

# NOUVELLES RECHERCHES SUR L'HERMAPHRODISME DE *FROMIA GHARDAQANA* MRTSN (ÉCHINODERME, ASTÉRIDE)

par

**Yair Achituv et Robert Delavault**

Department of Zoology, the Hebrew University of Jerusalem;  
Laboratoire de Biologie cellulaire et animale, Université d'Orléans.

## Résumé

L'analyse, sur coupes histologiques, de gonades de l'Astéride *Fromia ghardaqana*, tout au long d'une année, permet de dégager un certain nombre de types génitaux et de reconstituer le cycle sexuel des animaux. Il apparaît ainsi une très forte variabilité, dans le temps, du virage sexuel faisant passer chaque animal de l'état de mâle fonctionnel à celui de femelle ou d'hermaphrodite fonctionnel. On en conclut que, dans le Golfe d'Elat où les individus sont récoltés, *Fromia ghardaqana* appartient à une race sexuelle d'hermaphrodites protérandriques non équilibrés.

## Historique

C'est Mortensen (1938, cf. p. 37) qui fixa le nom de cette nouvelle espèce, à la suite d'un séjour qu'il fit à Ghardaqa, sur la côte de la Mer Rouge, un peu au Sud du Golfe de Suez.

Dans un travail antérieur (1937, cf. p. 8), il avait d'ailleurs déjà parlé de cette Etoile de mer en signalant, pour la première fois, qu'elle est hermaphrodite protéandrique, mais en la désignant, avec réserve cependant, sous le terme de *Fromia monilis*.

C'est en effectuant des comparaisons entre les animaux sur lesquels il travaillait et des exemplaires de *Fromia monilis* examinés au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris qu'il a pu se faire définitivement une opinion sur le bien fondé de la découverte de cette nouvelle espèce.

On doit donc attribuer à Mortensen la priorité d'avoir considéré *Fromia ghardaqana* comme étant hermaphrodite protéandre.

Cependant, comme nous le verrons, ses descriptions histologiques sont assez sommaires et, par ailleurs, il ne dégageait pas avec précision l'évolution génitale des individus au cours d'une année complète.

C'est pourquoi nous avons repris l'étude de la sexualité de cette Astéride. Nous exposons ici les résultats de nos recherches.

### Matériel et méthodes

On range *Fromia ghardaiana* dans la famille des Ophidiasteridae (Linckiidae).

C'est une Etoile de mer de taille relativement modeste. Nous verrons, en effet, que la longueur moyenne des bras des plus grands individus que nous avons étudiés s'étend de 35 à 40 mm environ. En première analyse, on l'identifie grâce à ses larges plaques bleues, bleuâtres, quelquefois même blanches, qui se distribuent le long des bords latéraux des bras et sur leur ligne médiane aborale. Le reste du corps est rouge foncé. Les individus comportent cinq bras de tailles sensiblement égales.

Les animaux sur lesquels nous avons travaillé ont été récoltés dans le Golfe d'Elat (ou d'Aqaba), tout au long de l'année (1). Certains d'entre eux ont été élevés en aquarium.

Les gonades sont examinées sur coupes histologiques faites après inclusion dans la paraffine. Le fixateur utilisé est l'Allen, en variante B 15, et les colorations sont faites soit à l'hématoxyline de Grocott-érythrosine, soit au bleu de toluidine-érythrosine.

Les gonades sont extraites d'animaux définitivement sacrifiés, ou bien sont prélevées suivant la technique préconisée par Hauenschild (1954), reprise par Delavault (1963) et qui consiste à pratiquer un volet dans le test. Dans cette éventualité, si la plaie demeure un certain temps béante, elle se referme cependant et, au bout de deux semaines généralement, il ne demeure qu'une cicatrice à son emplacement. Cette technique présente donc l'avantage de pouvoir remettre les animaux en aquarium; ils sont ainsi disponibles pour un ou plusieurs autres prélèvements ultérieurs. Chaque cicatrice sert de repère lors de l'extraction des gonades immédiatement voisines.

Quand les individus sont de trop petite taille et que leurs gonades sont inaccessibles à la dissection, on les inclut, après décalcification, et on les coupe *in toto*.

Nous avons pu étudier les gonades de 40 animaux sur un total de 45.

### OBSERVATIONS

La physionomie cytologique des gonades permet de dégager un certain nombre de « types génitaux » que nous pourrons nommer et dont nous suivrons ensuite la distribution au cours de l'année.

#### I. Les types génitaux

Pour les désigner, nous nous inspirons d'un travail de Bruslé (1969) qui préconise, à leur sujet, l'usage de signes conventionnels.

---

(1) A cet égard, nous tenons à exprimer notre gratitude pour l'aide qui nous fut apportée par la Station de Biologie marine d'Elat.

Nous avons ainsi choisi, pour notre part, un certain nombre de symboles dont nous donnerons la signification au fur et à mesure.

**a) Les gonades sexuellement non identifiables**  
(symbole 0) (Planche I, 1).

Ce sont des glandes, de taille minuscule, où il est impossible de discerner, sur le plan anatomique, les catégories cellulaires qui subiront ultérieurement la spermatogénèse ou l'ovogénèse.

**b) Les gonades en début d'ovogénèse**  
(symbole ♀) (Planche I, 2).

Ces glandes sont elles-mêmes de petite taille. On y décèle cependant, sans difficulté, de petits ovocytes qui se distinguent des autres cellules par leur volume plus important et leur gros noyau contenant un nucléole bien coloré.

**c) Les gonades en début d'ovogénèse et de spermatogénèse**  
(symbole ♀ → ♂) (Planche I, 3).

Ces organes sont généralement plus volumineux que les précédents. On y retrouve des ovocytes situés en position pariétale. Mais un début de spermatogénèse y est visible, soit au voisinage immédiat de ces ovocytes, soit dans des territoires séparés. A ces niveaux, les cellules sexuelles, spermatogonies et jeunes spermatoctyes, sont nombreuses. Comme nous le verrons, la suite des observations permet de tenir ces gonades comme effectuant un « *virage sexuel* », les ovocytes se trouvant plus ou moins bloqués dans leur développement alors que la spermatogénèse se poursuit jusqu'à son terme. Ce virage sexuel est exprimé par une flèche dans le symbole que nous avons adopté.

**d) Les gonades en cours de spermatogénèse**  
(symbole ♀ ♂ ♂) (Planche I, 4).

Ces glandes se reconnaissent facilement grâce à la présence de « colonnettes spermatiques » en voie de formation et le long desquelles se déroule la spermatogénèse. Dans la lumière de la gonade, on discerne parfois quelques spermatozoïdes ou, tout au moins, des figures de spermiogénèse. On y observe encore des ovocytes, parfois de taille appréciable, ce que nous traduisons par le maintien du signe ♀ dans notre symbole.

**e) Les gonades où s'achève la spermatogénèse**  
(symbole ♀ ♂ ♂) (Planche I, 5).

Ces glandes sont bourrées de spermatozoïdes qui s'agrègent dans la lumière. On y observe, fréquemment, des colonnettes spermatiques, très nombreuses, très allongées et bien structurées. Certaines gonades, cependant, en sont totalement dépourvues et ne contiennent plus que les gamètes mâles mûrs.

On attirera ici l'attention sur le fait que des *ovocytes existent toujours* dans ces gonades. Ils sont généralement rares et de taille

relativement modeste. Nous conservons donc, ici encore, le signe ♀ au symbole utilisé.

**f) Les gonades en pleine activité ovogénétique et vitellogénétique (symbole ♀♀)** (Planche I, 6).

Elles se distinguent sans aucune difficulté. En effet, elles contiennent d'énormes ovocytes bourrés de vitellus et de volumes sensiblement égaux. Ces cellules sont parfois accompagnées d'autres ovocytes mais beaucoup plus petits, situés en position pariétale.

Parmi ces gonades, nous en avons trouvé une (Planche I, 7) qui montre, de place en place, des îlots spermatogénétiques comprimés entre les ovocytes ou entre ceux-ci et la paroi de la gonade. Ces îlots, montrant aussi des spermatozoïdes, n'occupent le plus souvent qu'un faible volume. En raison de cette particularité, nous avons réservé à cette gonade le symbole ♀♀ ♂, le dernier signe précisant l'existence de cette spermatogenèse discrète.

*Remarque :* Les deux derniers types génitaux étudiés et la variante qui vient d'être signalée, concernent naturellement des animaux sexuellement mûrs, ou en passe de l'être.

## 2. La distribution des types génitaux au cours de l'année

Elle est donnée sur les quatre tableaux de la figure I où, en abscisses, sont portés les mois successifs et, en ordonnées, la taille de chaque individu exprimée par la valeur moyenne R, en mm, des bras.

Les gonades *sexuellement non identifiables* (o) ont été trouvées d'octobre à décembre (Fig. I, 1) chez des animaux de tailles très diverses, puisqu'elles vont de 15 à 30 mm.

Les gonades *en début d'ovogenèse* (♀) ont été observées en octobre et novembre (Fig. I, 1).

Les glandes où *débute la spermatogenèse* (♀→♂) ont été extraites d'animaux examinés depuis le mois d'août jusqu'aux mois d'avril et mai suivants (Fig. I, 2). Cependant, sur les 13 individus étudiés ici, un doute subsiste à propos de 5 d'entre eux car les signes cytologiques de la spermatogenèse n'apparaissent pas de manière évidente. C'est pourquoi nous avons accompagné leur symbole d'un point d'interrogation.

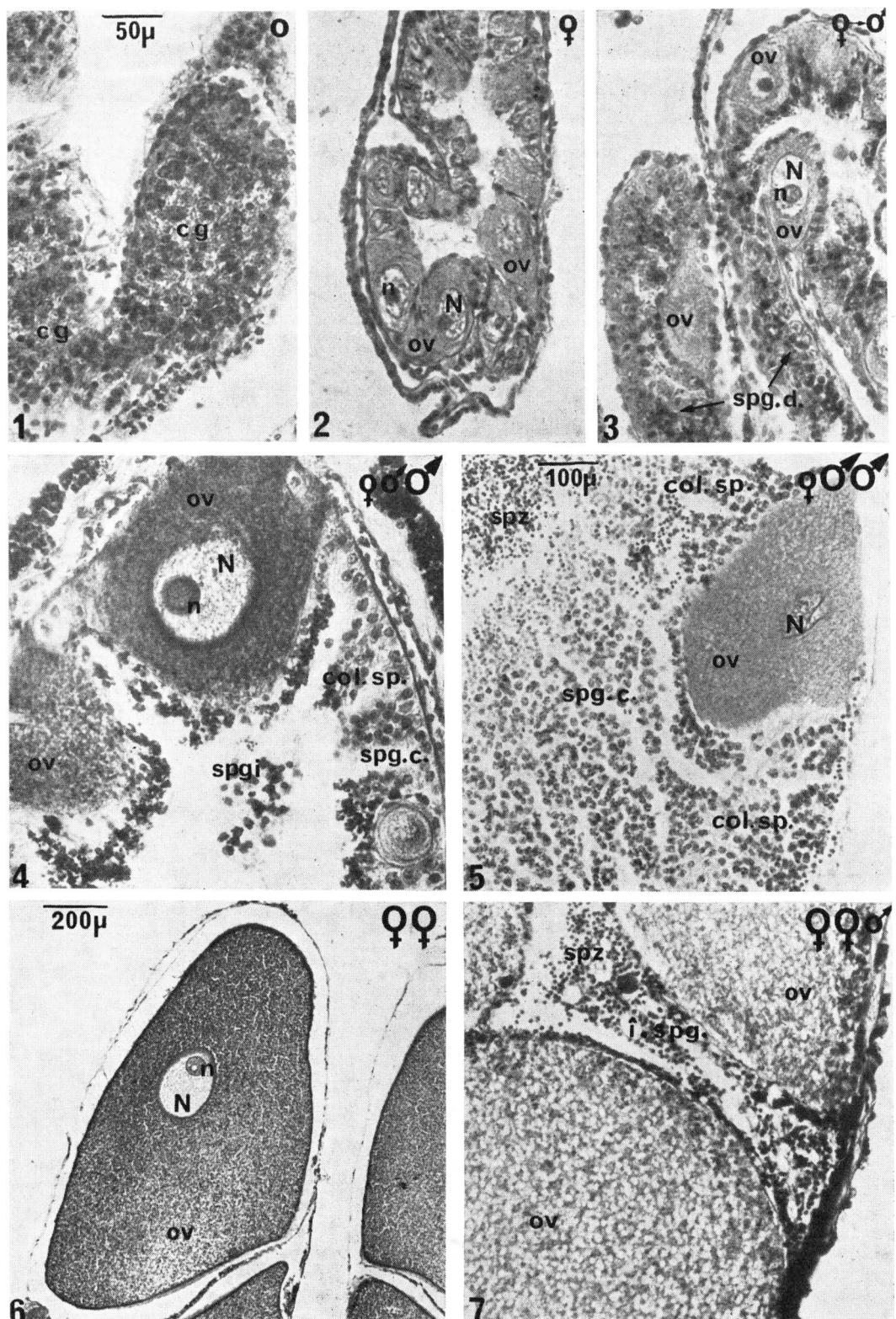
Ici encore, les tailles des animaux concernés sont comprises entre de larges limites puisqu'elles s'étendent de 14 à 30 mm.

### PLANCHE I

#### Aspects cytologiques des types génitaux chez *Fromia ghardaqana*.

cg. : cellules germinales indifférenciées ; col. sp. : colonnettes spermatiques ; i.spg. : îlot de spermatogenèse ; N : noyau ; n : nucléole ; ov. : ovocytes ; spg. d. : début de spermatogenèse ; spg.c. : spermatogenèse en cours ; spgi : spermogénèse ; spz : spermatozoïdes.

Pour la signification des symboles portés en haut et à droite, se reporter au texte. L'échelle portée sur la photo 1 est commune aux clichés 2, 3, 4 et 7.



Quant aux glandes où la *spermatogénèse* est en cours ( $\text{♀} \text{♂} \text{♂}$ ), de même que celles où *elle s'achève* ( $\text{♀} \text{♂} \text{♂}$ ), on les observe depuis le mois d'avril jusqu'au mois de novembre (Fig. I, 3). Les animaux qui les contiennent ont des tailles allant, ici, de 18 à 37 mm.

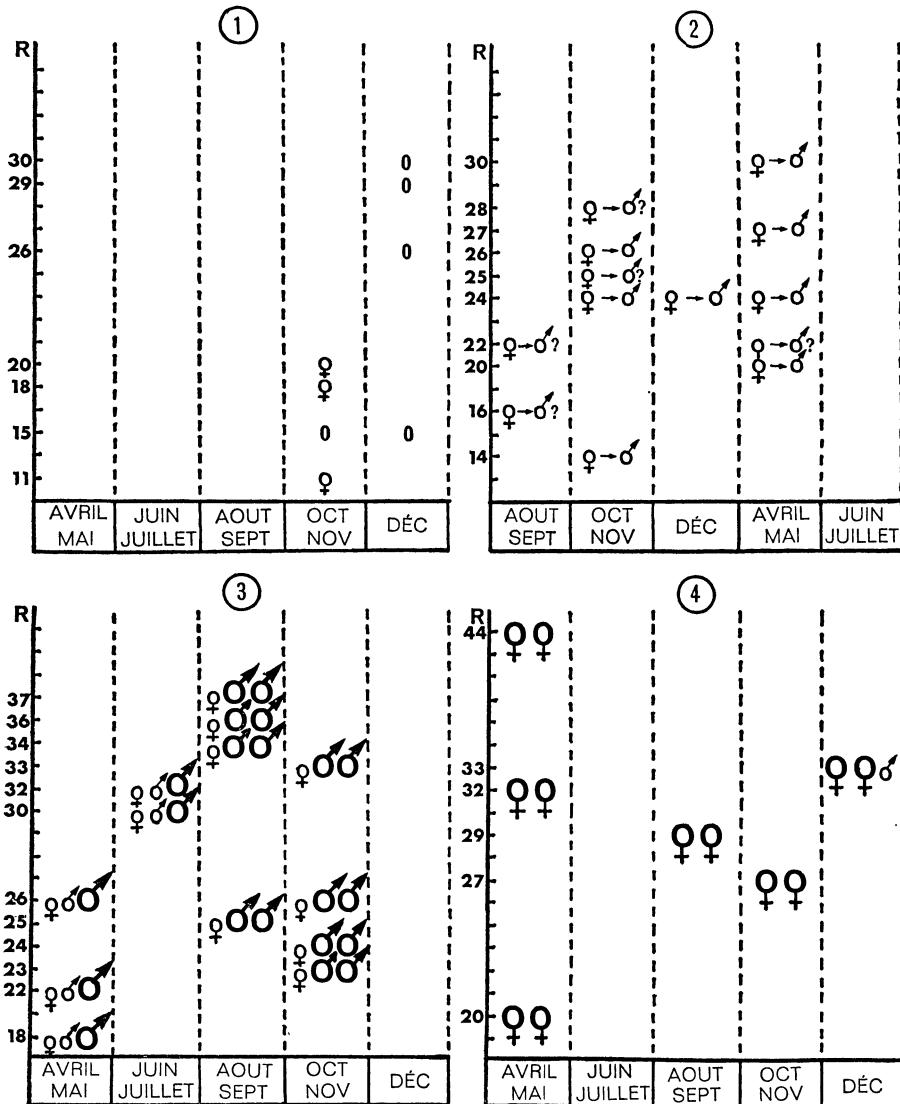


FIG. 1  
Distribution des types génitaux au cours de l'année chez *Fromia ghardaqana*.

Les gonades *en activité ovogénétique et vitellogénétique* ( $\text{♀} \text{♀}$ ), enfin, ont été trouvées d'avril-mai à décembre, chez des animaux dont les tailles sont comprises entre 20 et 44 mm (Fig. I, 4). Sur ce lot de 6 individus nous savons que les glandes de l'un d'eux (colonne décembre) montrent des îlots épars de spermatogénèse.

## INTERPRÉTATIONS ET DISCUSSION

### **I. Rappel de l'opinion de Mortensen (1938, cf. pp. 43-44).**

Cet auteur donne deux illustrations correspondant à des types génitaux que nous avons déjà qualifiés. L'un (Fig. 22) concerne la spermatogenèse en cours, l'autre (Fig. 23) traduit l'activité ovogénétique et vitellogénétique, accompagnée d'ailleurs de spermatogenèse distribuée en îlots.

S'appuyant sur ces observations cytologiques et tenant compte aussi de la taille des individus, Mortensen en déduit que les animaux *les plus petits*, donc *les plus jeunes*, sont des « *mâles purs* », alors que les individus de *grande taille*, les « *adultes* », sont des « *femelles pures* ». Il précise cependant que les premiers montrent aussi de petits ovocytes, que les seconds possèdent des traces de spermatogenèse et que l'on trouve également des mâles fonctionnels parmi eux. Il ne déduit cependant aucune interprétation de ces remarques.

Nous croyons donc pouvoir affirmer ici que, dans l'esprit de Mortensen, les animaux au cours de leur vie sont d'abord tous fonctionnellement mâles pour subir ensuite un *virage sexuel, sensiblement au même âge*, virage à la suite duquel ils deviennent tous fonctionnellement femelles. Ce qui revient à dire, comme l'a défini ultérieurement Bacci (1951), que *Fromia ghardaqana* devrait être considérée comme une espèce protérandrique dont l'hermaphrodisme est « *équilibré* ».

### **2. Nouvelles interprétations.**

#### **a) Cytologie et caractère fonctionnel des gonades.**

Il est bien certain que les glandes génitales, montrant une très importante spermatogenèse qui se traduit par l'apparition et le développement de colonnettes spermatiques, doivent être tenues, ainsi que l'exprime Mortensen (1938), comme jouant le rôle des « testicules » dans une espèce gonochorique. Cette opinion est d'autant plus sûre que les ovocytes qu'on observe constamment dans ces gonades demeurent de petite taille, ce qui implique qu'ils n'atteignent jamais leur maturité. Cependant, la présence de ces ovocytes impose de considérer les gonades comme étant *cytologiquement hermaphrodites*. On retrouve à cet égard une notion déjà retenue chez d'autres Astérides hermaphrodites (cf. en particulier Bruslé, 1969, p. 274).

Quant aux autres gonades, leur examen cytologique montre qu'elles peuvent être soit assimilées purement et simplement à des ovaires, au cas où aucune activité spermatogénétique ne s'y déroule, soit et c'est le plus vraisemblable, à des *ovotestis* si cette activité s'y manifeste. Pour appuyer cette hypothèse, il suffit de retenir la rareté des îlots spermatogénétiques, leur étendue souvent insignifiante, ce qui rend leur discernement très difficile. C'est dire que le manque d'observation de ces îlots ne signifie pas qu'ils soient réellement

absents. D'ailleurs, les rapports de Mortensen (1938) au sujet de ces gonades renforcent notre conviction à ce sujet. Il écrit en effet : « ...large specimens usually are almost pure females, with only rather insignificant traces of sperma or testicular structure ».

Dès lors, tout au moins dans celles des gonades qui présentent effectivement ce type de spermatogenèse, se pose la question de savoir qu'elle en est la nature et si elle intervient pour conférer à ces gonades les qualités d'un *hermaphrodisme fonctionnel*.

Nous retiendrons que cette spermatogenèse a été qualifiée de *secondaire* chez *Asterina gibbosa* et *A. pancerii* (terminologie de Cognetti, 1956, 1958) ou encore *résurgente* (suivant Bruslé, 1966, 1969) quand l'individu a présenté antérieurement une intense activité spermatogénétique (spermatogenèse « majeure », Bruslé, 1966) pour acquérir ensuite une dominance femelle. Mais elle peut aussi accompagner plus ou moins intensément l'activité ovogénétique au cours de la vie génitale : « spermatogenèse et ovogenèse simultanées », suivant Bruslé (1968, 1969).

Quoiqu'il en soit, il demeure que ces gonades sont, non seulement cytologiquement hermaphrodites, mais encore, *fonctionnellement hermaphrodites* puisqu'on y discerne, au niveau des flots, des spermatozoïdes mûrs.

Qui plus est, il est même très vraisemblable que ces gonades permettent l'autofécondation, telle qu'on la connaît déjà chez *Asterina gibbosa* et *A. pancerii*, depuis les recherches de Cognetti (1956).

### b) Les cycles sexuels.

Un « cycle sexuel » (ou « génital ») traduit l'évolution complète, sur une année, des gonades, depuis un état initial, cytologiquement non identifiable, jusqu'à leur maturité.

Nous pouvons essayer de dégager ces cycles en reprenant la distribution chronologique des divers types génitaux que nous avons distingués (cf. Fig. I).

Le tableau 1 de la figure I nous montre la présence de gonades dont il est impossible de discerner l'orientation ultérieure pendant les mois d'octobre, novembre et décembre. Il nous indique aussi que certains individus possèdent des glandes où débute l'ovogenèse.

Si nous consultons le tableau 2, il apparaît que tous les individus ont d'abord subi une orientation ovogénétique. Puis, sur 13 animaux, 8 ont opéré un virage sexuel qui oriente leur activité vers la spermatogenèse. Nous savons que, pour les 5 autres, un doute subsiste car les indications cytologiques sont trop imprécises. Ce changement d'orientation sexuelle se situe au moins à partir d'octobre.

Etant donné aussi que, sur ce tableau, nous avons pu noter la présence, chez 2 individus, de gonades ayant commencé leur développement dès août et septembre, il convient donc de décaler à cette période l'existence probable de l'état initial des gonades.

*En bref*, ces tableaux 1 et 2 nous permettent déjà de dégager l'information suivante : le début du cycle génital se situe, suivant les animaux, entre les mois d'août et de décembre. Il est caractérisé par une *cytodifférenciation ovogénétique commune à tous les individus*,

phénomène déjà signalé, entre autres, par Bruslé (1969, cf. p. 272) à propos d'*Asterina gibbosa* et qu'il qualifie de « protérognie cytologique précoce ».

Cette particularité ne remet pas en cause la notion d'hermaphrodisme protéandrique telle que nous pourrons la discuter ultérieurement, mais elle témoigne, en première analyse, de la « tendance » ovogénétique des gonades au tout début de leur différenciation.

Les tableaux 3 et 4 vont nous permettre d'étudier l'évolution des gonades qui les conduit à leur maturité.

Ainsi, le tableau 3 comporte tous les relevés d'animaux montrant de la spermatogenèse en cours ou l'ayant achevée. Il en découle que ceux des individus qui ont subi leur virage sexuel (tableau 2) se comportent désormais comme des mâles fonctionnels. On voit qu'ils libèrent leurs spermatozoïdes au plus tôt en août et, au plus tard, en novembre. Ces observations recoupent d'ailleurs celles qui sont enregistrées sur le tableau 1 où apparaissent, pendant cette même période et un peu après, les gonades dont on sait (symbole 0) que l'examen cytologique ne révèle rien quant à leur orientation ultérieure. Or, celles-ci peuvent être parfaitement tenues comme des gonades « au repos », ayant évacué leurs gamètes.

Le tableau 4, lui, nous indique que la ponte doit être achevée au plus tard en décembre. Sans doute commence-t-elle, comme pour l'expulsion des spermatozoïdes, au mois d'août, mais ici les assurances sont moins nettes car des animaux sexuellement mûrs s'observent dès le mois d'avril.

Quoiqu'il en soit, on peut donc fixer avec vraisemblance la période de reproduction entre août et novembre. Celle-ci peut, sans aucun doute, s'effectuer soit par fécondation croisée, soit par autofécondation.

*En résumé*, le cycle sexuel des gonades fonctionnellement mâles se dégage aisément. Leur état primitif, marquant le tout début de l'activité génitale des animaux, s'oriente entre août et décembre vers une brève activité ovogénétique à laquelle succède la seule activité spermatogénétique qui se termine un an plus tard. Ce premier cycle doit se reproduire plusieurs années consécutives puisque les animaux qui le présentent ont des tailles qui s'échelonnent de 18 à 37 mm. Chaque cycle est séparé du suivant par une période de repos sexuel.

La reconstitution du cycle sexuel des animaux montrant des gonades en activité ovogénétique, accompagnée ou non de spermatogenèse (Fig. I, 4), est beaucoup plus difficile à établir. Nos observations ne nous ont pas permis en effet de saisir, comme à propos des gonades « mâles », les états génitaux intermédiaires qui conduisent la glande de son état initial à sa maturité. Tout au plus peut-on estimer que sur les 5 individus dont nous n'avons pas pu préciser l'orientation sexuelle (Fig. I, 2, ♀ → ♂ ?), certains, sinon tous, subissent effectivement une orientation ovogénétique fonctionnelle.

### c) La nature de l'hermaphrodisme chez *Fromia ghardaqana* du Golfe d'Elat.

Pour essayer de définir l'hermaphrodisme en question, nous devons attirer l'attention sur l'état génital des individus sexuellement mûrs en fonction de leur taille. Il apparaît ainsi :

- que de *petits*, de *moyens* et de *grands* individus (Fig. I, 3) présentent *tous* une très forte activité spermatogénétique fonctionnelle ;
- qu'un *même éventail, très large*, des tailles (Fig. I, 4) se dégage de l'examen des individus en ovogénèse fonctionnelle.

Ces constatations nous incitent ainsi à rejoindre une conception préconisée par Bacci (1951), au sujet des hermaphrodites « *non équilibrés* ». Nous rappellerons que chez ceux-ci on rencontre, dans une même population, des animaux qui demeurent mâles leur vie durant, d'autres qui sont constamment femelles et, enfin, des individus qui effectuent plus ou moins tôt leur virage sexuel.

Or, c'est bien à quoi nous font penser les résultats obtenus avec *Fromia ghardaqana* : les « mâles » de grandes dimensions sont sans doute des animaux incapables d'effectuer leur virage sexuel ou qui l'auraient accompli plus tard. D'un autre côté, les « femelles » de petite taille sont des animaux qui, pour le moins, ont subi un virage sexuel anticipé, à moins qu'ils ne se soient d'emblée orientés vers l'activité ovogénétique fonctionnelle. Enfin, dans la gamme des individus « mâles » de tailles moyennes, rien n'empêche d'avancer qu'en grandissant ils n'aient acquis, à plus ou moins brève échéance, un caractère ovogénétique qui se retrouve dans les grandes tailles des animaux.

## CONCLUSION

Les nouvelles recherches que nous avons poursuivies sur la sexualité de l'Astéride *Fromia ghardaqana*, récoltée dans le Golfe d'Elat, nous permettent d'apporter les précisions suivantes.

Au début de chacun de leur cycle sexuel, tous les animaux montrent des gonades où des ovocytes commencent à se différencier. On retrouve ici une tendance ovogénétique initiale (Bruslé, 1969) qui pourrait peut être exister chez tous les Echinodermes hermaphrodites.

Ensuite, sur le plan fonctionnel, les animaux se comportent soit comme des mâles, soit comme des femelles, avec cette réserve cependant que, dans cette dernière catégorie, on ne peut exclure l'éventualité d'un hermaphrodisme fonctionnel individuel, en raison de l'apparition possible d'une spermatogenèse discrète et limitée. Dès lors, il pourrait même y avoir autofécondation.

A part cette dernière remarque, nous rejoignons donc les conclusions de Mortensen (1938) sur le point précis du caractère fonctionnel des gonades. Mais, à propos des *Fromia* qui vivent dans le Golfe d'Elat, nous ne pouvons aucunement partager l'opinion de cet auteur concernant la relation qu'il établit entre ce caractère fonctionnel et l'âge des animaux. S'il attribue en effet aux plus jeunes l'exclusivité de l'activité spermatogénétique et aux plus âgés celle de l'activité ovogénétique, nos propres observations nous conduisent, au contraire, à conclure que le terme de passage d'une de ces activités à l'autre s'échelonne largement dans le temps, d'un individu à l'autre. Or, une telle variabilité est absolument inconciliable avec les vues de Mortensen qui traduisent un hermaphrodisme de type équilibré. En la circonstance,

les *Fromia ghardaqana* du Golfe d'Elat doivent donc être rangées, suivant la terminologie de Bacci (1951), dans une *race sexuelle d'hermaphrodites protéandriques non équilibrés*.

Ce travail ne permet évidemment pas de préciser si les animaux de Ghardaqa, où avait travaillé Mortensen, appartiennent ou non à cette même race, encore qu'il y ait de fortes chances pour que ce soit vrai étant donné les remarques faites par cet auteur sur les exceptions qu'il avait constatées et dont nous avons fait état, mais auxquelles il ne devait donner aucune signification.

### Summary

The analysis of histological sections of gonads of the starfish *Fromia ghardaqana*, over a year, enables us to identify a certain number of sexual types and to reconstruct the sexual cycle of this animal. There appears to be a great variability in the time in which every functional male changes to a functional female or hermaphrodite. It is concluded that in the Gulf of Elat, *Fromia ghardaqana* belongs to an unbalanced proteroandric hermaphroditic race.

### Zusammenfassung

Mit Hilfe histologischer Schnitte von Gonaden des Seesterns *Fromia ghardaqana* war es möglich, eine gewisse Anzahl von Sexualtypen und ihrem jährlichen Zyklus zu bestimmen. Aktive Männchen werden im Laufe der Zeit aktive Weibchen oder Hermaphroditen, jedoch der Zeitpunkt solcher Umwandlung ist sehr verschieden. Daraus geht hervor dass *Fromia ghardaqana* im Golf von Elat ein « unausgeglichener » proteroandrischer Hermaphrodit ist.

### INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BACCI, G., 1951. — On two sexual races of *Asterina gibbosa* (Penn.). *Experientia*, 7, pp. 31-37.
- BRUSLÉ, J., 1966. — Recherches complémentaires sur la sexualité d'*Asterina gibbosa* P. de Banyuls. *Vie et Milieu*, 18 (1 A), pp. 133-141 (paru en 1967).
- BRUSLÉ, J., 1968. — Nouvelles recherches sur l'hermaphrodisme d'*Asterina gibbosa* de Roscoff. *Cah. Biol. Mar.*, 9, pp. 121-132.
- BRUSLÉ, J., 1969. — Les cycles génitaux d'*Asterina gibbosa*. *Cah. Biol. Mar.*, 10, pp. 271-287.
- COGNETTI, G., 1956. — Autofecondazione in *Asterina*. *Boll. Zool.*, 23, pp. 275-278.
- COGNETTI, G., 1958. — La spermatogenesi secondaria in *Asterina* e la colorazione degli individui proteroginici di *Asterina gibbosa*. *Rend. Accad. Naz. Lincei*, 24, pp. 325-327.
- DELAVAULT, R., 1963. — Recherches expérimentales sur la sexualité des hermaphrodites chez *Asterina gibbosa*. Greffes de glandes génitales. *Arch. Anat. micr. Morph. expér.*, 52, pp. 469-496.
- HAUENSCHILD, C., 1954. — Zur Frage der Geschlechtsbestimmung bei *Asterina gibbosa*. *Zool. Jb.*, 65, pp. 43-53.
- MORTENSEN, TH., 1937. — Contributions to the study of the development and larval forms of Echinoderms (III). *Mém. Acad. Roy. Sc. Lettr. Danemark Copenhague (K. Danske Vidensk. Selsk. Skr.)*, 7, (9, Sc.), n° 1, pp. 1-65.
- MORTENSEN, TH., 1938. — *Idem.* (IV), 7 (9, Sc.), n° 3, pp. 1-59.