

LES CYCLES GÉNITAUX D'*ASTERINA GIBBOSA* P.

par

Jacques Bruslé

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

Résumé

L'étude histologique de gonades prélevées chez des *Asterina gibbosa* provenant de diverses régions et à toutes les saisons, conduit à distinguer un certain nombre de types génitaux regroupés en quatre grandes catégories. On en déduit que la sexualité de cette espèce est complexe.

Des élevages ont aussi permis une reconstitution chronologique de l'évolution sexuelle normale. On montre ainsi que les cycles génitaux et leur succession durant la vie des animaux permettent de caractériser des hermaphrodites protérandres, des hermaphrodites simultanés, des hermaphrodites protérogynes, des femelles permanentes ou des mâles permanents.

Le degré de précocité et de régularité avec lequel se produisent les inductions ovocytaires ou spermatocytaires qui conduisent à la maturité génitale ou au virage sexuel, présente une variabilité liée à l'existence de races sexuelles géographiques.

Introduction

La connaissance d'un certain nombre de types génitaux peut être déduite de l'étude histologique des gonades d'*Asterina gibbosa*. Mais chacun de ces types ne présente qu'un des aspects multiples d'une succession de phénomènes qui se déroulent au cours de la vie des individus et qui constituent leur *évolution sexuelle*. Il convenait donc d'utiliser ces images statiques pour chercher à reconstituer le *dynamisme* des évolutions génitales possibles dans certaines populations d'*Asterina*, ce qui fut fait à propos des animaux de Dinard (Delavault, 1960 a et b), de Banyuls (Delavault, 1960 c ; Bruslé, 1966), de Roscoff (Neefs, 1960 ; Bruslé, 1968) et de Marseille (Bruslé, 1969 a).

Les différentes séquences saisonnières de l'activité génitale devaient en outre être contrôlées par l'étude *chronologique* de la sexualité d'animaux suivis en élevage. L'ensemble de tous ces résultats devait permettre la reconstitution des cycles sexuels annuels d'une part et la compréhension, d'autre part, des cycles génitaux se déroulant tout au long de la vie des individus.

LES DIVERS TYPES GÉNITAUX CARACTÉRISTIQUES.

Nous passerons ici en revue les types génitaux sans jamais préjuger de leur fréquence, ni de leurs relations avec la saison ou l'âge de l'animal ; ces problèmes ayant été étudiés précédemment (Bruslé, 1966, 1968, 1969 a). Les divers aspects génitaux décelables sur coupes histologiques ont été à cette occasion antérieurement décrits et illustrés (1) ; seule une récapitulation de ceux-ci sera présentée ici.

Dix-sept types génitaux ont été définis (Fig. 1). A chacune des catégories décrites a été attribué un *symbole* qui traduit le *type génital* et évite d'avoir à dresser ultérieurement la liste fastidieuse des constituants cellulaires de chaque gonade. Ce « catalogue » et ce « langage » offrent en outre l'avantage de permettre de retracer plus aisément l'évolution sexuelle des animaux.

Parmi ceux-ci, il est possible de distinguer quatre catégories de gonades respectivement *sans activité gamétogénétique fonctionnelle*, *en activité ovogénétique seule*, *en activité spermatogénétique dominante et fonctionnelle*, enfin *fonctionnellement hermaphrodites*.

Cet ordre n'est pas celui auquel obéit l'évolution chronologique des gonades, qui sont protérandres le plus souvent, mais il offre la possibilité de faire prendre conscience de la complexité des états génitaux.

A. Gonades sans activité gamétogénétique fonctionnelle.

Les gonades se rattachant aux types génitaux 1 et 2 sont celles d'animaux jeunes ou au repos sexuel. Elles sont parfois dites « indifférenciées », encore que fréquemment s'y remarquent de jeunes ovocytes. Il s'agit, dans ce cas (type 2), d'une *protérogynie cytologique précoce*.

Il est donc utile de souligner que, dans la plupart des gonades, c'est une *cytodifférenciation ovogénétique* qui se manifeste en premier lieu. Elle n'aboutit pas à un caractère fonctionnel de la lignée ovogénétique et c'est donc secondairement que se superpose à celle-ci une cytodifférenciation spermatogénétique qui, elle, est fonctionnelle.

La notion d'hermaphrodisme protérandrique suivant Cuénot (1887, 1898) reste donc valable, mais elle méritait ces précisions.

B. Gonades en activité ovogénétique.

Ces gonades, correspondant aux types génitaux 3 à 7, manifestent divers degrés d'activités ovogénétiques. Une certaine hétérogénéité ovocytaire s'y rencontre fréquemment (type 5 en particulier). Le tissu vésiculeux présente des développements extrêmement variables, généralement parallèles aux dégradations ovocytaires par lyse (type 6). Son extension devient considérable après la ponte (type 7).

(1) Une illustration photographique, d'après des coupes semi-fines, est présentée dans : « Les potentialités germinales intragonadiques chez *Asterina gibbosa* P. Cah. Biol. Mar. (à paraître).

C. Gonades en activité spermatogénétique dominante.

Les types génitaux 8, 9, 10, 11, 12 et 13 traduisent la protérandrie qui caractérise l'activité sexuelle de la plupart des *Asterina*. Les animaux jeunes, ou assez jeunes, ont en effet une activité spermatogénétique considérable et n'expulsent, à maturité, que des spermatozoïdes.

TYPE GÉNITAL.			DÉTAIL CYTOLOGIQUE DES ASPECTS GÉNITAUX.									
N° REF.	SIGNIFICATION FONCTIONNELLE	SYMBÔLE	GONIES	OVOCYTES JEUNES (PREMIÈRE)	OV. JEUNES DÉBUT (VITELLOGEN)	OVOCYTES VITELLO-GENÈSE	OVOCYTES MÛRS	OVOCYTES LYSÉS	TISSU MÉSICULEUX	COL. SPERMATIQUE	SPZ	SPZ. RÉSIDUELS
1	ACTIVITÉ GAMÉTO-GÉNÉTIQUE FONCTIONNELLE NULLE	0	++									
2	" " RÉDUITE	0♀	+	+	+							
3	ACTIVITÉ OVOGÉNÉTIQUE DÉBUTANTE	♀	•	+	++							
4	ACTIVITÉ VITELLOGÉNÉTIQUE	♀	•	•	+	++						
5	" " (FIN)	♀♀	•	•	•	+	++	•	•			
6	IDÉO-DÉGRADATION OVOCYTAIRE	♀♀♀	•	•	•	•	++	+	+			
7	APRÈS LA PONTE	♀♀♀	•	•	•	+		•	++			
8	SPERMATOGÈSE PRIMAIRE (DÉBUT)	♂	+							++		
9	" " (MÉIOSE)	♂♂	•							+	++	+
10	" " (FIN)	♂♂	•								•	++
11	# 8	♀♂	•	+	+					++		
12	# 9	♀♂♂	•	+	+					+	++	+
13	# 10	♀♂♂	•	+	+						•	++
14	SPERMATOGÈSE & OVOGÈSE SIMULTANÉES	♀♂♂	•	•	•	+	+			+	++	+
15	SPERMATOGÈSE SECONDAIRE (RÉSURGENTE)	♀♀♂♂	•	•	•	+	++				•	+
16	APRÈS LA PONTE	♀♀♀♂♂	•	•	•	+		•	++			+
17	HERMAPHRODITISME FONCTIONNEL	♀♀♀♂♂♂	•	+	+	+	++	•	•	+	++	+

LÉGENDE +, ++ : CARACTÈRE POSITIF. • : CARACTÈRE FAIBLEMENT POSITIF

FIG. 1
Types génitaux d'*Asterina gibbosa*.

Ces types sont définis en fonction de l'aspect des gonades fourni par leur étude cytologique détaillée.

Pour chacun sont mentionnés le numéro d'ordre correspondant à la description dans le texte (n° réf.), sa signification fonctionnelle et le symbole qui le caractérise.

Ils se comportent donc en mâles fonctionnels et leur spermatogénèse peut être qualifiée de « *primaire* », car il existe aussi de la spermatogénèse « *secondaire* », ou mieux de spermatogénèse « *majeure* » (Bruslé, 1966).

Les types où ne se discerne qu'une activité spermatogénétique (types 8, 9 et 10) sont rares. Ce sont des « *vrais mâles* » suivant Bacci (1951) ou « *mâles permanents* » (Bruslé, 1969 a).

Bien au contraire, il est très fréquent, sinon de règle générale, que des ovocytes jeunes préméiotiques ou prévitellogénétiques coexistent avec les colonnettes spermatiques (types génitaux 11, 12 et 13). Suivant Neefs (1958) et Delavault (1960 c), ces ovocytes ont une vitellogenèse ralentie et même inhibée de sorte que la gonade, cytologiquement hermaphrodite, n'est que fonctionnellement mâle.

D. Gonades fonctionnellement hermaphrodites.

Dans un certain nombre de cas, les ovocytes contenus dans les gonades en activité spermatogénétique arrivent à maturité et n'ont donc subi aucune inhibition de leur vitellogenèse. Ces gonades (type 14) sont donc cytologiquement et fonctionnellement hermaphrodites. Cependant, le nombre des œufs mûrs reste limité et l'activité spermatogénétique demeure très nettement prédominante.

Le type décrit sous le numéro 15 concerne des gonades où existe aussi une double activité, ovogénétique et spermatogénétique, mais ici l'ovogenèse est dominante alors que l'activité mâle n'y est, quantitativement, que très limitée. Là encore, les gonades sont cytologiquement et fonctionnellement hermaphrodites mais la spermatogenèse n'y représente plus qu'une réapparition de l'activité mâle, ce que Cognetti (1956) traduit en utilisant le terme de « spermatogenèse secondaire » auquel j'ai préféré celui de « spermatogenèse résurgente » (Bruslé, 1966 et 1969 a).

Les gonades « panachées » (type 17) possèdent tout à la fois des acinus de « mâle » et d'autres où l'ovogenèse seule se déroule ; d'autres gonades panachées montrent de la spermatogenèse et de l'ovogenèse simultanées ou de la spermatogenèse secondaire. Cependant, les animaux présentant de telles particularités sont assez rares. Ce sont aussi des hermaphrodites fonctionnels. Ils appartiennent aux types ségrégués d'hermaphrodisme, suivant Furrow (1937).

SEXUALITÉ DES ANIMAUX SUIVIS EN ÉLEVAGE.

L'idée de suivre, chez un même animal, l'évolution de ses gonades en fonction du temps, avait été émise par Delavault (1960 b) ; sa mise en pratique, limitée d'ailleurs, n'avait pas donné lieu à un exposé précis.

La réalisation de ces élevages m'a semblé indispensable pour contrôler les résultats acquis par l'étude statistique des diverses populations (Bruslé, 1966, 1968, 1969 a) ; ils ont été exécutés dans la perspective d'une reconstitution chronologique du cycle sexuel annuel.

Historique.

Des élevages d'*Asterina* ont été réalisés, en laboratoire, en vue d'une étude des modifications de la croissance (Hauenschild, 1954 ; Delavault, 1961) ou de la sexualité (Hauenschild, 1954), soit enfin, pour analyser le développement du tissu vésiculeux (Delavault, 1962).

Lorsque la température de l'eau de mer, en aquarium, est voisine de celle du biotope à la même saison, la captivité n'engendre aucun trouble pathologique dans le déroulement de la sexualité (Delavault, 1960 b). Un excès thermique (22° en hiver) provoque au contraire un hyperdéveloppement du tissu vésiculeux avec dégradation d'un certain nombre d'ovocytes (Delavault, 1962), ce que j'ai cherché à éviter.

Élevages.

J'ai utilisé deux procédés : l'un, par circuit d'eau de mer en aquarium collectif, avec marquage individuel du tégument des animaux par le sulfate de bleu de Nil (Loosanoff, 1937) et l'autre, en boîtes de matière plastique, à raison d'une par individu, placées dans une étuve réglée à température se rapprochant constamment de celle de l'eau dans les stations d'origine. La nourriture consiste toute l'année en petits fragments de chair de poisson. Dans ces conditions, des animaux ont été suivis pendant plusieurs mois et même toute une année. Le prélèvement des gonades, chez un même animal, à intervalles répétés, permet de suivre la succession chronologique de l'aspect génital de ses gonades.

Observations et interprétation.

Les résultats concernent 174 animaux appartenant aux trois races de Banyuls, Roscoff et Marseille.

A. L'évolution spermatogénétique (Fig. 2).

a) *Les étapes de la spermatogenèse majeure.*

La chronologie de l'évolution cytologique des cellules germinales mâles peut être aisément reconstituée (types 11, 12 et 13). La spermatogenèse s'effectue normalement en 3 à 5 mois, de décembre à avril, ainsi que l'avaient montré les observations statistiques (Bruslé, 1966, 1968, 1969 a).

b) *La spermatogenèse et l'ovogenèse simultanées.*

Dans les cas de spermatogenèse majeure classique (types 11, 12 et 13), on peut constater l'absence de croissance ovocytaire et une inhibition de la vitellogenèse, en particulier dans les races de Banyuls et de Marseille.

La race de Roscoff, par contre, a montré, dans un certain nombre de cas, que l'ovogenèse et la vitellogenèse *pouvaient* se poursuivre

en même temps que la spermatogenèse et que les gonades évoluaient alors vers le type 14 ou vers le type 15.

c) *Le repos sexuel.*

Les animaux qui manifestent en hiver et au printemps une activité spermatogénétique majeure (types 11, 12 et 13), émettent leurs produits sexuels fin avril et en mai. L'émission du sperme est difficile à constater en élevage mais la preuve de son existence a été l'obtention, à plusieurs reprises, de fécondations suivies de dévelop-

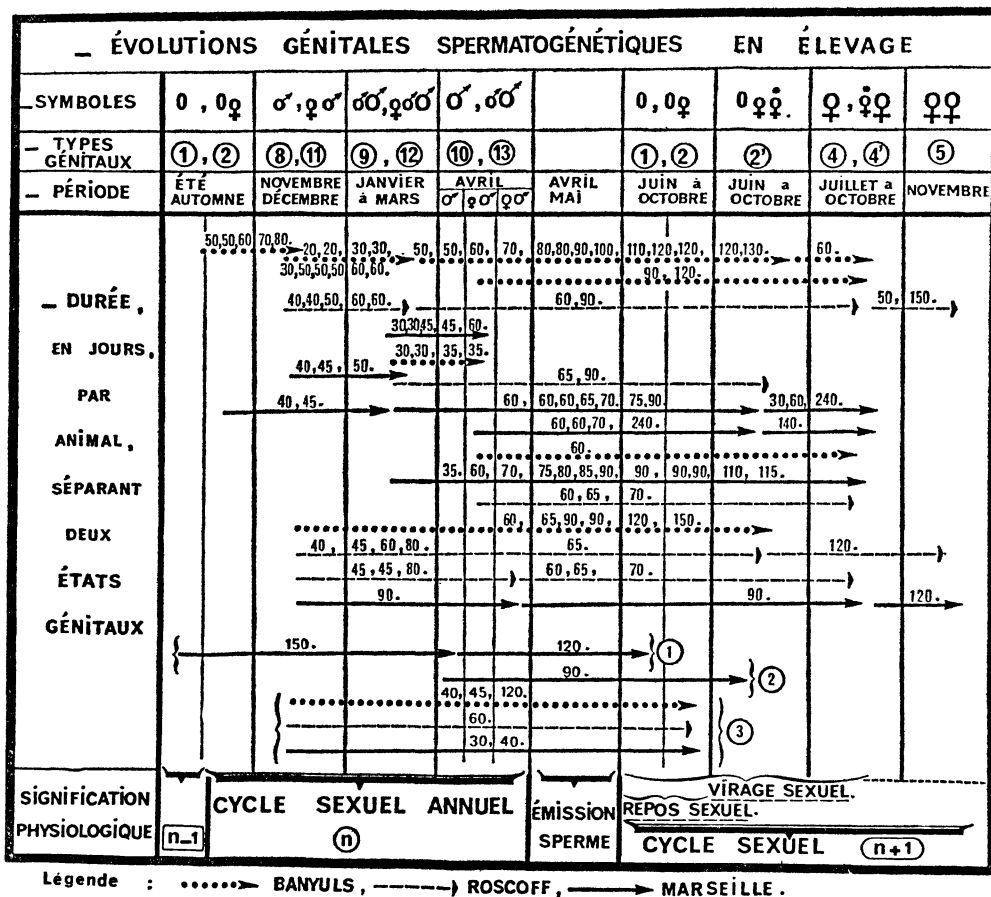


FIG. 2

Evolution génitales spermatogénétiques d'*Asterina gibbosa* en élevage (Banyuls, Roscoff, Marseille).

Les divers états successifs sont portés sur des intervalles de temps, exprimés en jours, séparant les prélèvements de gonades.

L'astérisque associé au symbole femelle (colonne juin à octobre et juillet à octobre) désigne la poussée ovogénétique caractérisant le virage sexuel.

Les types sont ceux décrits dans la figure 1 ; la poussée ovogénétique, surajoutée à ceux-ci, permet de distinguer des types sexuels nouveaux : 2' et 4'.

1, 2, 3 : mâles permanents : 1 = animal ayant présenté deux repos sexuels consécutifs, séparés par une activité spermatogénétique fonctionnelle ; 2 = cas d'un virage en fin de spermatogenèse ; 3 = trois individus manifestant un repos sexuel après une activité mâle.

pement de larves, comme l'ont déjà observé Hauenschild (1954) et Delavault (1961). D'autre part, les spermatozoïdes accumulés dans la lumière des gonades à maturité ne s'y retrouvent pas quelques semaines plus tard.

De telles gonades, observées en mai et juin, quelques semaines après avoir manifesté une activité spermatogénétique majeure intense, montraient toutes une physionomie tout à fait nouvelle : celle de gonades sans activité gamétogénétique notable, avec quelques ovocytes (type 2). Il s'agit donc ici du passage de l'état de mâle fonctionnel à celui du repos sexuel caractéristique de la période estivale et même automnale, chez les animaux jeunes de Banyuls et Marseille qui doivent manifester un hermaphrodisme protérandrique deux années consécutives. Je n'ai cependant jamais constaté en élevage cette répétition d'activité mâle dominante. Les jeunes animaux, conservés longtemps en élevage (de 6 mois à un an), manifestent en effet tous la tendance à demeurer en état de repos sexuel.

d) *Le virage sexuel.*

Alors que certains individus, les plus jeunes de Banyuls et Marseille surtout, montraient quelques mois plus tard (en septembre et en octobre) un repos sexuel continu (type 2) d'autres, plus âgés (R voisin de 12 mm), montraient une évolution très nette vers le sexe femelle fonctionnel. L'évolution de l'état sexuel de mâle fonctionnel (type 13) à celui de femelle mûre (type 5) a été constatée six fois et nécessite des durées de 3 à 4 mois. En outre, il est possible, au moment du virage sexuel, de constater sur les coupes histologiques, l'existence de jeunes ovocytes non visibles auparavant et qui apparaissent à ce moment toujours en position très périphérique. Ce phénomène traduit le passage d'un état dominant fonctionnel mâle à un état femelle durable dont on voit les premiers signes cytologiques : il a été défini par Bacci (1951) comme un « virage sexuel » (« sex-reversal »).

e) *L'évolution sexuelle des « mâles permanents ».*

Elle ne concerne que de très rares cas, liés à la très faible fréquence de ces types (8, 9 et 10) à Roscoff surtout et à Marseille. Si l'un des individus observés a manifesté un repos sexuel normal en été, un autre a subi le virage sexuel et s'est transformé en femelle (type 4), évolution qui fait douter de sa qualité initiale de « mâle permanent ».

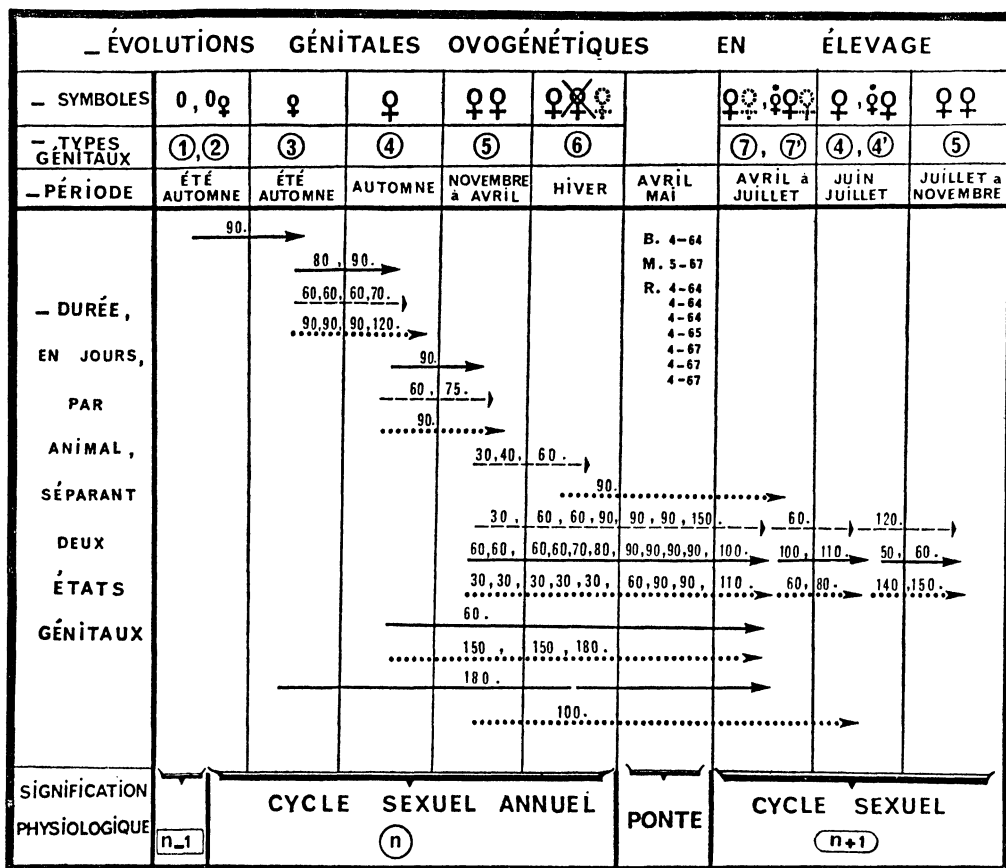
B. *L'évolution ovogénétique (Fig. 3).*

a) *Les étapes de la croissance des ovocytes et de leur vitellogénèse.*

Un certain nombre de gonades, ne manifestant au départ aucune activité gamétogénétique notable (type 2), ont subi une différenciation ovogénétique et leurs ovocytes présentent alors la succession des phases préméiotique, prévitellogénétique et vitellogénétique classiques (Raven, 1951) pour devenir finalement de gros ovocytes riches en vitellus ou « œufs » (type 3 à type 5). Cette maturation des ovocytes s'effectue de façon comparable dans les trois races avec cependant une plus grande rapidité chez les individus de la race roscovite (4 mois environ pour 6 mois chez les deux autres races).

b) La dégénérescence ovocytaire et le tissu vésiculeux.

A des périodes éloignées de la ponte, les gonades montrent une dégradation progressive de certains ovocytes mûrs (type 6). Ce phénomène se retrouve en élevage, en particulier dans la race de Roscoff, ce qui confirme les observations des gonades des animaux de cette race corrélatives de la nette tendance ovogénétique qui la caractérise.



Légende :→ BANYULS (B.), ----→ ROSCOFF (R.), —→ MARSEILLE (M.)

FIG. 3

Evolution génitales ovogénétiques d'*Asterina gibbosa* en élevage (Banyuls, Roscoff, Marseille).

L'astérisque associé au symbole femelle (colonnes avril à juillet et juin-juillet) désigne la poussée ovogénétique caractéristique succédant à la ponte.

Les types sont ceux décrits sur la figure 1 ; la poussée ovogénétique, surajoutée à ceux-ci, permet de distinguer des types sexuels nouveaux : 7' et 4'.

(Mêmes conventions que sur la figure 2.)

Cependant, l'extension du tissu vésiculeux qui accompagne les dégénérescences ovocytaires reste limitée et n'atteint jamais le taux anormal observé par Delavault (1962) lorsque les conditions d'ambiance sont défavorables.

c) *La ponte et le tissu vésiculeux.*

L'examen des gonades des animaux femelles, fin avril et en mai, a montré une disparition générale des ovocytes mûrs et une extension généralement importante du tissu vésiculeux ; cet état génital (type 7) a été interprété comme consécutif à la ponte.

Des pontes ont été en effet observées dans les aquariums collectifs en avril et mai de chaque année, pour chacune des trois races. Certaines pontes ont même été constatées au mois d'avril chez des animaux isolés.

Les gonades de ces individus prélevées pendant la ponte ou immédiatement après montrent, à l'examen histologique, une extension considérable du tissu vésiculeux. Ce tissu présente, par conséquent, un développement très rapide puisqu'il n'existe jamais en quantité notable avant la ponte.

d) *Nouvelle poussée ovogénétique après la ponte.*

De jeunes ovocytes disposés en îlots périphériques, qui n'étaient pas observables avant la ponte, se rencontrent peu après celle-ci dans les gonades des animaux en élevage (type 7'). Tout se passe donc comme s'ils étaient « apparus brusquement ». Ils sont en phase pré-méiotique ou prévitellogénétique ; certains d'entre eux, d'ailleurs, poursuivent leur développement et leur vitellogenèse. Ils sont donc à l'origine de la nouvelle génération ovocytaire dont nous pouvons suivre l'évolution et qui deviendra fonctionnelle l'année suivante. De tels ovocytes très jeunes peuvent s'observer à tout moment dans les gonades femelles, mais en nombre limité et avec des fréquences faibles. C'est essentiellement après la ponte que se produit cette remarquable « poussée ovogénétique ».

Conclusion.

Les faits suivants méritent d'être dégagés : la plupart des animaux suivis en élevage présentent une évolution sexuelle normale avec reconstitution possible des étapes de l'ovogenèse et de celles de la spermatogenèse. En mai et juin de chaque année, dans chacune des races étudiées, la gonade qui vient de terminer son activité présente alors soit un repos sexuel s'il s'agit d'une gonade devant fonctionner de nouveau comme mâle, soit une poussée ovogénétique sous la forme de l'apparition de jeunes ovocytes périphériques. Cette poussée ovogénétique correspond alors, pour toutes les gonades ayant manifesté précédemment une activité spermatogénétique majeure, à un virage sexuel.

Il convient de rappeler qu'Hauenschild (1954) avait suivi en élevage des animaux issus de deux pontes, après autofécondation. Il avait constaté qu'à l'âge d'un an, tous les individus présentaient un état génital femelle et aucun d'eux ne s'était orienté vers le sexe mâle. Cet auteur concluait alors à une action modificatrice du milieu qui produisait, chez *Asterina gibbosa*, en élevage, un déplacement radical de la sexualité, dans le sens de la féminisation. Cette expérience est cependant demeurée limitée à un petit nombre d'individus et l'origine particulière de ces animaux, issus d'autofécondations, ne permet pas une généralisation des conclusions formulées.

Les constatations effectuées dans mes élevages se trouvent donc pour la plupart en contradiction avec les observations d'Hauenschild. Cependant, je ne nie pas que l'orientation sexuelle des animaux puisse échapper totalement aux conditions d'élevage. Un petit nombre d'individus, en effet, a montré une tendance très nette à ne pas suivre la chronologie complète et normale de l'évolution sexuelle à laquelle ils paraissaient destinés. C'est ainsi, en particulier, que quelques cas de retour à l'état de repos sexuel ont été observés chez de jeunes mâles en début d'activité spermatogénétique. Ces animaux présentaient alors dans des délais brefs (1 mois) une disparition de leurs colonnettes spermatiques qui commençaient à s'organiser et même une apparition de jeunes ovocytes périphériques. Ce véritable virage sexuel, anormal en raison de sa précocité saisonnière (automne ou hiver) n'était pas suivi de maturation femelle. Il semble, d'une façon générale, que chez les animaux en élevage, un retour vers l'état de repos sexuel et un début de virage sexuel soit, pour l'animal, une forme de « résistance », la lignée spermatogénétique semblant toujours plus inapte à s'instaurer et à persister fonctionnellement ; on peut estimer que la sensibilité de cette lignée à certains facteurs qui nous échappent en élevage, est toujours bien supérieure à celle de la lignée ovogénétique qui tend même à la supplanter par un virage sexuel précoce.

LES CYCLES GÉNITAUX DES DIFFÉRENTES RACES SEXUELLES.

Les informations apportées par l'analyse statistique mensuelle des populations et celles fournies par les animaux en élevage, se sont recoupées et complétées de façon à permettre de retracer les différentes étapes de l'évolution génitale et de reconstituer par conséquent les cycles génitaux caractérisant chacune des « races sexuelles géographiques ». Nous allons considérer successivement chaque cycle sexuel annuel puis la succession chronologique complète des cycles annuels.

A. Cycle sexuel annuel.

Chaque cycle génital se termine par l'émission du sperme, ou par la ponte, en avril et mai de chaque année. Un nouveau cycle sexuel annuel lui succède alors, du mois de juin de cette même année, jusqu'en avril et mai de l'année suivante.

1. Cycle spermatogénétique.

a) Spermatogenèse majeure.

Les modalités en sont toujours identiques, quel que soit l'âge de l'animal considéré, que ce cycle spermatogénétique soit donc le premier ou le nième tant que l'animal est mâle fonctionnel.

L'évolution gamétogénétique mâle débute en hiver (décembre-janvier) par une période d'intense activité mitotique ; la spermato-

genèse intéresse en effet un nombre considérable de cellules germinales mâles alors que la gonade sans activité gamétogénétique dont elle dérive ne contenait que de faibles quantités de gonies. La mise en place des colonnettes spermatiques, le déroulement de la méiose, la libération des spermatides et spermatozoïdes dans la lumière gonadique sont des phénomènes qui s'effectuent suivant une cinétique centripète bien déterminée. Après la libération du sperme (avril-mai) la gonade se trouve en quelque sorte « vidée » de ses constituants cellulaires. Indépendamment de la présence quasi générale d'ovocytes dont la maturation est ralentie ou inhibée (Delavault, 1960 c), le stock germinale paraît épuisé et seule demeure une frange germinale périphérique, tout à fait pariétale : ce cycle s'achève donc par un repos sexuel, plus ou moins durable selon l'évolution ultérieure de la gonade qui se fait soit vers une nouvelle activité spermatogénétique majeure, soit vers le virage sexuel.

b) Spermatogenèse secondaire.

C'est également un phénomène saisonnier dont l'évolution est comparable à la précédente. Cependant, elle intéresse un nombre presque toujours restreint de cellules mâles ; la lignée spermatogénétique est quantitativement et volumétriquement si réduite dans la gonade qu'elle demeure très difficile à caractériser, en particulier à propos du repos sexuel. Il convient de noter que cette spermatogenèse se produit le plus souvent sans que ces cellules germinales mâles se soient disposées en colonnettes spermatiques (Bruslé, 1969 b) ; l'activité mitotique préalable est nettement plus faible et la cinétique s'y présente de manière plus irrégulière que dans les cas de spermatogenèse majeure.

2. Cycle ovogénétique.

Bien qu'il obéisse à certaines règles saisonnières et que les étapes de l'ovogenèse et de la vitellogenèse puissent être reconstituées, bien qu'il se termine toujours par la ponte des « œufs » mûrs en avril et mai, le cycle ovogénétique ne présente pas la même régularité que le cycle spermatogénétique.

La poussée ovogénétique qui succède à la ponte dans la plupart des gonades observées en mai-juin et juillet, est évidente et même assez importante mais elle n'est pas unique. Toute gonade femelle contient en effet à toute saison des ovocytes d'âges différents, à des stades variés de l'ovogenèse et de la vitellogenèse. Ils proviennent de poussées ovogénétiques successives se produisant toute l'année avec des intensités variables. Ces phénomènes permettent d'estimer que la gonade possède, en permanence, des potentialités ovogénétiques qui paraissent pouvoir s'exprimer à *tout moment*. Elles s'expriment cependant avec le maximum d'intensité après la ponte.

Il convient de rappeler que la vitellogenèse débute le plus souvent très longtemps avant la ponte. Cette vitellogenèse est rapide, de sorte que des ovocytes mûrs sont observables au moins six mois avant la période de ponte. Mais ces ovocytes ne seront pas fonctionnels car des dégradations les atteignent alors que croissent des ovocytes plus jeunes. Ces phénomènes correspondent à un véritable « turn-over » ovogénétique dont la signification nous échappe encore. Ajoutons enfin que tout cycle ovogénétique se termine par le développement du tissu

vésiculeux. Le caractère saisonnier de cette extension tissulaire, immédiatement consécutive à la ponte, coïncide toujours avec cette fin de cycle et sa régression progressive au cours de l'été est liée au début du cycle ovogénétique suivant.

B. Succession chronologique des cycles (Fig. 4).

La succession des cycles génitaux annuels constitue la vie génitale complète de chaque animal. Nous passerons en revue les cycles se rapportant à l'hermaphrodisme protérandrique, à l'hermaphrodisme protérogyne et, enfin, à ceux des mâles permanents.

a) *L'hermaphrodisme protérandrique* (cycle 1, Fig. 4).

A partir d'un état génital « indifférencié », sans activité gamétogénétique décelable, qui existe pendant les dix premiers mois de la vie de chaque animal (année 1) l'activité spermatogénétique se manifeste sous la forme majeure et l'individu fonctionne comme mâle, en avril ou mai (année 2). Le repos sexuel succède à cette période, en été et en automne et fait place, à Banyuls par exemple (Bruslé, 1967), à une nouvelle activité spermatogénétique, encore fonctionnelle l'année suivante (année 3). Au cours du bref repos sexuel qui fera suite à cette activité mâle fonctionnelle et même parfois avant qu'elle ne soit terminée, l'apparition de jeunes ovocytes périphériques traduit le virage sexuel. Cette poussée ovogénétique estivale sera suivie de la vitellogenèse et, au printemps suivant (années 3 ou 4), l'animal effectuera une ponte. Il s'agit alors d'une activité uniquement femelle ou bien d'un hermaphrodisme fonctionnel si une poussée spermatogénétique de type secondaire, ici nécessairement résurgente, se manifeste au cours de l'ovogenèse (cycle 1^b). Après la ponte, une poussée ovogénétique nouvelle annonce une future génération ovocytaire. Pour le reste de sa vie (années 4 à n), l'animal sera une femelle fonctionnelle ou bien un hermaphrodite fonctionnel. Nous avons vu qu'à Banyuls cette spermatogenèse résurgente ne disparaît pas quand les individus vieillissent (Bruslé, 1969 b).

Remarque. — Une variante de cette évolution sexuelle est constituée par le cycle 1^t. Au cours de l'année 2 et de la première activité spermatogénétique, l'ovogenèse se développe simultanément ; le phénomène est fréquent dans la race sexuelle de Roscoff. Il s'agit alors d'un hermaphrodisme simultané.

FIG. 4

Reconstitution des divers cycles sexuels d'*Asterina gibbosa*.

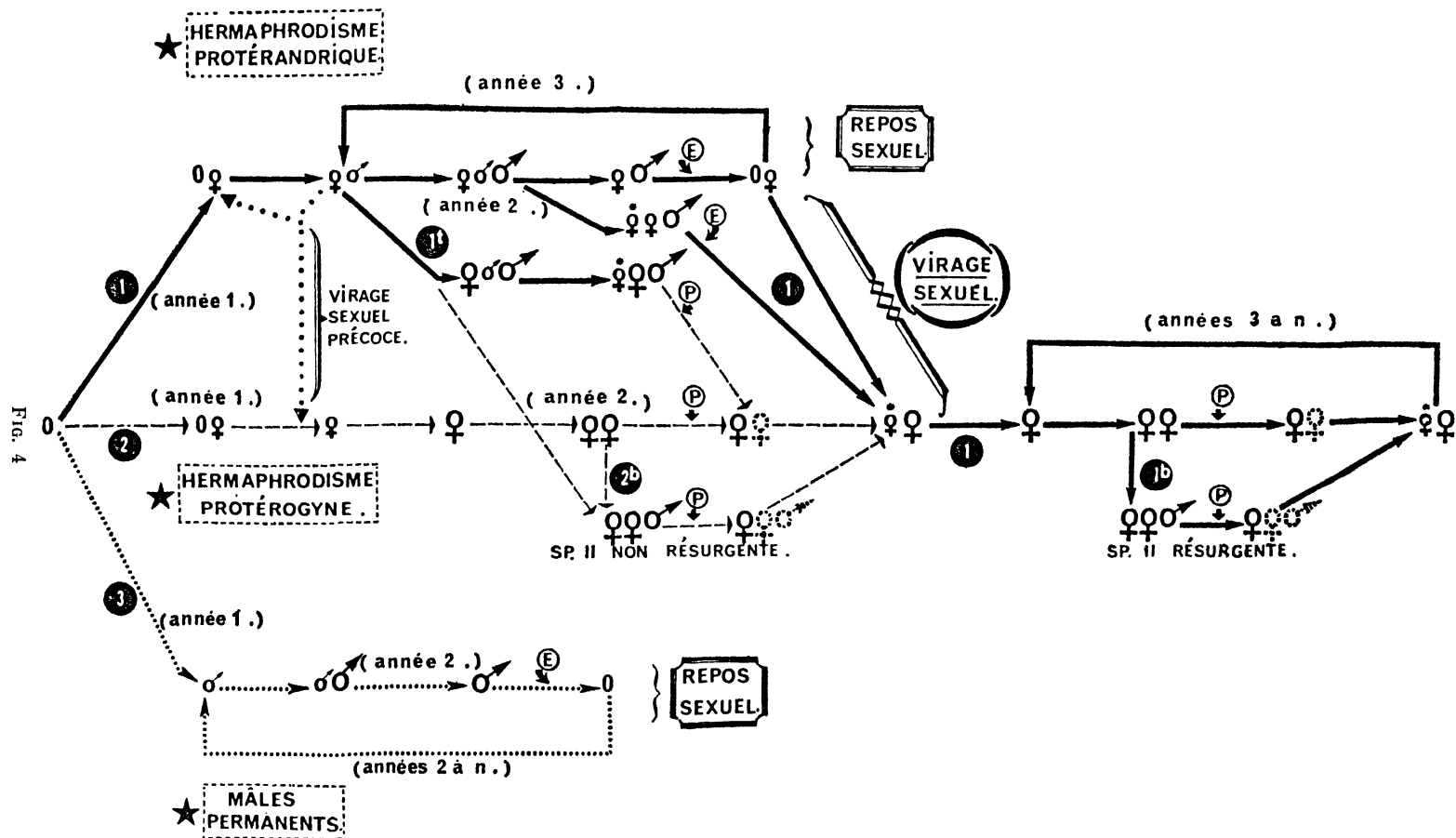
Les cycles successifs reconstituent, sur plusieurs années, dans les diverses populations, l'activité génitale d'*Asterina gibbosa*.

Cycle 1 (et ses variantes 1^b et 1^t) : animaux à hermaphrodisme protérandrique et à spermatogenèse résurgente comme à Banyuls et à Marseille.

Cycle 2 (et sa variante 2^b) : animaux à hermaphrodisme protérogyne et spermatogenèse secondaire mais non résurgente, tels qu'on les rencontre à Roscoff.

Cycle 3 : mâles permanents observés à Roscoff, et surtout à Marseille.

E : émission du sperme ; P : ponte.



b) *L'hermaphroditisme protérogyné* (cycle 2, Fig. 4).

Au cours de la fin de la première année (année 1) ou bien au début de la suivante (année 2), l'ovogenèse précoce et la vitellogenèse déterminent un état femelle fonctionnel chez des animaux jeunes, ainsi que nous l'avons observé à Roscoff (Bruslé, 1967).

Une activité spermatogénétique peut se développer en même temps (cycle 2^b). Il est évident, dans ces conditions, qu'on ne peut la considérer comme résurgente ; elle est simplement « secondaire » à cause de son caractère atténué. Après la ponte, l'extension du tissu vésiculeux et la poussée ovogénétique estivale, se produit la vitellogenèse et un nouveau cycle ovogénétique se déroule, comparable au précédent (année 3). Une telle évolution génitale se répète alors durant toute la vie de l'animal (année 3 à n).

c) *Le cycle des mâles permanents* (cycle 3, Fig. 4).

Bien que certaines réserves aient été formulées précédemment (Bruslé, 1969 a) au sujet de l'existence réelle de ces mâles permanents, nous savons que l'étude de la race sexuelle de Marseille apporte de sérieux arguments en faveur de cette existence. Le cycle annuel est celui du type 1 ; la spermatogenèse, nécessairement majeure, se situe en hiver et au printemps, entre deux repos sexuels consécutifs. Que cette activité mâle fonctionnelle dure ou non pendant toute la vie de l'animal, il n'empêche qu'au cours de cette activité, la permanence spermatogénétique est réelle et que, si elle se répète, aucun virage sexuel n'a lieu.

Un tableau synthétique (Fig. 5) résume de façon simplifiée les évolutions génitales les plus caractéristiques. Quatre cycles génitaux peuvent être ainsi schématisés, qui sont fonction du moment où se produisent les inductions ovocytaires et spermatocytaires qui commandent toute maturation sexuelle.

Les quatre catégories d'animaux concernés sont les suivantes : 1) les hermaphrodites protérandriques, les plus fréquents ; 2) les hermaphrodites simultanés ; 3) les hermaphrodites protérogynes et les femelles permanentes ; 4) les mâles permanents.

C. Les races sexuelles géographiques.

a) *Le cycle génital 1* (Fig. 4 et 5), caractérisé par un hermaphroditisme protérandrique et un virage sexuel bien défini, correspond à celui d'une race sexuelle équilibrée. Il s'applique aux races de *Banyuls* (Delavault, 1960 c ; Bruslé, 1967 et 1969 b) et de *Marseille* (Bruslé, 1969 a) et également à celles de *Plymouth* (Bacci, 1951) et de *Dinard* (Delavault, 1960 a et b).

b) La race de *Roscoff* (Neefs, 1960 ; Bruslé, 1968) caractérisée, à l'inverse des précédentes, par la variabilité des évolutions génitales relevées chez des animaux de même taille et rattachée en conséquence au type non équilibré, comporte donc des représentants dont les cycles sexuels sont variables selon les individus. Toutes les évolutions sexuelles y sont observables et les quatre catégories d'animaux cités précédemment (Fig. 5) s'y rencontrent. Les *Asterina* de *Naples* (Bacci, 1951) présentent des cycles sexuels analogues à ceux de Roscoff.

CONCLUSION

Dans une race équilibrée, l'analyse des cycles génitaux montre que toute évolution sexuelle comporte une période chronologiquement définie, celle du virage sexuel. Ce virage traduit que les potentialités ovogénétiques, *toujours présentes dans la grande majorité des gonades*, puisqu'on y voit en permanence des ovocytes, peuvent s'exprimer entièrement.

Dans une race non équilibrée, l'extrême variété des types sexuels est la conséquence de la grande variabilité dans l'expression des potentialités femelles. En effet, l'activité ovogénétique paraît pouvoir se révéler à tout instant plus aisément et même s'imposer de façon irréversible aux dépens d'une activité spermatogénétique elle-même plus « accidentelle ». Ces potentialités femelles se révèlent plus précocement, plus librement et plus irrégulièrement chez les races non équilibrées, alors qu'elles sont limitées et contrôlées dans les races équilibrées. Il en résulte que les hermaphrodites non équilibrés se comportent le plus souvent comme des femelles chez qui « se greffe » une activité spermatogénétique saisonnière, plus ou moins durable.

Summary

Genital cycles in *Asterina gibbosa* P.

Histological studies in gonads of *Asterina gibbosa* coming from different regions, all through seasons, lead to distinguish a number of genital patterns in four categories. The complex character of the sexuality is deducted.

The chronological sexual evolution is allowed from breedings. Annual and cyclic genital development, all through the life of animals, gives characteristics about proterandric, simultaneous and proterogynic hermaphrodites, permanent females and permanent males.

Degree of precocity and steadiness in production of ovogenetic and spermatogenic inductions for giving rise to genital ripeness or to sex reversal shows variable characters in relation with geographical sexual races.

Zusammenfassung

Die Genitalzyklen von *Asterina gibbosa* P.

Das histologische Studium der Gonaden von Exemplaren von *Asterina gibbosa*, die in verschiedenen Regionen und Jahreszeiten gesammelt wurden, führt zur Unterscheidung einer gewissen Zahl von Genitaltypen, die in vier grosse Kategorien eingeteilt werden können. Man kann daraus schliessen, dass die Sexualität dieser Art komplex ist.

Zuchten haben die chronologische Rekonstitution des normalen Geschlechtszyklus gestattet. So war es möglich, zu zeigen, dass die jährlichen Geschlechtszyklen, sowie deren Ablauf während der gesamten Lebensdauer, protandrische Hermaphroditen, Simultanhermaphroditen, Proterogynhermaphroditen, permanente Weibchen und permanente Männchen aufweisen.

Der Grad der Frühzeitigkeit und der Regelmässigkeit, mit dem sich ovocytäre oder spermatocytäre Induktionen produzieren, die zur Geschlechtsreife oder zum Geschlechtswechsel führen, zeigt eine von geographischen Geschlechts- Rassen abhängige Variabilität.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BACCI, G., 1951. — On two sexual races of *Asterina gibbosa* P. *Experientia*, 7, pp. 31-37.
- BRUSLÉ, J., 1967. — Recherches complémentaires sur la sexualité d'*Asterina gibbosa* P. de Banyuls. *Vie et Milieu*, 18, 1 A, pp. 133-141.
- BRUSLÉ, J., 1968. — Nouvelles recherches sur l'hermaphrodisme d'*Asterina gibbosa* de Roscoff. *Cah. Biol. Mar.*, 9, pp. 121-132.
- BRUSLÉ, J., 1969 a. — Ovogenèse dominante et spermatogenèse secondaire résurgente chez *Asterina gibbosa* P. des côtes de Banyuls. *Vie et Milieu* (sous presse).
- BRUSLÉ, J., 1969 b. — Sexualité d'*Asterina gibbosa*, Astéride hermaphrodite, des côtes de Marseille. *Mar. Biol.* (à paraître).
- COGNETTI, G., 1956. — Autofecondazione in *Asterina*. *Bool. zool.*, 23, pp. 275-279.
- CUÉNOT, L., 1887. — Contribution à l'étude anatomique des Astérides. *Arch. Zool. exp. gén.*, 5^b suppl., pp. 1-44.
- CUÉNOT, L., 1898. — Notes 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., 1960 a. — Evolution des gonades chez *Asterina gibbosa* de Dinard. *Bull. Soc. Zool. France*, 85, pp. 199-200.
- 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, 3, pp. 381-385.
- DELAVALT, R., 1961. — La croissance d'*Asterina gibbosa* élevée en captivité. *Lab. mar. 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.
- FURROW, C.L., 1937. — Evolution of sex in the Mollusca. *Trans. Illinois Acad. Sc.*, 30, pp. 5-12.
- HAUENSCHILD, C., 1954. — Zur Frage der Geschlechtsbestimmung bei *Asterina gibbosa*. *Zool. Jahrb.*, 65, pp. 43-53.
- LOOSANOFF, V.L., 1937. — Use of Nile blue sulfate in marking starfish. *Science*, 85, 2208, pp. 412.
- NEEFS, Y., 1958. — Développement et évolution sexuelle chez *Asterina gibbosa*. *Proc. 15th Int. Congr. zool. London*, 286-8.
- RAVEN, P., 1961. — Oogenesis: the storage of developmental information. *Pergamon Press ed. N.Y.*, 274 pp.