

NOUVELLES RECHERCHES SUR L'HERMAPHRODISME D'*ASTERINA GIBBOSA* DE ROSCOFF.

par

J. Bruslé

Laboratoire de Biologie cellulaire, Orléans et laboratoire de Biologie animale, Faculté des Sciences Orsay.

Résumé

L'observation histologique et cytologique de glandes génitales prélevées chez des animaux de toutes tailles, au cours des différents mois de l'année, a permis d'analyser le cycle sexuel des *Asterina gibbosa* de Roscoff et de préciser la race à laquelle elles appartiennent.

Les divers aspects des gonades ont été décrits. On distingue ainsi : les gonades indifférenciées, celles qui présentent une activité spermatogénétique saisonnière (spermatogenèse primaire ou majeure, spermatogenèse et ovogenèse simultanées et spermatogenèse secondaire non strictement résurgente) et celles qui présentent une activité ovogénétique prolongée. Leur étude montre l'existence de cas de *protérandrie* et de *protérogynie*.

La race sexuelle de Roscoff est donc « non équilibrée » ; elle est caractérisée par l'influence la plus souvent dominante de l'activité ovogénétique.

Introduction

L'activité génitale de l'Etoile de mer hermaphrodite *Asterina gibbosa* a été étudiée dans diverses localités de l'Europe occidentale : Plymouth (Bacci, 1949), Dinard (Delavault, 1959 ; 1960 a, b), Roscoff (Cuénot, 1898 ; Neefs, 1958) et méridionale : Banyuls (Cuénot, 1898 ; Delavault, 1960 c ; Bruslé, 1966 a), Naples (Bacci, 1951). L'existence de « races sexuelles géographiques » (Bacci, 1951) était ainsi précisée.

Dans le cadre de mes recherches expérimentales relatives aux mécanismes de la différenciation sexuelle chez cet hermaphrodite, j'ai précisé le cycle génital des animaux de Banyuls (Bruslé, 1966 a) qui répondent à la définition de « race équilibrée » telle que l'a proposée Bacci (1951).

Il était intéressant d'effectuer une comparaison précise avec la race de Roscoff que Cuénot (1898) puis Neefs (1958) avaient présentée comme caractérisée par un « hermaphrodisme irrégulier », c'est-à-dire du type « non équilibré » suivant la définition de Bacci (1951).

Matériel et techniques

J'ai procédé mensuellement au prélèvement des gonades sur des animaux provenant soit directement de Roscoff (1), soit d'élevages suivis au laboratoire. Ce processus a été exposé dans l'article relatif au cycle sexuel des *Asterina gibbosa* de Banyuls (Bruslé, 1966 a).

Au total, 680 gonades ont été étudiées, du point de vue cytologique, d'octobre 1964 à juin 1967.

OBSERVATIONS

Je préciserai tout d'abord que mes relevés sont effectués en fonction, d'une part de la date de prélèvement des gonades et d'autre part de la taille de l'animal ; celle-ci est exprimée en mm par le rayon R entre la pointe du bras et le centre de la face orale.

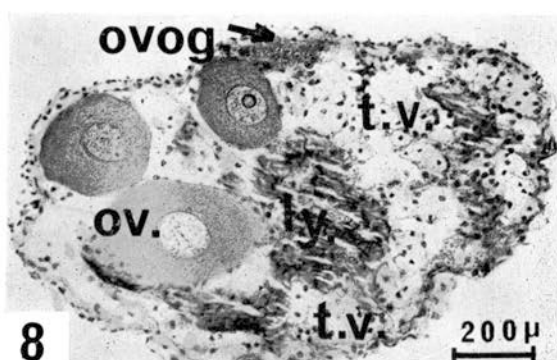
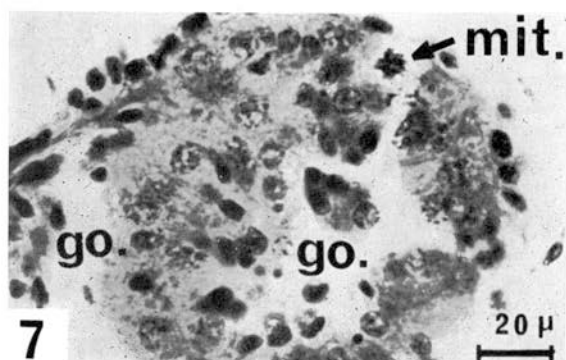
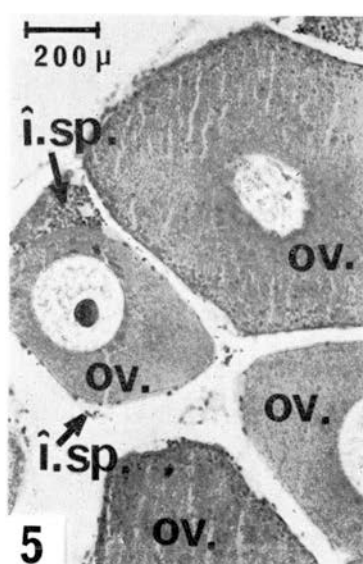
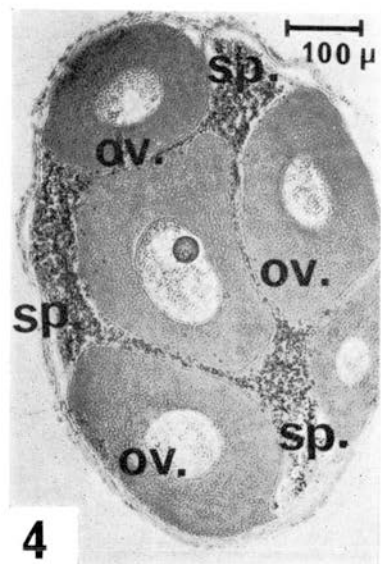
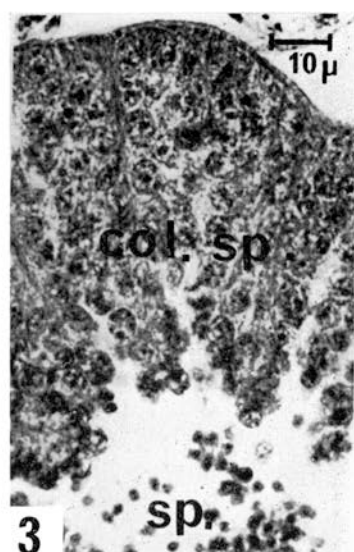
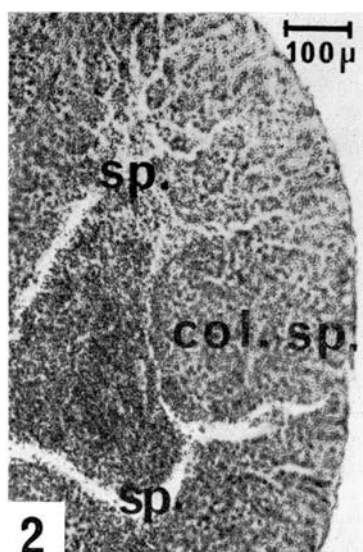
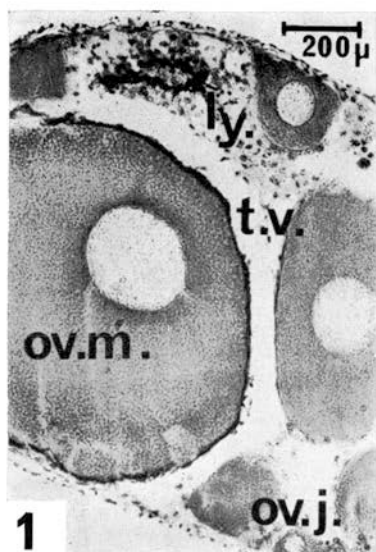
Il convient d'insister sur la difficulté qu'on éprouve à traduire en « âge » ces mesures. En effet, en dépit des travaux de Bacci (1951), Bougis (1951) et Delavault (1961), des incertitudes importantes empêchent toute interprétation précise en ce sens. Bougis en particulier a insisté sur les fluctuations assez considérables des conditions écologiques de la zone littorale où vivent ces animaux ; ces variations entraînent des inégalités dans les périodes de ponte et dans la croissance des individus, telles qu'aucune loi de croissance ne peut être actuellement dégagée. D'autre part, Delavault (1961), étudiant ce problème en élevage, a émis l'idée de l'éventualité d'une croissance différentielle suivant les localités.

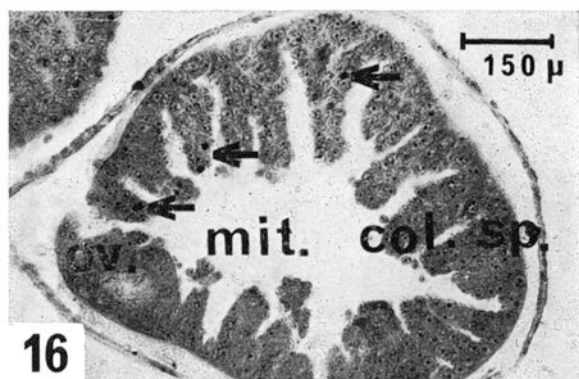
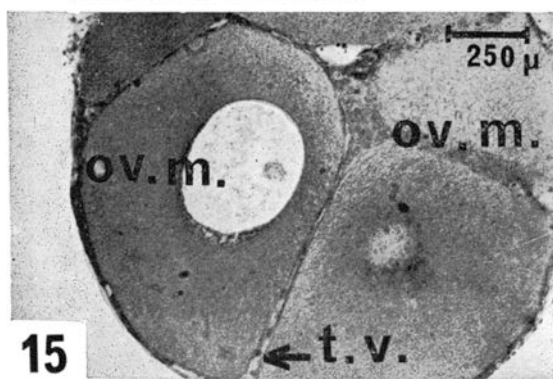
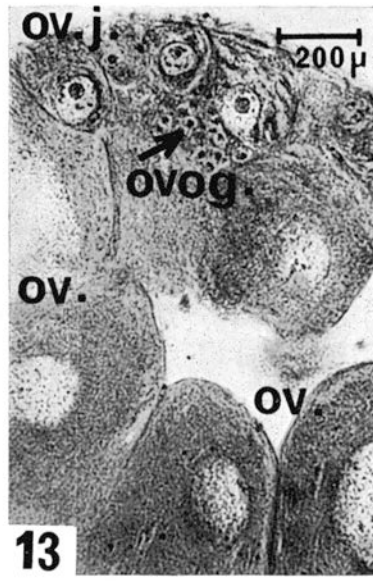
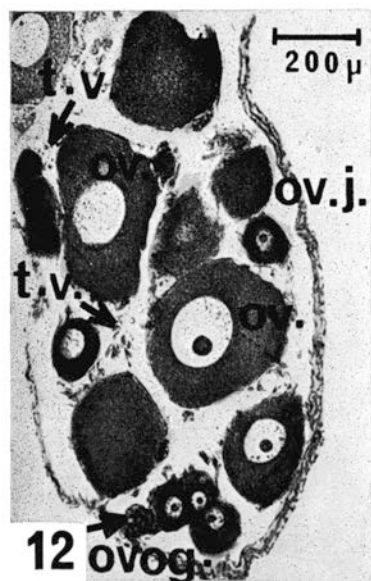
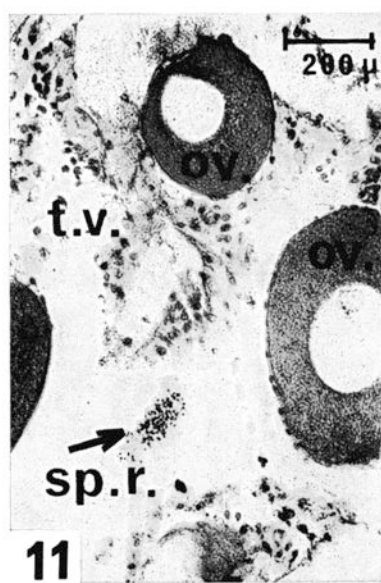
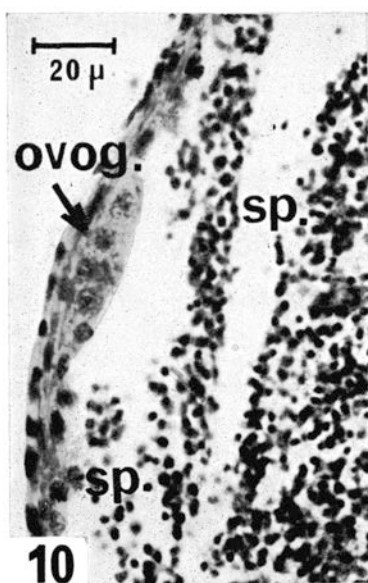
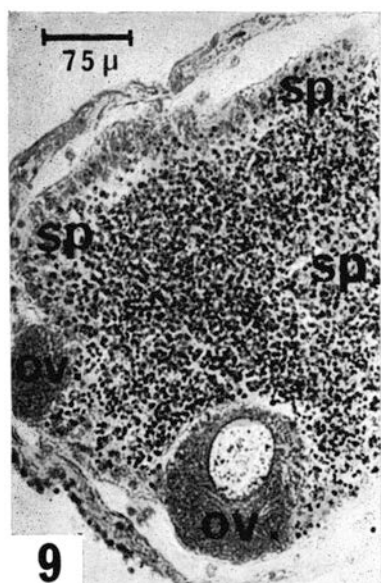
On peut cependant penser que tel animal dont la taille est inférieure à tel autre est plus jeune que ce dernier.

(1) Je remercie vivement M. le Professeur G. Teissier ainsi que le personnel du Laboratoire Lacaze-Duthiers pour les multiples pêches et expéditions d'animaux vivants m'ayant permis cette étude.

PLANCHE I

1. *Gonade femelle* : gros ovocytes mûrs (ov. m.), ovocyte lysé (ly.), tissu vésiculeux (t.v.) et jeunes ovocytes (ov.j.).
2. *Gonade mâle* (« spermatogenèse primaire ») : colonnettes spermatiques (col. sp.), spermatides et spermatozoïdes (sp.) dans la lumière.
3. Id., détail de colonnettes spermatiques.
4. *Gonade hermaphrodite* (« spermatogenèse et ovogenèse simultanées ») : ovocytes (ov.) et spermatozoïdes (sp.) coexistent.
5. *Gonade hermaphrodite* (« spermatogenèse secondaire ») : îlots spermatogénétiques (l.sp.) entre les ovocytes (ov.).
6. *Gonade jeune indifférenciée* : nombreuses gonies (go.) et très jeune ovocyte (ov.j.).
7. Id., gonies et mitose goniale (mit.).
8. *Gonade femelle après la ponte* : extension du tissu vésiculeux (t.v.), destruction par lyse des ovocytes non émis (ly), persistance de jeunes ovocytes (ov.) et d'îlots d'ovogonies (ovog.).





Cela posé, voici les aspects génitaux des individus tels qu'ils sont observés cytologiquement au cours des différents mois de l'année :

Janvier

La plupart des gonades, même celles d'animaux relativement jeunes ($R = 6, 7$ ou 8 mm) sont formées d'acini de couleur orange vif et contiennent de nombreux gros ovocytes ayant terminé leur vitellogénèse ; ceux-ci sont en tous points comparables à ceux qui seront pondus 3 mois plus tard et peuvent être considérés comme « mûrs ». Un certain nombre d'entre eux, lysés, dégénèrent et le tissu vésiculeux qui résorbe les matériaux de dégradation (Giard, 1877 ; Delavault et Cognetti, 1958 ; Delavault, 1962) y est visible, accompagné à la périphérie de jeunes ovocytes en début d'activité vitellogénétique (Planche I, 1).

Certains individus manifestent une activité spermatogénétique. Chez eux, les gonades constituées d'acini de couleur blanche, comportent en effet sur toute leur périphérie des colonnettes spermatiques où l'on observe de nombreuses divisions mitotiques et méiotiques ; les spermatides et les spermatozoïdes s'accumulent dans la lumière centrale de chaque acinus (Planche I, 2 et 3). Il faut signaler que, dans quelques cas, de jeunes ovocytes sont visibles à la base des colonnettes spermatiques, leur croissance paraissant ralentie. Chez un individu cependant ($R = 11$ mm) on ne décèle aucun ovocyte et aucune ovogonie.

Dans d'autres cas, quelle que soit la taille de l'animal, les ovocytes qui coexistent avec les colonnettes spermatiques sont plus gros ; leur activité vitellogénétique se traduit par des zones basophiles riches en A.R.N. et les spermatozoïdes sont refoulés entre ces ovocytes, dans la lumière gonadique (Planche I, 4).

Enfin, dans 16 gonades sur 43, alors que les acini sont gonflés par des ovocytes mûrs de couleur orange vif, des cellules mâles groupées en îlots souvent périphériques, et non organisées en colonnettes spermatiques, subissent la méiose et évoluent en spermatozoïdes (Planche I, 5).

PLANCHE II

9. *Gonade mâle à maturité* : fin des colonnettes spermatiques ; spermatozoïdes (sp.) occupant la lumière. Les ovocytes (ov.) présents ne montrent aucune croissance notable.
10. Id., détail de la périphérie de cette gonade : plus de colonnette spermatique, mais îlot d'ovogonies (ovog.) et spermatozoïdes (sp.) nombreux.
11. *Gonade hermaphrodite après émission des produits génitaux* : spermatozoïdes résiduels (sp.r.), ovocytes (ov.) et tissu vésiculeux (t.v.).
12. *Gonade femelle un mois après la ponte* : tissu vésiculeux (t.v.) plus réduit, ovogonies (ovog.), jeunes ovocytes (ov.j.) et ovocytes (ov.) en croissance.
13. Id., deux mois après la ponte : îlots d'ovogonies (ovog.) et ovocytes plus gros (ov.).
14. Id., ovocytes (ov.) en activité vitellogénétique.
15. Id., ovocytes mûrs (ov.m.) serrés les uns contre les autres, tissu vésiculeux (t.v.) très réduit.
16. *Gonade mâle débutante* : mise en place des colonnettes spermatiques (col. sp.) avec mitoses goniales (mit.).

Février

Alors que, chez de très jeunes animaux ($R = 3$ à 4 mm), les gonades très petites ne contiennent que des gonies, parfois en mitose, et de rares petits ovocytes dont la vitellogenèse semble très limitée (Planche I, 6 et 7), la plupart des individus présentent des aspects génitaux en tous points comparables à ceux du mois précédent. La production de spermatozoïdes dans la lumière des gonades est sensiblement supérieure à celle observée en janvier et un animal sans ovocyte ni ovogonie, dont la taille correspond à $R = 14$ mm, a été observé.

Mars

Ovogenèse et spermatogenèse demeurent actives et présentent des aspects semblables à ceux décrits précédemment. Signalons cependant une relative fréquence des cas où existent simultanément des ovocytes en vitellogenèse et des colonnettes spermatiques. De plus, des gonades

présentant un aspect « panaché », c'est-à-dire constituées d'acini orange vif à côté d'acini blancs, montrent à l'examen cytologique l'existence possible de gros ovocytes mûrs dans les premiers, alors que les seconds ne contiennent que des colonnettes spermatiques et des spermatozoïdes. Un nouvel animal, privé de cellules femelles, a une taille de $r = 10$ mm.

Avril

Les gonades gonflées d'ovocytes à maturité sont les plus fréquentes. Cependant, dans 8 cas (dont 3 en élevage), les plus gros ovocytes ayant été expulsés à la ponte, la gonade ne contient plus que de jeunes ovocytes en début de vitellogenèse et surtout du tissu vésiculeux qui tend à occuper la place laissée libre par les ovocytes pondus (Planche I, 8).

Les colonnettes spermatiques sont le plus souvent réduites, « épuisées » par la production, après méiose, de spermatozoïdes qui s'accumulent en très grand nombre dans la lumière des gonades en activité mâle (Planche II, 9 et 10). Dans un cas uniquement ($R = 11$ mm), aucune cellule femelle n'est décelable.

Mai

Les deux tiers des gonades ne contiennent plus d'ovocytes mûrs. La plupart des animaux ont donc déjà expulsé leurs œufs et, comme nous avons commencé à l'observer en avril, le tissu vésiculeux devient très abondant ; son extension tout à fait caractéristique, aussi bien pour des animaux dont la taille est de $R = 6$ mm que pour d'autres où elle est de $R = 15$ mm, est accompagnée, à la périphérie de la gonade, de l'existence d'îlots d'ovogonies et d'ovocytes jeunes.

Les gamètes mâles ont été émis à la même période mais des îlots de spermatozoïdes résiduels sont encore parfois observables (Planche II, 11).

Juin

On observe, dans la plupart des cas, du tissu vésiculeux plus réduit et des ovocytes en début de vitellogenèse accompagnés d'ovogonies. Des figures de divisions ovogoniales par mitoses sont fréquentes (Planche II, 12).

Les traces d'activité spermatogénétique deviennent très rares ; seuls subsistent des spermatozoïdes résiduels.

Juillet

Le tissu vésiculeux est en très nette régression et n'est plus observable que dans un tiers des gonades.

La vitellogenèse s'accroît chez les ovocytes de taille moyenne (Planche II, 13 et 14). Les spermatozoïdes résiduels ont été totalement résorbés ; aucune trace de ces derniers n'est décelable dans les 63 gonades étudiées.

Août-septembre

On observe un certain nombre d'ovocytes de grande taille, bourrés de vitellus, d'aspect identique à celui des « œufs pondus » signalés en avril-mai (Planche II, 15).

A la fin de septembre, il faut signaler, dans deux cas, l'existence d'îlots de cellules mâles en prophase méiotique au milieu des ovocytes de grande taille.

Octobre-novembre

Les constatations sont du même ordre que celles faites en septembre. La plupart des gonades sont grosses, de couleur orange vif, gonflées d'ovocytes à maturité accompagnés dans un petit nombre de cas d'îlots mâles réduits ; certaines gonades montrent des dégénérescences ovocytaires sous la forme de zones vitellines entourées de plages basophiles provenant de la dégradation de la coque des « œufs » ; le tissu vésiculeux y présente une extension limitée mais cependant assez évidente (Planche I, 1).

Décembre

Le développement des ovocytes accompagné de certaines dégénérescences ovocytaires est toujours observable et il convient de mentionner la plus grande fréquence des activités mâles qui apparaissent sous les trois aspects cytologiques décrits en janvier. La mise en place des colonnettes spermatiques (Planche II, 16) est fréquente.

INTERPRÉTATION

Pour la commodité de l'exposé, j'ai distingué les catégories suivantes de gonades : indifférenciées, en activité spermatogénétique, en activité ovogénétique.

A) Gonades indifférenciées.

Il convient tout d'abord de remarquer que les gonades des animaux de petite taille ($R < 5$ mm) ne contiennent que des gonocytes accom-

pagnés cependant de quelques ovocytes présentant un début de vitellogénèse. Ces gonades peu différenciées n'ont pas de cycle sexuel annuel et leur physionomie femelle ne préjuge en rien de leur évolution ultérieure. Cette différenciation ovogénétique initiale reste en effet limitée ; ce phénomène a d'ailleurs déjà été signalé à Roscoff par Neefs (1958) et à Banyuls par Bruslé (1966 a).

B) Gonades en activité spermatogénétique. (Tableau 1).

La spermatogénèse présente au moins cinq modalités qui sont les suivantes :

1) *Spermatogénèse primaire ou majeure* (Planche I, 2).

Chez des animaux dont la taille des bras s'échelonne de $R = 5$ mm à $R = 10$ mm, l'activité spermatogénétique est très prononcée en hiver et au printemps. Elle débute en décembre, atteint son maximum en mars et avril, se termine par l'élimination du sperme en mai et *disparaît totalement à partir du mois de juin*. Ce caractère strictement saisonnier a déjà été signalé à Dinard par Delavault (1960 a, b) et à Banyuls par Bruslé (1966 a).

Cette spermatogénèse appelée « primaire » (Cognetti, 1956), terme auquel nous avons préféré celui de spermatogénèse « majeure » (Bruslé, 1966 a) traduit le caractère protérandrique de l'hermaphrodisme d'*Asterina gibbosa* tel que l'a décelé Cuénot (1898). Les animaux en question se comportent cependant comme des *mâles fonctionnels* puisque les *ovocytes toujours présents ne présentent qu'une croissance et une vitellogénèse limitées* ne les conduisant jamais à maturité ; il en est de même à Dinard (Delavault, 1960 a) et à Banyuls (Bruslé, 1966 a).

2) *Spermatogénèse et ovogénèse simultanées* (Planche I, 4).

Chez un certain nombre d'animaux dont la taille des bras varie de $R = 5$ mm à $R = 18$ mm, l'activité spermatogénétique est en tous points comparable à celle décrite précédemment. Cependant l'activité ovogénétique se poursuit parallèlement à celle-ci. Des synthèses actives et une activité vitellogénétique importante entraînent la production de gros ovocytes peu nombreux cependant, qui atteignent leur maturité en avril-mai, période à laquelle spermatozoïdes et ovocytes mûrs sont émis lors de la ponte. Ces individus se comportent donc en *hermaphrodites fonctionnels* bien que le nombre des ovocytes pondus ne soit jamais considérable.

3) *Spermatogénèse secondaire* (Planche I, 5).

Cette troisième modalité d'activité spermatogénétique est sensiblement différente des précédentes puisqu'elle concerne des animaux dont l'activité ovogénétique est très nettement prépondérante. Si ces animaux se comportent comme les précédents en hermaphrodites fonctionnels, il faut cependant préciser que, cette fois, le nombre de spermatozoïdes émis n'est jamais très important.

Ce type de spermatogenèse nommée « secondaire » par Cognetti (1956) intéresse des animaux dont la taille des bras peut être étalée de $R = 6$ mm à $R = 20$ mm ; elle présente un caractère saisonnier ; ses premières manifestations sont décelables dès septembre et ses dernières en juin.

Dans le cas de la race de Banyuls (Bruslé, 1966 a), les animaux présentant cette spermatogenèse avaient *tous* une taille des bras supérieure à $R = 12$ mm et il y avait tout lieu de croire qu'ils avaient manifesté auparavant une spermatogenèse majeure, ce qui avait d'ailleurs été vérifié chez tous les individus dont $R < 12$ mm. Nous avions alors conclu, chez cette race « équilibrée », au caractère résurgent de cette spermatogenèse.

A Roscoff, bien au contraire, cette spermatogenèse s'observe *chez un certain nombre d'animaux encore jeunes* ($R = 6, 7, 8$ mm) qui n'ont vraisemblablement pas manifesté de spermatogenèse primaire antérieure. Il n'est donc plus possible de parler ici de « spermatogenèse résurgente ». Cette spermatogenèse limitée, dans une gonade à activité ovogénétique majeure, pourrait être part conséquent la *première manifestation* de l'activité mâle et être donc considérée comme « primaire ».

4) Spermatogenèse chez les " vrais mâles ".

Quelques rares cas (4 dénombrés sur un total de 188 spermatogenèses), montrent la présence exclusive de cellules mâles. Les animaux correspondants pourraient donc être tenus comme susceptibles de ne jamais manifester qu'une activité mâle et seraient donc de « vrais mâles », comme l'entend Bacci (1951). Si aucune trace d'ovocytes, même de petite taille, n'est décelable, il ne faut cependant pas éliminer l'hypothèse de l'existence d'ovogonies dont les dimensions réduites ne permettraient pas une discrimination après coupe à la paraffine. Ce point mériterait d'être ultérieurement précisé sur coupes semi-fines, ou en microscopie électronique.

5) Spermatogenèse dans le cas de gonades " panachés ".

Il convient encore de signaler l'existence de quelques cas remarquables de gonades dans lesquelles l'activité sexuelle est *variable d'un acinus à l'autre ou à l'intérieur d'un même acinus*. Le fait que des acini présentent une activité spermatogénétique majeure et, qu'à proximité, d'autres acini manifestent une activité ovogénétique dominante, traduit une *labilité* certaine dans les mécanismes de différenciation des deux lignes gamétogénétiques.

C) Gonades en activité ovogénétique (Tableau 2).

L'évolution ovogénétique, accompagnée d'une vitellogenèse importante aboutissant à la production d'ovocytes mûrs, débute de *façon précoce* chez un certain nombre d'animaux.

C'est ainsi qu'on remarque l'existence, pendant la période hivernale et printanière, d'abondants ovocytes mûrs chez des animaux dont la longueur des bras n'est que de $R = 5$ mm ou légèrement supérieure. L'absence de toute spermatogenèse et le caractère prononcé de l'ovo-

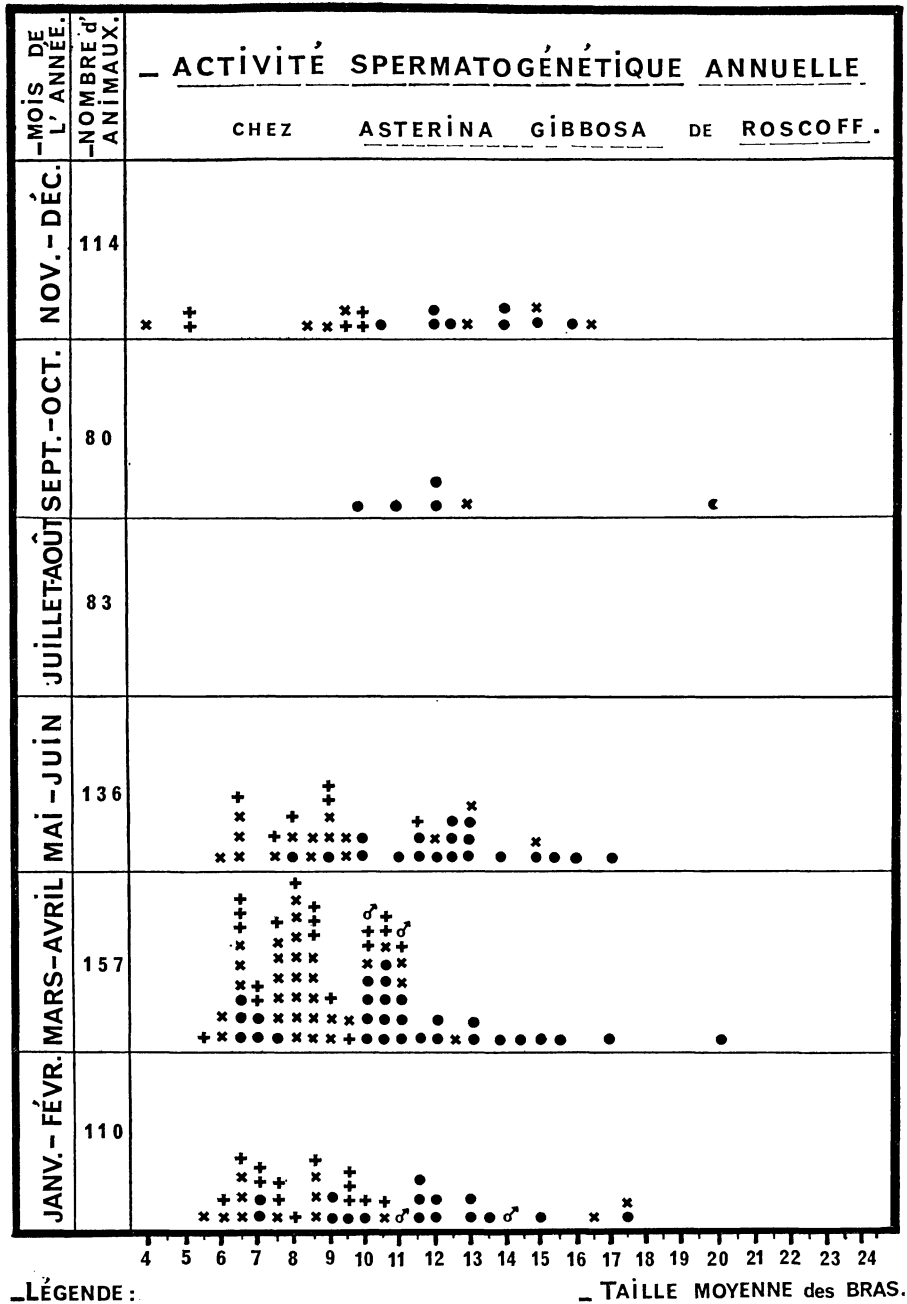


TABLEAU 2

genèse peuvent être interprétés, chez certains de ces animaux, comme une manifestation de *protérogynie*, conclusion à laquelle avait d'ailleurs abouti Neefs (1958), alors que chez certains autres cette ovogénèse doit plutôt résulter d'un « virage sexuel » précoce ce qui correspondrait à une activité spermatogénétique ne s'étant manifestée qu'une seule année ; c'est l'« unique ponte mâle » dont parle Neefs (1958).

Il convient d'autre part d'insister sur le caractère saisonnier de la ponte, celle-ci pouvant être observée en élevage et déduite de l'aspect histologique particulier des gonades ayant émis leurs produits génitaux. Or, dans tous les cas, les *pontes* ne sont constatées qu'en *avril et mai*. En juin, si toutes les gonades sont dépourvues de gros ovocytes, ceux-ci sont décelables dès juillet et deviennent abondants à partir de septembre. A ce moment, l'état génital de ces animaux est absolument identique à celui observé immédiatement avant la ponte. La vitellogenèse apparaît donc comme un phénomène rapide et sans rapport avec une période saisonnière précise précédant la ponte. Elle est au contraire suivie d'une dégradation progressive d'une partie des ovocytes avec récupération probable du matériel vitellogénétique par le « tissu vésiculeux » (Giard, 1877), ou « phagocytaire » (Delavault et Cognetti, 1958) au profit de nouvelles poussées ovogénétiques échelonnées sur les différents mois, la dernière poussée précédant la ponte étant *seule fonctionnelle*. Il convient aussi de retenir que, parallèlement à la fréquence et à l'importance de l'ovogenèse, l'extension du tissu vésiculeux est plus considérable dans la race de Roscoff que dans celle de Dinard (Delavault, 1959, 1960 a) et de Banyuls (Bruslé, 1966 a).

En bref, l'examen histologique d'aucune gonade ne permet, à cause de l'extension du tissu vésiculeux toujours consécutive à la ponte, de conclure à l'existence de plusieurs périodes de ponte comme le pense Neefs (1958). Tout au plus peut-on songer à l'émission possible, en période automnale et hivernale, pour des animaux présentant une spermatogenèse secondaire, d'un petit nombre d'ovocytes mûrs qui seraient alors autofécondés.

Conclusion

La race sexuelle d'*Asterina gibbosa* de Roscoff est caractérisée par l'extrême variabilité des états génitaux observés d'un individu à l'autre.

Les trois modalités spermatogénétiques observées : spermatogenèse primaire, spermatogenèse et ovogenèse simultanées et spermatogenèse secondaire, ne sont définies qu'en fonction d'une prépondérance ovogénétique essentiellement fluctuante, ne pouvant jamais être mise en rapport avec la taille, donc avec l'âge des animaux concernés. L'idée d'une compétition entre les mécanismes de différenciation gamétogénétique mâle et femelle avancée par Delavault (1963), trouve ici sa confirmation, de façon spectaculaire, dans l'existence de gonades « panachées ».

Si l'on conçoit que le sexe de l'animal est la résultante d'un certain équilibre entre des activités femelles constamment présentes mais *variables* dans leur intensité et une activité mâle, d'ailleurs uniquement saisonnière, nous constatons qu'à Roscoff *toutes les moda-*

lités sexuelles sont observables, depuis le « vrai mâle » jusqu'à la « vraie femelle » et qu'elles révèlent une influence progressivement croissante du facteur responsable de l'activité ovogénétique.

Cette race, comme celle décrite à Naples par Bacci (1951) est donc du type « *non équilibré* », conclusion qui rejoint totalement celle formulée par Neefs (1958). Cependant, si *protérandrie et protérogynie* s'y rencontrent chez des animaux de même taille et à la même saison dans l'ensemble de la population, il est remarquable de noter que l'*ovogenèse* en dépit des fluctuations de son activité se manifeste toujours de façon *prépondérante* ; on confirme ainsi le caractère général de la dominance ovogénétique déjà mise en évidence à la suite d'expériences de transplantations (Delavault 1963, 1965) et de cultures de gonades (Delavault et Bruslé, 1965 ; Bruslé, 1966 b, 1967).

Riassunto

L'osservazione istologica e citologica di gonadi prelevate in animali di diverse dimensioni, durante i vari mesi dell'anno, ha permesso di stabilire il ciclo sessuale di *Asterina gibbosa* di Roscoff e di precisare così a quale razza appartiene la popolazione.

Sono stati descritti i diversi aspetti delle gonadi. Si distinguono : gonadi indifferenziate, gonadi in attività spermatogenetica stagionale (spermatogenesi primaria o maggiore, spermatogenesi a ovogenesi simultanea e spermatogenesi secondaria non strettamente ricorrente) e gonadi in attività ovogenetica prolungata. Il loro studio dimostra l'esistenza di casi di *proterandria* e di *proterogonia*.

La razza sessuale di Roscoff é dunque « *non bilanciata* » ed é caratterizzata dall'influenza spesso dominante dell'attività ovogenetica.

Zusammenfassung

Die histologische und zytologische Untersuchung der Genitaldrüsen der *Asterina gibbosa* von Roscoff bei Tieren verschiedener Grösse und im Verlaufe verschiedener Jahreszeiten hat gestattet, den Geschlechtszyklus zu analysieren und die Rasse zu bestimmen, der die Tiere angehören.

Die Verschiedenen Aspekte der Gonaden werden beschrieben. Man kann folgende Stadien unterscheiden : undifferenzierte Gonaden, Gonaden in jahreszeitlich bedingter Spermatogenese (primäre oder hauptsächlichste Spermatogenese, simultane Spermatogenese und Ovogenese, sekundäre, nicht spontan wiederauftretende Spermatogenese) und solche die sich in verlängerter Ovogenese befinden. Ihr Studium zeigt Fälle von Protandrie und von Protogynie.

Die in Roscoff auftretende Geschlechtsrasse ist demnach nicht ausgeglichen ; sie ist charakterisiert durch den meistens dominierenden Einfluss der ovogenetischen Aktivität.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BACCI, G., 1959. — Ricerche su *Asterina gibbosa*. II. - L'ermafroditismo in una popolazione di Plymouth. *Arch. Zool. Ital.*, 34, pp. 49-74.
- BACCI, G., 1951. — On two sexual races of *Asterina gibbosa* (Penn.). *Experientia*, 7, pp. 31-37.
- BOUGIS, P., 1951. — Note préliminaire sur la croissance d'*Asterina gibbosa* (Pennant). *Vie et Milieu*, II, 2, pp. 262-266.
- BRUSLÉ, J., 1966 a. — Recherches complémentaires sur la sexualité d'*Asterina gibbosa* Pennant de Banyuls. *Vie et Milieu*, 18, 1 A, pp. 133-141 (paru en 1967).
- BRUSLÉ, J., 1966 b. — Différenciation des gonades hermaphrodites d'*Asterina gibbosa* en culture in vitro. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 263, pp. 1514-1516.

- BRUSLÉ, J., 1967. — Apparition et développement de tissu vésiculeux lors des cultures organotypiques de gonades d'*Asterina gibbosa*. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 264, pp. 963-964.
- COGNETTI, G., 1956. — Autofecondazione in *Asterina*. *Boll. Zool.*, 23, pp. 275-278.
- CUÉNOT, L., 1898. — Note sur les Echinodermes. III. - L'hermaphrodisme protandrique d'*Asterina gibbosa* Penn. et ses variations suivant les localités. *Zool. Anz.*, 21, pp. 273-279.
- DELAVALT, R., 1959. — Premières observations sur le cycle génital d'*Asterina gibbosa* Pennant de Dinard. *Bull. Lab. Marit. Dinard*, 45, pp. 42-44.
- DELAVALT, R., 1960 a. — Observations complémentaires sur le cycle sexuel d'*Asterina gibbosa* de Dinard. *Bull. Lab. Marit. Dinard*, 46, pp. 36-38.
- DELAVALT, R., 1960 b. — Les cycles génitaux chez *Asterina gibbosa* de Dinard. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 251, pp. 2240-2241.
- DELAVALT, R., 1960 c. — Recherches sur la sexualité d'*Asterina gibbosa* de Banyuls. *Vie et Milieu*, 11, pp. 381-385.
- DELAVALT, R., 1961. — La croissance d'*Asterina gibbosa* élevée en captivité. *Bull. Lab. Marit. Dinard*, 47, pp. 3-7.
- DELAVALT, R., 1962. — Evolution et signification du tissu phagocytaire chez les Astérides. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 254, pp. 3439-3441.
- DELAVALT, R., 1963. — Recherches expérimentales sur la sexualité des hermaphrodites chez *Asterina gibbosa* : greffes de glandes génitales. *Arch. Anat. micr. et Morph. exp.*, 52, 3, pp. 469-496.
- DELAVALT, R., 1965. — Recherches expérimentales sur l'hermaphrodisme d'*Asterina gibbosa*. Greffes de gonades jeunes. *Cah. Biol. Mar.*, 6, pp. 347-356.
- DELAVALT, R. et BRUSLÉ, J., 1965. — Survie en culture in vitro, de gonades d'une étoile de mer hermaphrodite : *Asterina gibbosa* Pennant. *Bull. Soc. zool. France*, 90, 2-3, pp. 361-364.
- DELAVALT, R. et COGNETTI, G., 1958. — L'apparition de granules jaunes dans les gonades d'*Echinaster sepositus* Gray de la Méditerranée. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 246, pp. 984-986.
- GIARD, A., 1877. — Sur une fonction nouvelle des glandes génitales des Oursins. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 85, pp. 858-859.
- NEEFS, Y., 1958. — Développement et évolution sexuelle chez *Asterina gibbosa*. *Proc. 15th Int. Congr. Zool. Lond.*, pp. 286-288 (éd. 1959).