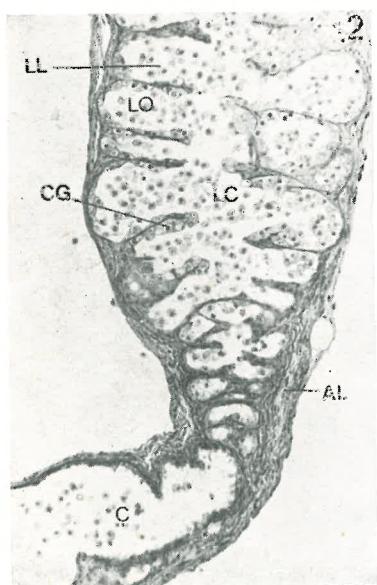
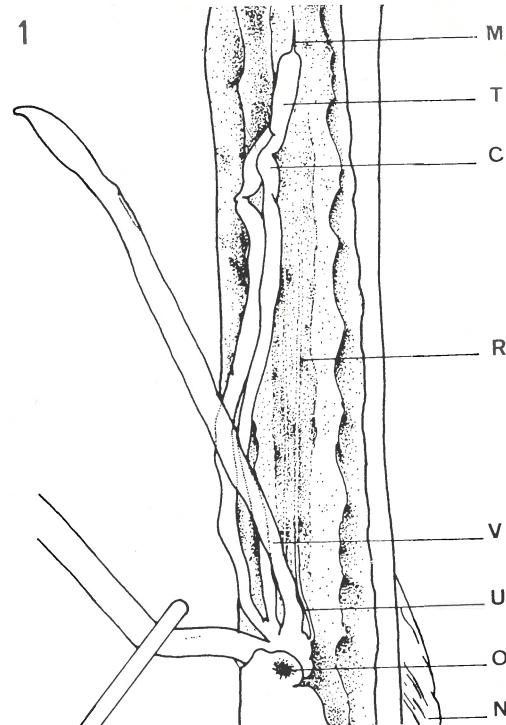


FIG. 1
Nerophis lumbripiformis

Histogrammes représentant les fréquences de distribution des surfaces nucléaires spermatogoniales chez huit individus. On obtient trois pics marqués, dans tous les cas, pour des surfaces nucléaires analogues, ce qui permet de dissocier au moins trois types de spermatogonies.

ensuite le polygone de fréquence des surfaces rencontrées pour chaque individu, on obtient un certain nombre de pics qui devraient correspondre à des types différents de gones (Fig. 1). Ces mesures ont été faites sur un ensemble d'environ 200 cellules pour chacun des huit individus examinés. Il existe, entre les huit polygones de fréquence tracés, une analogie certaine qui permet de dissocier trois types de gones différentes par la taille des noyaux, pour des sections se



JEAN-PAUL GUYOMARC'H.

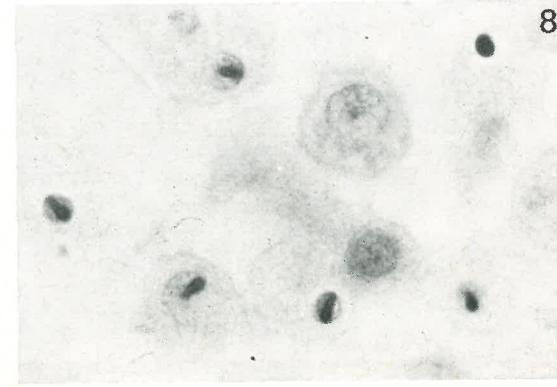
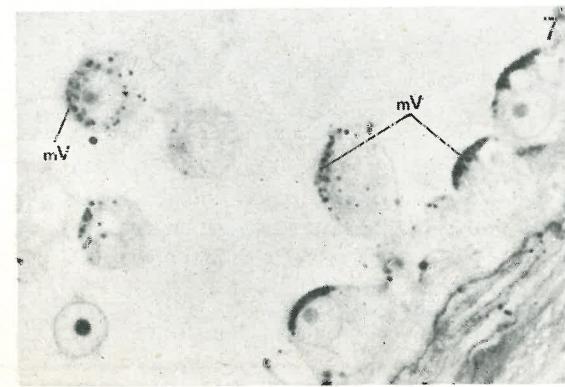
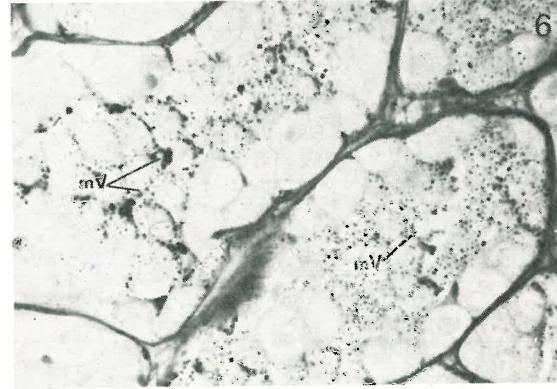
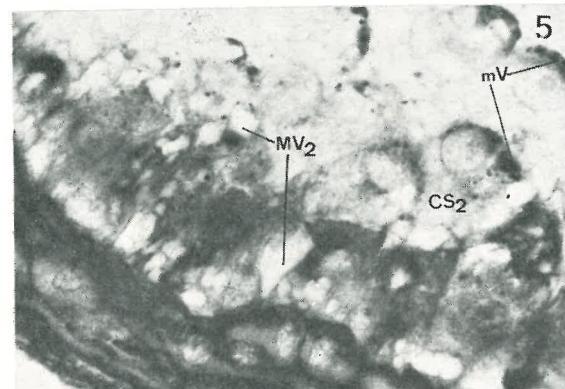
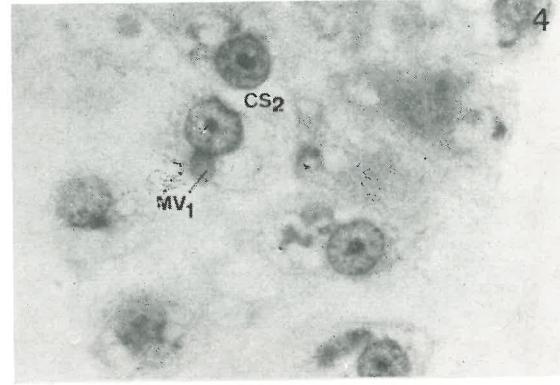
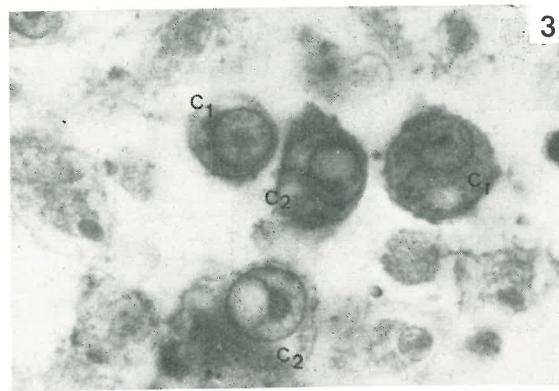
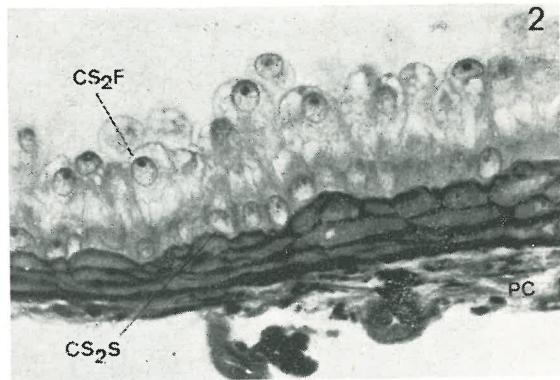
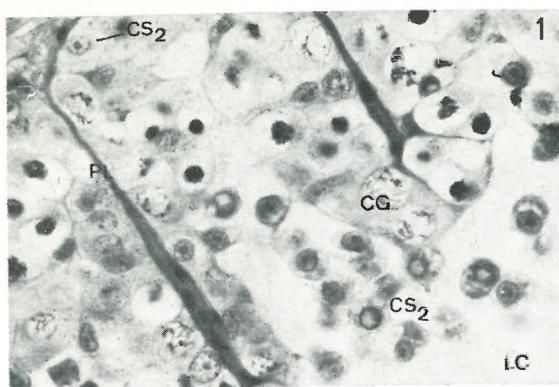
PLANCHE I
Nerophis lumbriciformis

1. Morphologie de l'appareil génital mâle. C : canal déférent ; M : mésorchium ; N : nageoire dorsale ; O : orifice cloacal ; R : rein ; T : testicule ; U : uretère ; V : vessie.

2. Coupe longitudinale axiale dans le testicule. AL : paroi conjonctive ; CG : épithélium germinatif ; LC : lumière centrale ; LL : lumière lobulaire ; LO : lobule.

3. Coupe transversale dans le canal déférent. CL : cloison ; EG : épithélium glandulaire.

4. Organisation des lobules testiculaires montrant le regroupement des spermatogones en cystes. C : cystes de spermatogones ; CS₁ : cellule de Sertoli ; SI : spermatogones isolées ; SPCIL : spermatocyte I leptotène ; SPC1Z : spermatocyte I-zygotène.



situant entre 25 et 30 μ^2 , entre 40 et 54 μ^2 , entre 55 et 65 μ^2 . Un quatrième type de spermatogonies pourrait être localisé entre 70 et 80 μ^2 , mais il existe une trop grande disparité entre les graphiques pour l'affirmer.

Il y aurait donc, à la lumière de ces résultats qui restent cependant à contrôler par d'autres méthodes, au moins trois types de spermatogonies-filles. Cela suppose trois mitoses spermatogoniales qui, si elles se déroulaient de façon synchrone, donneraient théoriquement, des cystes de 2, 4, 8 gonies-filles.

Comme les spermatogonies, les spermatocytes primaires sont présents en permanence dans les lobules, en quantité relativement importante ; ils ne sont que très rarement regroupés en cystes. Les spermatocytes I, en division, ont un noyau de grande taille dont le diamètre est supérieur d'environ 2 μ à celui des spermatogonies finales. La taille du noyau est relativement constante pendant les phénomènes qui accompagnent les phases de la division réductionnelle de la méiose. Il est facile d'observer tous les stades, de la première division méiotique jusqu'à la télophase, et de suivre l'évolution des chromosomes (Fig. 2). Généralement, les noyaux sont disposés à un pôle de la cellule ; le cytoplasme est situé au pôle opposé. Le tableau 1 indique la taille moyenne des différents stades de la méiose.

TABLEAU 1
Taille moyenne des différents stades de la méiose.

	Diamètre moyen du noyau en μ	Ecart-type	Taille de la cellule en μ	Ecart-type
Préleptotène	14,5	0,24	19,2	0,23
Leptotène (a)	14,7	0,25	20,5	0,24
Zygotène (b)	15,0	0,30	20,2	0,22
Pachytène (c)	13,7	0,16	18,4	0,25
Diplotène-Diacinèse	14,4	0,21	20,5	0,18
Métaphase (d)			19,2	0,8
Spermatocyte II (e, f) ...	7,8	0,07	10,2	0,8
Spermatide jeune (g) ...	2,9	0,07	7,0	0,15
Spermatozoïde (h)	3		50 μ (flagelle)	

Les spermatocytes II sont peu fréquents du fait de la continuité entre les deux divisions de la méiose et se rencontrent habituellement dans la lumière des lobules. Les noyaux sont sphériques et fortement

PLANCHE II
Nerophis lumbriciformis

Les cellules somatiques épithéliales. 1 - dans le testicule. 2 - dans le canal déférent. 3 - organisation nucléaire. 4 - macrovacuoles (MV_1) colorables par le réactif de Schiff après hydrolyse par l'acide chlorhydrique. 5 - macrovacuoles (MV_2) bleu Alcian positives, dans le canal déférent. 6. - microvacuoles (mV) A.P.S. positives dans le testicule. 7 - microvacuoles (mV) A.P.S. positives dans le canal déférent. 8 - cellules somatiques épithéliales en phagocytose.

CG : cellules germinales ; CS_2F : cellules somatiques filles ; CS_2S : cellules somatiques souches ; LC : lumière centrale ; PC : paroi conjonctive ; PL : paroi lobulaire.

chromophiles ; de nombreuses granulations très denses y sont à peine décelables sur un fond très sombre. Le cytoplasme est réduit. (Fig. 2).

Les spermatides sont, avec les spermatocytes II, les éléments les plus rares du testicule, leur importance relative n'étant jamais supérieure à 4 ou 5 p. 100 du stock de cellules germinales. (Fig. 2). Elles

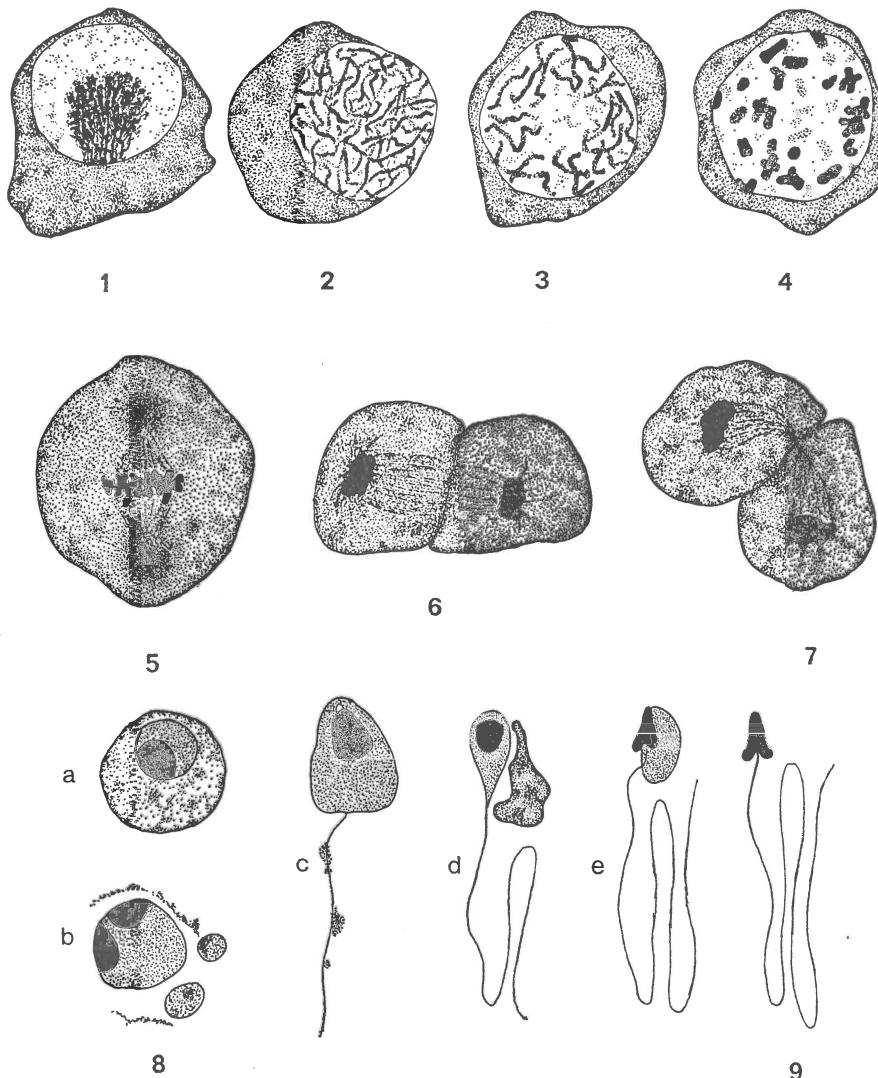


FIG. 2

Les stades de la spermatogenèse chez *Nerophis lumbriciformis*.

Spermatocytes I : 1, leptotène-bouquet ; 2, zygotène ; 3, pachytène ; 4, diplotène ; 5, métaphase I. 6 et 7, spermatocytes II en formation. 8 a, b, c, d, e, spermatides. 9, spermatozoïde.

apparaissent soit isolées çà et là en bordure de la lumière lobulaire (dans ce cas, le noyau est sphérique ou légèrement déprimé, toujours uniformément coloré, ne montrant aucune granulation) ; soit, plus

rarement, réunies en groupes isogéniques de 4, 5 ou 6 cellules. Ce regroupement sphérique ne semble pas pour autant correspondre à un cyste, puisque jamais de cellule de Sertoli n'y est adjointe. Par ailleurs, les spermatides y sont contractées, d'aspect diffus et semblent en dégénérescence.

Les spermatozoïdes sont très intensément colorables et groupés en amas importants dans le canal déférent, avant le frai. La tête, de forme conique, est parcourue par un sillon longitudinal médian qui se résoud postérieurement en une échancrure en forme de coin ; l'acrosome est absent, comme chez la plupart des Téléostéens. La tête se prolonge vers l'arrière par un flagelle long de 50 μ . Les spermatozoïdes sont mobiles dans l'eau de mer.

II. - Les cellules somatiques.

Les cellules somatiques me sont apparues sous trois aspects différents (Tableau 2) :

a) d'une part, de petites cellules en forme d'écailler (CS1), localisées exclusivement autour des cystes ; leur noyau est de petite taille et leur cytoplasme pourvu de granules colorables à l'A.P.S. (Planche I, 4) ;

b) d'autre part, des cellules (CS2), beaucoup plus importantes en taille et en nombre. Elles s'observent, soit dans les parois lobulaires dispersées parmi les stades spermatogénétiques et dans la lumière (Planche II, 1), soit sur le bord du canal déférent où elles proviennent de poussées cellulaires importantes et périodiques, qui s'isolent ensuite dans la lumière (Planche II, 2).

Les cellules somatiques de grande taille ont un noyau sphérique de 7 μ de diamètre avec toujours un gros nucléole unique et central. Ce noyau est généralement peu colorable et se présente sous deux aspects : soit avec des granulations très fines, réparties de façon homogène à l'intérieur (Planche II, 3, C₁) ; soit avec une zone claire et arrondie en bordure du nucléole et une zone de granules marqués dans laquelle le nucléole est inclus (Planche II, 3, C₂).

Le cytoplasme est finement granuleux et parsemé de vacuoles ; il pousse, vers l'extérieur, de fins prolongements qui donnent à la cellule une limite peu nette. Parmi les vacuoles, nous avons reconnu trois types dont l'existence et l'évolution sont, dans certains cas, en phase avec le cycle spermatogénétique :

— de grosses vacuoles, macro-vacuoles 1 (MV1), dispersées dans le cytoplasme, au nombre de cinq à huit par cellule et dont le contenu est souvent colorable par le réactif de Schiff, après hydrolyse par l'acide chlorhydrique, rarement par l'A.P.S., jamais par le bleu Alcian (Planche II, 4) ;

— des vacuoles encore plus grosses, macro-vacuoles 2 (MV2), de taille plus importante, s'individualisant entre les cellules épithéliales lorsqu'elles se détachent de la membrane basale du canal déférent. Ces vacuoles, allongées, mesurent jusqu'à 14 μ de long et leur contenu est fortement colorable au bleu Alcian ; elles éclatent au moment où les cellules sont libérées dans la lumière et le contenu imprègne les membranes cellulaires (Planche II, 5) ;

— de petites vacuoles, micro-vacuoles (mV), colorables à l'A.P.S. ; elles indiquent une polarité sécrétatoire marquée dans la cellule car elles sont toujours disposées dans la zone cytoplasmique orientée vers la lumière (Planche II, 6 et 7) ;

c) enfin, des cellules aux noyaux souvent difformes, à nucléole unique et contenu nucléaire uniformément coloré en rose par le réactif de Schiff. Elles sont localisées dans l'épithélium séminifère des lobules et sont semblables aux cellules épithéliales-souches du canal déférent. Leur cytoplasme possède rarement quelques granules (mV) A.P.S. positifs.

TABLEAU 2
Les cellules somatiques : localisation et histochimie.

		Taille des vacuoles	Localisation des cellules somatiques		Sensibilité aux tests histochimiques		
			testicule	canal déférent	A. P. S.	bleu Alcian	réaction de Feulgen
CS1	mV	0,5	+	cellules absentes	+	—	—
	mV	0,5	+	+	+	—	—
CS2	MV1	2-3	+	+	+ —	—	—
	MV2	10	+	+	—	+	+

Dans le canal déférent, les cellules somatiques dérivent d'une couche de cellules basales plus petites, aux noyaux plus ou moins allongés, au nucléole visible. Ces cellules secrètent des polysaccharides acides et basiques qui s'accumulent dans leurs vacuoles. Elles présentent aussi, à certaines périodes du cycle, un phénomène d'absorption des spermatozoïdes, notamment après le frai (Planche II, 8).

Le spermatozoïde pénètre dans le cytoplasme puis arrive au contact du noyau ; il déprime la membrane nucléaire et s'incurve au contact de celle-ci, en épousant la forme du noyau, puis il se transforme en une masse sphérique qui s'élimine dans le canal déférent lors de la dégénérescence de la cellule hôte. Les grandes vacuoles cytoplasmiques (MV1) et le nucléole commencent à se résorber. Puis le noyau diminue progressivement de volume et devient finement réticulé ; il se colore en rose par la réaction de Feulgen. La cellule somatique dégénère ensuite et se résoud dans la lumière, en débris.

CONCLUSIONS - DISCUSSION

Le testicule de *Nerophis* paraît très simple par rapport au schéma classique du testicule de Téléostéen : petit nombre de lobules, présence d'une grande lumière centrale occupant toute la longueur de l'organe, où convergent les lumières des lobules. Cependant, il ne peut être

assimilé, comme celui de l'Hippocampe, à un tube séminifère unique (Boisseau, 1967).

Le canal déférent présente des analogies avec le testicule : compartimenté par des cloisons longitudinales rappelant les lobules testiculaires, il est le siège d'une intense prolifération de cellules somatiques épithéliales. De plus, fait important à signaler, la spermiogenèse semble parfois s'y dérouler. Compte tenu de ces éléments et des observations faites chez un Syngnathidé voisin, l'Hippocampe (Boisseau, 1967), on peut penser, à la limite, que le canal déférent correspond à une partie régressée du testicule dont la fonction spermatogénétique aurait disparu.

Quant à la vessie urinaire, parallèle au canal déférent, elle a été, après de sommaires observations, interprétée hâtivement chez un Syngnathidé tropical : *Leptonotus blaenvillanus* (Siccardi, 1954). L'auteur lui confère un rôle dans le stockage des spermatozoïdes avant le frai. Un tel phénomène n'a jamais été observé chez *Nerophis*.

Les différents types de cellules germinales, en nombre variable certes, sont présents en permanence dans l'épithélium germinatif. Les spermatogonies finales et les spermatocytes sont des cellules de grande taille. La spermiogenèse doit être rapide, car nous avons très rarement pu observer les stades intermédiaires entre les jeunes spermatides et les spermatozoïdes. Par ailleurs, un doute subsiste quant à la localisation du phénomène. Il est vraisemblable de croire, en effet, que la spermiogenèse a lieu dans le testicule ; cependant, il est très commun d'observer des spermatides dans le canal déférent en nombre aussi important que dans le testicule. Par ailleurs, il est rare d'observer des spermatozoïdes dans les lumières lobulaires.

Il est délicat, d'après les données de la microscopie photonique, d'établir des analogies entre les cellules somatiques décrites dans la gonade de *Nerophis* et celles connues chez d'autres Vertébrés.

Il existe en effet, chez *Nerophis*, deux types de cellules somatiques :

- les cellules somatiques qui entourent et maintiennent les cystes que l'on peut appartenir aux cellules de Sertoli déjà décrites chez d'autres Téléostéens (Vaupel, 1929 ; Wiart, 1936 ; Billard, 1969a) et les Sélaciens (Mellinger, 1965). On peut leur attribuer, pour l'instant, un double rôle nourricier et de soutien ;
- les cellules somatiques que je nommerai cellules épithéliales, présentes à la fois dans le testicule et le canal déférent, parfois en très grandes quantités, particulièrement pendant les phases de repos testiculaire prolongées, où elles colmatent les lumières lobulaires. Ces cellules ont également une certaine analogie avec les cellules de Sertoli décrites par Mellinger (1965) et les cellules du segment initial de l'épididyme des Mammifères (Thibault, in Grassé, 1969). Pour l'instant, leur rôle est supposé double :
- rôle nourricier du fait des sécrétions A.P.S. et bleu Alcian positives ;
- rôle dans le phénomène de phagocytose des spermatozoïdes non éjaculés.

La présence des cellules épithéliales semble être un fait intéressant à signaler car il n'est pas le fait des Téléostéens étudiés jusqu'à présent ; mais il est probable que ce phénomène est général chez les

Syngnathidés. Nous avons pu, en effet, observer ces mêmes cellules chez trois espèces de Syngnathidés : *Entelurus aequorinus*, *Syngnathus acus* et *Siphonostoma typhle*. Par ailleurs, elles doivent être présentes chez deux espèces d'Hippocampes, *Hippocampus guttulatus* et *Hippocampus antiquorum* (Boisseau, 1967), où l'auteur semble les avoir confondues avec des spermatides auxquelles elles font beaucoup penser, à s'y méprendre.

Summary

A detailed description of genital tract is given in male *Nerophis*: general morphology and description of germ cells different types. It precedes a particular study of somatic cells in order to define their structure and roll. Two morphological and functional different types are described.

Zusammenfassung

Es wird eine Ausführliche Beschreibung der Gonade bei den Männchen der *Nerophis* gegeben : allgemeine Morphologie und Beschreibung der verschiedenen Arten der Keimzellen. Eine besondere Untersuchung der Somaticischen Zellen schliesst sich an, um deren Aufbau und Aufgabe deutlich zu machen. Zwei morphologisch und funktionell verschiedene Typen werden beschrieben.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BILLARD, R., 1969a. — La spermatogénèse de *Poecilia reticulata*. I. Estimation du nombre de générations goniales et rendement de la spermatogénèse. *Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys.*, 9, pp. 951-971.
- BOISSEAU, J.P., 1967. — Les régulations hormonales chez un Vertébré mâle. Recherches sur la reproduction de l'Hippocampe. *Thèse Doct. Sc. Nat. Fac. Sc. Bordeaux*, 374 pp.
- CRAIG-BENNET, A., 1931. — The reproductive cycle of the Three-Spined Stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. *Phil. Trans. Roy. Soc. B* 219, pp. 197-279.
- DADZIE, S., 1969. — Spermatogenesis and the stages of maturation in the male cichlid fish *Tilapia mossambica*. *J. Zool. Lond.*, 159, pp. 399-403.
- DEITCH, A.D., WAGNER, D., RICHART, R.M., 1967. — Conditions influencing the intensity of the Feulgen reaction. *Journ. Histochem. Cytochem.* 16 (5), pp. 371-379.
- GEISER, S.W., 1924. — Sex-ratios and spermatogenesis in the topminnow, *Gambusia holbrooki*. *Biol. Bull.*, 57 (3), pp. 175-214.
- HYDER, M., 1969. — Histological studies on the testis of *Tilapia leucosticta* and other species of the genus *Tilapia* (Pisces : Teleostei). *Trans Amer. Microsc. Soc.* 88 (2), pp. 211-231.
- LISON, L., 1960. — Histochemistry and cytochemistry of animals. Principes et méthodes. Gauthier-Villars éd., Paris, 2 volumes, 842 pp.
- MELLINGER, J., 1965. — Stades de la spermatogénèse chez *Scylliorhinus caniculus* L. : description, données histo-chimiques, variations normales et expérimentales. *Z. Zellforsch.*, 67, pp. 653-673.
- THIBAULT, C., 1969. — La spermatogénèse chez les Mammifères. In Grassé, Traité de Zoologie, Masson éd., Paris, t. 16, 6, pp. 716-798.
- TURNER, C.L., 1919. — The seasonal cycle in the spermary of the Perch. *J. Morphol.* 32, pp. 681-711.
- VAUPEL, J., 1929. — The spermatogenesis of *Lebistes reticulatus*. *J. Morphol.*, 47, pp. 555-585.
- WIART, P., 1936. — Variations saisonnières du testicule des Téléostéens. *Trav. St. Biol. Roscoff*, 14, pp. 79-86.