

LES POTENTIALITÉS GERMINALES INTRAGONADIQUES D'ASTERINA GIBBOSA P.

par

Jacques Bruslé

Laboratoire de Biologie cellulaire, 45 - Orléans, et de Biologie animale, 91 - Orsay.

Résumé

L'analyse, sur coupes semi-fines, de 100 gonades d'*Asterina gibbosa*, avec contrôle ultrastructural de 25 d'entre elles, permet d'affirmer l'existence, dans toute gonade, d'un double stock germinal, ovogonial et spermatogonial.

La présence d'ovogonies dans les gonades correspondant aux divers types génitaux permet de mieux interpréter le virage sexuel normal ainsi que les inductions ovocytaires après intervention expérimentale par transplantation, greffe ou culture organotypique.

L'expression des potentialités morphogénétiques, à partir de ces cellules *in situ*, présente une grande variabilité d'une race sexuelle à l'autre.

Introduction

Des études précédentes (Bruslé, 1969 c) reposant sur l'observation des états génitaux d'*Asterina* de toutes tailles, prélevées au cours des différentes saisons, en diverses localités géographiques (Banyuls, Roscoff, Marseille) et basées sur l'analyse chronologique de la sexualité d'animaux suivis en élevage, ont permis de retracer l'évolution gonadique des différentes races sexuelles sous la forme de cycles génitaux. Ces études ont permis de dégager le caractère complexe de la sexualité de cette Astéride : hermaphrodismes protéandrique, ou protérogyne, ou simultané. Les diverses manifestations mâles ou femelles, alternatives ou synchrones, paraissaient être sous la dépendance d'inductions germinales, spermatogoniales et spermatocytaires, ovogoniales et ovocytaires, à caractère saisonnier. Il devenait alors nécessaire de chercher à déterminer à partir de quelles initiales germinales s'accompagnaient ces différenciations gamétogénétiques et de juger par conséquent des potentialités intragonadiques de cette Etoile de mer.

L'analyse cytologique, à l'échelle ultrastructurale, des cellules germinales précoces, ovogonales et spermatogonales, a donc été entreprise par la microscopie électronique (Bruslé et Delavault, 1968 ; Delavault et Bruslé, 1968 a ; Bruslé, 1969 a et b). Elle a conduit à la conclusion que la gonade, une fois formée, ne possède aucun épithélium germinatif, aucune cellule germinale primordiale indifférenciée, ni aucune gonie bipotentielle. Les seules cellules germinales précoces reconnaissables dans un certain nombre de gonades étudiées sur coupes ultrafines (25 environ) sont des ovogonies et des spermatogonies bien

différenciées et qui subissent, les unes la différenciation ovocytaire, les autres la différenciation spermatocytaire.

Maintenant que les caractères cytologiques des ovogonies et ovocytes d'une part, spermatogonies et spermatocytes d'autre part, sont mieux connus, en microscopie électronique, mais aussi sur les coupes semi-fines exécutées parallèlement au travail d'investigation ultrastructurale, il est possible d'effectuer une analyse détaillée d'un certain nombre de gonades afin de juger de la fréquence de chaque lignée gamétique par rapport aux types génitaux précédemment décrits. En effet, s'il n'était pas possible jusqu'alors et sur coupes à la paraffine, d'établir une discrimination suffisante parmi les petites cellules que nous nommions « gonies », nous pouvons désormais discerner la répartition quantitative des ovogonies et des spermatogonies, répartition qui exprime bien entendu les potentialités sexuelles de chacune des gonades.

MATÉRIEL ET TECHNIQUES.

Les gonades d'*Asterina gibbosa*, prélevées à la pince, sont fixées à l'acide osmique et incluses dans l'épon selon une technique précédemment décrite (Bruslé et Delavault, 1967). On procède ensuite, sur ultramicrotome, à la confection de coupes semi-fines de 1 μ d'épaisseur, colorées au bleu de toluidine (Ito et Winchester, 1963). Une centaine de ces gonades ont été étudiées en microscopie photonique, un quart d'entre elles étant contrôlé au microscope électronique.

OBSERVATIONS.

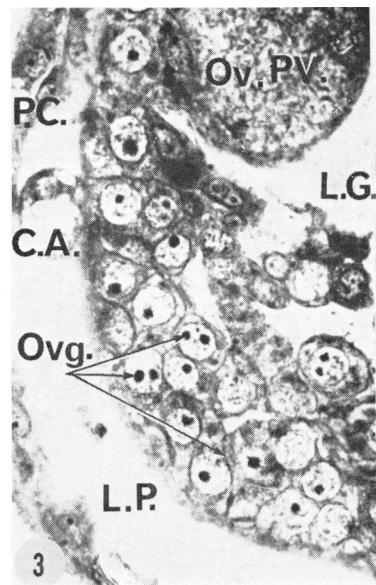
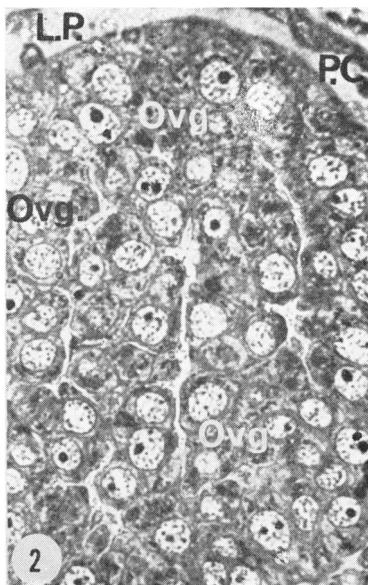
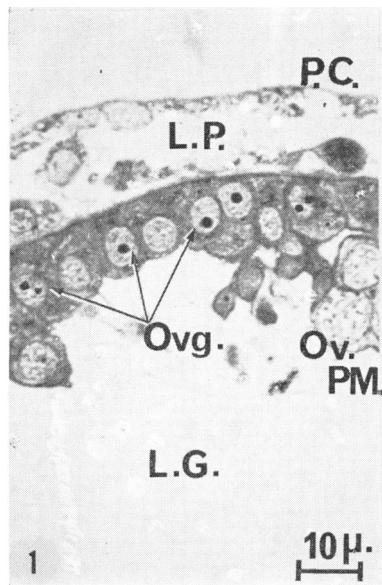
Nous allons juger de la répartition des cellules de chaque lignée dans les gonades appartenant aux différents types génitaux (Bruslé, 1969 c) ainsi que de leurs aspects topographiques. Nous les passerons en revue successivement, en considérant la fréquence des ovogonies d'abord, des spermatogonies ensuite.

I) Fréquence ovogoniale.

Il convient de rappeler que les ovogonies sont aisément identifiables : elles occupent une position très pariétale et se caractérisent par un gros noyau sphérique et clair contenant, soit un nucléole, soit plus fréquemment deux. Les critères de forme, de taille et de position permettent un repérage facile dans n'importe quelle gonade, sur coupes semi-fines.

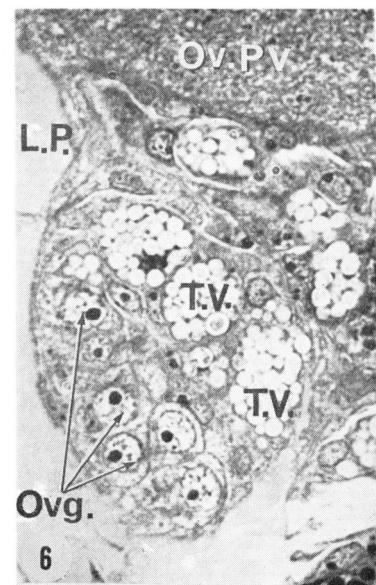
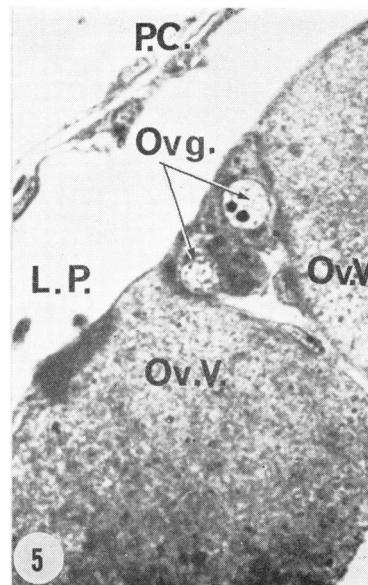
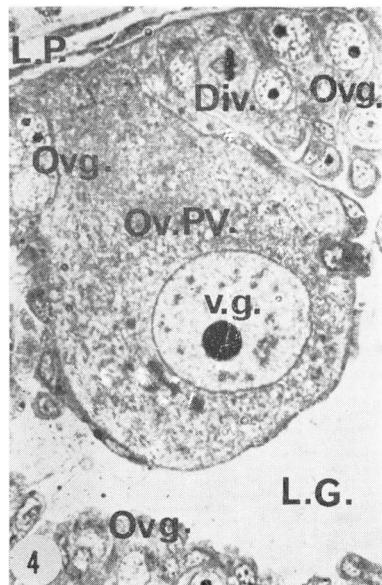
a) Dans les gonades de *types 1 et 2* (1), gonades dites « indifférenciées » ou peu différenciées, la presque totalité des cellules germi-

(1) Les types génitaux (1 à 17) ont été précédemment décrits. Ils sont résumés, sous la forme d'un tableau synthétique, dans un article récent (Bruslé, 1969 c).



① : 0 .

② : 0 ♀ .



③ : ♀ .

⑤ : ♀ ♀ .

⑦ : ♀ ♀ .

JACQUES BRUSLÉ

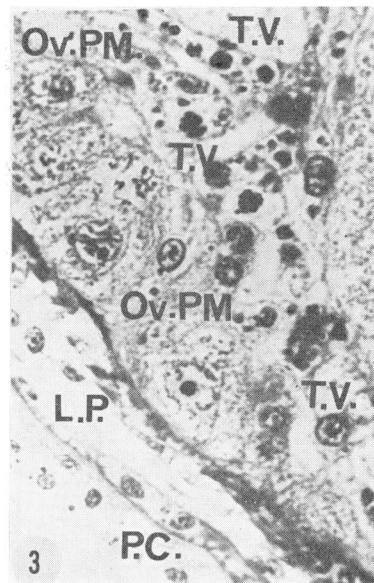
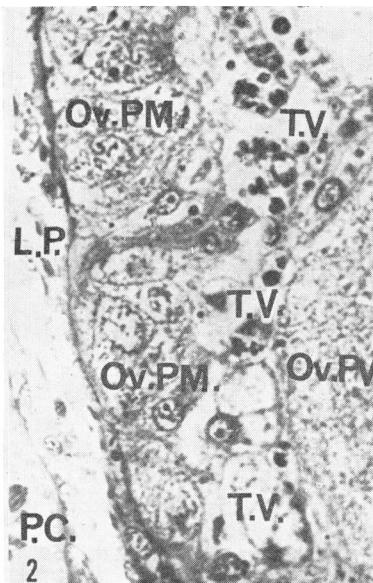
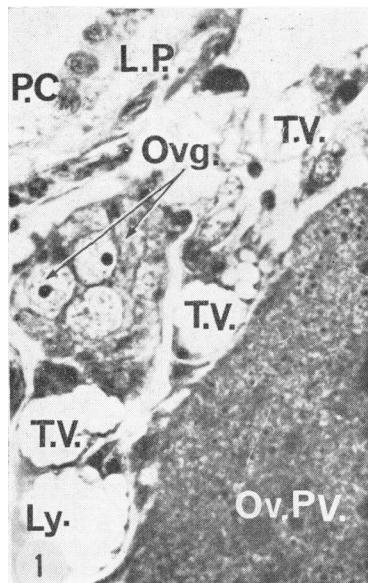
Fréquence ovogoniale dans les gonades appartenant à divers types génitaux.
Coupes semi-fines.

PLANCHE I

1 : type 1, gonade « indifférenciée », coupe transversale ; 2 : type 1, gonade « indifférenciée », coupe tangentielle ; 3 : type 2, tout début de différenciation ovocytaire ; 4 : type 3, début d'activité ovogénétique ; 5 : type 5, activité ovogénétique fonctionnelle ; 6 : type 7, gonade après la ponte.

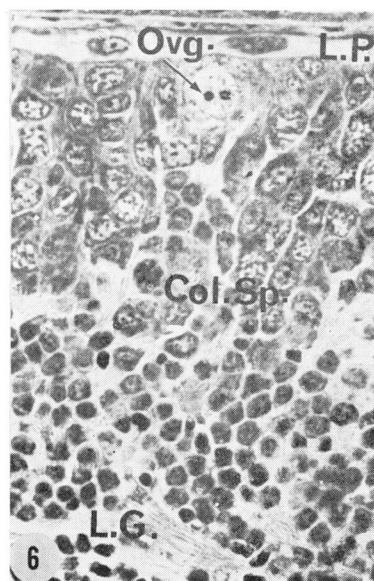
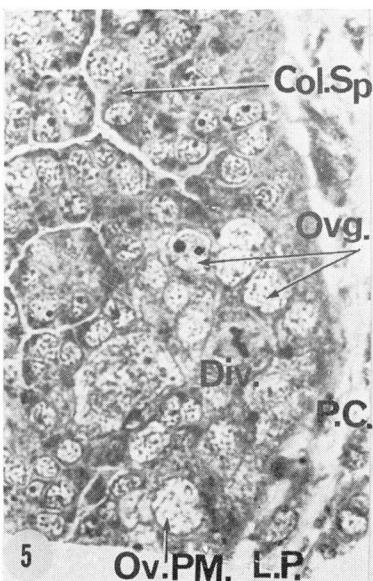
C.A. : cellule amœboïde ; Div. : division ovogoniale ; L.G. : lumière génitale ; L.P. : lacune pariétale ; Ovg. : ovogonie ; Ov. PM. : ovocyte pré-méiotique ; Ov. PV. : ovocyte prévitellogénétique ; P.C. : paroi cœlomique ; T.V. : tissu vésiculeux.

L'échelle, donnée en 1, est identique pour l'ensemble des planches I, II, III, IV.



⑥ : ♀♀♂♂

⑥' : *♀♀♂♂



⑫ : ♀♂♂

⑨ : ♂♂♂

JACQUES BRUSLÉ

PLANCHE II

Fréquence ovogoniale dans les gonades appartenant aux divers types génitaux (suite).

1 : type 6, ovogénèse fonctionnelle + lyse + tissu vésiculeux ; 2 et 3 : type 6', gonade de type 6 en culture ou après transplantation ; apparition de jeunes ovocytes pariétaux ; 4 et 5 : type 12, spermatogénèse fonctionnelle ; 6 : type 9, mâle permanent.

Col. Sp. : colonnettes spermatiques ; Div. division ovogoniale ; L.G. : lumière génitale ; L.P. : lacune pariétale ; Ly. : lyse ; Ovg. : ovogonie ; Ov. PM. : ovocyte prémitotique ; Ov. PV. : ovocyte prévitellogénétique ; P.C. : paroi coelomique ; T.V. : tissu vésiculeux.

nales observées consiste en des ovogonies (Planche I, 1, 2 et 3) disposées en couche périphérique, le plus souvent régulière, tandis que des cellules conjonctives libres se situent à leur voisinage dans la lumière gonadique. Des figures de divisions mitotiques ovogoniales s'y rencontrent également.

b) Quelle que soit l'intensité de l'activité ovogénétique ainsi que l'importance de la vitellogenèse dans les gonades de *types 3, 4, 5 et 6* (Planches I, 4 et 5 ; II, 1) celles-ci contiennent de petits îlots pariétaux coincés entre les ovocytes plus gros : ce sont des « nids ovogoniaux », généralement assez nombreux et disséminés sur le pourtour des acinus gonadiques.

c) Après l'expulsion, lors de la ponte, des ovocytes mûrs des gonades de *type 5*, le tissu vésiculeux se développe rapidement (*type 7*, Planche I, 6) et des ovogonies pariétales, par petits groupes, se distinguent nettement à la périphérie de la gonade, généralement à côté d'ovocytes en phase d'accroissement.

En bref, toute gonade « femelle » possède constamment, quel que soit son état, des ovogonies.

d) Quelles que soient, également, les étapes de la maturation spermatogénétique, les gonades à spermatogenèse majeure des *types 11, 12 et 13* contiennent toujours, à la base des colonnettes spermatiques, au voisinage de certains ovocytes prévitellogénétiques inhibés que nous connaissons déjà et indépendamment d'eux, des ovogonies pariétales (Planche II, 4 et 5). Celles-ci sont en petit nombre, isolées ou par petits groupes avec des fréquences individuelles variables.

e) N'oublions pas que cette affirmation devrait être restreinte, voire contredite, si l'on se souvient du cas des « mâles permanents » (*types 8, 9 et 10*) chez lesquels, en principe, il ne doit pas y avoir d'ovogonies. Aussi, pour essayer de trancher, j'ai étudié, sur coupes semi-fines, trois gonades de ces types, dont deux avec contrôle ultrastructural. Elles se sont avérées posséder, toutes trois, des ovogonies pariétales (Planche II, 6).

Par conséquent, la totalité des gonades en activité spermatogénétique majeure possède *constamment un stock ovogonal*.

Remarque. — Les coupes semi-fines exécutées dans des gonades transplantées, greffées ou cultivées (Bruslé, 1967 et 1968), qu'elles aient été en activité ovogénétique ou spermatogénétique au moment de l'intervention expérimentale, confirme l'apparition, en position pariétale, d'*ovocytes prémitotiques*, résultant de la différenciation et de la croissance d'ovogonies initiales périphériques (Planche II, 2 et 3 ; III, 2 et 3).

2) Fréquence spermatogoniale.

a) La diagnose des cellules germinales mâles n'est pas aussi aisée que celle des cellules femelles. Leurs critères (taille plus petite, noyau moins sphérique et contour plus irrégulier) ne rendent leur identification facile que lorsqu'elles sont nombreuses et disposées à

la base de colonnettes spermatiques, dans les gonades en activité spermatogénétique majeure (*types 8 à 13*, Planche III, 4, 5 et 6).

b) On les reconnaît aussi lorsqu'elles sont disposées en petits groupes pariétaux entre les gros ovocytes d'une gonade à dominance femelle (*types 5, 14 et 15*, Planche IV, 1, 2, 3 et 4). Leur activité méiotique et la production, à leur voisinage, de spermatides et de spermatozoïdes facilitent leur repérage. Il convient de noter, d'ailleurs, que des ovogonies pariétales coexistent avec ces spermatogonies (Planche IV, 3).

c) Lorsqu'au contraire, la gonade ne se trouve pas en activité spermatogénétique fonctionnelle, l'identification des spermatogonies, qui sont alors rares ou même très rares, devient difficile. Cette rareté se présente dans le cas des gonades mâles en repos sexuel pendant la période estivale et automnale et dans celui des gonades jeunes « indifférenciées » (*types 1 et 2*).

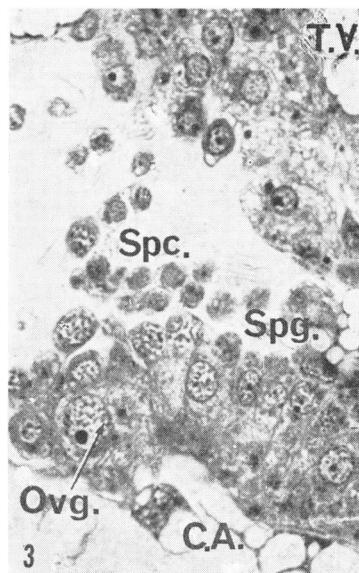
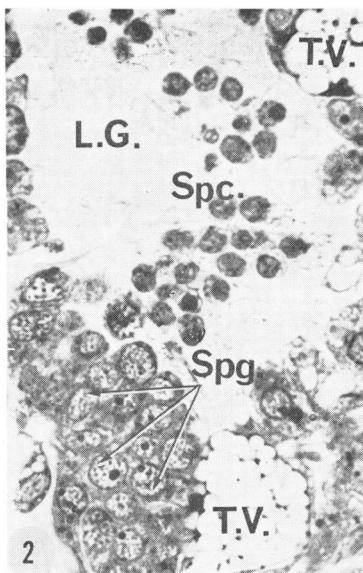
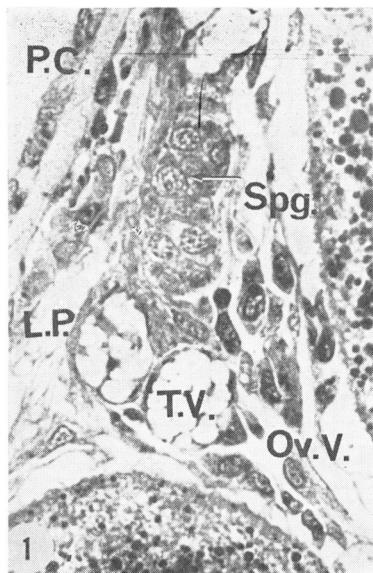
Cette fréquence si faible rend hasardeuse leur rencontre en microscopie électronique où l'analyse ne porte que sur quelques dizaines ou centaines de cellules. En coupes semi-fines, les spermatogonies isolées peuvent être confondues avec les coupes tangentialles d'ovogonies. Néanmoins, lorsqu'elles sont disposées en petits paquets, ce qui se produit assez souvent, leur diagnose est possible. Cependant, dans certains cas, leur absence d'identification certaine ne permet pas de conclure à leur non-existence. Quelles que soient ces réserves, il faut insister sur le fait que, dans les gonades appartenant aux deux catégories précédemment citées, ce sont de nombreuses ovogonies qu'on observe et que les spermatogonies sont en faible quantité.

Remarque. — Les coupes semi-fines fournissent également des informations à propos des structures somatiques de la gonade, en particulier concernant le tissu vésiculeux et son origine liée à la vésiculisation des cellules folliculeuses entourant les ovocytes vitello-génétiques (Planche IV, 5 et 6).

DISCUSSION.

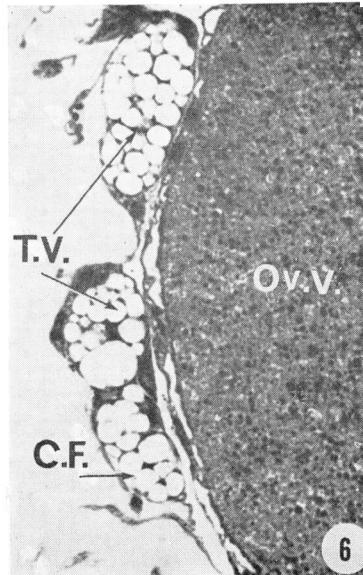
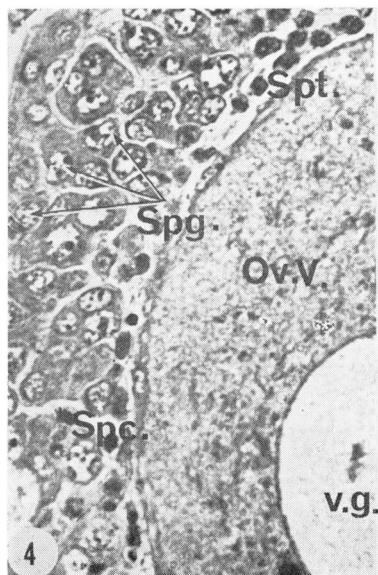
Cette étude nous permet d'acquérir la certitude absolue de l'existence, *dans toute gonade, d'un stock germinal femelle*. Quel que soit son type génital, chaque gonade possède, à tout moment, sa réserve ovogoniale. L'importance quantitative des îlots d'ovogonies est variable mais leurs capacités mitotiques sont telles que nous devons considérer les potentialités ovogénétiques d'une gonade comme illimitées. Lors du virage sexuel normal, se produisant en été chez des animaux ayant terminé leur activité mâle, la gonade ne fait donc que révéler ses potentialités intrinsèques et « l'apparition » de jeunes ovocytes pariétaux n'a rien que de très compréhensible.

Cela est à rapprocher d'ailleurs des observations expérimentales après transplantation, greffe ou culture. La conclusion formulée à ce propos (Bruslé, 1967 et 1969 e ; Delavault et Bruslé, 1968 b), celle



⑤ : ♀♀ .

⑯ : ♀♀♂ .



⑭ : ♀♂ .

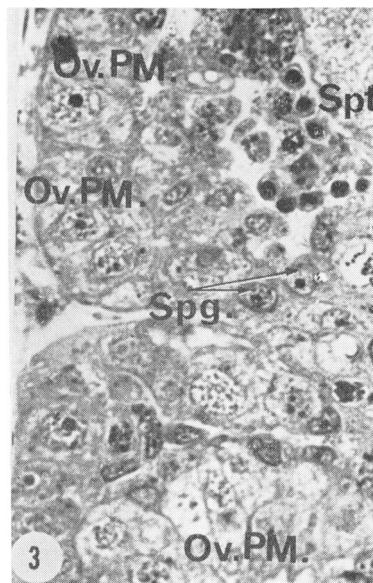
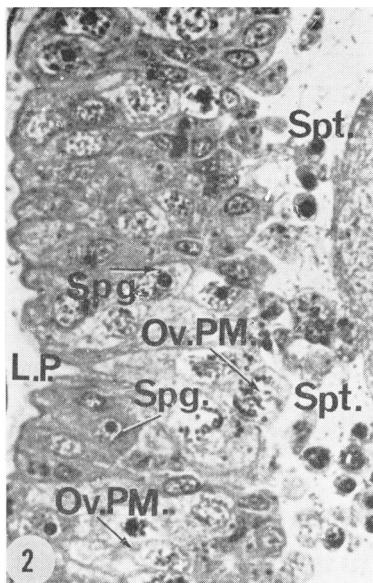
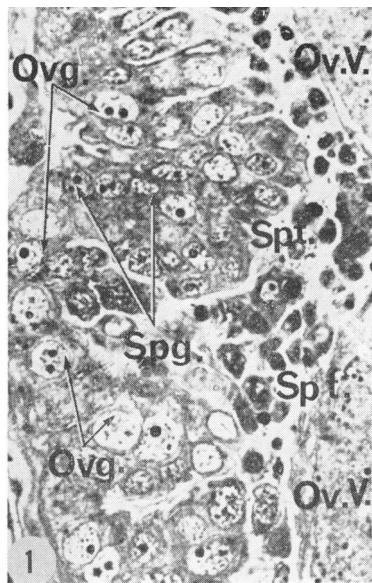
JACQUES BRUSLÉ

PLANCHE III

Fréquences ovogoniale (suite et fin) et spermatogoniale.

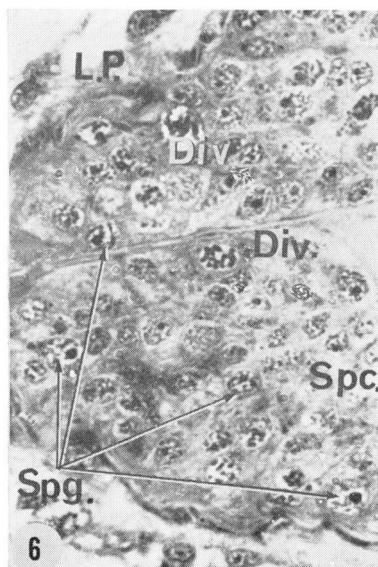
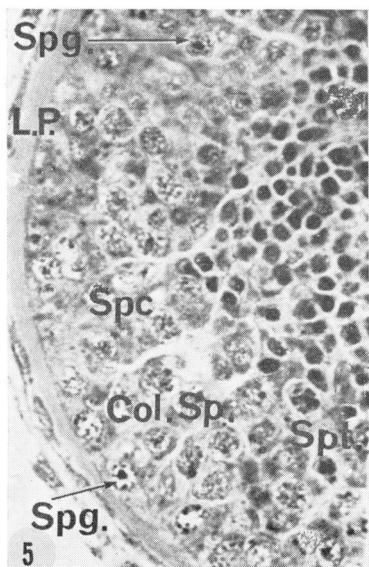
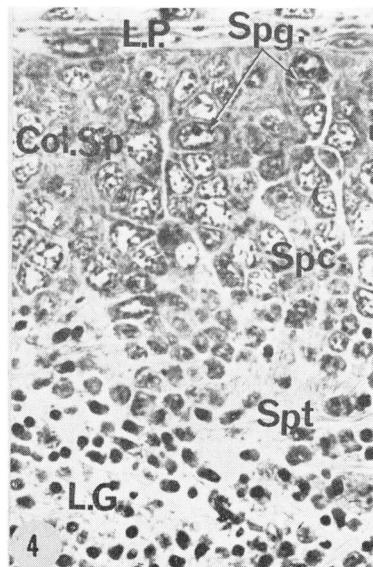
1 : ovogonies (Ovg.) et spermatogonies (Spg.) dans une gonade en spermatogénèse secondaire (type 15) ; 2 et 3 : poussée ovocytaire et spermatogénèse atténuée dans des gonades mâles en début d'activité spermatogénétique (type 11) au moment de l'intervention expérimentale (mise en culture, transplantation). Les jeunes ovocytes préméiotiques (Ov. PM.) sont en position pariétale cependant que subsistent des spermatogonies (Spg.) ; 4 : spermatogénèse majeure (type 12). Spermatogonies (Spg.) à la base des colonnettes spermatiques (Col. Sp.) ; 5 : coupe transversale d'une gonade en activité spermatogénétique majeure chez un « mâle permanent » (type 9) ; 6 : la même en coupe tangentielle.

Col. Sp. : colonnette spermatique ; Div. : division spermatogoniale ; L.G. : lumière génitale ; L.P. : lacune pariétale ; Ovg. : ovogonie ; Ov.PM. : ovocyte préméiotique ; Ov. V. : ovocyte vitellogénétique ; Spc. : spermatocyte ; Spg. : spermatogonie ; Spt. : spermatide.



15 : ♀♀♂

12 : * ♀♀♂



12 : ♀♂♂

9 : ♂♂♂

JACQUES BRUSLÉ

PLANCHE IV

Fréquence spermatogoniale (suite et fin)
et vésiculation des cellules folliculeuses.

1 : îlots spermatogoniaux (Spg.) au repos dans une gonade en activité ovogénétique dominante (type 5) ; 2 et 3 : spermatogénèse secondaire : îlots de spermatogonies (Spg.) en activité méiotique spermatocytaire (Spc.). Présence d'une ovogonie (Ovg.) parmi les spermatogonies, dans la figure 3 ; 4 : ovogenèse et spermatogénèse simultanées ; 5 et 6 : cellules folliculeuses (C.F.) se transformant en cellules de tissu vésiculeux (T.V.).

C.A. : cellule amébocytaire ; C.F. : cellule folliculeuse ; L.G. : lumière génitale ; L.P. : lacune pariétale ; Nu. : nucléole ; Ovg. : ovogonies ; Ov. V. : ovocyte vitello-génétique ; P.C. : paroi céloïque ; Spc. : spermatocyte ; Spg. : spermatogonie ; Spt. : spermatide ; T.V. : tissu vésiculeux ; v.g. : vésicule germinative.

d'un virage sexuel précoce, se justifie pleinement. Lors de l'apparition de jeunes ovocytes pariétaux, l'hypothèse d'une transformation expérimentale de gonies en ovocytes, alors que ces gonies auraient, dans les conditions habituelles, donné des spermatocytes, doit donc être catégoriquement rejetée. En d'autres termes, l'inversion sexuelle expérimentale n'est pas une inversion de la cytodifférenciation spermatogoniale. Elle est, au contraire, liée à des inhibitions, levées d'inhibition ou inductions, touchant le stock germinal ovogénétique toujours présent.

Dans une même optique, on peut aussi considérer le cas des « mâles permanents ». Sans qu'il soit possible de généraliser, à leur sujet, les trois seules observations ovogoniales, il faut reconnaître que ces constatations ne font que renforcer le doute qui avait jusqu'alors entouré la définition même de leur état sexuel. Il serait sans doute raisonnable de penser que ces « mâles permanents » sont des animaux chez lesquels le stock ovogonial est réduit, mais non pas inexistant et que la cinétique de leur différenciation ovocytaire serait l'objet d'une inhibition plus élevée que chez les autres.

A propos des gonades jeunes « indifférenciées » et des gonades en repos sexuel, une remarque s'impose. L'existence, dans de telles gonades, d'un stock ovogonial important et la faible fréquence des spermatogonies paraît en contradiction avec leur évolution spermatogénétique dominante ultérieure. Il faut donc concevoir que très peu d'ovogonies seront l'objet d'une cytodifférenciation ovocytaire prochaine, la grande majorité d'entre elles demeurant à ce stade cependant, qu'au contraire, une activité mitotique d'une très grande intensité permettra une spermatogenèse intensive, à partir d'un stock germinal mâle réduit. Il ne m'est pas possible d'affirmer la permanence, dans toutes les gonades, d'une réserve spermatogoniale ; leur diagnose s'avérant en certains cas difficile, ainsi que je l'ai précédemment exposé.

Mes observations cytologiques, à l'échelle ultrastructurale, en particulier, ont permis de conclure à l'absence d'épithélium germinatif. Il n'existe, dans toute gonade, à l'emplacement correspondant à un épithélium germinatif, c'est-à-dire en position pariétale, que des ovogonies et des spermatogonies. La différenciation sexuelle à laquelle on assiste n'intéresse donc que ces catégories cellulaires ; ce n'est donc pas une « différenciation primordiale », concernant des cellules encore indifférenciées, mais bien plutôt une « différenciation ultérieure », ovocytaire ou spermatocytaire. En d'autres termes, la différenciation primordiale n'est pas intragonadique ; elle est précoce et se déroule vraisemblablement au cours de l'organogenèse de la gonade. A ce propos, on peut apporter un certain nombre d'informations ; au moment de la morphogenèse gonadique, on sait que les cellules germinales « primordiales » apparaissent dans le bourgeon génital et émigrent (« wandernden Urkeimzellen », Hamann, 1888) vers la gonade. On dispose, en outre, de quelques preuves indirectes. J'ai pu, en effet, reconnaître des ovogonies dans le bourgeon génital de l'adulte et remarqué d'autre part, à deux reprises, sur des coupes *in toto* d'animaux âgés, la présence d'un ou de plusieurs ovocytes en phase prévitellogénétique disposés dans le cœlome extragonadique ou « cordon génital », ce que Delavault (communication personnelle) a cons-

taté chez une autre espèce, *Echinaster sepositus*. Enfin, dans certains cas, rares d'ailleurs, un non-synchronisme des cinq paires de gonades a été relevé (Bruslé, 1969 d). Ces exceptions pourraient être interprétées comme résultant d'une ségrégation accidentelle des cellules germinales lors de leur migration.

Huet (1966) a constaté, par ailleurs, que la régénération des gonades et de leur contenu germinal, après irradiation, est possible chez *Asterina*. La nouvelle colonisation de la gonade s'effectue par des cellules provenant d'une réserve située dans l'anneau aboral. La question se pose donc de savoir si ces cellules migratrices sont encore indifférenciées ou non. C'est dire qu'il serait extrêmement intéressant d'effectuer une analyse cytologique ultrastructurale de ces cellules avant, pendant et après leur migration. Il paraît cependant utile de préciser qu'aucune observation cytologique ne permet d'établir une telle colonisation de la gonade par ces cellules dans les conditions normales ; mes observations personnelles recoupent celles de Tangapregassom et Delavault (1967). Les résultats de Huet peuvent plutôt se concevoir comme des phénomènes exceptionnels de suppléance liés à des interventions expérimentales.

Il apparaît donc que l'étude de la cytodifférenciation primordiale doit se ranger dans des perspectives de recherche ultérieures et que la discussion ne peut porter, chez les *Asterina* adultes, que sur le déterminisme de la différenciation intragonadique à partir du double stock, ovogonial et spermatogonial. Cette différenciation, que j'ai déjà qualifiée d'« ultérieure » correspond à ce que Brien (1963) considère comme l'étape de « mise en gamétogenèse » succédant à celle de « différenciation germinale » initiale.

Conclusion

Toute gonade contient les *deux stocks gamétiques*. En l'absence d'un épithélium germinatif et de gonies indifférenciées, c'est à partir d'un double « pool » de cellules germinales, ovogonales et spermatogoniales, que s'effectue la double évolution des lignées gamétogénétiques, sans pour autant que celles-ci s'expriment en même temps et avec des intensités analogues.

Toute gonade est sexuellement bipotentielle, à bipotentialités séparées. Son évolution fonctionnelle est donc sous la dépendance d'inductions différentielles, mitotiques et méiotiques, intéressant les spermatogonies, ou les ovogonies, ou les deux à la fois. L'expression des potentialités morphogénétiques de ces cellules *in situ* correspond à l'existence de mécanismes inducteurs ovogénétiques et spermatogénétiques, qui nous échappent encore.

Quoi qu'il en soit, la multiplicité des aspects de la sexualité témoigne que l'expression normale des deux potentialités présente une grande variabilité. Les inductions ovocytaires et spermatocytaires, successives ou simultanées, liées à des mécanismes génétiques à caractère saisonnier et racial, pourraient rendre compte de la variété des phénotypes sexuels, de la diversité des races sexuelles, équilibrées ou non équilibrées, ainsi que de la complexité de l'hermaphrodisme et des cycles génitaux (Bruslé, 1969 c) d'*Asterina gibbosa*.

Summary

Intragonadic germinal potentialities in *Asterina gibbosa* P.

Study about 100 genital glands of *Asterina gibbosa*, with ultrastructural control in 25 of which, shows that a double germinal, ovogonial and spermatogonial stock is present in every gonad.

Ovogonial cells present in gonads corresponding to different genital patterns, are interesting for normal sex-reversal interpretation and useful for understanding about ovogenetic inductions from experimental transplantations or organotypic cultures.

Morphogenetic potentialities from these cells, *in situ*, present wide variations, from one sexual race to another.

Zusammenfassung

Die intragonadialen Keimpotentialitäten von *Asterina gibbosa* P.

Das Studium von 100 Gonaden von *Asterina gibbosa* auf nicht sehr dünnen Schnitten, und die ultrastrukturelle Kontrolle von 25 davon, zeigt dass jede Gonade einen ovogonialen und einen spermatogonialen Keimstock besitzt.

Das Vorhandensein von Ovogonien in den Gonaden, die den verschiedenen Genitaltypen entsprechen, gestattet eine bessere Interpretation des normalen Geschlechtswechsels sowie der ovocytären Induktion nach einem experimentellen Eingriff durch Transplantation, Ppropfung oder organotypischer Kultur.

Der Ausdruck der morphogenetischen Potentialität, ausgehend von Zellen die sich *in situ* befinden, zeigt eine grosse Variabilität von einer Geschlechtsrasse zur andern.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BRIEN, P., 1963. — Contribution à l'étude de la Biologie sexuelle chez les Hydres d'eau douce. Induction gamétique et sexuelle par la méthode des greffes en parabiose. *Bull. Biol. France-Belgique*, 97, pp. 213-283.
- BRUSLÉ, J., 1967. — Etude comparée de l'évolution des gonades d'*Asterina gibbosa* en culture organotypique et après autogreffe avec leur évolution normale. *Sec. Int. Coll. on Invert. Tissue culture Ist. Lomb.*, pp. 63-73.
- BRUSLÉ, J., 1968 a. — Aspects ultrastructuraux de la différenciation ovogénétique chez un hermaphrodite fonctionnel, *Asterina gibbosa* P. *Ann. Sc. Nat. (Zool.)* 10, pp. 545-562.
- BRUSLÉ, J., 1968 b. — Aspects ultrastructuraux de la différenciation spermato-génétique chez un hermaphrodite fonctionnel, *Asterina gibbosa* P. Comparaison des deux lignées gamétogénétiques. *Ann. Sc. Nat. (Zool.)*, 10, pp. 563-578.
- BRUSLÉ, J., 1969 a. — Les cycles génitaux d'*Asterina gibbosa* P. *Cah. Biol. Mar.*, 10, pp. 271-287.
- BRUSLÉ, J., 1969 b. — Sexualité d'*Asterina gibbosa* P., Astéride hermaphrodite, des côtes de Marseille. *Mar. Biol.*, 3, pp. 276-281.
- BRUSLÉ, J., 1969 c. — Auto, homo et hétérotransplantations de gonades chez une Astéride hermaphrodite : *Asterina gibbosa* P. *Arch. Zool. exp. gén.* (à paraître).
- BRUSLÉ, J. et DELAVAULT, R., 1968. — Recherches sur la cytodifférenciation des gamètes chez un hermaphrodite fonctionnel : *Asterina gibbosa*. Ultrastructure des ovogonies et des ovocytes en prémeiose. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 266, pp. 21-23.
- DELAVAULT, R. et BRUSLÉ, J., 1968 a. — Recherches sur la cytodifférenciation des gamètes chez un hermaphrodite fonctionnel : *Asterina gibbosa*. Ultrastructure des cellules de la lignée spermatogénétique et comparaison spermatogonies-ovogonies. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 266, pp. 710-712.
- DELAVAULT, R. et BRUSLÉ, J., 1968 b. — Analyse de la sexualité d'un Echinoderme hermaphrodite fonctionnel : *Asterina gibbosa* P. par la voie des cultures organotypiques. *Coll. Embry. Clermont-Ferrand. Cours et Documents de Biologie*, pp. 241-252. Gordon et Brach éd. Paris-Londres.

- HAMANN, O., 1888. — Die wandernden Urkeimzellen und ihre Reifungstätten bei den Echinodermen (Ein Beitrag zur Kenntnis des Baues der Geschlechtsorgane). *Z. Wiss. Zool.*, 46, pp. 80-98.
- HUET, M., 1966. — Etude de la régénération chez *Asterina gibbosa* par la méthode de l'irradiation aux rayons X. *C. R. Soc. Biol.*, 160, pp. 466-469.
- ITO, S. et WINCHESTER, R.J., 1963. — The fine structure of the gastric mucosa in the Bat. *J. Cell. Biol.*, 16, pp. 541-577.
- TANGAPREGASSOM, A.M. et DELAVAL, R., 1967. — Analyse, en microscopie photonique et électronique, des structures périphériques des gonades chez deux Etoiles de mer : *Asterina gibbosa* P. et *Echinaster sepositus* G. *Cah. Biol. Mar.*, 8, pp. 153-159.