

ÉTUDE ULTRASTRUCTURALE DE LA CELLULE DE SERTOLI AU COURS DE LA SPERMIOGÈNESE CHEZ *SCYLIORHINUS CANICULA* L (1)

par

G. Collenot

Université Paris VII, Laboratoire
d'Anatomie Comparée, 2, place Jussieu
75230 Paris Cedex 05

et

D. Damas

Université Pierre et Marie Curie
Laboratoire d'Histologie et Cytologie
des Invertébrés marins, 12, rue Cuvier
75005 Paris

Résumé

Chez *Scylorhinus canicula*, au cours de la spermiogenèse, les éléments germinaux se développent au sein des cellules de Sertoli disposées en cystes clos.

Le cytoplasme sertolien est le siège d'une double synthèse à partir du réticulum endoplasmique et des ribosomes libres. Il élabore le corps problématique ainsi que de nombreuses enclaves de sécrétion disséminées au pôle apical. Les matériaux trophiques essentiellement protéiques accompagnent le sperme dans les voies efférentes.

La cellule de Sertoli participe également à la libération du faisceau de spermatozoïdes.

Introduction

Chez les Chondrichtyens, l'évolution des cellules germinales se fait dans des cystes clos et de manière synchrone pour un cyste donné (Stannius, 1840; Semper, 1875).

Les spermatozoïdes sont implantés dans le cytoplasme des cellules de Sertoli, dérivées des cellules folliculaires entourant les cellules germinales initiales.

Chaque cellule de Sertoli est associée à 64 spermatozoïdes environ. A la fin de la spermiogenèse, ils se groupent en un seul faisceau qui est libéré dans les canalicules efférents, en même temps que la partie apicale du cytoplasme sertolien, où s'est élaboré le corps problématique, décrit par Semper.

En microscopie optique, Mellinger (1965), a précisé, en rapport avec les divers stades de la sperniogenèse, les étapes de la formation du corps problématique dont nous avons démontré la nature protéique (1975).

(1) Avec la collaboration technique de F. Allizard, Technicienne C.N.R.S.

Le but du travail présenté ici est de suivre, en microscopie électronique, l'évolution du cytoplasme sertolien pendant la spermiogénèse, au cours de l'élaboration du corps problématique, et ses rapports avec les éléments germinaux jusqu'à la spermiation. On décrira également les attaches des cellules de Sertoli entre elles et on donnera un essai d'interprétation du mécanisme de la spermiation.

Matériel et techniques

Les animaux adultes provenaient de la Manche occidentale (Station biologique de Roscoff).

Les testicules ont été fixés par perfusion. Les liquides fixateurs utilisés sont de molarité très élevée (1.000 à 1.100 milli-osmoles), le plasma des Sélaçiens étant très concentré en chlorure de sodium et urée. Deux fixateurs ont été utilisés, soit du tampon cacodylate 0,5 M pH 7,4, additionné de 2 p. 100 de glutaraldéhyde (TAAB), 1 p. 1.000 de chlorure de calcium ; soit du tampon cacodylate 0,3 M additionné de 10 p. 100 de saccharose, de 2 p. 100 de glutaraldéhyde et de 1 p. 1.000 de chlorure de calcium. Les testicules ont été perfusés par le fixateur pendant 15 à 20 minutes puis ils ont été débités en petits fragments qui ont été fixés par immersion dans le fixateur pendant 1 heure. Les pièces ont été lavées pendant 30 minutes (ce lavage pouvant être prolongé jusqu'à 12 heures) soit dans du tampon cacodylate 0,5 M, soit dans du tampon cacodylate 0,3 M additionné de 12 p. 100 de saccharose. Elles ont été ensuite post-fixées dans de l'acide osmique à 1 p. 100 dans le tampon initial. Après lavage, les pièces sont déshydratées puis imprégnées et incluses dans de l'araldite ou de l'épon. Les cystes, bien que de petite taille, sont des unités closes difficiles à pénétrer par les résines ; il est nécessaire de prolonger les bains intermédiaires (mélange alcool ou oxyde de propylène-résine) et d'augmenter les temps d'imprégnation dans les résines. Les coupes ultra-fines ont été colorées par la double coloration acétate d'uranyle-citrate de plomb.

RÉSULTATS

Sur une coupe transversale de testicule de Roussette adulte on peut observer tous les stades de la spermatogénèse. Le testicule est formé d'une accumulation de cystes ou ampoules qui constituent les unités structurales où évoluent les cellules germinales. Dans chaque cyste, les éléments évoluent de manière synchrone. Les cystes se forment par prolifération de cellules souches groupées dans une zone de genèse située en position ventrale. Au fur et à mesure du développement, les cystes sont repoussés dorsalement par les cystes nouvellement formés. Parvenus au terme de leur évolution, les cystes atteignent la zone dorsale où les spermatozoïdes sont évacués dans les canalicules efférents et les cystes vidés dégénèrent. Ainsi,

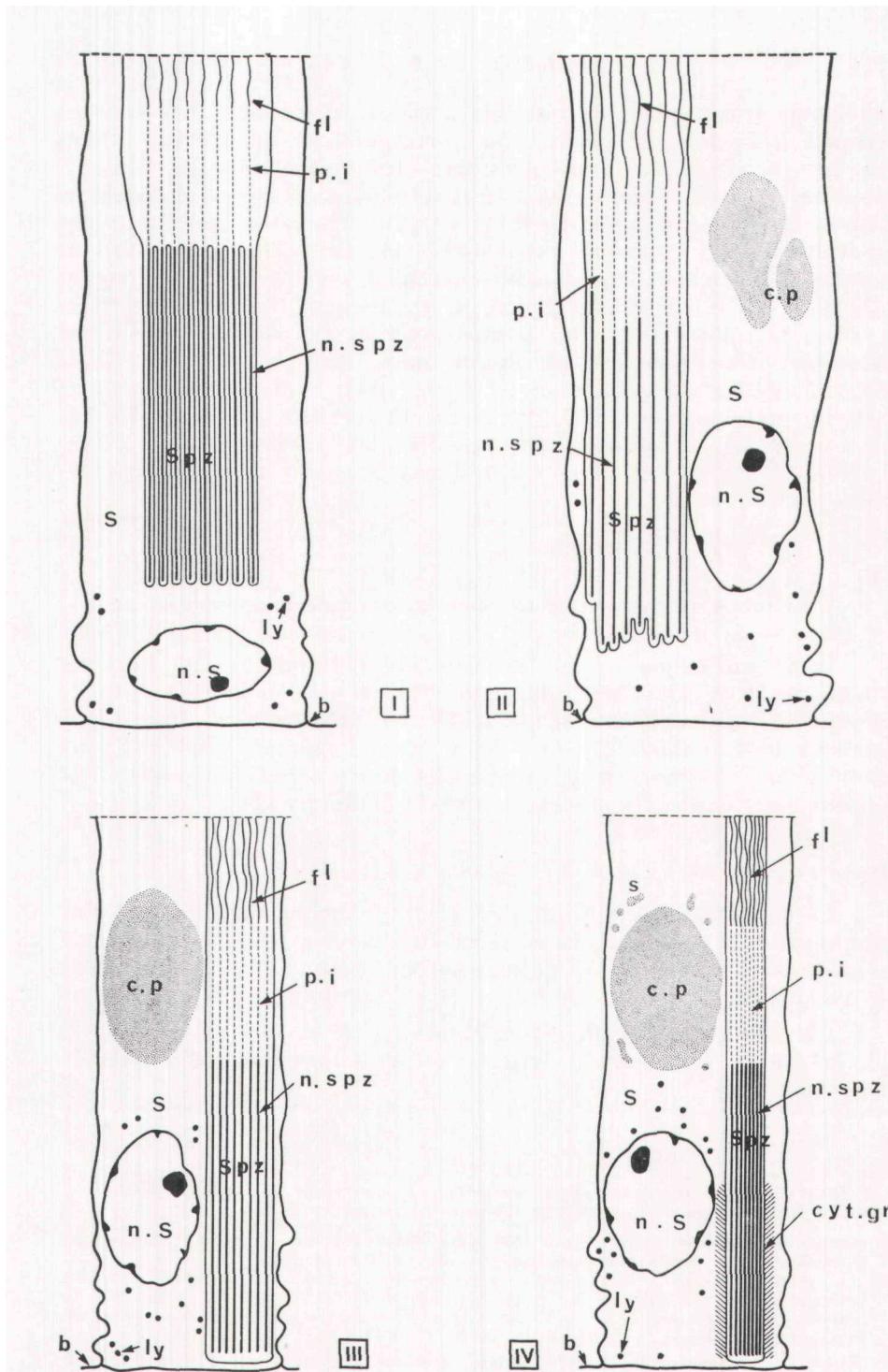


FIG. 1

Evolution du cytoplasme sertolien au cours de la spermiogenèse (étape I à IV) (portion basale seule représentée).

Les spermatozoïdes (spz.) évoluent au sein de la cellule de Sertoli (S) qui élabore, dans son pôle supranucléaire, le corps problématique (c.p.) et une sécrétion (s), à partir du réticulum granulaire. Les lysosomes (ly.) sont de plus en plus nombreux. Noter l'apparition d'une zone de cytoplasme granuleux (cyt. gr.) proche des noyaux spermatiques.

en coupe transversale, le testicule apparaît formé de zones concentriques à la zone de genèse qui correspondent aux divers stades de la spermiogenèse observables dans les cystes les plus dorsaux. Mellinger (1965) a classé les différents stades de la spermatogenèse. Après la fin de la méiose (stade 10) la chromatine nucléaire des spermatides se condense (stades 11 et 12). Au stade 13, les ampoules atteignent leur diamètre maximal, les spermatides à noyau allongé amorcent leur regroupement en faisceau. Durant la spermiogenèse, la cellule de Sertoli a une fonction stéroïdogène liée à un abondant réticulum endoplasmique ainsi qu'à la présence d'une activité A⁵-3β-HSDH (Collenot et Ozon, 1964; Collenot, 1971). Cette activité stéroïdogène, particulièrement importante au stade 13, régresse durant la spermiogenèse, tandis qu'apparaissent et se développent diverses sécrétions parmi lesquelles celle du corps problématique.

I. Évolution du cytoplasme sertolien au cours de la spermiogenèse.

Dans un même cyste, les éléments germinaux sont tous au même stade et sont implantés dans les cellules de Sertoli dont ils dépriment la membrane (Fig. 1, I), les cellules des deux types gardent leur individualité. Ce sont leurs rapports respectifs que nous allons décrire, en y distinguant huit étapes qui recouvrent approximativement les stades 14 à 18 de Mellinger (Fig. 1 et 2).

Étape I (stade 14) (Fig. 1, I ; Planche I, 2).

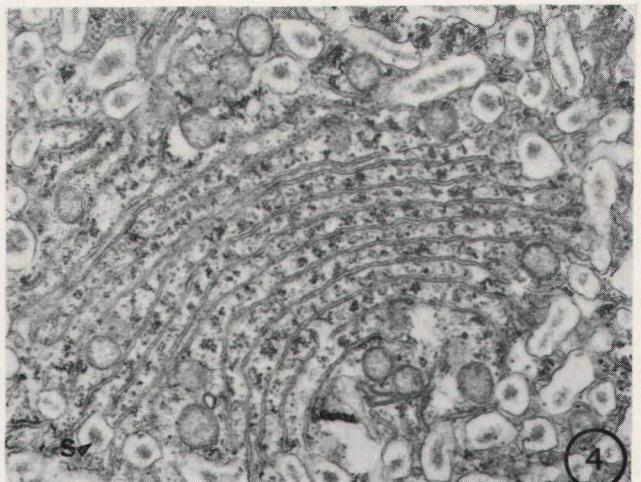
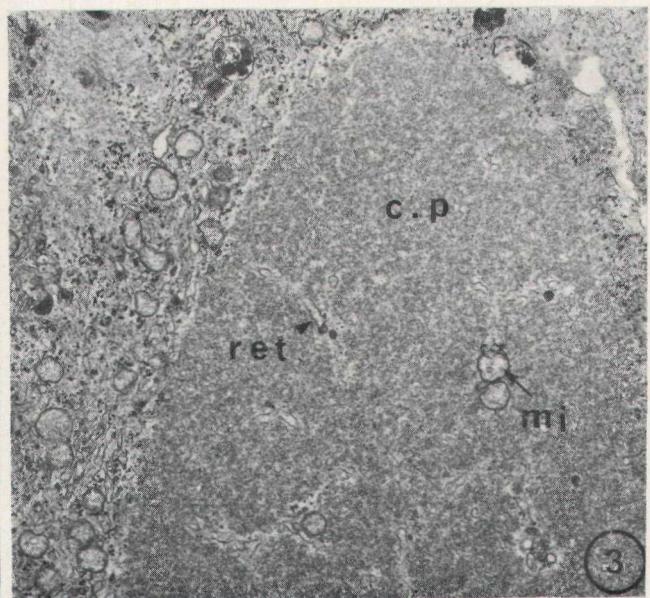
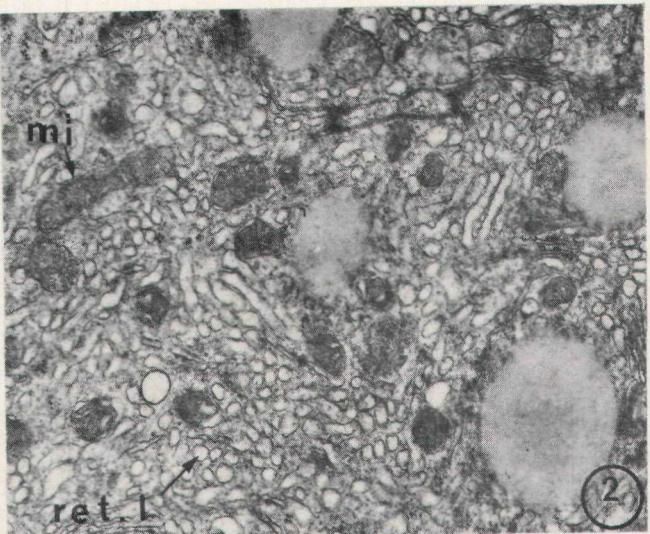
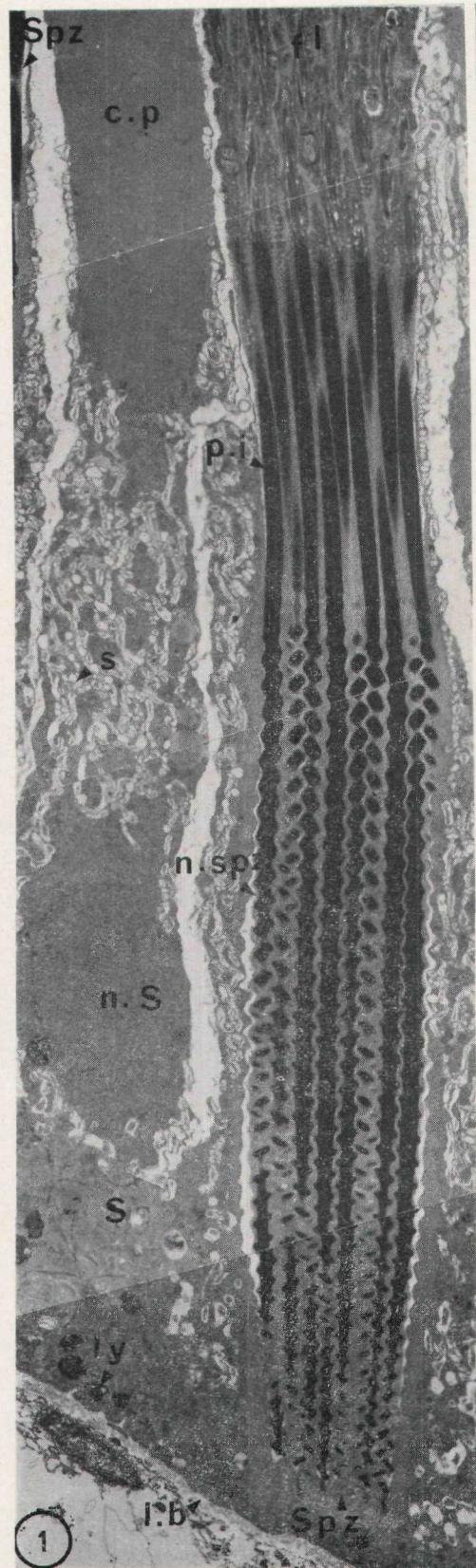
Le diamètre du cyste qui s'est accru jusqu'au stade 13 a atteint son maximum (environ 325 µ). À partir du stade 14, il décroît légèrement durant toute la spermiogenèse, jusqu'à l'évacuation des spermatozoïdes.

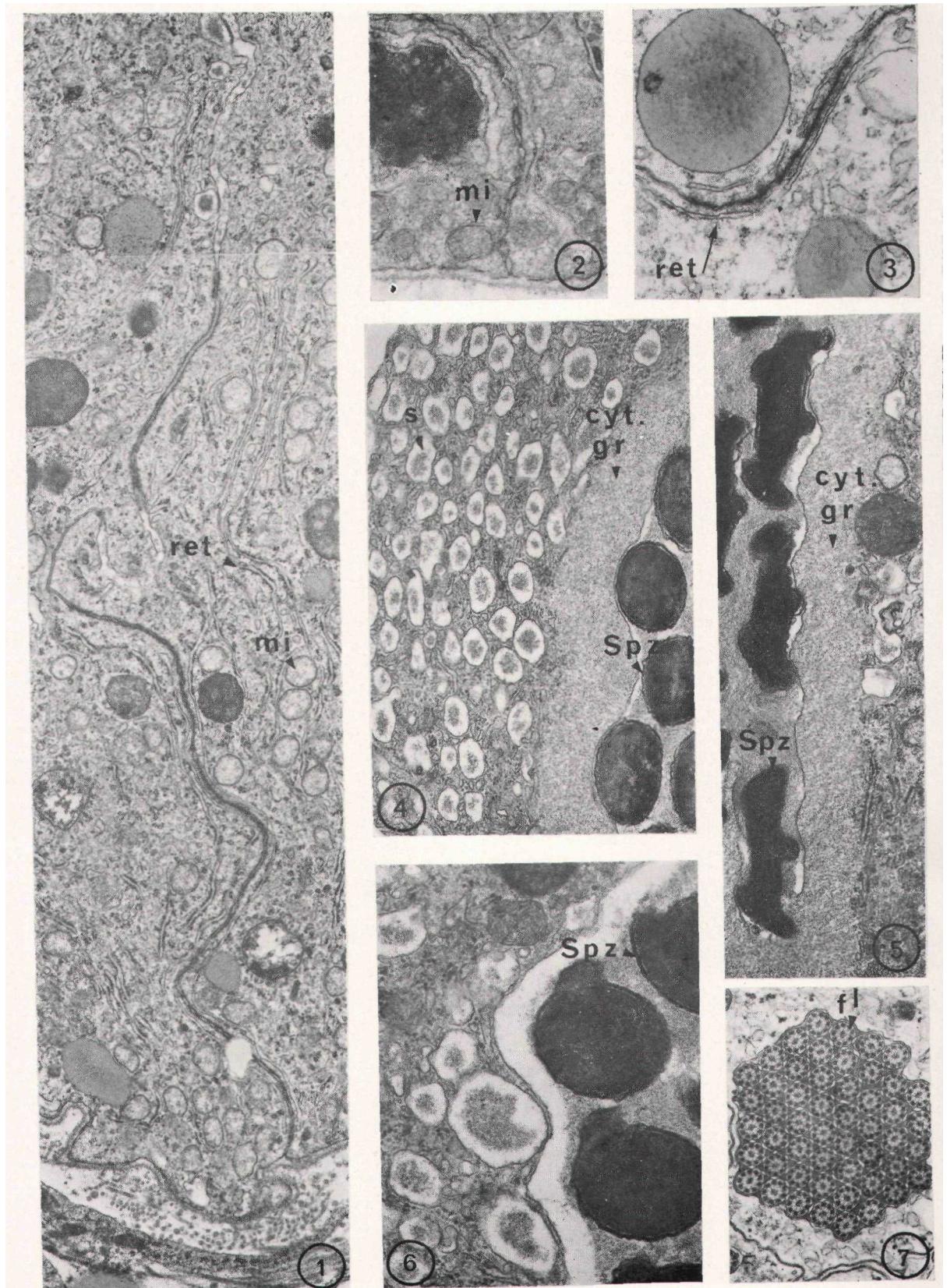
La cellule de Sertoli est prismatique, le noyau est allongé et plaqué contre la basale du cyste. Les spermatozoïdes sont implantés

PLANCHE I

Divers aspects du cytoplasme sertolien au cours de la spermiogenèse chez la Roussette (*Scylorhinus canicula* L.)

1. Coupe équatoriale d'un secteur de cyste montrant un faisceau de spermatozoïdes (Spz.) implantés dans une cellule de Sertoli (S.). La partie basale d'une cellule sertolienne voisine est occupée par un cytoplasme dense et par le noyau (n. S.), la partie apicale comporte le corps problématique (c.p.) entouré par un cytoplasme lacunaire riche en amas de sécrétions (s.) (étape VI, stade 17 c) (x 3.200).
2. Etape I au stade 13. Le cytoplasme sertolien est riche en réticulum lisse (ret. 1) qui est lié à l'activité stéroïdogène de la cellule; les mitochondries (mi.) sont de structure classique (x 14.100).
3. Etape III (stade 16) : à l'intérieur du corps problématique (c.p.) on peut observer des travées de réticulum (ret.) et quelques mitochondries (mi.) sans crêtes; à la périphérie, le cytoplasme comporte un abondant réticulum ainsi que des ribosomes libres et des particules de glycogène (x 9.000).
4. Etape VI (stade 17 c) : dans le cytoplasme apical des cellules de Sertoli, on observe des ribosomes libres et des travées de réticulum dans les dilatations desquelles s'accumule un produit de sécrétion (s.) (x 14.200).





dans le cytoplasme sertolien situé au-dessus du noyau, comme des aiguilles dans une pelote. Le cytoplasme est richement garni de réticulum endoplasmique agranulaire [Planche I, 2 (ret. 1)] caractéristique des cellules stéroïdogènes (Collenot et Ozon, 1964 ; Collenot, 1971). Les mitochondries allongées, de structure classique (mi.), garnies de crêtes lamellaires, sont présentes dans tout le péri-caryon mais un certain nombre d'entre elles sont étroitement appliquées contre le noyau. Les cellules de Sertoli sont unies entre elles par des membranes latérales rectilignes à l'apex et engrenées vers la base. Nous décrirons plus en détail ces jonctions intercellulaires.

Étape II (stade 15) (Fig. 1, II)

Le noyau sertolien s'arrondit progressivement et remonte latéralement le long des spermatozoïdes. Les travées cytoplasmiques qui les séparaient au stade précédent sont réduites à des invaginations entre les parties proximales des spermatozoïdes. Ces derniers amorcent un regroupement en faisceau et se rapprochent de la région basale. Le cytoplasme présente toujours un abondant réticulum agranulaire associé à de nombreux ribosomes libres ; on peut y observer également des nappes de réticulum granulaire. Ces structures sont liées à l'existence d'une synthèse protéique qui correspond à l'élaboration d'enclaves de sécrétion dépourvues de membrane constituant les éléments précurseurs du corps problématique qui se fait au pôle supranucléaire. L'étude histochimique du corps problématique (Collenot et Damas, 1975) a montré qu'il s'agit d'une sécrétion de nature protéique. Quelques lysosomes apparaissent au pôle basai de la cellule. Les mitochondries perdent leurs crêtes et s'arrondissent.

Étape III (stade 16) (Fig. 1, III ; Planche I, 3 et 4 et Planche II, 1)

Tandis que le diamètre des cystes décroît, le noyau sertolien arrondi diminue de volume. Les spermatozoïdes apparaissent groupés

PLANCHE II

Relation des cellules de Sertoli entre elles et des cellules de Sertoli avec les cellules germinales chez la Roussette (*Scylorhinus canicula* L.).

Jonctions latérales entre deux cellules de Sertoli :

1. Dans la région apicale, les 2 plasmalemme sont accolés ; dans la région basale il s'agit de jonctions de type « gap ». On observe également des mitochondries sans crêtes (mi.) (étape III) (x 14.200).
2. Fort grossissement d'une jonction de type « gap » (étape III) (x 16.200).
3. Les citerne du réticulum (ret.) sont disposées parallèlement aux plasmalemme accolés (étape III) (x 22.000).

Relations entre les cellules de Sertoli et les spermatozoïdes :

- 4, 5 et 6. En bordure du faisceau de spermatozoïdes (Spz.) agglutinés par un ciment fibrillaire, coupé transversalement (4) et longitudinalement (5) (étape V), la cellule de Sertoli présente un cytoplasme granuleux (cyt. gr.) qui disparaît ultérieurement (6) (étape VII), facilitant ainsi la déhiscence du faisceau de spermatozoïdes (4 : x 22.000, 5 : x 18.200, 6 : x 30.000).
7. Au niveau des flagelles (fl.) il n'y a pas de cytoplasme granuleux ; les flagelles sont comprimés et adoptent un arrangement géométrique (étape V) (x 18.200).

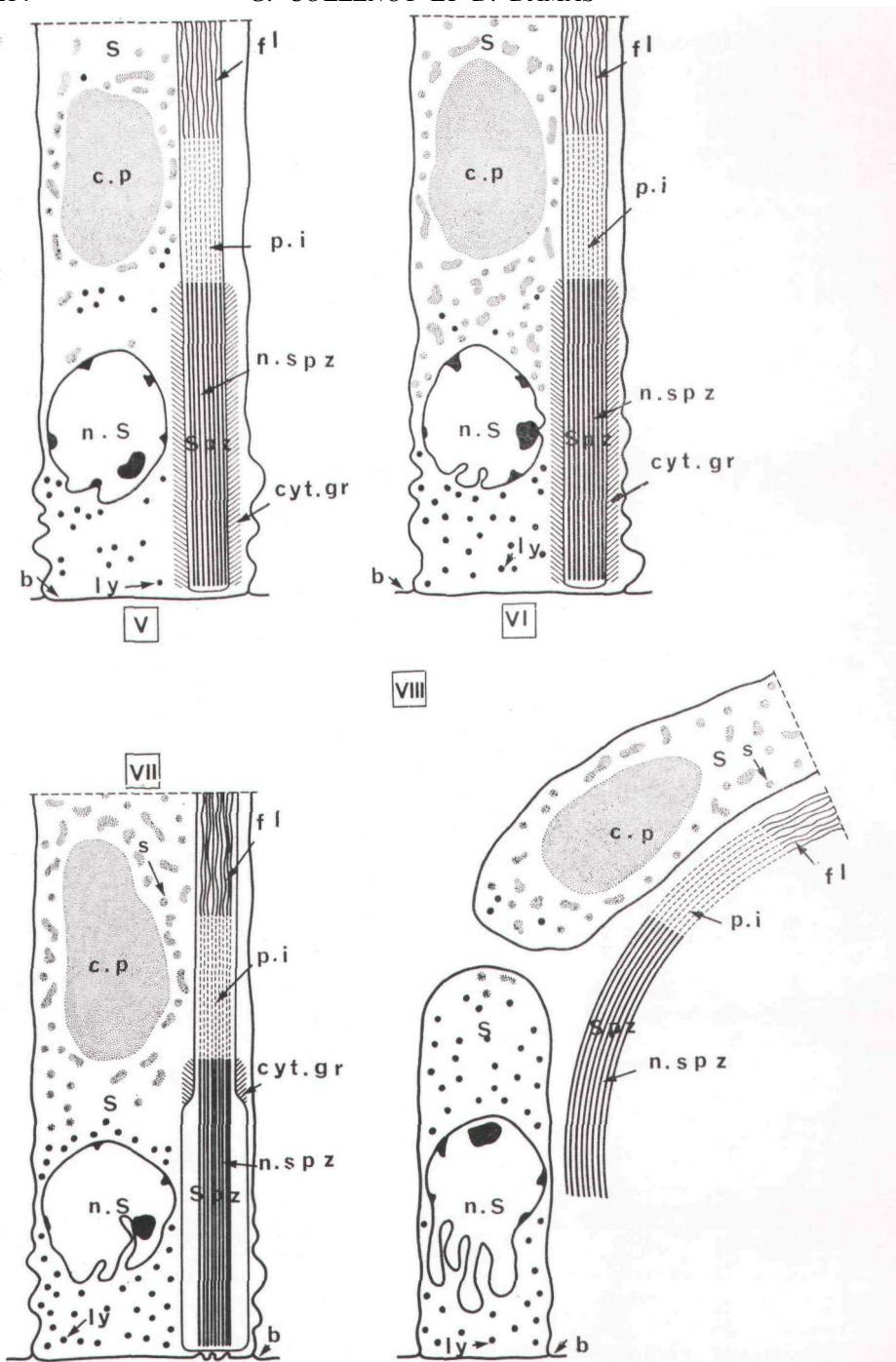


FIG. 2

Evolution du cytoplasme sertolien au cours de la spermiogénèse (étape V à VIII) (portion basale seule représentée.)

Le cytoplasme sertolien est envahi par les sécrétions (c.p. et s.). La zone de cytoplasme granuleux (cyt. gr.) s'étend puis s'efface avant la spermiation. Le pôle apical se sépare du pôle basai qui s'autolyse grâce aux nombreux lysosomes (ly.).

en faisceau, serrés les uns contre les autres, très proches de la basale.

Au pôle supra-nucléaire, des enclaves de sécrétion dépourvues de membrane apparaissent au niveau de nappes de réticulum associé à de nombreux ribosomes libres (Planche II, 1) (Planche I, 4). Celles-ci fusionnent pour former une masse unique volumineuse (8 à 10 μ de diamètre) (Planche I, 3), le corps problématique. On peut y retrouver des plages de réticulum ainsi que des mitochondries englobées au cours de la fusion (Planche I, 3) des diverses enclaves que Mellinger (1965) a appelées les « grains précurseurs ».

Au voisinage du corps problématique, il apparaît des structures concentriques de dégénérescence ; ce sont des images myéliniques. Au pôle basai de la cellule, le nombre des lysosomes augmente ; le phénomène se poursuivra jusqu'à la fin de la spermiogenèse; cette observation est en accord avec la présence de phosphatases acides mises en évidence au cours de l'étude histochimique (Collenot et Damas, 1975).

Étape IV (stade 17 a) (Fig. 1, IV)

Le diamètre du faisceau de spermatozoïdes diminue, ceux-ci sont étroitement accolés les uns aux autres et on peut observer entre eux un ciment d'aspect fibrillaire. Au pôle basai, à la hauteur des noyaux, le cytoplasme sertolien apparaît dépourvu d'organites ; il forme une zone granuleuse homogène. Seuls les spermatozoïdes périphériques sont en contact avec le cytoplasme sertolien. Au pôle apical, au voisinage du corps problématique, les citernes du réticulum se gonflent et stockent une substance opaque aux électrons.

Étape V (stade 17 b) (Fig. 2, V ; Planche II, 4 et 7)

Les citernes du réticulum endoplasmique deviennent plus abondantes et envahissent tout le cytoplasme jusqu'au noyau (Planche II, 4). Simultanément, la zone cytoplasmique granuleuse (cyt. gr.), bordant les spermatozoïdes, atteint son maximum, elle borde sur toute leur longueur les têtes des spermatozoïdes. Le faisceau a alors son diamètre minimal ; la compression des diverses unités se traduit au niveau des flagelles, en coupe transversale, par un arrangement géométrique d'aspect régulier (Planche II, 7).

Étape VI (stade 17 c) (Fig. 2, VI ; Planche I, 1 et 4)

Tout le cytoplasme sertolien est envahi par les sécrétions du réticulum (Planche I, 1) et acquiert un aspect en dentelle ; au milieu flotte le corps problématique (c.p.). Des nappes d'ergatoplasme sont encore visibles (Planche I, 4). Le noyau présente des indentations très développées qui s'enfoncent en direction de la basale limitant le cyste.

Étape VII (stade 17 d) (Fig. 2, VII, Planche II, 6)

Durant cette phase, on assiste à l'effacement progressif de la zone de cytoplasme granuleux bordant les spermatozoïdes. Cette fonte cytoplasmique est à l'origine d'un décollement séparant les

spermatozoïdes du cytoplasme sertolien (Planche II, 6) : c'est l'amorce de la déhiscence du faisceau. A ce stade final, les parties proximales des spermatozoïdes, comme les indentations du noyau, apparaissent très pioches de la basale ; une étude ultérieure sur coupes séries permettra de préciser les rapports entre ces structures.

Étape VIII (stade 18) (Fig. 2, VIII)

Le cytoplasme sertolien se sépare en deux parties. Le pôle apical, incluant le corps problématique et les grains de sécrétion, est éliminé dans les voies efférentes avec le faisceau de spermatozoïdes ; ceux-ci restent unis en faisceau grâce au ciment d'aspect fibrillaire. Le pôle basai résiduel n'est plus constitué que par le noyau très lobé entouré d'un cytoplasme très riche en lysosomes.

Il faut noter que, durant les dernières phases de la spermio-génèse, on peut observer des plages isolées de réticulum agranulaire liées à l'activité stéroïdogène qui, bien que plus réduite, persiste encore.

II. Relations des cellules de Sertoli entre elles.

Dans la zone apicale, destinée comme nous l'avons vu à se libérer, au moment de la spermiation, les cellules voisines s'accroissent simplement par leurs plasmalemnes (Planche II, 1).

Au contraire, dans la zone basale, elles sont associées plus intimement ; on peut y observer des jonctions analogues à celles décrites par Fawcet et coll., 1970, chez le Rat. Ces jonctions sont renforcées de place en place par des filaments transversaux comme chez les Batraciens (Burgos et Vitale-Calpe, 1967) et par une fusion des membranes à des espaces plus ou moins réguliers (Planche II, 2). De plus, on assiste souvent à ce niveau à une orientation privilégiée du réticulum par rapport aux membranes ; il peut leur être parallèle (Planche II, 3, ret.), ceci rappelant les observations de Gilula et coll. (1976) dans les cellules de Sertoli du Rat.

DISCUSSION

Nous tiendrons compte de deux aspects particuliers de la spermogénèse de la Roussette : d'une part, l'activité des cellules de Sertoli, d'autre part, la spermiation.

I. Rôle sécrétoire des cellules de Sertoli et implication dans la survie du sperme.

Elément de soutien et de maturation des spermatozoïdes en évolution, la cellule de Sertoli de la Roussette possède une activité sécrétoire originale. Durant la spermogénèse, le cytoplasme sertolien est le siège d'une activité stéroïdogène intense, plus importante au

début de la spermiogenèse (Collenot et Ozon, 1964). La cellule de Sertoli acquiert, en outre, un potentiel de synthèse protéique qui s'effectue principalement au pôle supra-nucléaire. A partir du réticulum endoplasmique, se mettent en place, d'une part un volumineux corps problématique, d'autre part, une sécrétion disséminée dans les nombreuses cavités réticulaires dilatées. Sur le plan morphologique, cela évoque le développement intense que subit le réticulum endoplasmique sertolien chez le Crapaud (Burgos et Vitale-Calpe, 1967) sous l'influence de la gonadotrophine, et celui plus modeste décrit par Brokelman (1964) chez la Grenouille.

Sur le plan histochimique, le corps problématique est de nature protéique (Collenot et Damas, 1975). Selon Mellinger (1965), le cytoplasme apical est colorable par le bleu alcian, ce qui permettrait de conclure à l'accumulation d'une glycoprotéine acide. Les résultats que nous avons obtenus en histochimie classique ne nous permettent pas de conclure. Les recherches plus approfondies pour élucider ce problème seront exposées ultérieurement.

Mancini et Burgos (1948) ont observé un taux important de mucoprotéines chez *Bufo* en fin de spermiogenèse. Chez la Roussette, à ce stade, le cytoplasme sertolien apparaît formé de deux régions d'aspect différent : le cytoplasme basai entourant le noyau, riche en lysosomes (Planche I, 1) qui correspondent vraisemblablement aux grains basaux décrits par Mellinger et le cytoplasme apical comportant le corps problématique ainsi que les grains de sécrétion dispersés dans les cavités dilatées du réticulum. Ces diverses sécrétions sont évacuées avec le faisceau de spermatozoïdes, en même temps que l'ensemble du cytoplasme apical.

Le sperme des Sélaciens comporte divers stéroïdes (Simpson et coll., 1963) et une activité $A^5\beta\text{-HSDH}$ liée à une enzyme microsomale. Cela peut s'expliquer par le fait qu'une partie du cytoplasme sertolien est expulsée avec chaque faisceau de spermatozoïdes.

Le corps problématique peut être observé dans les conduits epididymaires (Stephan 1902 ; Mellinger 1965) ; il se désagrége dans les canaux efférents. Le sperme des Sélaciens assure une longue survie aux spermatozoïdes qui peuvent rester vivants un an environ dans les voies génitales femelles. Des femelles peuvent pondre des œufs fécondés un an après avoir été séparées des mâles. On peut considérer que chez les Sélaciens les cellules de Sertoli sont des cellules apocrines et qu'elles participent directement et pour une part importante à l'apport d'éléments impliqués dans la survie des spermatozoïdes et que les diverses sécrétions protéiques apportées par le cytoplasme apical jouent un rôle dans ce domaine. Stephan (1902) a insisté sur le caractère « nourricier » des cellules de Sertoli chez les Sélaciens.

II. Rôle des cellules de Sertoli dans la déhiscence des faisceaux de spermatozoïdes.

Chez la Roussette, deux aspects morphologiques importants caractérisent la fin de la spermiogenèse : d'une part, la diminution importante de la taille des cystes — le diamètre passe de 320 μ

environ au stade 13 à 245 µ en fin de spermiogenèse (Mellinger, 1965) — d'autre part, l'apparition d'une différence de constitution entre le cytoplasme basai riche en lysosomes et le pôle apical envahi par des sécrétions très abondantes, corps problématique et vésicules réticulaires.

Les spermatozoïdes sont, tout au long de la spermiogenèse, implantés dans le cytoplasme sertolien. D'abord dispersés, ils se groupent en faisceaux qui comportent environ 60 unités — en théorie chaque faisceau devrait comporter 64 spermatozoïdes mais un certain nombre d'éléments germinaux dégénèrent au cours de la spermatogenèse. Les plasmalemmes germinaux et sertoliens sont accolés ; il ne semble pas exister de structures équivalentes aux ramifications sertoliennes en crampons décrites par Fouquet (1972 ; 1974) chez le Hamster, ou de complexes tubulo-bulbaires d'ancre observés chez le Rat par Russel et Clermont (1976). Chez la Roussette, il existe des relations souples de voisinage semblables à celles observées chez l'Homme par Bawa (1963) ou chez *Bufo* par Burgos et Vitale-Calpe (1967). Lorsque la zone de cytoplasme granuleux bordant le faisceau de spermatozoïdes s'efface, celui-ci, décollé du cytoplasme sertolien, est libéré dans la partie basale et est expulsé avec la partie apicale du cytoplasme dont il reste solidaire. Ainsi reste en place dans le cyste le noyau entouré de cytoplasme basai. En microscopie photonique, Mellinger (1965) a observé que le noyau semble s'insérer sur la basale par un prolongement qu'il désigne sous le nom de « suspenseur nucléaire ». En microscopie électronique, on observe que le noyau émet des prolongements en direction de la membrane mais nous n'avons pas observé de contact entre ces digitations et la basale du cyste.

La condensation du cytoplasme qui entraîne la diminution de la taille des cystes, peut être liée à la présence des lysosomes qui seraient à l'origine de la dégradation des inclusions protéiques.

Ce type d'expulsion des spermatozoïdes chez la Roussette diffère de celui qu'ont observé Vitale-Calpe et Burgos (1970) chez le Hamster. Selon ces auteurs, la libération des spermatozoïdes serait provoquée par une turgescence brutale des cellules de Sertoli, stimulée par l'hormone gonadotrope. Selon Fawcett (1975), par contre, chez d'autres espèces, il n'y a ni turgescence ni rupture des cellules de Sertoli.

Chez la Roussette, l'ensemble des mécanismes qui permettent l'expulsion du faisceau de spermatozoïdes en même temps qu'une partie du cytoplasme sertolien particulièrement riche en sécrétion, confère à cette spermiogenèse un caractère original.

Summary

In *Scyliorhinus canicula*, during spermiogenesis, the spermatozoa get developed amidst Sertoli cells, disposed in closed cysts. The sertolian cytoplasm is the site of double synthesis issued from endoplasmic reticulum and free ribosomes. It elaborates the problematic body and numerous secretory granules scattered at the apical pole of the cell. These essentially proteinaceous nutritive materials are excreted within the semen. The Sertoli cells take also part in the discharge of the bundle of spermatozoa.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BAWA, S.R., 1963. — Fine structure of the Sertoli cells of the human testis. *J. Ultrastr. Res.*, 9, pp. 459-474.
- BROKELMANN, J., 1964. — Über die stütz-und Zwischenzellen des froschhoden während des spermatogenetischen Zuklus. *Z. Zellforsch.*, 64, pp. 429-461.
- BURGOS, M.H. et VITALE-CALPE, R., 1967. — The fine structure of the Sertoli cell-spermatozoan relationship in the Toad. *J. Ultrastr. Res.*, 19, pp. 221-237.
- COLLENOT, G., 1971. — Structure et activité endocrine du testicule de *Scyliorhinus canicula* L. depuis l'élosion jusqu'à l'état adulte. *Thèse D. ès Sciences, Paris, Université Paris VI.*
- COLLENOT, G. et DAMAS, D., 1975. — Mise en évidence de la nature protéique de corps énigmatiques présents dans le testicule de *Scyliorhinus canicula* L. (Elasmobranche). *Cah. Biol. Mar.*, 16, pp. 39-46.
- COLLENOT, G. et OZON, H., 1964. — Mise en évidence biochimique et histochimique d'une $\Delta 5 - 3 \beta$ - hydroxystéroïde - déshydrogénase dans le testicule de *Scyliorhinus canicula*. *L. Bull. Soc. Biol. Paris*, 89, pp. 577-587.
- FAWCETT, D.W., 1975. — The ultrastructure and functions of the Sertoli cell. In "Handbook of Physiology", vol. 5, sect. 7 : Endocrinology, pp. 21-55. Physiological Society, Washington.
- FAWCETT, D.W., LEAR, L. and HEIGER, P.N., 1970. — Electron microscopic observations of the structural components of the blood testis barrier. *J. Reprod. Fertil.*, suppl. 10, pp. 105-122.
- FOUQUET, J.P., 1972. — Le mécanisme de la spermiation chez le hamster : signification des relations entre cellules de Sertoli et spermatides. *C.R. Acad. Sc. Paris*, D, 275, pp. 2025-2028.
- FOUQUET, J.P., 1974. — La spermiation et la formation des corps résiduels chez le hamster : rôle des cellules de Sertoli. *J. Microsc.*, 19, pp. 161-168.
- FRATINI, L., 1953. — Osservazioni sulla spermatogenesi di *Scyliorhinus canicula*. *Pubbl. staz. zool. Napoli*, 24, pp. 201-216.
- GILULA, N.B., FAWCETT, D.W. and AOKI, A., 1976. — The Sertoli cell occluding functions and gap junctions in mature and developing mammalian testis. *Develop. Biol.*, 50, pp. 142-168.
- MANCINI, R.E. et BURGOS, M.H., 1948. — Mucopolisacaridos en la espermatogenesis del sapo. *Rev. Soc. Argentina de Biol.*, 24, p. 318.
- MELLINGER, J., 1965. — Stades de la spermatogenèse chez *Scyliorhinus canicula* L. : description, données histochimiques, variations normales et expérimentales. *Z. Zellforsch.*, 67, pp. 653-673.
- RUSSEL, L. et CLERMONT, Y., 1976. — Anchoring device between Sertoli cells and late spermatids in Rat seminiferous tubules. *Anat. Rec.*, 185, pp. 259-278.
- SEMPER, C., 1875. — Das urogenitalsystem der plagiostomen und seine Bedeutung für das der übrigen Wirbelthiere. *Arb. Zool. Zoot. Inst. Würzburg*, 2, pp. 195-509.
- SIMPSON, T.H., WRIGHT, R.S. et HUNT, S.U., 1963. — Steroids of the semen of Elasmobranch fish. *J. Endocrin.*, 27, pp. 131-132.
- STANNIUS, H., 1840. — Über die männlichen Geschlechts theile der Rochen und Haien. *Arch. Anat. Physiol. wiss. Med.*, pp. 41-43.
- STEPHAN, P., 1902. — Sur le développement de la cellule de Sertoli chez les Sélaciens. *C.R. Soc. Biol. Paris*, 54, pp. 773-775.
- STANLEY, H.P., 1971. — Fine structure of spermiogenesis in the Elasmobranch fish *Squalus suckleyi*. *J. Ultr. Res.*, 36, pp. 103-118.
- VITALE-CALPE, R. et BURGOS, M.H., 1970. — The mechanism of spermiation in the hamster. I. Ultrastructure of spontaneous spermiation. *J. Ultr. Res.*, 31, pp. 381-393.