

# LA SEXUALITÉ DES ASTÉRIDES

par

**Giuseppe Cognetti**

Istituto di Zoologia  
Università di Modena

**Robert Delavault**

Laboratoire de Biologie Animale, S.P.C.N.  
Université de Paris, Centre d'Orsay

## RÉSUMÉ

Cette monographie porte sur la sexualité de 14 espèces d'Astérides des côtes italiennes et françaises de la Méditerranée, et de certaines localités de la Manche.

L'histologie des gonades conduit à discerner trois conditions sexuelles au moins suivant les espèces : l'hermaphrodisme (équilibré ou non), le gonochorisme labile, le gonochorisme stable.

Dans les ovaires, ou bien la croissance des ovocytes est synchrone (Astériidés, Ophidiastéridés, Astropectinidés), ou bien elle est asynchrone (Echinastéridés, Astérinidés gonochoriques). Dans le premier cas, chaque poussée ovogénétique est périodique ; l'ovogenèse est cyclique. Dans le second, alors que des ovocytes naissent toute l'année et que d'autres sont phagocytés, il faut admettre que la ponte groupée n'est possible que si, à un moment donné, le processus de résorption des ovocytes s'atténue, ou disparaît, devant celui qui conduit à la maturation des œufs. L'ovogenèse des *Asterina* hermaphrodites correspond au second cas.

Les testicules de tous les gonochoriques présentent une parfaite identité de structure ; la spermatogenèse est cyclique. Chez les hermaphrodites les poussées spermatogénétiques (dominantes ou atténuées) sont périodiques.

Sur le plan génétique on peut expliquer les différents « phénotypes sexuels » par une variabilité génotypique correspondante. Celle-ci atteint son maximum d'amplitude chez les hermaphrodites non équilibrés (où existent des mâles et des femelles). Comme ces hermaphrodites présentent certains individus au phénotype comparable à celui des hermaphrodites équilibrés, on peut supposer qu'une évolution s'est faite des premiers vers les seconds. Par ailleurs les espèces gonochoriques labiles représenteraient un terme de transition entre les hermaphrodites non équilibrés et les gonochoriques stables.

Enfin, certaines Etoiles de mer présentent sans doute un mode de reproduction agame, soit pendant toute leur vie, soit pendant une partie de celle-ci.

## INTRODUCTION

Au début de nos recherches, en 1957, notre travail bibliographique nous a très vite révélé qu'à propos de la sexualité des Echinodermes, et surtout des Astérides, il restait de nombreux points à étudier.

En particulier, l'analyse histologique des gonades n'avait encore jamais été entreprise systématiquement ; notre premier souci fut donc de combler cette lacune. Cependant, assez rapidement, nos observations nous conduisirent à ne pas limiter notre tâche à la seule description des structures que nous examinions, mais encore à tirer profit des enseignements qu'elles nous fournissaient, pour tenter de savoir comment certains phénomènes sont susceptibles d'intervenir dans la détermination et la différenciation du sexe des Astérides.

Il nous paraît désormais avoir atteint ce but, en grande partie tout au moins. C'est pourquoi nous publions cette étude à caractère monographique, dans laquelle nous rappelons naturellement nos travaux antérieurs, mais où nous ajoutons aussi de nombreuses observations inédites. Cette mise au point concerne 14 espèces d'Etoiles de mer, examinées dans différentes localités italiennes et françaises de la Méditerranée, et sur les côtes de la Manche.

TABLEAU I

Classification (d'après Koehler, 1924), des espèces étudiées. Les espèces encadrées sont celles où l'hermaphrodisme représente la condition la plus générale.

Forcipulata	Astériidés .....	{	<i>Marthasterias glacialis</i>
			<i>Asterias rubens</i>
			<i>Coscinasterias tenuispina</i>
Spinulosa .....	Echinastéridés .....	{	<i>Echinaster sepositus</i>
			<i>Henricia sanguinolenta</i>
	Astérinidés .....	{	<i>Asterina gibbosa</i>
			<i>Asterina pancerii</i>
			<i>Anseropoda membranacea</i>
Phanerozonia - Astropectinidés - <i>Astropecten</i> ..	Ophidiastéridés .....	{	<i>Ophidiaster ophidianus</i>
			<i>Hacelia attenuata</i>
			<i>arantiacus</i>
			<i>bispinosus</i>
			<i>jonstoni</i>
		{	<i>irregularis</i>
		}	(var. <i>pentacanthus</i> )

### Méthodes de recherche.

Les techniques de prélèvement des gonades, en vue de leur examen microscopique, varient suivant les exigences auxquelles on se soumet.

Ainsi, dans le cas où l'on veut simplement avoir une idée de la répartition des sexes, et de l'état génital d'une espèce à une saison déterminée de l'année, il suffit de sectionner un des bras à sa base afin d'en extraire les gonades ; on pratique naturellement cette amputation chez le plus grand nombre possible d'individus. C'est le procédé que nous avons le plus fréquemment utilisé. L'examen d'une seule gonade fournit des indications précises sur l'état des autres glandes, quel que soit le nombre de bras que possède l'individu. En effet, déjà en 1954, Hauenschild émettait l'idée que chez *Asterina gibbosa*, le développement et le fonctionnement des gonades sont synchrones. Depuis, nos observations sur cette espèce nous ont permis d'en vérifier le bien-fondé ; en outre, nous avons retrouvé des phénomènes identiques chez les autres espèces que nous avons examinées, et l'un de nous l'a déjà précisé à propos d'*Echinaster sepositus* (Delavault, 1960 e).

Si l'on désire au contraire connaître l'évolution de l'état génital chez les mêmes individus élevés en captivité, cette technique risque d'être préjudiciable à leur survie. La nécessité de suivre chronologiquement le sort des gonades impose en effet un certain nombre d'opérations successives. Aussi faut-il, de préférence, user d'un procédé moins brutal. L'un de nous l'a déjà signalé (Delavault, 1959). Nous rappellerons que cette technique consiste à pratiquer une fenêtrure dans un interradius, et à prélever les gonades par cette ouverture. Après quoi la blessure cicatrise en général très rapidement.

Après fixation au Helly, les gonades sont enrobées dans la paraffine et les examens sont effectués sur coupes sériées. Nous avons le plus souvent

utilisé la coloration à l'hématoxyline de Heidenhain ; certaines préparations ont été traitées au trichrome de Prenant, ou au trichrome en un temps suivant la récente technique de Gabe-Martoja (1957).

Les localités où nous avons étudié les différentes espèces sont, en Méditerranée : Naples, Livourne, Porto-Torres, Banyuls et, sur les côtes de la Manche : Roscoff, Dinard.

## Plan.

Nous exposerons d'abord ce qui concerne l'histologie des glandes génitales ; cette étude nous permettra d'établir comment se déroule la gamétogénèse. Après quoi nous consacrerons un chapitre au problème de la détermination et de l'orientation du sexe. Pour terminer, il nous a paru indispensable de réserver un chapitre spécial à la reproduction agame éventuelle de certains Etoiles de mer.

## I. — HISTOLOGIE DES GONADES

Nous décrirons d'abord successivement les gonades gonochoriques, puis les gonades hermaphrodites. Ces dernières existent naturellement chez les espèces où l'hermaphrodisme représente la règle la plus générale ; mais on peut en trouver aussi chez certaines espèces gonochoriques. Notre analyse portera essentiellement sur les éléments germinaux. Nous étudierons ensuite des formations non génitales : les tissus phagocytaires.

### A. — Les gonades gonochoriques.

#### 1°) LES OVAIRES.

Nous dirons quelques mots des parois ovariennes, après avoir rappelé que chaque ovaire, comportant un nombre plus ou moins élevé d'acini, est protégé par une membrane très transparente, élastique, robuste, composée certainement d'une seule couche de cellules (Delavault, 1960 e, cf. fig. 1, pl. I). L'aspect et la nature des formations pariétales proprement dites et du sinus génital sont connus depuis les descriptions de Hamann (1885) et celles de Cuénot (1887) ; ces éléments sont plus ou moins bien visibles suivant le degré de maturation de l'ovaire. Ainsi, chez *Echinaster sepositus*, un certain « type » d'ovaire est particulièrement favorable pour l'analyse de la superposition des couches cellulaires limitant les acini (Delavault, 1960 e, cf. fig. 1, pl. I). Quant aux éléments germinaux, si on laisse de côté quelques détails histologiques qui ont été décrits, en particulier à propos d'*Echinaster sepositus* (Delavault, 1960 e, cf. pp. 44-45), on peut les classer en deux catégories.

La première catégorie comporte des ovocytes qui, dans un même ovaire, peuvent affecter toutes les tailles (Pl. I, 1). En outre, après coloration au trichrome de Prenant, certains de ces ovocytes, toujours de petite taille, présentent un cytoplasme intensément coloré en violet

(Pl. I, 1, O. 1) ; les autres sont au contraire plus pâles, leur cytoplasme ayant une teinte uniformément rosée, et présentant souvent un aspect « maillé » tout à fait caractéristique. Ces ovocytes sont toujours de grosse taille ; l'un d'eux est bien visible sur la figure 1 de la planche I (O. 2). Examinés à l'œil nu, ils sont de couleur jaune ; ils contiennent par conséquent un abondant vitellus qui, après fixation, fournit cet aspect « maillé » dont nous venons de parler.

Des ovocytes de cette première catégorie existent chez *Echinaster sepositus*, *Henricia sanguinolenta*, *Anseropoda membranacea*.

La deuxième catégorie est constituée par des ovocytes qui, dans le même ovaire, ont sensiblement la même taille (Pl. I, 2), si l'on excepte ceux qui bordent, dans certaines glandes, la paroi interne de celles-ci, et sur lesquels nous reviendrons ultérieurement. Tous ces ovocytes présentent une teinte uniforme, quel que soit le mode de coloration utilisé. On trouve cette deuxième catégorie de cellules dans les ovaires de toutes les autres espèces gonochoriques d'Astérides que nous avons étudiées, et dont la nomenclature est fournie sur le tableau 1. A l'œil nu, ces ovocytes sont tous de teinte blanchâtre, ce qui témoigne de leur pauvreté en vitellus.

## 2° LES TESTICULES.

Contrairement à ce qu'on observe à propos des ovaires, l'histologie des testicules est parfaitement homogène d'une espèce à l'autre.

Les parois de ces organes sont très comparables à celles que nous avons décrites au sujet des ovaires.

L'aspect des testicules varie suivant que la spermatogenèse s'y déroule, qu'elle est terminée, ou que les spermatozoïdes ont été expulsés.

Les poussées de tissu germinal vers la lumière des acini se traduisent par la formation de colonnettes spermatiques autour desquelles les spermatocytes accomplissent leur méiose (cf. Delavault, 1960 e, fig. 7, pl. II). Les spermatides quittent une à une le sommet de ces colonnettes, et les spermatozoïdes s'accumulent dans la cavité de chaque acinus.

On reconnaît que le testicule est mûr quand les colonnettes spermatiques ont disparu ; à cet instant la gonade, dont les parois sont extrêmement aplaties, est bourrée de spermatozoïdes (cf. Cognetti et Delavault, 1960 a, fig. 8, pl. II).

Enfin, l'apparition le long des parois internes d'un abondant tissu, et la présence, en plus ou moins grand nombre, de spermatozoïdes résiduels, représentent le caractère essentiel des testicules ayant évacué leur sperme (cf. Cognetti et Delavault, 1960 a, fig. 9, pl. II). Nous reviendrons incessamment sur la structure et la signification de ce tissu.

## B. — Les gonades hermaphrodites.

Rappelons qu'il y a lieu de distinguer celles que montrent les espèces où l'hermaphrodisme est le plus habituel, et celles qui se manifestent chez certaines espèces gonochoriques.

## 1°) ESPÈCES HERMAPHRODITES.

A propos de celles-ci, les travaux ne manquent pas, qui comportent en plus ou moins grande part une étude histologique. La mieux étudiée de ces espèces est *Asterina gibbosa*, depuis les premières recherches de Cuénot (1887, 1898). Cet auteur a étudié des animaux de Roscoff, de Banyuls et de Naples. Beaucoup plus récemment les animaux de Roscoff ont fait l'objet d'une mise au point de Neefs (1958) ; ceux de Naples ont été examinés avec beaucoup d'attention par Bacci (1951) ; cet auteur a d'ailleurs publié un autre travail sur les *Asterina* de Plymouth (1949 b). Harms (1926) a montré la protérandrie chez les *Asterina gibbosa* des Canaries. Enfin, l'un de nous s'est attaqué à l'analyse histologique approfondie des gonades chez les animaux des côtes de Dinard (Delavault, 1959, 1960 b).

Par ailleurs, les gonades d'*Asterina pancerii*, espèce voisine d'*Asterina gibbosa*, ont été décrites dans les travaux de Cognetti (1954, 1956, 1958). Nous retiendrons encore, pour mémoire, les recherches de Ohshima (1929), sur *Asterina batheri*, et celles de Aldrich et Aldrich (1955), sur *Asterias forbesi*.

De tous les travaux sur *Asterina gibbosa* et *A. pancerii* et des observations que nous avons faites depuis sur les espèces gonochoriques, nous retiendrons d'abord que les ovocytes visibles dans la plupart des gonades de ces deux espèces d'Astérinidés hermaphrodites appartiennent à la première catégorie d'ovocytes que nous avons distinguée plus haut. Seules les gonades des individus les plus petits, du moins à Dinard, montrent des ovocytes sensiblement de même taille. Ensuite, les formations en abondantes colonnettes spermatiques ne sont comparables à celles que nous avons décrites à propos des testicules, que chez *Asterina gibbosa*. Encore faut-il préciser que cette analogie n'est pas valable pour tous les individus de cette espèce ; sans parler des « vraies femelles » qui peuvent apparaître dans certaines populations, à Naples (Bacci, 1951) ou à Roscoff (Neefs, 1958), il se pourrait que certains individus, de Dinard en particulier, présentent d'emblée des poussées spermatogénétiques extrêmement localisées (Delavault, 1960 b), analogues à celles qu'on observe chez *Asterina pancerii* (Cognetti, 1954, 1958), ou à celles de la spermatogenèse « secondaire » des *Asterina gibbosa* de Naples (Cognetti, 1956, 1958), de Dinard (Delavault, 1960 c) et sans doute de Banyuls (Delavault, 1960 a, cf. fig. 3 et 4, p. 382).

## 2°) ESPÈCES GONOCHORIQUES.

La description de gonades hermaphrodites dans certaines espèces gonochoriques a déjà été faite, avec plus ou moins de détail, par Cuénot (1887, cf. p. 127), chez *Marthasterias glacialis*, et, un peu plus tard, sur cette même espèce, par Buchner (1911). Un cas d'hermaphroditisme chez *Asterias rubens* est décrit par Retzius (1911), et un autre, chez *Asterias grönlandica*, par Lieberkind (1921).

Enfin, nous-mêmes avons pu retrouver des gonades hermaphrodites chez *Marthasterias glacialis* (Delavault et Cognetti, 1961) et déceler pour la première fois l'hermaphroditisme chez certains individus d'*Echinaster sepositus* (Delavault et Cognetti, 1957).

Les structures histologiques que l'on rencontre le plus fréquemment se traduisent soit par la présence de quelques ovocytes dans une gonade où les acini montrent tous les caractères d'un testicule (Pl. I, 3), soit, à l'opposé, par la présence de sperme, en quantité toujours limitée, au milieu d'ovocytes (Pl. I, 4). Les glandes hermaphrodites peuvent avoir, mais rarement, une physionomie plus complexe, reflétant soit une disposition « en mosaïque », telle que l'avait observée Buchner (1911), soit une configuration plus ou moins anarchique (Delavault, 1960 e, cf. p. 51). Quoi qu'il en soit, la structure histologique de chacun des territoires, ou de chaque élément germinal aberrant, ne présente aucune altération si on la compare à celle qui a son correspondant dans un ovaire ou un testicule normal.

### C. — Les tissus phagocytaires

C'est Giard (1877) qui, le premier, a décrit chez les Echinodermes des cellules à l'allure d'énormes vacuoles, et des observations sensiblement similaires ont été faites un peu plus tard par Field (1895). Le mérite d'avoir interprété le rôle de ces cellules revient à Caullery et Siedlecki (1903), qui leur attribuent une fonction phagocytaire.

Chez les Astérides, ce tissu a été fort bien décrit par Bacci (1949), et nous-mêmes l'avons retrouvé, en particulier chez *Coscinasterias tenuispina* (Cognetti et Delavault, 1958 a) et chez *Echinaster sepositus* (Delavault et Cognetti, 1958). Depuis la première description du tissu phagocytaire apparaissant dans les testicules (Delavault, 1960 e, cf. p. 48 et fig. 10, pl. II), nous savons qu'il vaut mieux réserver le terme de tissu « vésiculeux », utilisé par certains auteurs, aux seuls tissus phagocytaires prenant naissance dans les ovaires.

Quoi qu'il en soit, nous retiendrons que le tissu phagocytaire est *constamment visible dans les ovaires de certaines espèces*. Il en est ainsi chez *Echinaster sepositus*, et probablement chez *Henricia sanguinolenta* (Pl. I, 1, t.v.) et *Anseropoda membranacea*. Il occupe dans les glandes une étendue plus ou moins importante, se manifestant soit par de simples bourrelets pariétaux, soit au contraire par un remplissage presque complet des acini (Delavault, 1960 e, cf. fig. 5 et 6, pl. I). Nous ajouterons que dans les glandes d'espèces hermaphrodites, telle *Asterina gibbosa*, il est fréquemment visible au cours de l'année.

Dans toutes les autres espèces que nous avons examinées (cf. tableau 1), le tissu phagocytaire *n'apparaît certainement qu'après l'expulsion des œufs* (Pl. I, 6, t.p.). Il disparaît ensuite progressivement au fur et à mesure que la gonade reprend son activité génitale. Avant la ponte, nous avons pu vérifier, chez *Astropecten bispinosus* par exemple (Pl. I, 5) que ce tissu fait complètement défaut.

Quant au tissu phagocytaire naissant dans les testicules, on ne le voit jamais qu'après l'expulsion du sperme, quelle que soit l'espèce qu'on examine.

Enfin, les « granules jaunes », représentant sans doute un terme de dégradation des éléments germinaux phagocytés, sont particulièrement fréquents dans les gonades où les ovocytes appartiennent à la

première catégorie que nous avons distinguée (Delavault et Cognetti, 1958, fig. 1 à 4). Ils sont beaucoup plus rares dans les ovaires où les ovocytes sont de même volume ; on ne les trouve qu'exceptionnellement dans les testicules.

#### D. — Discussion

Il est fort intéressant de faire le rapprochement entre les deux catégories d'ovocytes que nous avons distinguées, et par ailleurs, les types de développement embryonnaire existant chez les Astérides. On sait en effet que ces Echinodermes présentent soit des formes larvaires fort complexes, soit au contraire un « développement direct », la seule forme larvaire étant très courte et suivie très rapidement de la métamorphose (Dawydoff, 1948). En procédant ainsi, on retrouve aisément ce que cet auteur écrit à ce propos : « En règle générale, les œufs petits, pauvres en deutoplasme, donnent des larves nageantes très actives qui, après une période de vie pélagique, se métamorphosent. Au contraire, les gros œufs, riches en vitellus, subissent un développement condensé, tantôt presque direct, tantôt avec une phase larvaire, mais sous une forme très modifiée. »

Or, nous avons décelé de gros ovocytes, bourrés de vitellus, chez une espèce vivipare, et de surcroît incubatrice (Sars, 1846) ; il s'agit d'*Henricia sanguinolenta*. Nous en avons également observé chez *Echinaster sepositus*, espèce ovipare, mais chez laquelle le développement se rapproche de celui qu'on connaît fort bien chez *Asterina gibbosa* (McBride, 1896) et où une larve rampante précède de très peu la métamorphose. En outre, bien qu'il semble qu'on n'ait encore rien dit à ce sujet à propos d'*Anseropoda membranacea*, le fait que nous ayons observé les mêmes types d'ovocytes dans cette espèce, nous autorise à penser qu'elle aussi subit un développement condensé.

Si jusqu'ici nos observations recoupent simplement certaines données désormais classiques, nous apportons néanmoins quelques faits nouveaux. En effet, les formes larvaires complexes des Astérides apparaissent dans les espèces où *la croissance de tous les ovocytes est synchrone*, car on ne peut expliquer autrement que par ce phénomène l'identité des volumes de ces cellules, telle que nous l'avons mise en évidence. Au contraire, les formes larvaires condensées prennent naissance à partir de certains œufs contenus dans des ovaires où le caractère dimensionnel hétérogène des ovocytes témoigne que *leur croissance est asynchrone*. Nous essaierons, au cours de l'étude des cycles génitaux, de comprendre comment, en dépit de ce dernier mode de croissance, la ponte peut être groupée.

A propos des gonades hermaphrodites existant chez certaines espèces gonochoriques, leur structure histologique conduit à distinguer d'une part des mâles-hermaphrodites, et de l'autre des femelles-hermaphrodites (Delavault, 1960 e). Dans l'un comme dans l'autre cas, nous savons que les formations aberrantes sont en tous points comparables aux structures normales existant soit chez les espèces hermaphrodites, soit chez les espèces unisexuées. L'anomalie n'a donc entraîné aucune altération ; en outre, elle n'est pas l'exclusive d'un sexe.

A la lumière de ce que nous apporte encore l'histologie comparée des gonades, on peut concevoir que seuls les ovaires contenant de gros ovocytes sont susceptibles de contenir d'abondants « granules jaunes ». Ces derniers proviennent sans aucun doute de la désagréation du vitellus particulièrement abondant que contiennent les ovocytes.

Enfin, si l'on regarde la classification systématique que nous avons adoptée (tableau 1), nous voyons qu'elle cadre avec les distinctions histologiques que nous avons faites à propos des ovaires, sauf pour les Ophidiastéridés, qui se rapprocheraient des Astériidés.

## II .— LA GAMÉTOGÈSE

A vrai dire, le déroulement chronologique de la gamétogenèse des Astérides, n'a jamais bénéficié de recherches systématiques, jusqu'au moment où nous avons entrepris d'examiner histologiquement l'état génital d'individus élevés en captivité, suivant la technique que nous avons indiquée dans notre introduction. Nous n'avons pu malheureusement l'appliquer à toutes les espèces, nous bornant à pratiquer, pour certaines d'entre elles, de simples prélèvements des gonades chez un certain nombre d'individus qui étaient ensuite abandonnés. Dans la mesure du possible, cependant, pour remédier à cet état de choses, nous avons fait nos prélèvements à des époques différentes de l'année.

Nous étudierons successivement l'ovogenèse, la spermatogenèse, puis ce qu'on peut en déduire à propos des cycles sexuels chez les diverses espèces.

### A. — L'ovogenèse

Après avoir examiné comment elle se déroule dans les espèces gonochoriques, nous passerons à l'étude de celle qui s'effectue chez les hermaphrodites d'*Asterina*.

#### 1°) L'OVOGÈSE DES ESPÈCES GONOCHORIQUES.

Tous les jeunes ovocytes sont visibles le long de la paroi la plus interne des acini ovariens. On ne sait pas encore exactement s'ils se forment au niveau même de cette paroi, ou s'ils viennent s'y placer après avoir émigré d'un territoire situé en dehors des ovaires. Cette deuxième conception semble avoir actuellement le plus de crédit (Cuénot, 1948, cf. p. 233) ; par ailleurs, Lender et M. Huet ont dernièrement mis en évidence (1962), qu'au cours de la régénération des gonades chez *Asterina gibbosa*, se manifeste une colonisation de ces gonades par les cellules germinales demeurées dans le cordon génital aboral. Mais, quoi qu'il en soit, il convient de retenir ici que ces jeunes cellules sont, ou bien *en compagnie d'autres ovocytes en voie de croissance*, ou bien *seules*, si ce n'est la présence de quelques ovocytes en cours de destruction par phagocytose.



La première éventualité se vérifie chez les espèces où la croissance des ovocytes est asynchrone (Pl. I, 1, o. p.) et chez certaines de celles où la croissance des ovocytes est synchrone, en particulier chez les différentes espèces d'*Astropecten* (Pl. I, 5, o. p.).

La seconde éventualité paraît s'appliquer à toutes les autres espèces que nous avons examinées parmi les Astériidés et les Ophi-diastéridés. On peut en avoir une idée en examinant la photographie de la figure 6 (Pl. I).

Reste à savoir maintenant comment ces différentes topographies s'établissent au cours du processus dynamique de l'ovogenèse. Chez *Echinaster sepositus*, c'est pratiquement toute l'année qu'apparaissent de nouveaux ovocytes, car les ovaires en contiennent aussi bien en hiver qu'en été (Delavault, 1960e, cf. p. 49). Il est donc fort probable que l'ovogenèse se poursuit sans discontinuer avec, peut-être, certaines périodes où la croissance des ovocytes déjà formés l'emporte sur le processus d'apparition des nouveaux (Delavault, 1960e, cf. p. 46). L'analogie des structures ovariennes présentées par *Henricia sanguinolenta* et *Anseropoda membranacea* avec celles d'*Echinaster sepositus*, nous autorise à soupçonner que ces espèces pourraient bien présenter un processus ovogénétique sinon identique, du moins fort voisin.

Quant aux espèces dont les ovocytes sont à croissance synchrone et où ceux-ci sont en compagnie de jeunes ovocytes, nous retiendrons que cette simultanéité nous est apparue à des époques dont la position chronologique semble assez régulière. Ainsi, chez *Astropecten arantiacus*, nous l'avons décelée en juillet, chez *Astropecten bispinosus*, en juillet et en septembre, chez *Astropecten jonstoni*, en juillet, ainsi que chez *Astropecten irregularis* (var. *pentacanthus*), tous ces animaux ayant été examinés à Livourne.

C'est sensiblement aux mêmes constatations qu'on aboutit à propos de l'apparition des jeunes ovocytes chez les espèces où ces derniers sont seuls dans les ovaires. Chez *Marthasterias glacialis*, c'est le cas du mois d'avril au mois de juillet à Livourne, et du mois d'août au mois de septembre à Naples. Chez *Asterias rubens*, examinée à Roscoff au mois d'août nous avons pu discerner 6 femelles sur 18 individus. Toutes contenaient des ovaires à jeunes ovocytes sans autre chose que du tissu phagocytaire. Les autres animaux avaient des glandes vides de cellules sexuelles. Quant à *Coscinasterias tenuispina*, que nous avons étudiée à Naples et à Livourne, elle aussi ne présente de jeunes ovocytes qu'à une saison déterminée.

Enfin, chez *Ophidiaster ophidianus* et *Hacelia attenuata* de Naples, l'ovogenèse doit se terminer au plus tard au mois d'octobre, car toutes les femelles montrent en septembre des ovaires bourrés d'œufs apparemment mûrs (Pl. I, 2). Les jeunes ovocytes ne nous sont jamais nettement apparus dans ces gonades.

En résumé, si chez les espèces où la croissance des ovocytes est asynchrone, l'apparition de nouveaux ovocytes a lieu pratiquement toute l'année, chez les autres espèces au contraire la naissance des ovocytes se produit en bloc à une période annuelle relativement bien limitée.

Chez certaines de ces espèces (*Astropecten*), le démarrage d'une nouvelle poussée ovogénétique se fait *avant* l'élimination des ovocytes

de la précédente poussée. C'est ce qui explique qu'on observe, ensemble, les témoins de ces deux lignées successives (Pl. I, 5). Chez toutes les autres espèces, la nouvelle poussée ovogénétique ne se déclenche certainement que lorsque les œufs ont déjà été expulsés (Pl. I, 6).

## 2°) L'OVOGENÈSE CHEZ *ASTERINA*.

A propos d'*Asterina gibbosa*, l'ovogenèse a été suivie dans une étude d'ordre chronologique, chez les individus vivant sur les côtes de Dinard (Delavault, 1959, 1960 b et c). Nous préciserons simplement ici que l'ovogenèse se traduit, chez la plupart des individus, par l'apparition continue de nouveaux ovocytes ; leur croissance est donc asynchrone. *Asterina pancerii* présentant, comme *Asterina gibbosa*, des ovocytes de toutes tailles, nous concluerons à l'identité des processus ovogénétiques dans ces deux espèces.

## B. — La spermatogenèse

Comme à propos de l'ovogenèse, nous étudierons successivement les espèces gonochoriques, puis les *Asterina*.

## 1°) LA SPERMATOGENÈSE DES ESPÈCES GONOCHORIQUES.

Elle présente un caractère très uniforme d'une espèce à l'autre. En outre, dans chaque espèce, une forte proportion de mâles sont, à la même saison, sensiblement au même degré de maturité. Pour résumer toutes nos observations à ce sujet, nous avons dressé le

### PLANCHE I

- 1 : Ovaire d'*Henricia sanguinolenta* (Roscoff. Août 1958).  
Les ovocytes sont de tailles différentes. O. 1 : ovocytes de petite taille, au cytoplasme fortement coloré. O. 2 : gros ovocyte, au cytoplasme « maillé », contenant du vitellus. o. p. : jeune ovocyte pariétal. t. v. : tissu phagocytaire « vésiculeux ».
- 2 : Ovaire d'*Ophidiaster ophidianus* en voie de maturation (Naples, Septembre 1960). Tous les ovocytes sont sensiblement de même taille.
- 3 : Gonade hermaphrodite chez *Marthasterias glacialis* (Livourne, Avril 1958).  
sp. : spermatozoïdes ; ov. : ovocyte.  
Cette gonade est du type mâle - hermaphrodite.
- 4 : Gonade hermaphrodite chez *Echinaster sepositus* (Naples, Octobre 1957).  
ov. : ovocytes ; sp. : spermatozoïdes.  
Cette gonade est du type femelle - hermaphrodite.
- 5 : Ovaire d'*Astropecten bispinosus*, avant la ponte (Livourne, Septembre 1959).  
ov. : ovocytes en voie de maturation ; o. p. : jeunes ovocytes pariétaux.  
Noter l'absence complète de tissu phagocytaire.
- 6 : Ovaire de *Marthasterias glacialis* après la ponte (Livourne, Juillet 1960).  
Les jeunes ovocytes pariétaux (o.p.) ne sont visibles qu'après l'expulsion des œufs. L'un de ceux-ci, non pondu (o.r.) est noyé dans le tissu phagocytaire (t.p.).  
(L'échelle est indiquée sur la photo I, sauf pour la photo 5 qui a sa propre échelle.)

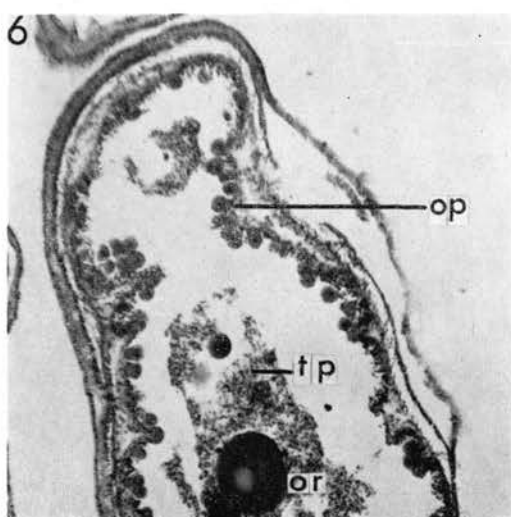
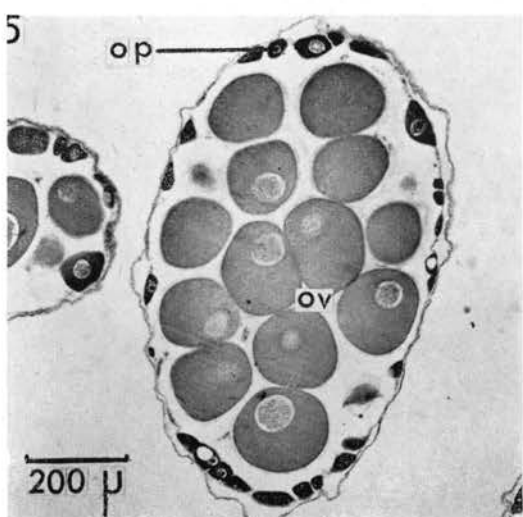
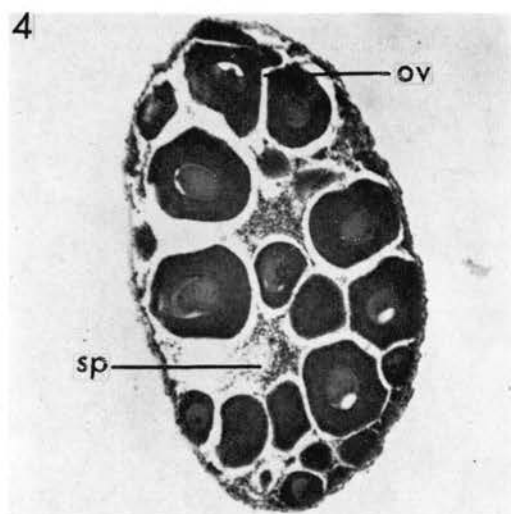
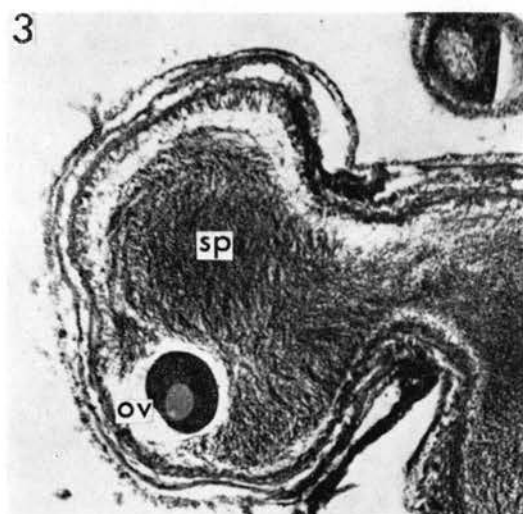
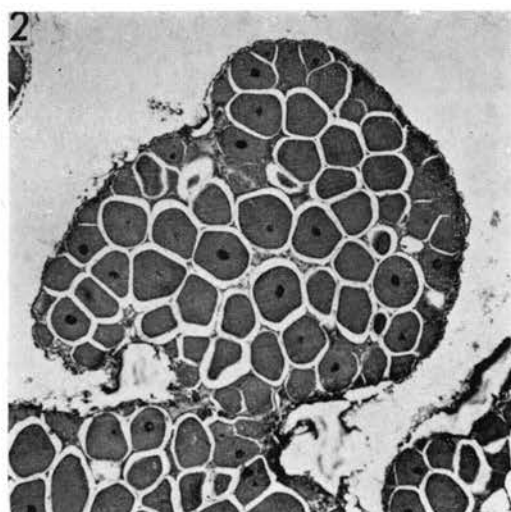
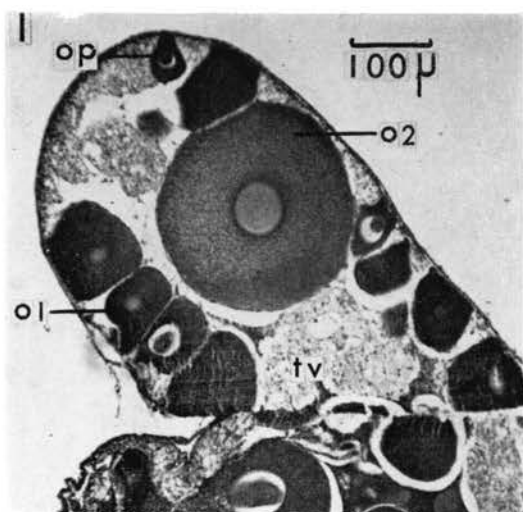


tableau 2 où, pour chaque espèce et chaque localité, nous avons indiqué l'époque qui nous paraît la plus favorable à la récolte des mâles mûrs.

Nous retiendrons que pour une même espèce, l'apparition de la maturité sexuelle mâle varie certainement d'une localité géographique à l'autre. Il en est bien ainsi pour *Echinaster sepositus* (Delavault, 1960d) et, comme l'indique notre tableau, certainement aussi pour *Marthasterias glacialis*.

TABLEAU 2

Saisons probables de la maturité sexuelle chez les mâles des espèces gonochoriques.

	NAPLES	LIVOURNE	BANYULS	ROSCOFF
<i>Marthasterias glacialis</i> .....	Juin-Août	Avril-Juin		
<i>Asterias rubens</i> .....				Juin-Juillet
<i>Echinaster sepositus</i> .....	Septembre- Octobre	Août- Septembre	Mars-Avril	
<i>Henricia sanguinolenta</i> .....				Après Août
<i>Anseropoda membranacea</i> .....	Septembre			Après Août
<i>Ophidiaster ophidianus</i> .....	Septembre			
<i>Hacelia attenuata</i> .....	Septembre			
<i>Astropecten arantiacus</i> .....		Juin- Juillet		
<i>Astropecten bispinosus</i> .....		Juin-Août		
<i>Astropecten jonstoni</i> .....		Août- Octobre		
<i>Astropecten irregularis</i> .....		A partir de Juin-Juillet		
(var. <i>pentacanthus</i> )				

## 2°) LA SPERMATOGENÈSE CHEZ LES ASTERINA.

L'étude chronologique faite par l'un de nous (Delavault, 1959, 1960 b et c) a permis de retrouver, chez les individus de Dinard, les observations faites par les auteurs précédents, en particulier à propos de la spermatogenèse « dominante » existant chez les individus pro-tandres d'*Asterina gibbosa* (Bacci, 1949b) et de la spermatogenèse « secondaire », mise indiscutablement en évidence par Cognetti chez *Asterina pancerii* (1954) et trouvée chez *Asterina gibbosa* par Hauenschild (1954), puis par Cognetti (1956, 1958). L'intérêt de cette étude chronologique réside dans le fait qu'elle met clairement en évidence le caractère *périodique* de ces poussées spermatogénétiques. Chez les *Asterina gibbosa* de Dinard, la maturité des animaux fonctionnellement mâles apparaît en mai-juin ; elle coïncide d'ailleurs avec la maturité complète des îlots de spermatogenèse observés chez les

« hermaphrodites fonctionnels », ainsi que les a nommés l'un de nous (Delavault, 1960c).

Des phénomènes du même ordre, à caractère périodique, existent aussi chez *Asterina pancerii* (Cognetti et Delavault, 1960b).

### C. — Les cycles génitaux

Nous avons vu à propos de l'ovogenèse que, suivant les espèces, les jeunes ovocytes peuvent, ou bien être visibles toute l'année, ou bien simplement à une époque déterminée. On conçoit dès lors facilement que, dans ce dernier cas, le fonctionnement des ovaires puisse obéir à un cycle annuel. On sait aussi que dans ce type de cycle les poussées ovogénétiques peuvent être séparées par un intervalle de temps correspondant en quelque sorte à une période de « repos sexuel ». C'est le cas chez les Astériidés et les Ophidiastéridés que nous avons examinés (fig. 1, I).

Deux poussées ovogénétiques peuvent au contraire « chevaucher », la nouvelle poussée apparaissant avant la ponte. On ne peut donc parler, pour les espèces qui présentent ce phénomène, de véritable repos sexuel. Nous avons observé cette éventualité chez les *Astropectinidés* (fig. 1, II).

Quel que soit, chez ces Etoiles de mer, le mode d'apparition de la nouvelle lignée ovogénétique, la croissance des ovocytes qui y appartiennent étant synchrone, on comprend que tous les œufs, atteignant ensemble leur maturité, puissent être expulsés en bloc (fig. 1, I et II).

Il est beaucoup plus difficile de saisir comment la ponte peut être groupée chez les espèces où la croissance des ovocytes est asynchrone. Et cependant, chez *Asterina gibbosa*, par exemple, il est bien connu que ce sont des paquets d'œufs qu'on découvre sur les rochers, à la saison de ponte. Comme on sait que le tissu phagocytaire est pratiquement visible toute l'année, il faut donc admettre qu'à un moment donné son activité s'amoindrit pour qu'une poussée ovogénétique « privilégiée » donne naissance à des œufs qui atteindront en bloc leur maturité (fig. 1, III). C'est déjà une hypothèse de cet ordre que nous avons formulée à propos d'*Echinaster sepositus* (Cognetti et Delavault, 1960a, cf. p. 428) ; mais ce problème doit être étudié de plus près, et l'un de nous s'y consacre actuellement à propos d'*Asterina gibbosa*.

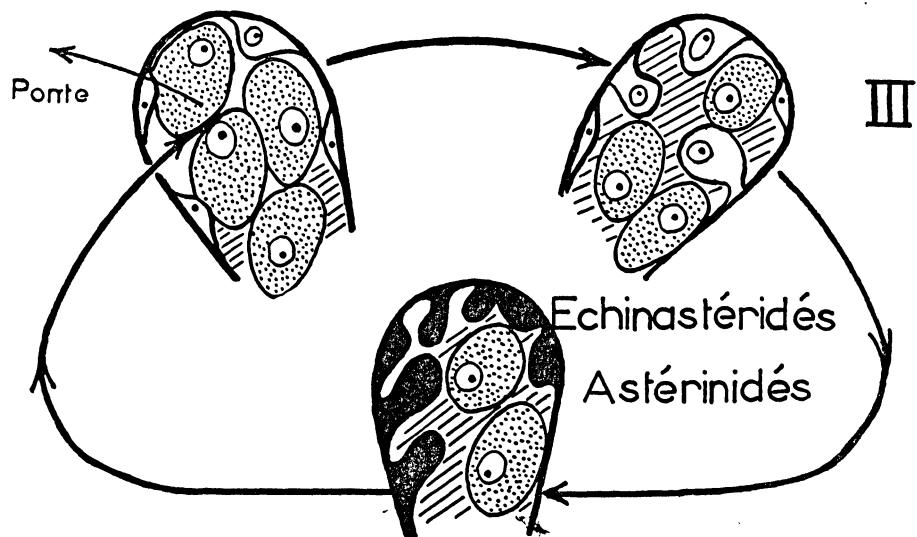
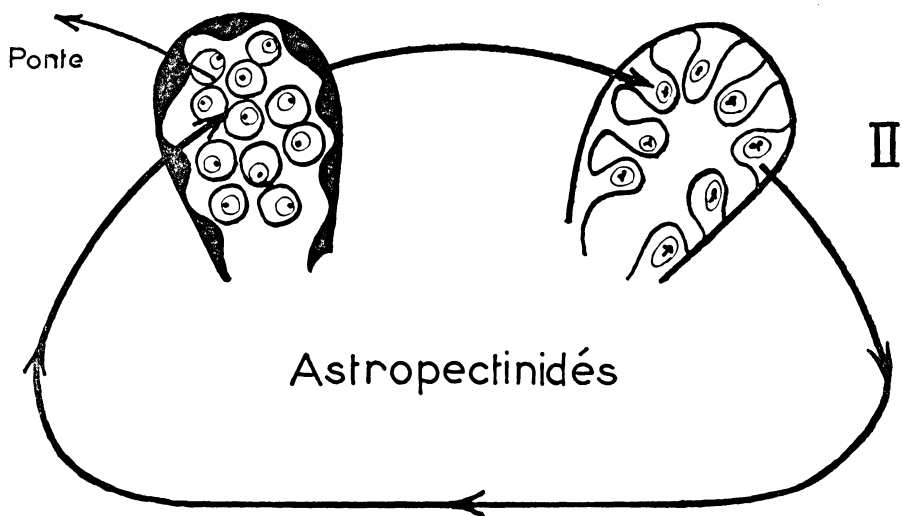
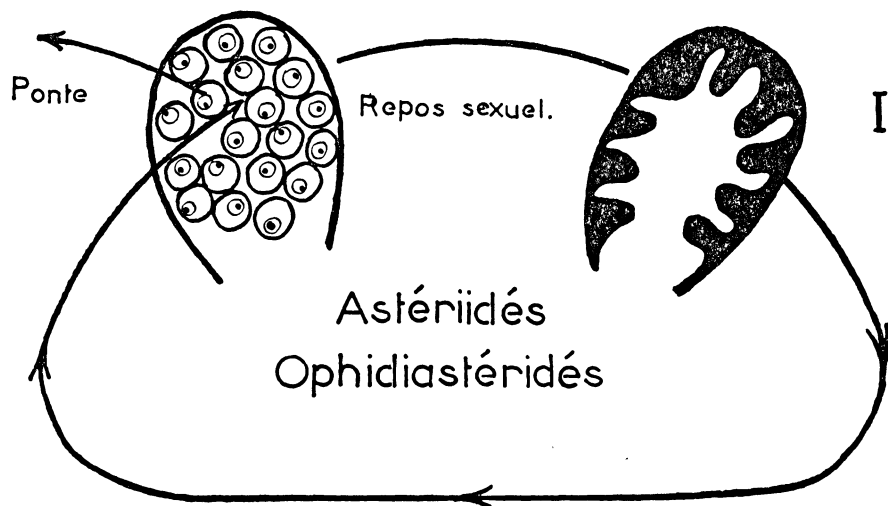
FIG. 1

Différents types de cycles ovogénétiques possibles chez les Astérides.

- I : Deux poussées ovogénétiques successives sont séparées par une période de repos sexuel.
- II : Deux poussées ovogénétiques « chevauchent » pendant un certain temps avant l'expulsion des œufs.
- III : Les poussées ovogénétiques ont lieu toute l'année.  
Seule une poussée « privilégiée » donne naissance aux œufs.

En I et II, les nouvelles lignées ovogénétiques sont conventionnellement figurées en noir, de même qu'en III la lignée fonctionnelle.

Le tissu phagocytaire n'est représenté (en hachures) que sur le schéma III.



Si l'on admet que le tissu phagocytaire puisse jouer, indirectement, un rôle dans la nutrition des nouveaux ovocytes, en leur permettant de bénéficier des produits de dégradation qu'il fait apparaître, ce rôle est donc périodique chez certaines espèces, et plus ou moins permanent chez d'autres. Le peu de besoin en vitellus des premières, opposé à la nécessité d'un apport nutritif abondant chez les autres permet de comprendre cette distinction. En d'autres termes, chez les espèces à développement larvaire condensé, doit se maintenir un certain stock de matériel nutritif qui, le moment venu, sera utilisé par les ovocytes qui seront effectivement pondus.

Quant à la spermatogenèse, enfin, son caractère cyclique ne fait aucun doute, quelle que soit l'espèce à laquelle on s'adresse. Il prend un intérêt accru à propos des animaux hermaphrodites qui, comme chez *Asterina gibbosa* et *Asterina pancerii*, présentent une spermatogenèse « secondaire », véritable *résurgence* de l'activité spermatogénétique, après une période où il est impossible de trouver dans les gonades la moindre trace de tissu germinal mâle (Delavault, 1959, 1960 b et c). On sait toute l'importance qu'acquiert ce phénomène dans la réalisation de l'autofécondation (Cognetti, 1956).

### III. — DÉTERMINATION ET DIFFÉRENCIATION DU SEXE

A l'heure actuelle, on ne sait encore pratiquement rien sur la manière dont se réalise la balance génique chez les Astérides, au moment de la fécondation. En effet, l'observation des chromosomes est extrêmement malaisée, et leur numération elle-même est toujours imprécise (Makino, 1951, cf. pp. 42-46).

Cependant le problème de la détermination du sexe chez les Astérides a été abordé pour la première fois par Bacci à la suite d'une série d'observations sur *Asterina gibbosa*. L'auteur, s'appuyant sur les résultats de recherches précédentes qu'il a poursuivies sur quelques espèces de Mollusques hermaphrodites (Bacci, 1947a, b, c, 1949a) pense que les populations d'*Asterina gibbosa* de Plymouth et de Naples représentent deux « races sexuelles » (Bacci, 1951). Alors que chez les individus de la Manche les facteurs sexuels se trouvent, chez tous, dans un rapport d'équilibre relatif, l'hermaphroditisme revêtant une expression uniforme, chez ceux de Naples cet équilibre peut être déplacé vers la masculinité ou vers la féminité chez les différents individus. D'où l'on peut déduire que parmi les espèces et les populations hermaphrodites, il en existe à variabilité sexuelle limitée, d'autres à variabilité très étendue. Les premières sont définies par l'auteur sous le nom d'« hermaphrodites équilibrés », les secondes sous le nom d'hermaphrodites « non équilibrés » (Bacci, 1950).

Par la suite, des expériences de sélection effectuées par le même auteur sur des Polychètes hermaphrodites du genre *Ophryotrocha*, ont démontré l'existence de génotypes sexuels différents dans chaque population, et ont provoqué l'apparition de femelles par réduction graduelle de la phase sexuelle mâle dans les générations successives, et vice-versa (Bacci, 1955, 1960).

Conformément aux résultats obtenus par sélection sur *Ophryotrocha*, les hypothèses sur la détermination du sexe chez les *Asterina* prennent un sens plus concret. Selon Bacci, les populations méditerranéenne de cette Etoile de mer constituent un exemple d'hermaphrodisme non équilibré dans lequel, aux différents phénotypes, correspondent des génotypes sexuels bien différenciés, tandis que les populations de la Manche doivent être considérées comme des exemples d'hermaphrodites équilibrés chez lesquels un certain coefficient de variabilité fait supposer, malgré l'absence de mâles et de femelles purs, la coexistence de nombreux génotypes sexuels.

En bref, malgré l'absence d'informations au sujet des mécanismes génétiques de la détermination du sexe chez les Astérides, les recherches de Bacci sur l'hermaphrodisme chez *Asterina gibbosa* représentent la contribution la plus importante à la connaissance de ce phénomène chez ces Echinodermes. En tenant compte de ces travaux il apparaît possible de tenter, du point de vue génétique, une analyse des différents aspects de la sexualité dans les diverses espèces d'Astérides.

#### A. — Considérations sur la différenciation du sexe.

Comme nous l'avons vu dans les chapitres précédents le comportement sexuel des Astérides peut présenter des différences profondes tant d'une espèce à l'autre que dans une même espèce. L'analyse histologique des gonades d'*Asterina* a mis en évidence une périodicité de la phase mâle. Chez les populations d'*Asterina gibbosa* de Naples la durée de la phase mâle initiale peut être plus ou moins longue et, chez quelques individus, elle peut manquer complètement. L'hermaphrodisme est alors du type protérogynique. *Asterina pancerii* est toujours protérogynique et la phase mâle est de très courte durée.

Chez *Echinaster sepositus* et *Marthasterias glacialis*, à côté de mâles et de femelles purs, existent des individus qui présentent des gonades nettement hermaphrodites, et des individus chez lesquels les manifestations d'hermaphrodisme sont très peu accentuées. Dans cette dernière éventualité les gonades femelles présentent très peu de spermatogenèse se distribuant en quelques points isolés et les gonades mâles ne contiennent que quelques rares ovocytes.

Nous reprendrons ici (fig. 2 et 3), une série de graphiques utilisés dans un travail antérieur (Cognetti et Delavault, 1960b), où nous avons tenté une interprétation des phénomènes pouvant intervenir dans la différenciation du sexe chez les Astérides. Sur la figure 2, la succession des phases mâles et femelles est indiquée par des courbes qui représentent la distribution chronologique des éléments germinaux des deux sexes ; ces courbes pourraient donner une idée des variations quantitatives des substances hypothétiques produites par les facteurs F et M suivant le schéma bien connu de Goldschmidt. Naturellement, étant donné l'extrême variabilité mise en évidence, les facteurs F et M doivent être considérés comme les témoins de nombreux gènes. L'inversion sexuelle se produit au point où les courbes se croisent. Il correspond *grosso modo* au point de virage. Les zones délimitées par les lignes verticales représentent la durée des phases mâles et des phases femelles.



Les diagrammes a, b, c, d, montrent la production des éléments germinaux des deux sexes au cours de la différenciation des gonades dans les différents phénotypes d'*Asterina gibbosa* et d'*Asterina pancerii*. La ligne pointillée, qui se rapporte au sexe mâle, et qui est appelée courbe M, couvre des aires différentes dans les divers phénotypes, avec aires maximums en a, minimums en d. La ligne F, continue, se rapporte au sexe femelle; les aires qu'elle délimite apparaissent moins variables.

Ces quatre schémas se rapportent aux populations d'*Asterina* de la Méditerranée où, chez *Asterina gibbosa*, les phénotypes a et d sont moins nombreux à l'égard de ceux figurés en b et c. Le schéma d représente en outre la condition sexuelle présentée par *Asterina pancerii* et par les individus protérogyniques d'*Asterina gibbosa*.

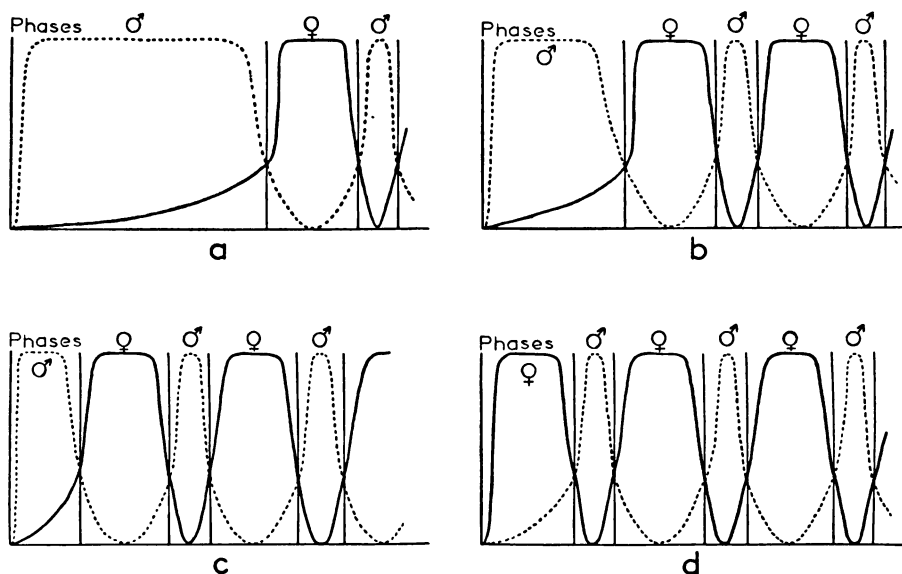


FIG. 2

Succession des phases sexuelles chez *Asterina gibbosa* de Naples (a, b, c, d) et chez *Asterina pancerii* (d).

Le phénomène du retour rapide à la masculinité après la ponte, chez les individus protérogyniques d'*Asterina pancerii* (Cognetti, 1954, 1956) prouve que dans le génotype de ceux-ci existent encore des facteurs masculinisants susceptibles d'exercer une action sur l'orientation sexuelle de la gonade.

Sur les diagrammes représentant le comportement des gonades chez certains individus d'*Echinaster sepositus* et de *Marthasterias glacialis* (fig. 3, b, c) les courbes minces continues indiquent le développement de la spermatogenèse ou de l'ovogenèse alors que le trait épais représente l'apparition puis la différenciation des éléments sexuels aberrants tels qu'on les observe dans les cas que nous avons précédemment décrits. La courbe pointillée schématise le déroulement hypothétique des réactions F ou M qui mène précisément aux manifestations spermo- ou ovogénétiques anormales. Suivant la termi-

nologie que nous avons adoptée, *Echinaster sepositus* et *Marthasterias glacialis* sont des espèces gonochoriques labiles (Cognetti et Delavault, 1960b), et la condition sexuelle qu'elles présentent peut aller jusqu'à l'hermaphrodisme très poussé, dans le cas de l'hermaphrodisme « en mosaïque » par exemple (schéma c).

En ce qui concerne les espèces gonochoriques stables (fig. 3, a), la courbe en pointillés est tracée à une plus grande distance de l'autre courbe de manière à exprimer que l'influence d'une des deux séries de facteurs F ou M domine constamment.

A ces explications théoriques, il faudra évidemment apporter

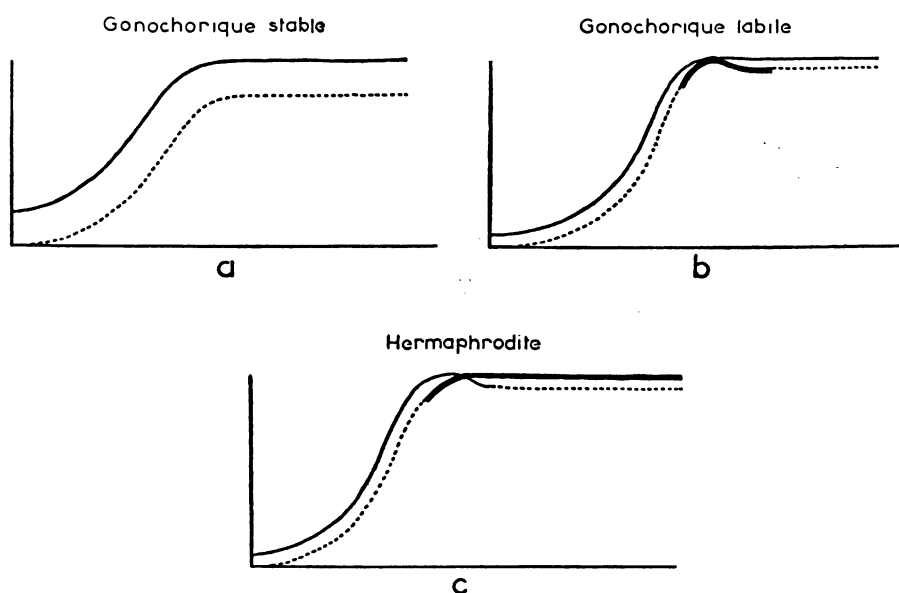


FIG. 3

Schémas illustrant les modes de différenciation possibles du sexe chez les Astérides. Les traits minces continus symbolisent l'évolution de l'ovogénèse ou de la spermatogénèse. Le trait épais indique l'évolution gamétogénétique aberrante. Les traits pointillés représentent le déroulement hypothétique des réactions F et M.

tout le poids du contrôle expérimental. Celui-ci semble difficile sinon impossible sur le plan purement génétique. En effet, les Echinodermes se prêtent mal à une étude de ce genre : l'ampleur de leur cycle de reproduction n'est pas, entre autres, un des moindres obstacles.

Mais l'intérêt que présentent ces animaux dans les problèmes touchant aux facteurs de sexualisation n'en est pas diminué pour autant, en particulier pour les hermaphrodites car, comme l'écrit Bacci lui-même (1953) : « Possiamo quindi concludere che gli ermafroditi nelle loro più varie espressioni non si possono più considerare come animali la cui sessualità è condizionata esclusivamente da fattori esterni, ma come organismi nei quali tale azione si sovrappone con varia intensità ed efficacia a seconda del substrato genetico (vario nei diversi tipi di ermafroditismo), sulla sessualità genotipica dei diversi individui. » En essayant de rechercher quelle peut être la part de ces

facteurs externes, ou encore celle des interventions hormonales possibles dans la réalisation du sexe, on transpose ainsi la recherche dans un domaine plus accessible.

### B. — Les phénotypes sexuels.

Bacci (1955) a introduit le terme de « phénotype sexuel » pour indiquer la succession des manifestations sexuelles qui se déroulent chez un individu au cours de sa vie. Suivant ce que nous venons d'exposer il est évident qu'il existe de nombreux phénotypes sexuels non seulement chez les espèces nettement hermaphrodites, mais aussi chez des espèces considérées jusqu'à présent comme gonochoriques, telles que *Marthasterias glacialis* et *Echinaster sepositus*.

Dans ces espèces il existe une hétérogénéité des phénotypes sexuels qui, même si elle est limitée, fait penser à une variabilité génétique correspondante. Cette variabilité est par ailleurs particulièrement remarquable chez *Asterina gibbosa*.

Il existe en effet dans cette espèce des individus hermaphrodites chez lesquels l'expression des deux sexes peut prendre une importance relative différente, à côté de mâles et de femelles qui restent tels toute leur vie durant.

Des recherches effectuées par Cognetti (1958) il résulte que quelques phénotypes sexuels peuvent être distingués simplement par l'aspect des individus. En effet, ceux où est abolie la phase spermatogénétique dans la première période de vie sexuelle se distinguent par la couleur vert foncé du tégument, différente de celle de tous les autres individus protérandriques de la population. Ils constituent environ 20 p. 100 des animaux des mêmes classes de grandeur recueillis dans le lac saumâtre du littoral de Fusaro, dans les environs de Naples.

Il est encore intéressant de remarquer que le phénotype de ces individus à dominance femelle ressemble à celui des exemplaires verts d'*Asterina pancerii* qu'on recueille dans les prairies de *Posidonia*, dans le golfe de Pouzzoles. Par ailleurs, la spermatogenèse secondaire de ces individus d'*Asterina gibbosa* se manifeste par la production de sperme isolé, exactement comme cela se produit chez tous les individus d'*Asterina pancerii* ; or, ces derniers, de même que ces *Asterina gibbosa* vertes peuvent être considérés comme des hermaphrodites équilibrés, c'est-à-dire à variabilité sexuelle réduite, où domineraient les facteurs génétiques féminisants. On semble ainsi confirmer les liens étroits existant entre la variabilité sexuelle d'*Asterina gibbosa* et la variabilité réduite d'*Asterina pancerii*.

### C. — Hypothèses sur l'évolution de la sexualité.

D'après nos recherches (Cognetti et Delavault, 1960b) et celles des auteurs précédents, il est donc possible de distinguer chez les Astérides trois conditions sexuelles : chez certaines espèces, l'hermaphro-

disme représente la règle la plus générale, chez d'autres, c'est le gonochorisme (gonochorisme labile), chez d'autres enfin, le gonochorisme ne souffre sans doute aucune exception (gonochorisme stable).

Il existe donc certainement dans le groupe des Astérides une variabilité sexuelle étendue qui, d'après les recherches effectuées par Bacci, peut être envisagée comme étant de nature génétique. Cette variabilité atteint sa plus forte amplitude dans le genre *Asterina*.

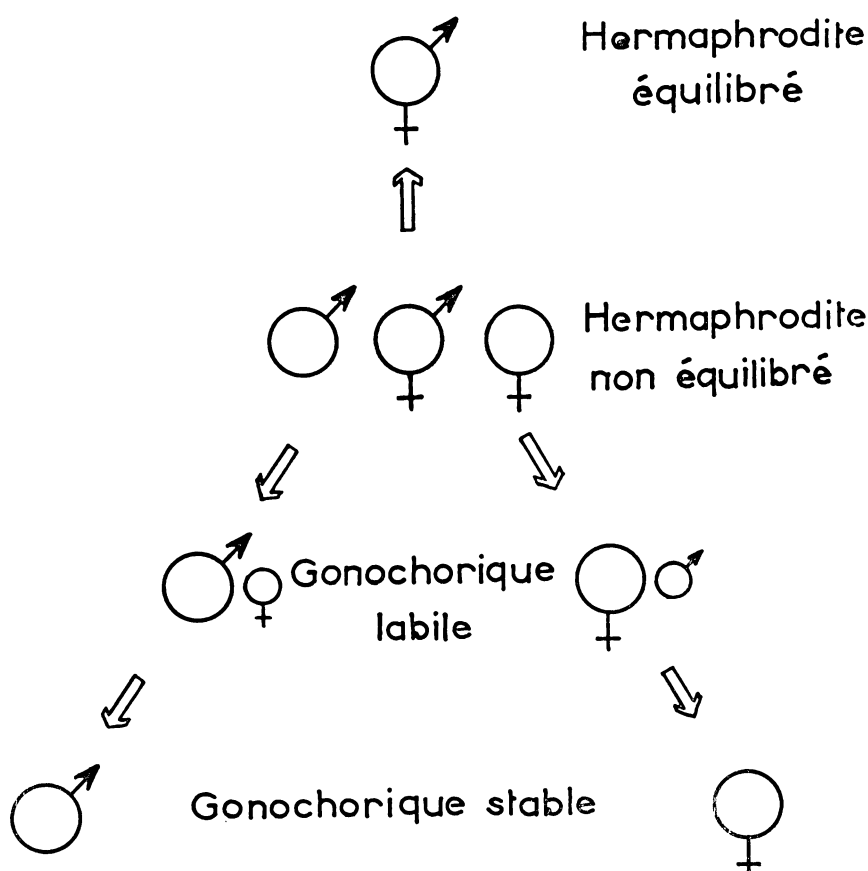


FIG. 4

Stades possibles de l'évolution de la sexualité chez les Astérides par réduction de la variabilité.

L'existence de deux races sexuelles d'*Asterina gibbosa* à Plymouth et à Naples, la première à variabilité sexuelle plus réduite à l'égard de la seconde, conduit à penser que les individus des populations de la Méditerranée sont dotés de génotypes très différenciés (hermaphrodites non équilibrés) alors que les individus de la Manche présentent des génotypes bien moins différenciés (hermaphrodites équilibrés). Cette interprétation conduit à l'hypothèse selon laquelle l'espèce protéro-gynique : *Asterina pancerii* se serait séparée d'*Asterina gibbosa*, avec laquelle elle semble présenter une grande affinité du point de vue

systématique (Tortonese, 1952), et où, chez certains individus, les facteurs féminisants apparaissent prépondérants (Cognetti, 1954). On peut donc imaginer que, dans le milieu naturel, la séparation de populations orientées vers la monogénie à partir de populations présentant un hermaphrodisme non équilibré, s'effectue à la manière de ce que Bacci (1955) a obtenu expérimentalement avec ses élevages d'*Ophryotrocha*.

Dans les espèces à gonochorisme labile, l'hétérogénéité des phénotypes sexuels est bien moins accentuée que chez les véritables hermaphrodites, mais elle est néanmoins évidente. En outre, il n'est pas interdit de penser que des études ultérieures puissent permettre de relever, au sein de la même espèce, l'existence de populations à diverses variabilités sexuelles.

Dans les espèces où nous n'avons trouvé aucun cas d'hermaphrodisme, il existe évidemment une plus grande uniformité des génotypes sexuels.

En résumé, les données que nous avons actuellement à notre disposition peuvent nous faire supposer qu'à partir de la condition hermaphrodite non équilibrée est apparu d'une part l'hermaphrodisme équilibré, et que, d'autre part, le gonochorisme résulte d'une élimination des génotypes hermaphrodites. Dans cet esprit, les espèces à gonochorisme labile représenteraient un terme intermédiaire dans le processus de cette évolution caractérisé par une réduction de la variabilité.

Nous illustrons ces conceptions sur le schéma de la figure 4.

#### IV. — LA REPRODUCTION ASEXUÉE

Les Astérides présentent une forte capacité de régénération et, dans quelques espèces, existe même une reproduction asexuée par scission spontanée. Sur les modalités relatives à cette scissiparité nous renvoyons aux traités de Korschelt et Heider (1910, cf. pp. 628-631), de Hyman (1955, cf. pp. 310-313) et de Grassé (1948, cf. pp. 231-232).

D'après les travaux de Kowalevsky (1872), de Crozier (1915, 1920) et de Tartarin (1953) il résulte que *Coscinasterias tenuispina* possède un pouvoir de régénération tel qu'il lui permet une reproduction par scission.

De notre côté, nos recherches effectuées sur 213 individus de cette espèce, provenant de Naples et de Livourne, nous ont permis de montrer que 50 p. 100 seulement des individus présentent des gonades. Les individus jeunes, ayant un rayon maximum inférieur à 25 mm, en sont toujours dépourvus.

Le tableau que nous donnons ici (Tableau 3) a déjà été publié dans un travail précédent (Cognetti et Delavault, 1958b) ; il rapporte la présence des gonades chez les individus de différentes grandeurs classés avec des intervalles de longueur de 20 mm excepté la dernière catégorie dans laquelle l'intervalle est de 30 mm étant donné le petit nombre de ses représentants.

Il convient d'ajouter, pour la compréhension de ce tableau, que, mis à part les individus dépourvus de gonades, les autres se répartissent en deux groupes : dans l'un, tous les bras contiennent des gonades, dans l'autre, un certain nombre de bras, variable d'un individu à l'autre, en sont dépourvus.

TABLEAU 3  
Fréquences et proportions des différents types d'individus sexués  
chez *Coscinasterias tenuispina*.

Classes de grandeur (en mm)	Fréquence (F)	Fréquence des individus sexués (f)	Proportion d'individus sexués	Fréquence des individus contenant des gonades dans tous les bras	Proportion par rapport à F	Proportion par rapport à f
1	2	3	4	5	6	7
20 - 40	62	19	0,31	7	0,11	0,37
40 - 60	104	46	0,44	24	0,23	0,52
60 - 80	38	33	0,87	22	0,58	0,67
80 - 110	9	8	0,89	6	0,67	0,75
Total ....	213	106	0,50	59	0,28	0,56

Ce tableau montre que la proportion des individus pourvus de gonades (colonne 4) augmente à mesure qu'augmente la taille des bras, c'est-à-dire avec l'âge, et que corrélativement augmente la proportion des individus pourvus de gonades dans *tous les bras*, non seulement en fonction de la taille (colonne 6) mais encore par rapport aux individus pourvus de gonades (colonne 7). Par conséquent *Coscinasterias tenuispina* se distingue nettement des autres espèces d'Astérides que nous avons examinées, lesquelles présentent toujours des gonades chez les divers individus, même chez les plus jeunes.

Il convient ensuite de souligner que chez les exemplaires où les gonades ne sont présentes que dans certains bras, elles se trouvent habituellement dans les bras les plus longs et qu'elles manquent dans ceux qui ont été régénérés, sauf quand ceux-ci ont atteint une longueur de 25 mm, correspondant précisément à celle où peuvent apparaître les gonades chez les individus les plus jeunes. On trouve fréquemment aussi des individus dont les bras, manifestement non régénérés, contiennent ou non des gonades. Par conséquent, dans certains cas, l'absence ou la présence de gonades est liée au degré de développement des bras en voie de régénération, dans d'autres cas elle en est indépendante.

L'augmentation graduelle de la proportion d'individus pourvus de gonades, à mesure qu'augmente la taille démontre en outre l'existence de différences chronologiques portant sur le début de l'apparition des gonades chez les individus des populations que nous avons examinées ; en effet, chez quelques-uns les gonades apparaissent précocement, chez d'autres au contraire elles ne le font que très tardivement. Entre ces limites existent naturellement des conditions intermédiaires. Pour certains individus on peut même soupçonner une absence totale de gonades au cours de toute la vie.

Il est permis de supposer, étant donné la grande fréquence d'individus montrant des bras en voie de régénération, que les *Coscinasterias* asexuées ne sont pas simplement en phase de régénération mais bien en phase de reproduction agame. A l'appui de cette hypothèse, on peut citer le cas d'*Ophiactis virens*. En effet, chez cette Ophiure à fort pouvoir de régénération, les jeunes individus seuls se séparent activement par schizogonie ; or ils sont précisément tous dépourvus de gonades. Par contre, les gros exemplaires pourvus de gonades ne présentent plus de scission (Simroth, 1877).

Un fait identique se vérifie aussi chez l'Astéride *Linckia multiflora* (Mortensen, 1938). En outre, il est intéressant de retenir que chez les différentes espèces d'Astérides que nous avons eu l'occasion d'examiner, et dans lesquelles la régénération constitue un phénomène tout à fait accidentel, le développement des bras régénérés s'accompagne d'une apparition de la gonade qui n'est pas tardive mais précoce.

Pour terminer, nous rappellerons (Cognetti et Delavault, 1958b) que l'absence des gonades chez certains individus de *Coscinasterias tenuispina*, d'*Ophiactis virens* et de *Linckia multiflora* constitue un phénomène analogue à celui qu'on a décelé par exemple chez certaines races de Planaires d'eau douce, où la reproduction scissipare s'accompagne de l'absence de gonades et d'appareil copulateur (Vandel, 1922 ; Benazzi, 1938). Les faits que nous apportons à propos des Astérides démontreraient donc une valeur plus générale de ce phénomène.

### Zusammenfassung

Die Autoren haben die Sexualität von 14 Asteridenarten untersucht, die an den italienischen und französischen Küsten des Mittelmeers und an einigen Fundorten des Ärmelkanals leben.

Das histologische Studium der Gonaden wurde an einer grossen Zahl von Individuen durchgeführt, die während allen Jahreszeiten gesammelt wurden.

Bei den untersuchten Asteroidea, Ophiasteridae und Astropectinidae ist der Reifeprozess der Ovocyten synchron in allen Gonaden eines Individuums ; das histologische Studium zeigt, dass sie alle die gleiche Grösse haben. Bei den Echinasteridae und den Asterinidae dagegen treten die Ovocyten immer in verschiedenen Entwicklungsstadien auf. Ihr Wachstum ist asynchron.

Bei den Hermaphroditen sind nur die Gonaden, die am Beginn der Spermatogenese stehen, oder diejenigen der « echten Männchen », die bei nicht ausgeglichenen Zwittern auftreten, den männlichen Gonaden der gonochoristischen Individuen sehr ähnlich. In den andern Fällen zeigt sich die Spermatogenese nur in einigen Zonen der Gonade.

In den weiblichen Gonaden, in denen das Wachstum der Ovocyten synchron ist, kann man zwei aufeinanderfolgende Ovogenesestadien beobachten, die manchmal durch eine sexuelle Ruheperiode voneinander getrennt sind. Nach der Eiablage stellt man in der Regel eine Resorption der in der Gonade verbliebenen Ovocyten durch ein phagocytäres Gewebe fest, das sich nach der Abgabe des Samens auch in den männlichen Gonaden findet.

Die Autoren haben nachgewiesen, dass in der Gruppe der Asteroidea vorwiegend drei sexuelle Zustände bestehen : es gibt Arten, die eindeutige Zwitter sind, Arten, die streng gonochoristisch sind und Arten die zwar getrenntgeschlechtlich sind, aber doch mit einer bestimmten Häufigkeit Fälle eines mehr oder weniger ausgeprägten Hermaphroditismus aufweisen, also einen labilen Gonochorismus zeigen. Es besteht also in dieser Gruppe eine bestimmte sexuelle Variabilität, die genetischer Natur ist. Diese Variabilität erreicht ihren höchsten Grad bei den nicht balancierten Hermaphroditen (*Asterina gibbosa* von Neapel) während sie weniger ausgeprägt ist bei den balancierten Hermaphroditen (*Asterina gibbosa* von Plymouth, *A. panzerii*) und insbesondere bei den labilen Gonochoristen (*Echinaster*, *Marthasterias*). Bei den gonochoristischen Arten zeigt sich

naturalmente una maggiore Einheitlichkeit der sexuellen Genotypen in jedem Geschlecht.

Das Vorhandensein zahlreicher sexueller Genotypen bei *Asterina* führt zur Hypothese einer Abspaltung der proterogynen Art *A. pancerii* von Genotypen der Art *gibbosa*, in welcher die weiblichen Faktoren eindeutig überwiegen. *A. pancerii* hat aber eine geringere sexuelle Variabilität als *A. gibbosa* und kann als eine balancierte Zwitterart aufgefasst werden, in der weibliche Faktoren vorherrschen.

Die zur Verfügung stehenden Daten führen zum Schluss, dass aus den nicht balancierten Hermaphroditen sich Populationen mit balanciertem Zwittertum entwickelten und dass gleichzeitig durch Elimination der hermaphroditischen Genotypen sich gonochoristische Arten gebildet haben. Die Arten mit labilem Gonochorismus könnten in der Evolution vom nicht balancierten Zwittertum zum Gonochorismus eine Zwischenstufe darstellen.

Als dann haben die Autoren die Fortpflanzungsweisen von *Coscinasterias tenuispina* untersucht, einer Art, die für ihr starkes Regenerationsvermögen bekannt ist. In dieser Art trifft man eine starke Produktion von Individuen ohne Gonaden, die verschiedenen Grössenklassen angehören. Dies lässt die Vermutung zu, dass diese asexuellen Individuen sich nicht einfach in einer Regenerationsphase befinden sondern in einer agamen Reproduktionsphase.

### Riassunto

Gli AA hanno studiato la sessualità di 14 specie di Asteroidi viventi sulle coste italiane e su quelle francesi del Mediterraneo e della Manica.

L'esame istologico delle gonadi è stato effettuato su gran numero di individui raccolti periodicamente in tutte le stagioni.

In Asteriidae, Ophidiasteridae, Astropectinidae esaminati, la maturazione degli ovociti avviene contemporaneamente in tutte le gonadi di un individuo e all'esame istologico gli ovociti appaiono quindi tutti della medesima grandezza. In Echinasteridae e Asterinidae invece gli ovociti si presentano sempre a diversi stadi di accrescimento, sono cioè a sviluppo asincrono.

Negli ermafroditi soltanto le gonadi in fase spermatogenetica iniziale o quelle dei « veri maschi » negli ermafroditi non bilanciati sono molto simili alle gonadi maschili degli individui gonocorici. Negli altri casi si ha una spermatogenesi che si manifesta solo in alcune zone della gonade.

Nelle gonadi femminili dove la crescita degli ovociti è sincrona vi possono essere due ovogenesi successivi separate o no da un periodo di riposo sessuale. Dopo la deposizione si ha di regola un riassorbimento degli ovociti rimasti nella gonade da parte di un tessuto fagocitario presente anche nelle gonadi maschili dopo l'emissione degli spermatozoi.

Gli AA hanno stabilito che nel gruppo degli Asteroidi esistono tre condizioni sessuali prevalenti: vi sono cioè specie nettamente ermafrodite, specie rigidamente gonocoriche e specie che pur essendo a sessi separati presentano con una certa frequenza casi di ermafroditismo più o meno accentuati, cioè un gonocorismo labile. Esiste dunque nel gruppo una estesa variabilità sessuale da ritenersi di natura genetica. Tale variabilità raggiunge il suo massimo grado negli ermafroditi non bilanciati (*Asterina gibbosa* di Napoli), mentre è minore in quelli bilanciati (*Asterina gibbosa* di Plymouth, *A. pancerii*) e più ancora nei gonocoristi labili (*Echinaster*, *Marthasterias*). Nelle specie gonocoriche si è raggiunta evidentemente una più grande uniformità dei genotipi sessuali nell'ambito di ciascun sesso.

La presenza di numerosi genotipi sessuali in *Asterina* porta all'ipotesi secondo la quale la specie proteroginica *A. pancerii* si sia separata da genotipi della *gibbosa* dove i fattori femminili appaiono in netta prevalenza. *A. pancerii* ha pertanto una variabilità sessuale minore rispetto all'*A. gibbosa* e può essere considerata come una specie ermafrodita bilanciata dove prevalgono i fattori femminili.

I dati a disposizione fanno ritenere che da gli ermafroditi non bilanciati si siano sviluppati popolazioni a ermafroditismo bilanciato e nello stesso tempo siano derivate specie gonocoriche in seguito a eliminazione dei genotipi ermafroditici. Le specie a gonocorismo labile rappresenterebbero un termine intermedio dell'evoluzione dall'ermafroditismo non bilanciato al gonocorismo.

Gli AA hanno infine studiato i modi di riproduzione di *Coscinasterias tenuispina* nota per il suo alto potere rigenerativo. In questa specie è stata riscontrata una forte produzione di individui, appartenenti a varie classi di grandezza, privi di gonadi. Ciò fa supporre che gli individui asessuati non siano solamente in fase di rigenerazione ma in fase di riproduzione agamica.



## INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ALDRICH, F.A. et ALDRICH, M.A., 1955. — Studies on the reproductive functional morphology of Asteroideans. I : Sex reversal in the common Sea-star *Asterias forbesi* (Desor). *Notulae Nat. Acad. Philad.*, n° 276, 2 p.
- BACCI, G., 1947 a. — Ricerche preliminari sulla sessualità di *Patella coerulea*. *Arch. Zool. Ital.*, 31, pp. 293-310.
- BACCI, G., 1947 b. — Sex reversal in *Patella coerulea*. *Nature*, 160, p. 94.
- BACCI, G., 1947 c. — L'inversione del sesso e il ciclo stagionale della gonade in *Patella coerulea*. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, 21, pp. 183-214.
- BACCI, G., 1949 a. — Osservazioni statistiche sulla determinazione dei sessi in *Patella coerulea*. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, 22, pp. 26-39.
- BACCI, G., 1949 b. — Ricerche su *Asterina gibbosa*. II. L'ermafroditismo in una popolazione di Plymouth. *Arch. Zool. Ital.*, 34, pp. 49-74.
- BACCI, G., 1950. — Alcuni problemi dell'ermafroditismo negli Invertebrati. *Boll. Zool.*, 17, pp. 193-212.
- BACCI, G., 1951. — On two sexual races of *Asterina gibbosa* (Penn.) *Experientia*, 7, pp. 31-37.
- BACCI, G., 1953. — Fattori genetici ed ambientali nel differenziamento sessuale dei Molluschi ermafroditi. *Ricerca Scientifica*, 23, pp. 19-31.
- BACCI, G., 1955. — Controllo genetico della inversione sessuale in individui isolati di *Ophryotrocha*. *Atti del IX Congresso internazionale di Genetica. Caryologia*, vol. suppl. pp. 1-4.
- BACCI, G., 1960. — Conferma della variabilità dei genotipi sessuali nel Polichete ermafrodita *Ophryotrocha puerilis* Siberti. *Rend. Acc. Naz. Lincei*, 28, pp. 92-94.
- BENAZZI, M., 1938. — Ricerche sulla riproduzione delle Planarie tricladi paludicole con particolare riguardo alla moltiplicazione asessuale. *Rend. Acc. Naz. Lincei*, 7, pp. 30-89.
- BUCHNER, P., 1911. — Ueber hermaphrodite Seesterne. *Zool. Anz.*, 38, pp. 315-319.
- CAULLERY, M. et SIEDLECKI, M., 1903. — Sur la résorption phagocytaire des produits génitaux inutilisés chez *Echinocardium cordatum* Penn. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 136, pp. 496-498.
- COGNETTI, G., 1954. — La proteroginia in una popolazione di *Asterina pancerii* Gasco del Golfo di Napoli. *Boll. Zool.*, 21, pp. 77-80.
- 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. Acc. Naz. Lincei*, 24, pp. 325-327.
- COGNETTI, G. et DELAVAUT, R., 1958 a. — Aspetti istologici delle gonadi in *Coscinas-terias tenuispina* Lmk. *Monit. Zool. Ital.*, 66, pp. 44-48.
- COGNETTI, G. et DELAVAUT, R., 1958 b. — Individui sessuati e asessuati in *Coscinas-terias tenuispina* Lmk. *Rend. Acc. Naz. Lincei*, 24, pp. 560-562.
- COGNETTI, G. et DELAVAUT, R., 1960 a. — Recherches sur la sexualité d'*Echinaster sepositus* (Echinoderme, Astéride). Etude des glandes génitales chez les animaux des côtes de Livourne. *Cah. Biol. Mar.*, 1, pp. 421-432.
- COGNETTI, G. et DELAVAUT, R., 1960 b. — Gonocorismo stabile, gonocorismo labile et ermafroditismo in Asteroidei dell'Atlantico e del Mediterraneo. *Rend. Acc. Naz. Lincei*, 28, pp. 82-85.
- CROZIER, W.J., 1915. — On the number of rays in *Asterias tenuispina* Lmk. at Bermuda. *Amer. Nat.*, 49, pp. 28-36.
- CROZIER, W.J., 1920. — Notes on some problems of adaptation. 2 : On the temporal relations of asexual propagation and gametic reproduction in *Coscinas-terias tenuispina*. *Biol. Bull.*, 39, pp. 116-129.
- CUÉNOT, L., 1887. — Contributions à l'étude anatomique des Astérides. *Arch. Zool. Exp. Gén. N. et R.* (2), 5 bis Suppl. pp. 1-144.
- CUÉNOT, L., 1898. — Notes sur les Echinodermes. III. L'hermaphroditisme protandrique d'*Asterina gibbosa* Penn. et ses variations suivant les localités. *Zool. Anz.*, 21, pp. 273-279.
- CUÉNOT, L., 1948. — Anatomie, éthologie et systématique des Echinodermes. (Dans *Traité de Zoologie* publié sous la direction de Pierre P. Grassé, tome XI, Masson édit. Paris.)

- DAWYDOFF, C., 1948. — Embryologie des Echinodermes (dans *Traité de Zoologie*, Grassé, idem.).
- 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. — Recherches sur la sexualité d'*Asterina gibbosa* de Banyuls. *Vie et Milieu*, 11, pp. 381-385.
- DELAVALT, R., 1960 b. — Observations complémentaires sur le cycle sexuel d'*Asterina gibbosa* de Dinard. *Bull. Lab. Marit. Dinard*, 46, pp. 36-38.
- DELAVALT, R., 1960 c. — Les cycles génitaux chez *Asterina gibbosa* de Dinard. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 251, pp. 2240-2241.
- DELAVALT, R., 1960 d. — L'apparition de la maturité sexuelle mâle chez *Echinaster sepositus* et ses variations sur le littoral méditerranéen. *Vie et Milieu*, 11, pp. 677-678.
- DELAVALT, R., 1960 e. — La sexualité chez *Echinaster sepositus* Gray du Golfe de Naples. *Publ. Staz. Zool. Napoli*, 32, pp. 41-55.
- DELAVALT, R. et COGNETTI, G., 1957. — L'hermaphrodisme chez *Echinaster sepositus* Gray du Golfe de Naples. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 245, pp. 2245-2547.
- 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.
- DELAVALT, R. et COGNETTI, G., 1961. — L'hermaphrodisme chez *Marthasterias glacialis* L. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 253, pp. 2771-2772.
- FIELD, G.W., 1895. — On the morphology and physiology of the Echinoderm spermatozoön. *J. Morph.*, 11, pp. 235-270 (cf. p. 236).
- GABE, M. et MARTOJA-PIERSON, M., 1957. — Sur une coloration trichrome en un temps sans différenciation. *Bull. Microsc. Appl.*, 7, pp. 60-63.
- GIARD, A., 1877. — Sur une fonction nouvelle des glandes génitales des Oursins. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 85, pp. 858-859.
- GRASSÉ, P.P., 1948. — *Traité de Zoologie. Echinodermes, Stomocordés, Procordés.* Tome XI. Masson édit. Paris (Echinodermes : 363 pages).
- HAMANN, O., 1885. — Beiträge zur Histologie der Echinodermen. Heft 2 Die Asteriden. Fischer éd. Jena. 119 p. (cf. fig. 63, Pl. 7).
- HARMS, J.W., 1926. — Körper und Keimzellen. *Monograph. gesamt. Physiol. Pflanzen und Tiere*. 19 (Hermaphrodisme protandrique, cf. 1<sup>re</sup> partie, pp. 286-297).
- HAUENSCHILD, C., 1954. — Zur Frage der Geschlechtsbestimmung bei *Asterina gibbosa*. *Zool. Jahrb.*, 65, pp. 43-53.
- HYMAN, L.H., 1955. — *The Invertebrates. Tome 4 : Echinodermata.* McGraw - Hill Book Company éd., New-York - Toronto - Londres. 763 pages.
- KOEHLER, R., 1924. — *Les Echinodermes des mers d'Europe. Tome I*, Doin éd. Paris. 345 p., 9 Pl.
- KORSCHOLT, E. et HEIDER, K., 1910. — *Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Wirbellosen Thiere.* 4<sup>e</sup> partie, chap. 9 : (Ungeschlechtliche Fortpflanzung). Fischer éd. Jena. 896 p.
- KOWALESVSKY, A.F., 1872. — Die Vermehrung der Steesterne durch Theilung und Knospung. *Zeitsch. Wiss. Zool.*, 22, pp. 283-284.
- LENDER, TH. et HUET, M., 1962. — Sur la régénération des gonades d'*Asterina gibbosa* (Penn.) *C.R. Acad. Sc. Paris* (sous presse).
- LIEBERKIND, I., 1921. — On a star-fish (*Asterias grönlandica*) which hatches its young in its stomach. *Vidensk. Medd. Dansk. natur. hist. Foren.*, 72, pp. 121-126.
- MAC BRIDE, E.W., 1896. — The development of *Asteria gibbosa*. *Quart. J. Micr. Sc.*, 38, pp. 339-411.
- MAKINO, S., 1951. — Chromosome numbers in animals. The Iowa State College Press. 290 p. (pour les Echinodermes cf. pp. 42-46).
- MORTENSEN, T., 1938. — Contributions to the study of the development and larval forms of Echinoderms (IV). *Mem. Ac. Roy. Sc. Lettres. Copenhagen*, 7, pp. 1-59 (pour *Linckia multiflora*, cf. pp. 35-37).
- NEEFS, Y., 1958. — Développement et évolution sexuelle chez *Asterina gibbosa*. *Proc. 15th Int. Congr. Zool. Lond.*, pp. 286-288 (éd. en 1959).
- OHSHIMA, H., 1929. — Hermaphrodita marstelo, *Asterina batheri* Goto. *Annot. Zool. Jap.*, 12, pp. 333-349.
- RETZIUS, G., 1911. — Ein Fall von Hermaphroditismus bei *Asterias rubens* L. *Biol. Untersuch.*, 16, pp. 62-72.
- SARS, M., 1846. — *Fauna littoralis Norvegiae I.*, J. Dahl éd. Christiania, 94 pages, 10 pl. (pour *Henricia sanguinolenta* = *Echinaster sanguinolentus*, cf. pp. 48-56).

- SIMROTH, H., 1877. — Anatomie und Schizogonie der *Ophiactis virens* Sars. *Zeitsch. Wiss. Zool.*, 28, pp. 419-524.
- TARTARIN, A., 1953. — Observations sur les mutilations, la régénération, les néoformations et l'anatomie de *Coscinasterias tenuispina* Lamarck, *Recueil Trav. Stat. Mar. Endoume*, 5 (fasc. 10), 106 p.
- TORTONESE, E., 1952. — Studio comparativo di *Asterina gibbosa* Penn. e *Asterina pancerii* Gasco (Echinodermi, Asteroidei). *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, 23, pp. 163-172.
- VANDEL, A., 1922. — Recherches expérimentales sur les modes de reproduction des Planaires triclades paludicoles. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 55, pp. 343-518.